

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР



ПТЕРИДОСПЕРМЫ ВЕРХНЕГО ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»



ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

ORDER OF THE RED BANNER OF LABOUR
GEOLOGICAL INSTITUTE

PTERIDOSPERMS
OF THE UPPER PALAEOZOIC
AND THE MESOZOIC

Transactions, vol. 190

PUBLISHING OFFICE «NAUKA»
M O S K O W 1 9 6 9

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПТЕРИДОСПЕРМЫ
ВЕРХНЕГО ПАЛЕОЗОЯ
И МЕЗОЗОЯ

Труды, вып. 190

Работа посвящена изучению птеридоспермов — группы палеозойских и мезозойских растений, имеющих важное стратиграфическое и биогеографическое значение. Многие представители этой группы являются руководящими формами для установления геологического возраста и корреляции вмещающих отложений. В результате изучения морфологии и эпидермального строения листьев выявлены соотношения между отдельными родами и установлено их систематическое положение. Это позволило решить ряд вопросов, связанных с взаимоотношениями флор различных палеофлористических областей, а отсюда и корреляцией континентальных отложений удаленных друг от друга районов.

Работа предназначена для палеоботаников и биостратиграфов.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик *А. В. Пейве* (главный редактор), *К. И. Кузнецова*,
академик *В. В. Меннер*, *П. П. Тимофеев*

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

С. В. Мейен

EDITORIAL BOARD:

Academician *A. V. Peive* (Chief Editor), *K. I. Kuznetsova*,
Academician *V. V. Menner*, *P. P. Timofeev*

RESPONSIBLE EDITOR

S. V. Meyen

ПРЕДИСЛОВИЕ

Детальные геологические исследования, объем которых непрерывно растет, поставляют в распоряжение палеоботаников большой и интересный материал, изучение которого чаще всего останавливается на стадии первоначальных определений. Среди этого материала часто встречаются остатки растений, несколько напоминающих уже известные роды и виды, но в то же время и достаточно специфичных. В этом случае вопрос об определении решается двояко: или соответствующие растения относят к новым таксонам, или решение вопроса откладывают на будущее, ограничившись условным употреблением уже известных названий. К сожалению, очень часто загруженность определительской работой мешает палеоботанику тщательно обосновать выделение нового рода или вида в первом случае и довести работу до конца — во втором. В результате многочисленные «голые названия», сомнительные определения, роды и виды нечетко очерченного объема переполняют литературу, мешают фитостратиграфическим и биогеографическим построениям и, в конечном счете, дискредитируют палеоботанику как науку, имеющую серьезное практическое значение.

Совершенно естественно, что, занимаясь преимущественно определительской работой, палеоботаник иногда постепенно привыкает к употреблению спорных названий и оценивает систематическую значимость тех или иных признаков, лишь руководствуясь традицией. Хорошие примеры этому — широкое использование в литературе рода *Thinnfeldia*, господствующее убеждение, что простоперистые и сложноперистые вайи не могут принадлежать одному роду и т. д.

По всем этим причинам в качестве основной задачи современной палеоботаники выступает широкая ревизия накопленной информации, пересмотр многих общих критериев и принципов.

Настоящая книга — результат труда группы палеоботаников, главным образом Геологического института АН СССР (ГИН, Москва). В задачу этих палеоботаников входило детальное изучение в рассмотренном выше плане некоторых родов палеозойских и мезозойских птеридоспермов, имеющих серьезное биогеографическое и стратиграфическое значение. Большая часть этих родов неизменно фигурирует в фитостратиграфических комплексах, но тем не менее совершенно неоднозначно понимается палеоботаниками. Естественным следствием этого является полная (*Thinnfeldia*) или частичная (*Callipteris*) утрата родом его стратиграфического или биогеографического значения.

В книгу включены статьи, посвященные как таким растениям, принадлежность которых к птеридоспермам пока не вызывает сомнений (*Pachypteris*, *Scytophyllum*, *Callipteris*, *Compsopteris*), так и таким, которые включаются в этот подкласс голосеменных лишь совершенно условно. Например, вполне возможно, что описанная М. И. Радченко *Neuburgia*, так же как и

морфологически сходный с ней западноевропейский род *Anisopteris*, в будущем окажется папоротником. Совершенно неясно и систематическое положение *Zamiopteris*. По общей морфологии листьев и некоторым эпидермальным признакам *Zamiopteris* имеет много сходного с кордаитами, тем более что уже известны листья, которые по макро- и микроструктуре являются переходными между *Zamiopteris* и *Cordaites*. Вместе с тем в жилковании *Zamiopteris* есть много общего с *Tatarina* S. Meyen gen. nov. (описание этого рода дается в приложении к статье о *Zamiopteris*). Но эпидермальное строение *Tatarina* явно не кордаитового типа. И в то же время *Zamiopteris* по структуре эпидермы очень близка к *Lesleya*, листья которой имеют среднюю жилку, — признак, не свойственный листьям кордаитов. До разрешения всех этих противоречий уместно, следуя традиции, оставить *Zamiopteris* среди птеридоспермов.

Всего книга содержит шесть статей.

В вводной статье С. В. Мейена (ГИН) на основе анализа литературы последних лет разбираются общие методические вопросы в изучении птеридоспермов.

М. П. Долуденко (ГИН), тщательно изучив уникальной сохранности материал из юрских отложений Грузии с параллельной ревизией литературных данных, пришла к выводу о синонимичности родов *Pachypteris* (старший синоним) и *Thinnfeldia*. Последний род, таким образом, должен быть упразднен. Это, разумеется, не означает, что все растения, описанные в литературе как *Thinnfeldia*, должны автоматически отойти к роду *Pachypteris*. Речь идет пока о типовом виде и близких к нему видах. Род *Thinnfeldia* в его традиционном понимании включает такие растения, которые имеют отдаленное отношение к *Pachypteris*. Иными словами, необходимо продолжение ревизии этих птеридоспермов, которую успешно начала М. П. Долуденко.

В статье И. А. Добрускиной (ГИН) дается первое подробное описание морфологии и эпидермального строения приуральских представителей европейского рода *Scytophyllum*. Прежде эти приуральские листья неправильно отождествлялись с родом *Aipteris*, который, в свою очередь, считался представителем гигантоптерид. Отсюда естественно напрашивался оказавшийся ошибочным вывод о связях триасовой флоры Приуралья и пермской катазиатской флоры. Обнаруженное Добрускиной сходство *Scytophyllum* и *Lepidopteris* показало возможную принадлежность первого к сем. Peltaspergaceae.

В статье С. В. Мейена (ГИН) и А. В. Мигдисовой (МГУ) впервые описывается на ангарском материале эпидермальное строение листьев *Callipteris* и *Compsopteris* и анализируется соотношение этих родов с некоторыми смежными родами.

Одна из статей С. В. Мейена посвящена вопросу о положении *Zamiopteris* в системе смежных родов. В этой статье разбираются также некоторые номенклатурные проблемы, возникающие при эпидермальных исследованиях.

Книга завершается статьей М. И. Радченко (Институт геологии АН Казахской ССР, г. Алма-Ата), посвященной новому роду *Neuburgia*, условно отнесенному к птеридоспермам и морфологически близкому к *Anisopteris* и *Rhacopteris*

Авторы единодушно решили посвятить свой труд памяти Марии Федоровны (Фридриховны) Нейбург, которая была энтузиастом и новатором в нашей науке и которая одна из первых в отечественной палеоботанике предприняла детальное изучение ископаемых растений на современном методическом уровне с параллельной широкой ревизией установившихся воззрений.

С. В. МЕЙЕН

О НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМАХ В ИЗУЧЕНИИ ПТЕРИДОСПЕРМОВ

Всякий раз, когда заходит речь о спорных вопросах фито­стратиграфии и фитогеографии карбона, перми и триаса, исследователи вынуждены обращаться к свидетельствам, даваемым остатками птеридоспермов. Это не случайно. Большинство птеридоспермов обладает богатым набором внешних морфологических и микроструктурных признаков, которые при их внимательном изучении дают возможность выделять в пределах этой группы большое количество родов и видов, значительно более отчетливых, чем у многих других групп растений. Не менее важно и то, что остатки птеридоспермов нередко встречаются в породах в большом количестве экземпляров и зачастую могут быть определены даже по обрывкам. Именно поэтому птеридоспермы имеют первостепенное стратиграфическое значение. Достаточно упомянуть руководящее значение *Diplothemata adiantoides* для стратиграфии намюра, *Neuropteris ovata* для характеристики вестфала Д, *Callipteridium* для стратиграфии стефана, *Callipteris* для проведения границ между пермью и карбоном и между отделами перми. Подобных примеров можно привести множество.

Не менее существенна роль птеридоспермов для решения вопросов биогеографии. Здесь напомним о таких родах-индексах, как *Mariopteris*, *Alethopteris* и *Fryopsis*, свойственных исключительно еврамерийской флоре, типично ангарских родах *Angaropteridium* и *Angaridium*, гондванских глоссоптеридов и представителем сем. *Corystospermaceae*.

По всем этим причинам палеоботаники уделяют птеридоспермам много внимания. Но хотя количество родов и видов в этой группе стремительно увеличивается, наши познания об общих принципах ее систематики, ее таксономических рамках, основных путях эволюции и соотношении включенных в нее таксонов прогрессируют гораздо медленнее. Эти общие вопросы, помимо общего ботанического интереса, оказывают в конечном счете решающее влияние на определительскую практику, а следовательно, на био­стратиграфию и биогеографию, поскольку времена, когда при стратиграфических и фитогеографических построениях можно было ограничиться набором формальных родов и видов, постепенно уходят в прошлое.

С тех пор как Оливер и Скотт открыли семена на вайях, имеющих папоротниковидный облик, количество растений, отнесенных к «семенным папоротникам», стало быстро расти. При этом исследователи часто относили тот или иной род к птеридоспермам только по той причине, что не находили на листьях спорангиев. В некоторых случаях принадлежность растения к птеридоспермам подтверждалась эпидермальными исследованиями, но часто и этих данных не было. Иногда приходилось относить растения к рассматриваемой группе, руководствуясь лишь методом исключения: ни

к одной из других групп оно не могло принадлежать вследствие той или иной морфологической особенности. В этом смысле подкласс птеридоспермов стал местом средоточения «неприкаянных» родов. Именно так оказались среди птеридоспермов *Syniopteris*, *Laskovskya*, *Iniopteris* и многие другие роды (Основы палеонтологии, 1963). В некоторых случаях удавалось найти на листьях генеративные органы. Но совершенно очевидно, что если они найдены на листьях, принадлежащих заведомо формальному роду, это вовсе не решает вопроса о систематической принадлежности всех видов этого рода.

Если систематика еврамерийских птеридоспермов палеозоя и мезозоя с каждым годом проясняется все больше и больше, то с ангарскими палеозойскими и триасовыми птеридоспермами дело обстоит скорее наоборот. Большой частью они входят в формальные систематические группы, подобранные по признакам чисто внешнего сходства и пригодные лишь для целей элементарной инвентаризации. Кроме того, и сами роды, включенные в эти группы, плохо отграничены друг от друга и от своих морфологических аналогов в иных палеофлористических областях. Не будет преувеличением сказать, что ангарские птеридоспермы изучены хуже, чем были изучены еврамерийские птеридоспермы в последней четверти прошлого века. Анатомическому и эпидермальному строению ангарских палеозойских птеридоспермов не посвящено ни одной серьезной публикации (в Европе такие исследования были начаты еще в середине прошлого века, и сейчас соответствующая библиография насчитывает уже сотни названий). Стабильность номенклатуры ангарских птеридоспермов, наблюдающаяся в течение последних двух десятилетий, связана отнюдь не с их хорошей изученностью, а с устоявшейся традицией во взглядах и незначительным объемом детальных исследований с ботаническим уклоном. Как все это отражается на стратиграфической практике, видно хотя бы из того, что еще в 30-х годах нашего века в Западной Европе выделялось до восьми руководящих комплексов птеридоспермов в интервале от конца намюра до конца карбона, тогда как в ангарской флоре того же возраста намечается не больше двух комплексов.

Много нерешенных спорных вопросов и в систематике мезозойских птеридоспермов. Здесь достаточно вспомнить о роде *Thinnfeldia*, о котором идет речь в статье М. П. Долуденко в этой книге. Плохо изучены триасовые птеридоспермы СССР.

Совершенно очевидно, что построить законченную систему птеридоспермов без привлечения материалов из Советского Союза, на территории которого располагались бореальные флоры, невозможно. Как было сказано, в плане общей систематики подкласса Pteridospermidae эти материалы еще только начинают осваиваться. Поэтому важно с самого начала выбрать правильное методическое направление в работе, чтобы свести к минимуму возможные ошибки и номенклатурную путаницу в дальнейшем. В этом смысле интересно попытаться хоть частично обобщить опыт, накопленный палеоботаникой при изучении разных групп птеридоспермов.

К числу методических вопросов, которые здесь целесообразно обсудить, относятся: 1) комплекс технических приемов; 2) степень детальности в изучении материала; 3) вопросы номенклатурной процедуры и типификации; 4) способы подачи результатов исследования.

Для построения естественной системы птеридоспермов наибольшее значение имеют находки генеративных органов (семян, микроспорангиев), органически связанных с вегетативными частями. Однако опыт палеоботанических исследований показывает, что рассчитывать только на такие находки не приходится. Во-первых, они очень редки, а во-вторых, в отпечатках далеко не всегда удается их однозначно интерпретировать. Поэтому, хотя такие находки и впредь будут служить опорными реперами, сводить в естественную систему все разнообразие вегетативных вайй придется все

же иными путями. Здесь приходят на помощь также анатомические исследования, но связать анатомические типы с родами и видами, обычно встречающимися в виде отпечатков, также большей частью трудно. Поэтому основным методом придется признать эпидермальнo-кутикулярные исследования со всем комплексом технических приемов (приготовление препаратов кутикулы, реплики, перенос фитолеймы на целлюлозную пленку или на стекло, изучение микроструктуры в отраженном свете, люминесцентная микроскопия). Как наглядно показано работами Бартеля (Barthel, 1962) по палеозойским птеридоспермам, Таунроу (Townrow, 1957, 1960), Гарриса (Haggis, 1964) и других исследователей по мезозойским птеридоспермам, эпидермальные исследования позволяют установить родственные связи между отдельными родами и видами и, наоборот, номенклатурно разъединить неродственные растения, оказавшиеся в пределах одного рода. Некоторые формальные роды (*Alethopteris*, *Mariopteris* и др.) после проведения эпидермальных исследований оказались достаточно естественными, а другие (*Sphenopteris* и др.) — совершенно искусственными. В некоторых случаях удается связать роды с тем или иным семейством (*Scytophyllum*, *Callipteris?* subgen. *Feonia* и *Compsopteris*; см. статьи И. А. Добрускиной, С. В. Мейена и А. В. Мигдисовой в этой книге.).

Не менее важную роль могут сыграть и детальные морфологические исследования, значение которых часто недооценивается. В качестве хорошего примера можно привести работу Йостена (Josten, 1962) по невроптеридам из вестфала А-С ФРГ. Тщательно изучив жилкование листьев из различных горизонтов, Йостен показал постепенное появление анастомозов между жилками у *Neuropteris* и переход от этого рода к *Reticulopteris*. Важно то, что эти исследования были проведены с тщательной стратиграфической привязкой исходного материала. Поэтому получившаяся последовательная смена форм в разрезе важна для детальной стратиграфии.

Очевидно, что, когда речь идет о руководящих или характерных растениях для того или иного горизонта, такие исследования приобретают особый смысл. В этом отношении показателен род *Callipteridium*, значение которого для стратиграфии верхнего карбона хорошо известно (Wagner, 1963) и соотношение которого с *Alethopteris*, *Callipteris*, *Mixoneura* и другими родами, имеющими иное геологическое распространение, еще недостаточно ясно. Правда, в последнее время этот вопрос начинает проясняться главным образом благодаря исследованиям Вагнера (Wagner, 1965), который скрупулезно изучил жилкование перышек этих родов, обратив особое внимание на прилегающую к рахису часть перышек.

Последнее обстоятельство особенно важно. История установления *Callipteridium*, *Mixoneura*, *Odontopteris*, *Callipteris* и многих других родов и знакомство с последующими исследованиями, направленными на уточнение их объема, показывают, что жилкование в базальной части перышек имеет принципиальное систематическое значение. Это вполне понятно, так как именно в этой части листа заложены такие константные признаки, как тип ветвления листового следа по выходе его из рахиса. В этом положении нет ничего нового, и исследователи поняли это еще тогда, когда выделяли, например, такие роды, как *Mixoneura* и *Odontopteris*. Однако просмотр с этой точки зрения имеющихся в литературе изображений, описаний и определений показывает, что именно здесь допускается наибольшее количество ошибок и неточностей.

Характерным примером могут служить изображения жилкования у ангарских *Callipteris* в работах М. Д. Залесского (1929; Zalessky, 1934 и др.). На его рисунках неизменно показаны дополнительные жилки, выходящие непосредственно из рахиса по обеим сторонам от средней жилки. Между тем просмотр оригиналов и многих дополнительных образцов показывает, что

в анадромной части перышка ангарских *Callipteris* параллельно рахису идет базальная жилка, акроскопические ветви которой и принимались за дополнительные жилки. Аналогичные ошибки сделаны при описании и изображении кузнецких *Callipteris* (Горелова и Радченко, 1962, стр. 101—104, табл. XIV, фиг. 1; табл. XV, фиг. 8) и во многих других случаях. Интересно, что та же ошибка была допущена, как это показано Е. Л. Лебедевым (1965), при изучении цикадового *Heilungia*.

Изучение таких деталей жилкования часто сопряжено с трудностями из-за сохранности материала. Нередко при захоронении перышки слегка сдвигаются в сторону рахиса и базальная анадромная жилка сливается с ним, отчего ее акроскопические ветви приобретают вид дополнительных жилок. Однако внимательное изучение перышек по обе стороны от рахиса на отпечатке и противоотпечатке обычно позволяет вскрыть первичную структуру. Очень помогает смачивание образца ксилолом или спиртом, а иногда и перенесение фитолеймы на стекло или целлюлозную пленку.

Но нередко дело вовсе не в сохранности материала, а просто в неточностях наблюдения, чреватых серьезными ошибками стратиграфического и биогеографического порядка. Наглядный пример тому — отнесение к роду *Alethopteris* папоротниковидных растений из пермских отложений Индии. В работах Магешвари и Пракаш (Maheshwari, Prakash, 1964—1965) и Суранге (Surange, 1966) изображены образцы, отнесенные к *Alethopteris*, причем на рисунках и средние, и боковые жилки перышек показаны без избегания, а дополнительные жилки выглядят как прямые линии и выходят прямо из рахиса. Изучение оригиналов в музее Палеоботанического института им. Б. Сани в Лакхнау показало, что в действительности дополнительные жилки у этих растений или отсутствуют вовсе, или в крайнем случае есть только в катадромной части перышка. Средняя жилка оказалась сильно избегающей. Иными словами, отнесение этих остатков к *Alethopteris* становится неверным, они больше похожи на *Pecopteris*. Если учесть, что род *Alethopteris* характеризует каменноугольные отложения с еврамерийской флорой, то такое ошибочное определение вполне может навести на мысль о присутствии в пермской гондванской флоре древних еврамерийских элементов.

Изучение деталей жилкования позволяет предложить надежные критерии для подразделения широких искусственных родов на более узкие и более естественные роды. Такие исследования на папоротниках были проведены Вагнером (Wagner, 1958—1959 а, б), который по типу ветвления боковых жилок выделил в пределах *Pecopteris* два самостоятельных рода *Lobopteris* и *Polymorphopteris* (рисунок на стр. 11). Вагнер считает, что последовательность ветвления боковых жилок — устойчивый признак большой систематической ценности. Интересно проверить эти наблюдения на жилковании перышек птеридоспермов.

То, что существующие формальные роды птеридоспермов могут быть сужены, если учесть особенности жилкования, видно на примере *Odontopteris*. К этому роду сейчас относятся листья, обладающие большим количеством дополнительных жилок по обе стороны от средней жилки, в типичных случаях почти не выраженной (*Odontopteris subcrenulata* Rost var. *subcrenulata*: Remy et Remy, 1959, фиг. 163), и листья, у которых в катадромной части наблюдается пучок жилок, образующийся из одной жилки, причем последняя выходит не из рахиса, а из сильно избегающей средней жилки (*Odontopteris Jeanpaulii* P. Vertr.: там же фиг. 161).

Во всех случаях при более детальном изучении дополнительного материала возникают серьезные трудности таксономического и номенклатурного порядка, ибо сплошь и рядом на типовом материале соответствующие детали не могут быть изучены или сам типовой материал недоступен. Применительно к эпидермальным исследованиям этот вопрос разбирается на примере

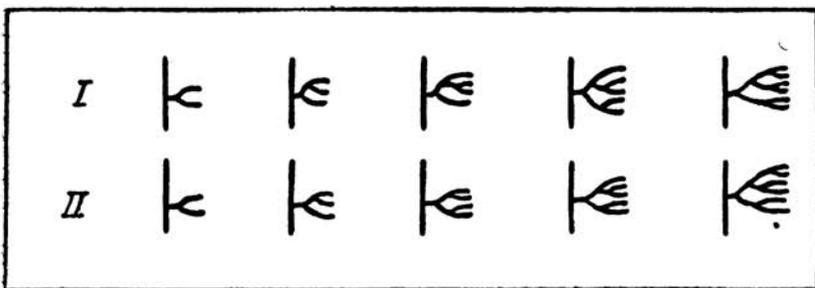


Рисунок. Схема, иллюстрирующая развитие группы жилок у папоротников *Lobatopteris* Wagner (I) и *Polymorphopteris* Wagner (II); характерной является третья фаза (по Wagner, 1958—1959 б)

Zamiopteris (см. статью С. В. Мейена в этой книге). Очевидно, что предлагаемая там номенклатурная процедура применима и при детальном морфологическом исследовании. В некоторых случаях, по-видимому, целесообразно ограничить широкое употребление родовых названий, в основе которых лежит утраченный или очень плохой сохранившийся типовой материал. Именно так обстоит дело с родом *Aipteris* Zal., о котором идет речь в статье И. А. Добрускиной (см. ниже). Однако иногда вопрос может быть решен изучением тщательно подобранного дополнительного материала. В этом отношении интересно предложение В. Реми и Р. Реми (Remy W., Remy R., 1964), которые считают необходимым ввести в палеоботаническую практику, помимо узаконенных кодексом номенклатурных типов, серию «типоидов», имеющих преимущественно таксономический смысл и являющихся тем материалом, который позволяет изучить признаки, не наблюдаемые на номенклатурном типе. В. Реми и Р. Реми предлагают различать среди типоеидов три группы экземпляров: 1) топотипоеиды, т. е. образцы, происходящие из того же обнажения и слоя, что и голотип; 2) синхротипоеиды, т. е. образцы, происходящие из заведомо тех же слоев или горизонтов, что и голотип, причем в пределах регионально ограниченного бассейна; 3) асинхротипоеиды, т. е. образцы, происходящие из отложений другого возраста и (или) другого района.

Не меньшие, если не большие, трудности при детальном исследовании и установлении новых таксонов вызывают вопросы типификации. В распоряжении палеоботаника практически никогда не бывает образцов, на которых можно проследить одновременно и общую конструкцию вайи, и детали жилкования, и строение эпидермы. Поэтому выбор голотипа нового вида или заменяющего типа уже известного вида ставит исследователя перед вопросом, чему отдать предпочтение. Рецепта на все случаи здесь, разумеется, быть не может, но, учитывая возрастающую роль эпидермальных методов в палеоботанических исследованиях, все же приходится выбирать в качестве типов образцы, на которых можно видеть эпидермальное строение и детали жилкования перышек. Как показали работы Розельта (Roselt, 1962) и других исследователей, тщательно изучив большое количество фрагментарных остатков, можно в конечном счете воссоздать общий облик вайи и даже растения в целом. И наоборот, крупные экземпляры с хорошо видимым общим обликом вайи, но плохо сохранившимися деталями, являясь типом, часто ставят исследователей перед серьезными номенклатурными трудностями.

Последнее, что целесообразно здесь рассмотреть, это некоторые аспекты подачи результатов исследований в публикациях. Правильные видовые определения, без которых невозможна современная стратиграфия, стали совершенно невыполнимыми по схематическим рисункам и недостаточно

четким фотографиям. Именно поэтому в последние годы все настойчивее звучат призывы к палеоботаникам сопровождать свои описания достаточно показательными иллюстрациями и сами описания делать более полными. В последнее время появилось несколько статей, в которых даются примерные схемы описания структуры листьев, а также упорядочивается терминология (Remy W., Remy R., 1964; Doubringer, Remy, 1964; Tsyon, 1960; Мейен, 1965; и др.). Нельзя сказать, чтобы эти призывы и публикации уже принесли должный эффект, ибо в литературе то и дело приходится сталкиваться с настолько грубыми и схематичными рисунками, что целесообразней было бы их вовсе не публиковать, чтобы не сбивать с толку читателя. Тем не менее некоторый рост количества детальных описаний с хорошими изображениями все же наблюдается. В качестве образца можно назвать работы, публикуемые группой палеоботаников, работающих под руководством Д. Д. Панта (Аллахабад).

Изложенные выше методические нормы делают современные палеоботанические исследования более трудоемкими. Однако, как можно видеть на многочисленных примерах, это дополнительное вложение труда быстро окупается в биостратиграфической практике. И наоборот, поверхностное изучение материала неизбежно ведет к стратиграфическим ошибкам, часто очень крупным. Именно так получилось, когда Дикс (Dix, 1934) отнесла к верхнему карбону (стефану) отложения, в действительности принадлежащие к вестфалу Д (Wagner, 1964). Неверное определение *Angaropteridium*, вызванное невниманием к особенностям жилкования, из воркутской серии Печорского бассейна неоднократно служило аргументом в пользу пермского возраста нижнебалахонской серии Кузбасса (Меннер, Мейен, 1964). Часто детальные исследования позволяют подтвердить стратиграфическую ценность рода или вида, в которой возникали сомнения. Именно так было с родом *Callipteris*, виды которого ошибочно указывались из каменноугольных отложений.

Недостаточно тщательные исследования приводят и к ошибкам в фитогеографических воззрениях. Например, В. А. Хахлов (1931) отнес к *Giantopteris* растения, в действительности принадлежащие новому роду (впоследствии они были отнесены к *Comia*). Это привело А. Н. Криштофовича (1936) к неправильным выводам о характере связи ангарской и катазиатской флор в перми. Аналогичная ошибка была допущена в свое время И. А. Петунниковым (1909), который отнес к одному роду индийский *Neuropteridium validum* Feistm. и свой вид *N. sibiricum*. Это мнение Петунникова прочно вошло в литературу; и после того, как Готаном был установлен род *Gondwanidium* для индийского вида, ангарский *N. sibiricum* также был включен в этот род. До последнего времени *Gondwanidium* неизменно фигурирует в качестве общего элемента гондванской и ангарской флор (Шведов, 1964) и неоднократно использовался для возрастной корреляции обеих флор (Залесский, 1938; Нейбург, 1954; и др.). В то же время сходство между *G. validum* и *G. sibiricum* наблюдается лишь в общей конструкции вайи, тогда как и размеры элементов вайи, и жилкование перышек сильно отличаются, на что М. Ф. Нейбург (1948) указывала уже давно. Эти различия достаточно существенны, чтобы выделить *Gondwanidium sibiricum* и смежные с ним виды в особый род (*Paragondwanidium* S. Meyen).

В короткой статье трудно дать исчерпывающий анализ всех аспектов изучения птеридоспермов. Мы знаем об этой архистратиграфической группе растений уже довольно много, однако неизмеримо больше предстоит узнать. В практическом значении этих знаний не приходится сомневаться. Совершенно очевидно также, что без тщательных и трудоемких исследований здесь не обойтись.

- Горелова С. Г., Радченко Г. П. 1962. Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области.— В кн.: «Материалы к флостратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области». Л. Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, 79.
- Залесский М. Д. 1929. Пермские растения с р. Малой Сицы в Сучанском районе.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 2.
- Залесский М. Д. 1938. О климатических поясах земного шара в карбоне и в перми.— В кн.: «Проблемы палеонтологии», т. 4. М., Изд-во МГУ.
- Криштофович А. Н. 1936. Основные пути развития флоры Азии.— Ученые записки ЛГУ, серия геол.-почв.-геогр., 89, вып. 2.
- Лебедев Е. Л. 1965. Позднеюрская флора реки Зеи и граница юры и мела.— Труды ГИН АН СССР, вып. 125.
- Мейен С. В. 1965. О классификации дисперсных кутикул.— Палеонтол. ж., № 4.
- Меннер В. В., Мейен С. В. 1964. К вопросу об истории установления возраста угленосных отложений Кузбасса.— Изв. АН СССР, серия геол., № 5.
- Нейбург М. Ф. 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна.— В кн.: «Палеонтология СССР», т. 12, ч. 3, вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Нейбург М. Ф. 1954. Опыт флостратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангариды и Гондваны (Индия).— В кн.: «Вопросы геологии Азии», т. I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. 1963. М., Госгеолтехиздат.
- Петуников И. А. 1909. Несколько слов о Судженском угольном месторождении.— Ежегодник по геол. и минерал. России, 11, вып. 6—7.
- Хахлов В. А. 1931. Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна.— Труды Научно-исслед. ин-та Востокугля, серия Г, вып. 4.
- Шведов Н. А. 1964. Некоторые данные о распространении гондванских элементов флоры на Ангарском материале.— В кн.: «Гондвана». М., изд-во «Наука». (Международ. геол. конгресс. XXII сессия. Докл. сов. геол. Проблема 9).
- Barthel M. 1962. Epidermisuntersuchungen an einigen inkohlenen Pteridospermenblättern des Oberkarbons und Perms.— Geologie, 11, Beiheft 33.
- Dix E. 1934. The sequence of floras in the Upper Carboniferous, with special reference to South Wales.— Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 57, pt. 3, N 33.
- Doubinger J., Remy W. 1964. Entwurf für eine einheitliche diagnostische Beschreibung von Kutikulen.— Fortschr. Rheinland und Westfalen, 12.
- Harris T. M. 1964. The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. London.
- Josten K. H. 1962. Neuropteris semireticulata, eine neue Art als Bindeglied zwischen dem Gattungen Neuropteris und Reticulopteris.— Paläontol. Z., 36, N 1—2.
- Maheshwari H. K., Prakash G. 1964—1965. Studies in the Glossopteris flora of India — 21. Plant megafossils from the Lower Gondwana exposures along Bansloi river in Rajmahal Hills, Bihar.— Palaeobotanist, 13, N 2.
- Remy W., Remy R. 1959. Pflanzenfossilien. Ein Führer durch die Flora des limnisch-entwickelten Paläozoikums. Berlin.
- Remy W., Remy R. 1964. Die Typenmethode in der Paläobotanik und ihre vorgesehene Erweiterung in taxonomischer Hinsicht.— Nova Hedwigia Z. Kryptogamenkunde, 8.
- Roselt G. 1962. Untersuchungen zur Gattung Callipteris.— Freiburger Forschungsh., C, 131.
- Surange K. R. 1966. Indian fossil Pteridophytes. New Delhi, Council Sci. and Industr. Res., Botanical Monograph, N 4.
- Townrow J. A. 1957. On Dicrodium, probably a Pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus.— Trans. Geol. Soc. South Africa, 60.
- Townrow J. A. 1960. The Peltaspermeaceae, a Pteridosperm family of Permian and Triassic age.— Palaeontology, 3, pt. 3.
- Tryon R. 1960. A glossary of some terms relating to the fern leaf.— Taxon, 9, N 4.
- Wagner R. H. 1958—1959a. Pecopteris pseudobucklandi Andrae and its generical affinities.— Meded. Geol. stichting, nieuwe ser., N 12.
- Wagner R. H. 1958—1959b. Some stephanian pecopterids from NW Spain.— Meded. Geol. stichting, nieuwe ser., N 12.
- Wagner R. H. 1963. Sur les Callipteridium du Westfalen supérieur et du Stefanien.— Compt. rend. Acad. sci. Paris, 257, N 3.
- Wagner R. H. 1964. Stephanian floras in NW Spain, with special reference to the Westphalian D — Stephanian A boundary. Dans: «Compte rendu 5-e Congrès international pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère», t. 2. Paris.
- Wagner R. H. 1965. Stephanian B flora from the Cifera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers. III. Callipteridium and Alethopteris.— Notas y comunicaciones Inst. geol. min. de Espana, N 78.
- Zallessky M. D. [Залесский М. Д.] 1934. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Pétchora, I.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 2—3.

М. П. ДОЛУДЕНКО

О СООТНОШЕНИИ РОДОВ
PACHYPTERIS И *THINNFELDIA*

При обработке огромного количества отпечатков птеридоспермов средне- и верхнеюрских отложений Кавказа автору пришлось не раз столкнуться с вопросом о том, к какому из двух родов — *Pachypteris* или *Thinnfeldia* их относить. Изучение литературы показало, что ни у одного из авторов, изучавших эти роды, нет четких и безоговорочных признаков для их разделения. Поэтому нам пришлось самым тщательным образом исследовать все, что написано о родах *Pachypteris* и *Thinnfeldia*, чтобы выработать свою точку зрения по этому вопросу. Кроме того, были сделаны препараты кутикулы и изучено строение эпидермиса и морфология листьев *Pachypteris lanceolata* Brongn. и *P. papillosa* (Thomas et Bose) Harris из байоса Йоркшира (Англия); *P. lanceolata* из отложений, переходных от бата к келловее, близ г. Краснодара; *Thinnfeldia decurrens* Schenk и *Th.* sp. из нижнего лейаса Франконии (ФРГ). Отпечатки *Pachypteris lanceolata* из Англии были присланы автору Т. М. Харрисом. Образцы *P. lanceolata* и *P. papillosa* получены Ботаническим институтом АН СССР из Британского музея; и мы имели возможность изучить и сфотографировать их благодаря любезной помощи Г. В. Делле и В. А. Самылиной. Отпечатки *P. lanceolata* из Краснодара хранятся в ГИНе АН СССР у В. А. Вахрамеева, отпечатки *Thinnfeldia decurrens* и *Thinnfeldia* sp. хранятся у С. В. Мейена также в ГИНе АН СССР. Нами просмотрены препараты кутикулы *Thinnfeldia vulgaris* Ргуп. из рэта Восточного Урала, переданные нам В. П. Владимирович.

Остановимся сначала на истории родов. Род *Pachypteris* был установлен Броньяром (Brongniart, 1828, стр. 166), который дает следующий диагноз этого рода: «Листья перистые или дваждыперистые с цельными кожистыми перышками без жилок или с одной жилкой, с перетянутым основанием и не приросшие к стержню». Броньяр описывает два вида этого рода — *Pachypteris lanceolata* и *P. ovata* из байоса Йоркшира (Англия) (Brongniart, 1828, табл. 45, фиг. 1—2). Тип рода *P. lanceolata* изображен на табл. I, 1, 2.

В 1852 г. Эттингсхаузен (Ettingshausen, 1852, стр. 2) основывает свой род *Thinnfeldia* со следующим диагнозом: «Стебель вальковатый или крыленный, листья двурядные, расположенные супротивно, ромбические, овальные, ланцетные или линейные. Жилкование веерное или перистое». Он описывает четыре вида: *Thinnfeldia rhomboidalis* (табл. I, 5) и *T. speciosa* (табл. I, 4) из лейаса Баната (Румыния), *T. münsteriana* и *T. parvifolia* из лейаса ФРГ и ГДР. Основным отличием своего нового рода *Thinnfeldia* от *Pachypteris* Brongn. Эттингсхаузен считает характер жилкования. Он пишет (Ettingshausen, 1852, стр. 3), что большое различие между этими двумя родами

состоит в их внешнем виде, а также и в жилковании, поскольку перышки листьев рода *Pachypteris* имеют сильно выступающие средние жилки и не имеют никаких боковых жилок. Жилкование же листьев *Thinnfeldia*, согласно диагнозу Эттингсхаузена, веерное или перистое.

Уже в 1855 г. Андре (Andrae, 1855) высказывает мысль о том, что род *Thinnfeldia* не отличается от ранее установленного Броньяром рода *Pachypteris* и является синонимом последнего. Он приводит изображения новых отпечатков *T. rhomboidalis* Ettingsh. (Andrae, 1855, табл. XI, фиг. 6; табл. XII, фиг. 7—9) и переименовывает *T. rhomboidalis* Ettingsh. в *Pachypteris thinnfeldi* Andrae, а *T. speciosa* Ett. в *Pachypteris speciosa* (Ettingsh.) Andrae. Этой точке зрения следовал и Натхорст, который в своих более ранних работах (Nathorst, 1875, 1876, 1878) использовал этот род и даже выделил два новых вида: *T. nordenskioldii* (Nathorst, 1876) и *T. rotundata* (Nathorst, 1878). Однако позже Натхорст (Nathorst, 1880) присоединяется к мнению Андре о тождестве родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia* и о приоритете рода *Pachypteris* Brongn; он обозначает два вида *Thinnfeldia* как *Pachypteris*: *P. (Thinnfeldia) cf. decurrens* и *P. (Thinnfeldia) rhomboidalis*, а *Pachypteris ovata* — как *Pachypteris (Thinnfeldia) ovata*.

Однако большинство других авторов принимает род *Thinnfeldia*. В 1867 г. Шенк описал из нижнего лейаса Франконии четыре новых вида *Thinnfeldia*: *T. decurrens*, *T. obtusa*, *T. saligna*, *T. laciniata*, а также *T. rhomboidalis* Ettingsh. Здесь же он приводит рисунок эпидермиса *T. decurrens* (Schenk, 1867, табл. XXVI, фиг. 4, 5), *T. obtusa* (там же, табл. XXVI, фиг. 7—8, по-видимому, верхнего эпидермиса), *T. rhomboidalis* (там же, табл. XXVII, фиг. 7—8), *T. saligna* (там же, табл. XXVII, фиг. 11—12) и *T. laciniata* (там же, табл. XXVIII, фиг. 3—4).

В последующие годы был описан ряд новых видов обоих родов: *T. incisa* Sap. (Saporta, 1873), *T. nordenskioldii* Nath. (Nathorst, 1876), *T. indica* Feistm. (Feistmantel, 1877), *T. schwarzi* Goth., *T. hatrmanniana* Goth., *T. bellhofensis* Goth., *T. rhomboidalis f. speikernensis* Goth. (Gothan, 1912), *T. constricta* Halle (Halle, 1913), *Pachypteris specifica* Feistm. (Feistmantel, 1876), *P. dalmatica* Kerner (Kerner, 1895) и ряд других.

Интересно отметить, что некоторые виды одни авторы относят к *Thinnfeldia*, а другие — к *Pachypteris*. Так, например, *T. incisa* Sap. Сапорта (Saporta, 1873, 1891) относил к *Thinnfeldia*, а Антевс (Antevs 1914) и Френгелли (Frenguelli, 1943) — к *Pachypteris*. *T. bellhofensis* Goth. и *T. rhomboidalis* Ettingsh. f. *speikernensis* Goth. Готан (Gothan, 1912) относил к роду *Thinnfeldia*, а Антевс и Френгелли — к *Pachypteris*. *T. rhomboidalis f. major* Racib. Рациборский (Raciborski, 1894) относил к роду *Thinnfeldia*, а Реймановна (Reymanówna, 1963) — к роду *Pachypteris*, *T. decurrens* Schenk Шенк и большинство других авторов относили к *Thinnfeldia*, а Натхорст (Nathorst, 1880) — к *Pachypteris*. *T. rhomboidalis* Ettingsh. и *T. speciosa* Ettingsh. большинство авторов относили к *Thinnfeldia*, а Андре (Andrae, 1855) — к *Pachypteris*. Эти примеры можно было бы продолжить.

По мере накопления материала и появления все новых и новых видов возникла необходимость разобраться в этих родах. К таким работам относятся широкоизвестные работы Готана (Gothan, 1912, 1914) и Антевса (Antevs, 1914), а также большая сводка Френгелли (Frenguelli, 1943), в которой он дает критический обзор родов, относимых им к «серии *Thinnfeldia*», и, в частности, родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia*. Поскольку эта сводная работа, в которой обобщен весь известный к тому времени материал по этим родам, написана на испанском языке, что затрудняет знакомство с ней, автор считает возможным подробнее остановиться на кратком ее изложении.

Френгелли, используя добавления и уточнения, внесенные в характеристику рода *Thinnfeldia* работами Шенка (Schenk, 1867), Шимпера (Schimper, 1869), Сапорта (Saporta, 1873) и Фейстмантеля (Feistmantel, 1877), так сформулировал диагноз рода *Thinnfeldia*: «Листья кожистые, простоперистые,

преимущественно перистонадрезанные, перышки очередные или супротивные, продолговатые, яйцевидно-ланцетные или укороченные, цельные, на верхушке выемчатые или, реже, надрезанные; основание избегающее, верхушка сросшаяся; главная жилка четкая, к верхушке теряющаяся в дихотомически или просто разделенных очень тонких жилках; вторичные жилки отходят под весьма острым углом; они косо восходящие, преимущественно дихотомирующие, выходящие в край» (Frenguelli, 1943 стр. 235).

Френгелли полагает, что это очень четкий и ясный диагноз, в котором речь идет о простоперистых листьях с перьями различной формы, но всегда с нижним нисходящим базальным краем и жилкованием алетоптероидного типа. Нижние и средние перья отпечатков в своей нисходящей части могут спускаться вдоль стержня до тех пор, пока не достигнут соседнего перышка, образуя, таким образом, окрыленный стержень, верхние перышки в каждом случае сближаются, пока не сольются. Всякая ссылка на разветвление стержня, а также на существование промежуточных перышек и одонтоптероидное жилкование исключается.

Однако, указывает Френгелли, впоследствии под названием *Thinnfeldia* начинают описывать формы, которые заставляют менять этот четкий диагноз. Фейстмантель (Feistmantel, 1878) начинает вводить в *Thinnfeldia* отпечатки с раздвоенным стержнем и дваждыперистыми и перистыми ветвями. Фонтен (Fontaine, 1889) включает в него отпечатки с дважды- и триждыперистым стержнем. За ними следуют и многие другие авторы.

В 1912 г. Готан (Gothan, 1912) выделяет отпечатки с раздвоенным стержнем в новый род *Dicroidium*, а в роде *Thinnfeldia* оставляет дваждыперистые и простоперистые листья, перья которых имеют одноптероидное жилкование. Затем он ограничивает это расширение первоначального диагноза, указывая, что *Thinnfeldia* имеет отпечатки часто простоперистые и редко дваждыперистые с перьями алетоптероидного и одонтоптероидного жилкования (Gothan, 1914); однако это не мешает ему ввести в *Thinnfeldia* такие дваждыперистые формы, как *T. rhomboidalis* forma *speikernensis* (Gothan, 1914, табл. 24, фиг. 1) и *T. rhomboidalis* (там же, табл. 23, фиг. 1), которые, вероятно, являются листьями *Pachypteris*. За ним следует и Антевс (Antevs, 1914).

Далее Френгелли пишет, что сам он включает в род *Thinnfeldia* листья, черты которых строго соответствуют приведенному выше диагнозу. Френгелли исключает все листья с разветвленным стержнем, т. е. дважды-, триждыперистым или раздвоенным стержнем, с промежуточными перышками или без них и листья с перышками, имеющими одонтоптероидное или сетчатое жилкование. В конце этого раздела он приводит список характерных, по его мнению, видов рода *Thinnfeldia* из рэтских и нижнелейасовых отложений. Этот список включает: *T. rhomboidalis* Ettingsh., *T. decurrens* (Fr. Braun) Schenk, *T. obtusa* Schenk, *T. major* (Racib). Antevs, *T. nordenskiöldi* Nath., *T. speciosa* Ettingsh., *T. indica* Feistm., *T. constricta* Halle и *T. polymorpha* (Fr. Braun) Antevs.

В главе, посвященной разбору рода *Pachypteris*, Френгелли, приведя диагноз Броньяра, отмечает, что тип рода *Pachypteris* — *P. lanceolata* (включая *P. ovata* в качестве синонима последнего) был описан Броньяром по фрагментам, которые не могли дать полного представления о форме и структуре листа. Неудобства, которые происходили из-за этого, общеизвестны. Андре (Andrae, 1855) и Натхорст (Nathorst, 1880) отождествляли *Thinnfeldia* с *Pachypteris* и по праву приоритета включали виды первого во второй. Другие авторы определяли как *Thinnfeldia* виды, которые относятся к *Pachypteris*. Шимпер, например (Schimper, 1869), признает *Pachypteris* как законный род, но причисляет к нему в качестве синонима род *Dichopteris* Zigno. Сапорта (Saporta, 1873) искажает понимание рода *Pachypteris* и почти уничтожает его, чтобы основать свой род *Scleropteris*.

Большая заслуга Галле (Halle, 1913) и Антевса (Antevs, 1914), по мнению Френгелли, заключается в том, что они установили четкое разделение отличительных признаков *Pachypteris*, *Thinnfeldia* и некоторых других исходных родов.}

Во-первых, отмечает Френгелли, Антевс и Галле подтвердили мнение Андре, Натхорста и других авторов относительно тождества между перышками *Pachypteris* и *Thinnfeldia*, признавая, что весьма различная степень четкости жилкования в обоих родах зависит только от структуры соответствующих листовых пластинок. Однако они отмечают, что в то время как перышки *Thinnfeldia* должны иметь относительно грубое жилкование и выдающиеся под кожистым краем (каймою) жилки, перышки *Pachypteris* имеют жилкование (особенно боковые жилки) более тонкое, жилки погружены в более глубокую суккулентную сочную паренхиму.

Во-вторых, продолжает Френгелли, оба автора, и особенно Антевс, подчеркивают, что хотя в видах *Pachypteris*, в противоположность *Thinnfeldia*, жилкование обычно очень неясное, бывают точно определенные случаи, когда само жилкование относительно ясное. В качестве примера Антевс приводит экземпляр, опубликованный Сапортой (Saporta, 1891, стр. 393, табл. 281, фиг. 1) под названием *Thinnfeldia incisa*.

В заключение Галле и особенно Антевс подчеркивают различную форму ветвления листьев. В то время как листья *Thinnfeldia* являются простоперистыми, листья *Pachypteris* дважды- и триждыперистые.

Таким образом, пишет Френгелли, у нас есть ряд отличительных признаков, которые, если их рассматривать в отдельности, могут казаться маловажными, но в совокупности помогают четко отделить род *Pachypteris*. Среди них наиболее характерным признаком, придающим листьям *Pachypteris* вид, совершенно отличный от впечатков *Thinnfeldia*, является разветвление стержня.

Полностью отвергнув работы Дю Тойта (Du-Toit, 1927), которые, по мнению Френгелли, способствовали лишь усложнению вопроса, он дает новый диагноз рода *Pachypteris*: «Листья дваждыперистые (иногда триждыперистые) — главный стержень толстый, полосчатый; перья свободные, перистонадрезанные, чередующиеся или почти супротивные, иногда с очень мелкими промежуточными перышками; перышки толстые, кожистые, (возможно, преимущественно мясистые); часто супротивные, яйцевидные, продолговатые или ланцетные; основания более или менее перетянутые, иногда даже почти черешковидные, более или менее сливающиеся; жилки погруженные, преимущественно слабозаметные; средняя жилка прямая, боковые простые или дихотомирующие, слегка расходящиеся» (Frenquelli, 1943, стр. 241). В конце главы Френгелли приводит список главных видов *Pachypteris*, который включает: *P. lanceolata* Brongn., *P. speikernensis* (Goth), *P. specifica* Feistm., *P. dalmatica* Kerner, *P. hallei*, *P. dalmatica* Halle (но не Кернера!), *P. incisa* (Sap). Antevs, *P. bellhofensis* (Goth.) Antevs, *P. obtusiloba* Sap.

Итак, согласно Френгелли, роды *Thinnfeldia* и *Pachypteris* имеют четкие признаки, по которым их легко различить. Листья *Thinnfeldia* — простоперистые, перышки с четким жилкованием алетоптероидного типа и с неизбегающим основанием. Промежуточные перышки отсутствуют. Листья *Pachypteris*, наоборот, дважды перистые (иногда триждыперистые), перышки с прямой средней жилкой и со слабо выраженными боковыми, с более или менее перетянутым или черешковидным основанием. Часто имеются промежуточные перышки.

Выше мы изложили суть работы Френгелли, не давая ее критического разбора, к которому вернемся в дальнейшем. Здесь отметим лишь одно обстоятельство, которое подчеркивал Френгелли и другие авторы — фрагментарность образца, принятого Броньяром за тип рода *Pachypteris* — *P. lanceolata*, по которому трудно было себе представить морфологию листьев

этого рода в целом и сравнивать с ним хорошо сохранившиеся листья рода *Thinnfeldia*.

Род *Pachypteris* был фактически возрожден работами Томаса (Thomas, 1954), который собрал новые отпечатки листьев *P. lanceolata* в Йоркшире, дал более полную характеристику этого вида и рода и коротко описал строение эпидермиса листьев.

Приведенные изображения (рис. 1—3) *P. lanceolata* (Thomas, 1954) хорошо иллюстрируют описание.

В 1958 г. В. А. Вахрамеев и В. А. Самылина (1958) описали лист *Pachypteris lanceolata* с Северного Кавказа из отложений, переходных от бата к келловью. Этот отпечаток, по свидетельству авторов, поразительно похож на английские отпечатки этого вида как по внешним морфологическим признакам, так и по строению эпидермиса.

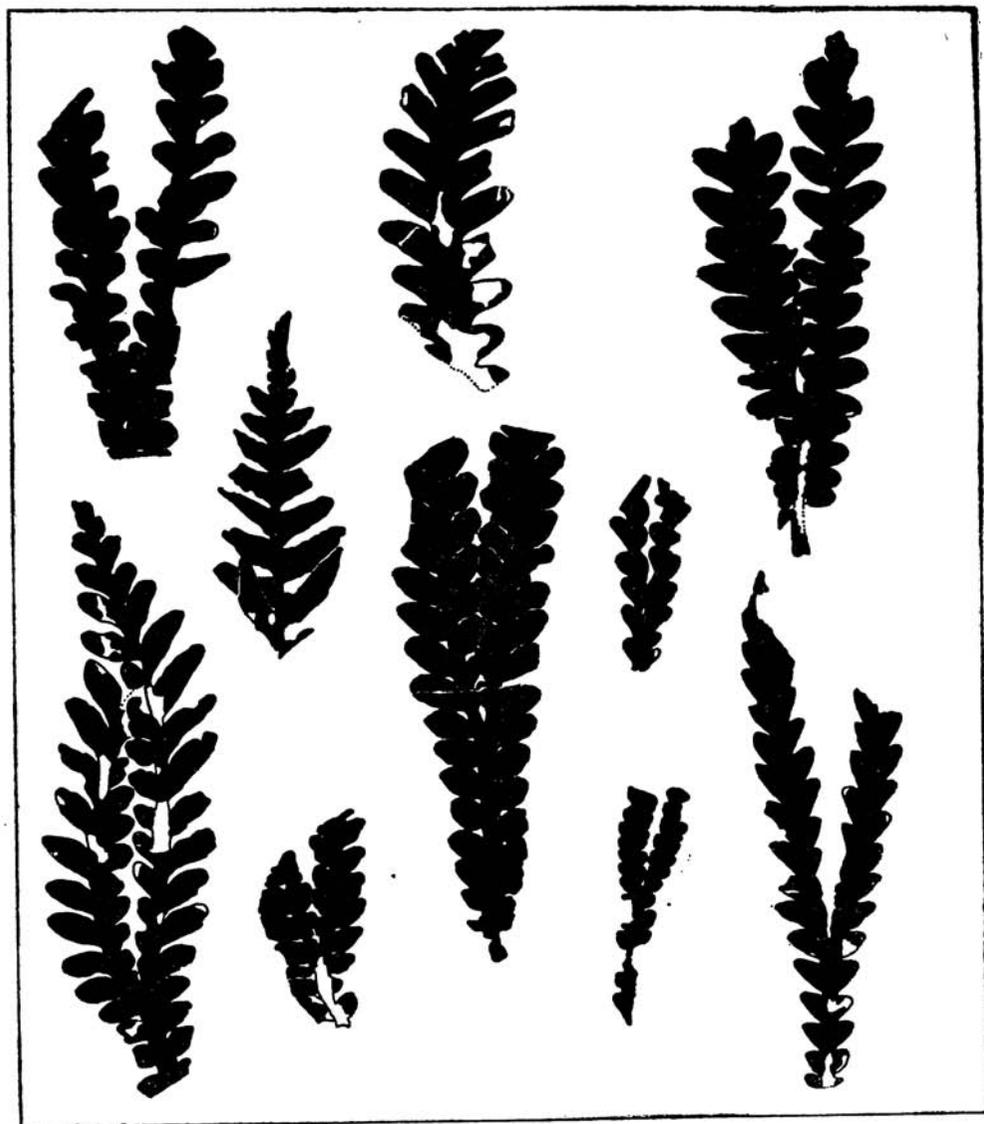


Рис. 1. Листья *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan, $\times 0,8$
(по Townrow, 1957)

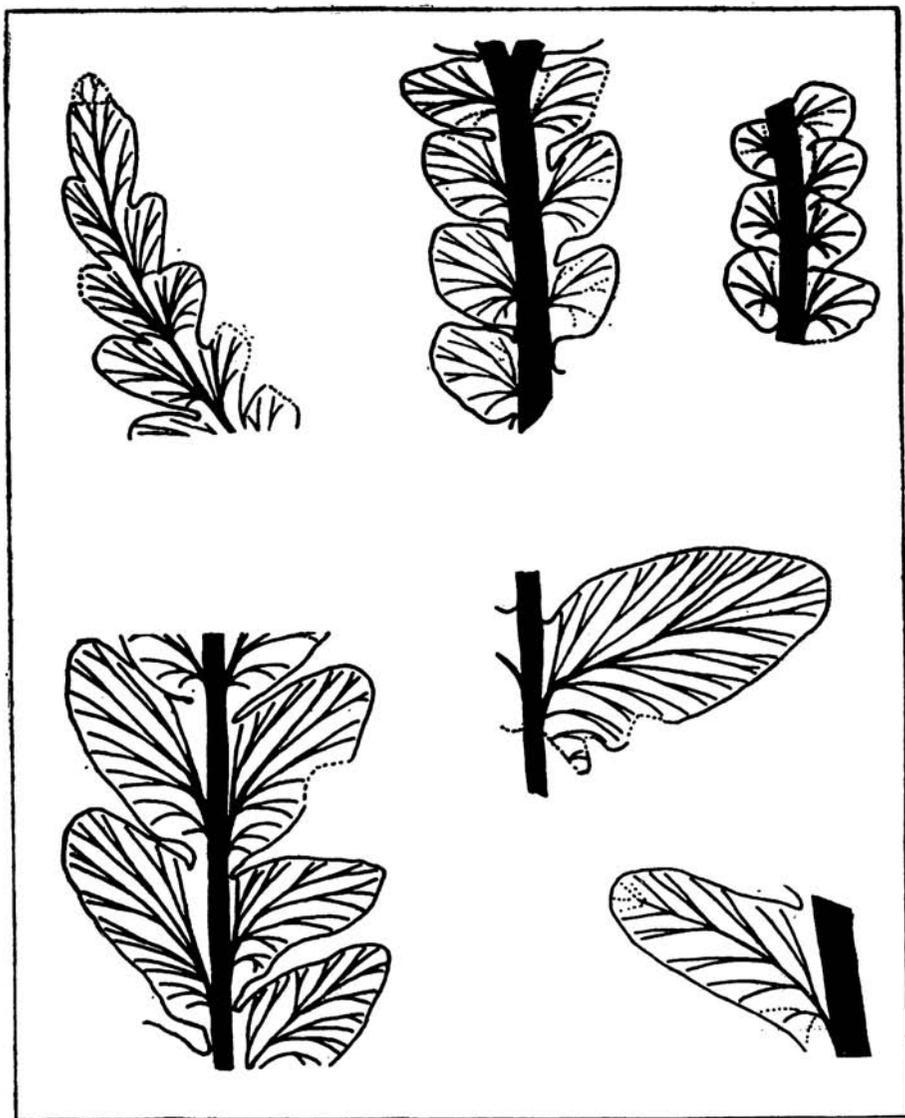


Рис. 2. Жилкование листьев *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan, $\times 2$
(по Townrow, 1957)

В 1962 г. Н. П. Гомолицкий, В. В. Курбатов и Т. А. Сикстель описали листья *P. lanceolata* и их эпидермальное строение из батских и келловейских отложений Гиссарского хребта. В 1963 г. З. Е. Баранова, А. Т. Буракова и Н. Б. Бекасова описали этот же вид, не дав, однако, его эпидермальной характеристики, из юрских отложений Туаркыра.

И, наконец, в 1964 г. Харрис (Harris, 1964) очень подробно изучает и описывает многочисленные отпечатки *P. lanceolata* из бата и байоса Англии, снабдив описание многочисленными рисунками и несколькими фотографиями. В род *Pachypteris* Харрис включает два вида: *P. lanceolata* Brongn. и *P. papillosa* (Thomas et Bose) Harris. Последний вид был отнесен ранее Томасом и Босом (Thomas, Bose, 1955) к выделенному ими роду *Pachydermophyllum*. В этой же работе Харрис (Harris, 1964, стр. 121—122) приводит расширенный диагноз рода *Pachypteris*: «Листья удлиненные,

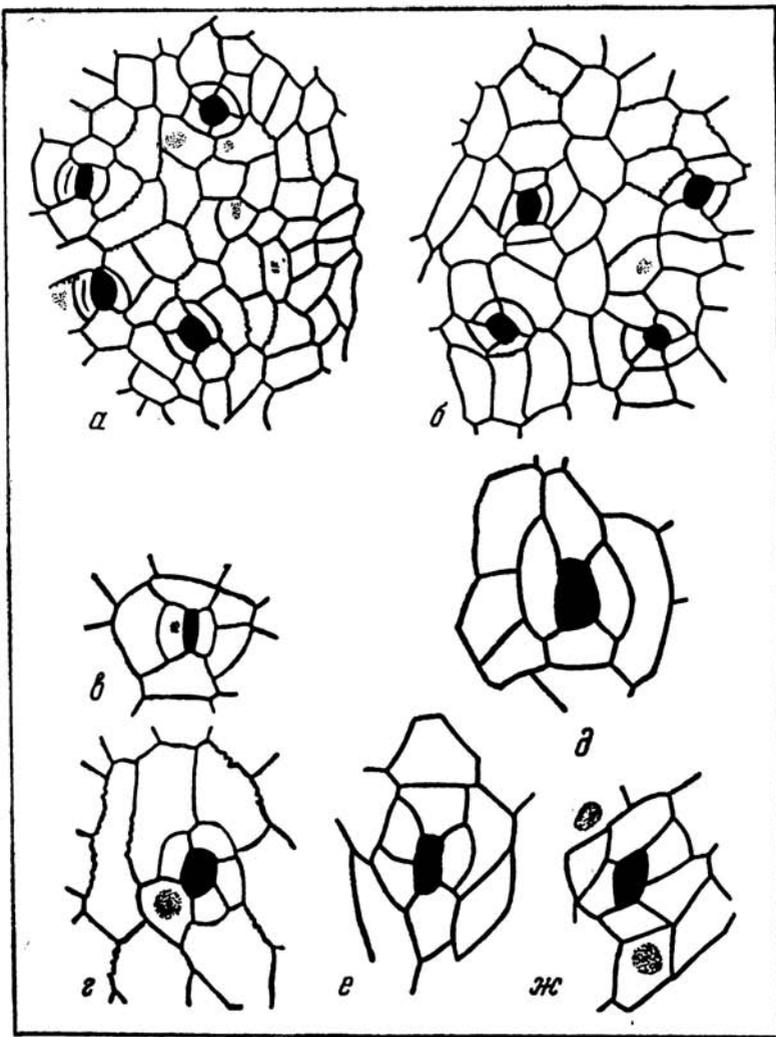


Рис. 3. Строение эпидермиса листьев *Dicroidium*.

а — г — *D. odontopteroides* (Morris) Gothan, $\times 200$
 д — ж — *D. hughesi* (Feistm.) Gothan $\times 200$ (no Lele, 1961)

однажды- или дваждыперистые, черешковые. Главный стержень не вильчатый, тонкополосчатый; стержни перьев или листовые сегменты отходят сбоку или несколько выше бокового края, но оставляя некоторую часть верхней поверхности свободной. У дваждыперистых листьев самые нижние перышки на базископической стороне расположены у самого основания пера или на главном стержне между перышками, у простоперистых листьев пластинка избегает на главный стержень. Листовые сегменты более или менее ланцетные или иногда дольчатые; верхушка обычно тупая, основание отчасти перетянута сверху, избегает снизу. Вещество листовой пластинки очень толстое, края уплощенные (обычно закругленные и не тоньше, чем остальная часть пластинки). Жилкование незаметное, имеется средняя жилка и ее боковые ответвления. Конечная доля пластинки снабжена небольшим числом расходящихся и ветвящихся жилок. Волокна и клетки гиподермы отсутствуют. Кутикула толстая, устьица более многочисленные снизу. На нижней стороне устьица широко рассеяны, под главной жилкой и у

края их количество сокращается. На верхней стороне они часто имеются близ средней жилки. Клетки эпидермиса изодиаметричные, но удлиненные над жилками, с прямыми стенками, поверхность их плоская или выпуклая или с толстым срединным участком. Устьица гаплохейльные, не образуют рядов, ориентированы различно, окружены примерно пятью побочными клетками. Побочные клетки неясно дифференцированы на полярные и латеральные клетки, но, как правило, отличаются от обычных клеток по отетинам на поверхности, размер их часто неодинаковый, внутренний край образует четкую устьичную ямку, круглую или отчасти вытянутую. Замыкающие клетки погруженные, слабо кутинизированы, апертура на более глубоком уровне, чем полюса; они слабо утолщены по краям и напротив конуса апертуры. Окружающие клетки часто имеются, но они неравные по размеру и неспециализированные».

Харрис приводит список видов *Pachypteris*, отмечая при этом, что лишь немногие из них являются хорошими, четкими видами.

Рассмотрение наших образцов из келловейских отложений Грузии из окрестностей сел. Цеси по рекам Барула и Цинцкила-Геле показывает, что если применить для их определения такие четкие, с точки зрения Френгелли, признаки, как просто- и дваждыперистость, ясно или слабо выраженное жилкование, избегающий нижний край пера и наличие или отсутствие промежуточных перышек, то получится следующее. Часть образцов (табл. II, 1, 2; табл. III, 2), имеющих простоперистые листья, можно отнести к *Thinnfeldia*, другую часть с дваждыперистыми листьями (табл. II, 4; табл. III, 1, 3—5; табл. V, 3, 4, 6) — к *Pachypteris*. Однако многие листья, например лист, изображенный на табл. VI, 1, могут рассматриваться или как простоперистые, у которых нижние перья глубоко надрезаны на лопасти, или как дваждыперистые с верхними слившимися перьями. Но если разделять их не формально, то окажется, что существует постепенный переход от простоперистых листьев к дваждыперистым (табл. II, 1—4). Если учесть, что все эти листья имеют одинаковое строение эпидермиса и происходят из одного местонахождения (такие постепенные ряды получаются из отложений и по р. Барула, и по р. Цинцкила-Геле), то становится ясным, что все они относятся к одному виду. Постепенный переход от простого цельнокрайнего пера через надрезанное к сложному также виден на табл. II. Таким образом, между просто- и дваждыперистыми листьями одного и того же вида имеется постепенный переход. Следовательно, этот признак нельзя считать четким для разделения родов, например родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia*.

В первоначальных диагнозах родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia* указано, что у *Pachypteris* перышки без жилок или с одной жилкой, а у *Thinnfeldia* жилкование веерное или перистое. И главное отличие родов, как указывал Эттингсхаузен, заключается в их жилковании.

Рассмотрим жилкование листьев *Pachypteris* из келловейских отложений окрестностей сел. Цеси. У простоперистых листьев жилкование перистое. В середине пера проходит главная жилка, от которой отходят многочисленные боковые жилки. Каждая боковая жилка в месте отхождения от главной обычно тут же делится надвое, и каждая из этих ветвей идет к краю пера, причем большинство жилок дихотомирует от одного до трех раз (табл. IV, 4, 5, 6). У простоперистых листьев с глубоко надрезанными перьями жилкование остается таким же, при этом в лопасти направляется обычно разветвление одной боковой первоначальной жилки (табл. IV, 2, 3). Следует отметить, что в этом случае истинное жилкование видно только на фитолейме, если рассматривать ее в проходящем свете. На самом образце место отхождения боковой жилки от главной, как правило, не видно, создается впечатление, что в лопасть входит несколько жилок, т. е. впечатление о веерном жилковании, о котором говорится в диагнозе Эттингсхаузена.

У дважды перистых листьев, т. е. у листьев, у которых перья столь глубоко надрезаны, что лопасти превращаются в перышки, жилкование в принципе такое же, хотя при первом взгляде кажется и отличным. В перышко входит одна жилка, от которой отходят боковые; последние, в свою очередь, могут дихотомировать один-два раза. Средней жилки в лопасти нет. К лопасти идет обычно одна боковая жилка, которая дихотомирует два-три раза. Однако при внимательном изучении четко виден постепенный переход между жилкованием лопасти и перышка (табл. V, 1, 2, 5). Этот переход хорошо виден как в одном пере дваждыперистого листа, так и при сравнении жилкования верхушечных перьев, расположенных в нижней части листа (табл. VI, 6, 8, 10). Заметим, кстати, что часто бывает трудно определить, является ли перо глубоко надрезанным или перистым. Нам кажется, что здесь можно исходить из жилкования: если есть средняя жилка, то это перышко, если ее нет, а имеются разветвления одной боковой жилки — это еще лопасть.

Таким образом, нам представляется, что никакой разницы в жилковании листьев *Pachypteris* и *Thinnfeldia* нет. Об этом же свидетельствует сравнение жилкования отдельных перышек *P. lanceolata* из Англии (Harris, 1964, табл. 5, фиг. 1 2, 4), воспроизведенных в нашей работе на табл. VI, 2, 3, 4, и из Грузии (табл. VI, 8, 10; табл. V, 5). Разница в описании жилкования у некоторых авторов объясняется, на наш взгляд, тем, что сравнивалось жилкование разных частей листа или разных листьев. Если учесть, что обычно жилки видны недостаточно четко, а место отхождения боковых жилок от главной видно в исключительно редких случаях, то становится ясным, что ошибки в трактовке жилкования (Гомолицкий, Курбатов, Сикстель, 1962) вполне естественны. Только исключительно хорошая сохранность материала из Грузии, представленного образцами с фитолеймой, позволила нам рассмотреть детали жилкования и установить, что главного отличия между родами *Pachypteris* и *Thinnfeldia*, заключавшегося в разном типе жилкования, в действительности не существует.

Что касается третьего признака — избегания нижнего края, которое, по Френгелли, очень характерно для *Thinnfeldia*, то можно утверждать, что оно столь же характерно и для *Pachypteris*. Но у простоперистых листьев и у верхушечных перьев дваждыперистых листьев это избегание выражено более четко, а у большинства перышек оно выражено менее ярко. Достаточно посмотреть на листья *P. lanceolata*, изображенные на таблицах II—VI, чтобы убедиться в этом. Хорошо виден избегающий нижний край перышек и у *P. lanceolata* из Йоркшира в работе Харриса (Harris, 1964).

Промежуточные перышки также не являются столь уж важным отличительным родовым признаком *Pachypteris*, как полагает Френгелли. Отпечатки листьев, собранные по рекам Барула и Цинцикла-Геле и очень сходные с листьями *P. lanceolata* из Йоркшира (табл. III, 3, 5; табл. V, 6), совсем лишены их, и только два отпечатка имеют промежуточные перышки (табл. III, 4; табл. V, 3). С другой стороны, далеко не у всех листьев из Йоркшира есть промежуточные перышки.

Таким образом, рассмотрев основные морфологические признаки, отличающие роды *Pachypteris* и *Thinnfeldia*, мы можем сделать вывод, что внешних морфологических отличий между ними практически нет.

Теперь остановимся на эпидермальной характеристике этих родов. Как известно, строение эпидермиса *Pachypteris lanceolata* из типового местонахождения стало известно после работ Томаса (Thomas, 1954, только описание) и главным образом Харриса (Harris, 1964). Строение эпидермиса листьев *Thinnfeldia* из типового местонахождения (лейас, Штайердорф, Банат, Румыния) неизвестно. Однако известно строение эпидермиса листьев *Thinnfeldia* из других мест. Впервые оно было описано Шенком из нижнего лейаса (Франкония) у пяти видов (Schenk, 1867). Затем строение эпидермиса нескольких видов *Thinnfeldia* было описано Готаном (Gothan, 1912).

Рисунки устьичных аппаратов *T. nordenskiöldii* Nath. и *T. rotundata* Nath. приведены в работе Антевса (Antevs, 1914 табл. I, фиг. 3 и 4). Есть ли разница в строении эпидермиса этих видов обоих родов? Харрис (Harris, 1964, стр. 122) пишет, что от *T. rhomboidalis* и нескольких других видов *Thinnfeldia* род *Pachypteris* отличается своими устьицами, которые имеют только слабо специализированные и довольно неправильные побочные клетки вместо «четкого воротничка маленьких и одинаковых по размеру клеток». Рисунков и фотографий, подтверждающих это положение, однако, не приводится.

Если посмотреть на рисунки Шенка, на которых изображено строение эпидермиса нескольких видов *Thinnfeldia*, то можно действительно увидеть четкий круг маленьких и одинаковых по размеру побочных клеток. Но если мы сравним рисунки эпидермиса *T. decurrens* из работы Шенка, воспроизведенные в нашей работе на табл. VII, 3, с фотографиями эпидермиса этого же вида *T. decurrens* тоже из нижнего лейаса Франконии, то увидим, что рисунки Шенка крайне схематичны. Этот рисунок будет выглядеть более правильно, если затемнить утолщения кутикулы на внутренних стенках побочных клеток, окружающих устьичную ямку (табл. VII, 4). Эти кутикулярные утолщения побочных клеток вокруг устьичной ямки хорошо видны на фотографиях устьиц при увеличении в 400 раз (табл. VII, 5; табл. IX, 3, 4, 5). Менее схематичный и, по-видимому, более правильный рисунок устьица *T. rhomboidalis* дан Шенком (Schenk, 1867) на табл. XXVII, фиг. 8, который воспроизведен у нас на табл. VIII, 5. Хорошие рисунки устьиц двух видов *Thinnfeldia* приведены у Антевса (Antevs, 1914, табл. I, фиг. 3 и 4; см. табл. VIII, 1, 2 в нашей работе). Они очень сходны с устьицами *T. decurrens*, изображенными на наших фотографиях. К сожалению, многочисленные фотографии кутикулы в работе Готана (Gothan, 1914) очень мелки, и детальное сравнение с ними поэтому затруднительно. Что касается рис. 3 в тексте работы Готана (у нас на табл. VIII, 6), где изображено устьице *T. hartmanniana*, то нам кажется, что оно настолько сильно отличается от рисунков Шенка и от рисунков Антевса, что его трудно отнести к этому же роду.

Сравнение фотографий и рисунков устьиц *T. decurrens* (табл. VII, 2—6), рисунков устьичных аппаратов *T. nordenskiöldii* и *T. rotundata* (табл. VIII, 1, 2), рисунка устьица *T. rhomboidalis* (табл. VIII, 5) с рисунками устьиц *P. lanceolata* из Йоркшира (табл. VIII, 3, 4, 7) показывает, что между ними нет никакой принципиальной разницы. Пять, реже шесть побочных клеток имеют неправильную форму, несколько отличаются по размерам. Во всех случаях отмечается полный круг побочных клеток и обычно неполный круг окружающих клеток. Во всяком случае, мы не можем найти существенного различия между рисунками Антевса, где изображены устьичные аппараты *Thinnfeldia*, и рисунками Харриса, где изображены устьичные аппараты *Pachypteris*. Строение эпидермиса всех листьев, определенных нами как *P. lanceolata* из келловея Грузии, одинаково (табл. XI, 1, 4), независимо от того, были ли эти листья простоперистыми или дваждыперистыми, имели ли они промежуточные перышки и сильно избегающий нижний край пера (перышка) или нет.

Чем же отличается в таком случае род *Thinnfeldia* от рода *Pachypteris*? На наш взгляд, ничем — ни внешней морфологией, ни строением эпидермиса листьев. Идравы были Андре (Andre, 1855) и Натхорст (Nathorst, 1880), включившие род *Thinnfeldia* в качестве синонима в ранее установленный род *Pachypteris*.

Подводя итоги сказанному, можно отметить, что благодаря работам Томаса (Thomas, 1954) и особенно Харриса (Harris, 1964) была детально описана внешняя морфология и строение эпидермиса листьев *Pachypteris*, в частности типа этого рода — *P. lanceolata*. В результате род *Pachypteris* стал четким и ясным.

Сравнение морфологии и строения эпидермиса листьев птеридоспермов из келловея окрестностей сел. Цеси с листьями *P. lanceolata* из Англии показало их большое сходство и привело к выводу, что они также относятся к этому роду. В то же время изучение огромного количества образцов прекрасной сохранности с хорошо сохранившейся фитолеймой из келловея Грузии позволило показать, что существует постепенный переход от простоперистых листьев к дваждыперистым; было прослежено жилкование в простых, надрезанных, лопастных и сложных (перистых) сегментах и установлено, что оно везде однотипное перистое. Следовательно, было доказано, что основные морфологические отличия родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia* не существуют. Сравнение препаратов кутикулы листьев *P. lanceolata* из байоса-бата Англии, из бата-келловея Северного Кавказа, из келловея Грузии, *T. decurrens* из нижнего лейаса Франконии и рисунков эпидермиса и устьиц *Pachypteris* (Harris, 1964) и *Thinnfeldia* (Antevs, 1914, а также и Schenk, 1867) показало, что и в строении эпидермиса этих родов нет существенных отличий.

Таким образом, род *Thinnfeldia* ни по морфологии, ни по строению эпидермиса не отличается от *Pachypteris*, поэтому его следует считать не самостоятельным родом, а лишь младшим синонимом *Pachypteris*. Правда, окончательное решение этого вопроса возможно лишь после того, как будет изучено строение эпидермиса листьев *Thinnfeldia* из типового местонахождения, которое находится в Румынии. Нам не удалось получить оттуда образцы для сравнения.

В пользу единства этих родов косвенно свидетельствует также и их геологическое распространение, поскольку отпечатки как *Pachypteris*, так и *Thinnfeldia* описывали с лейаса до келловея включительно.

Некоторые широкоизвестные виды, описанные ранее как *Thinnfeldia*, нам кажется возможным обозначить как *Pachypteris*, поскольку известно их жилкование и строение их эпидермиса или хотя бы устьиц. Это *P. rhomboidalis* (Ettingsh.) Nath., *P. speciosa* (Ettingsh.) Andrae, *P. decurrens* (Schenk.) Nath., *P. nordenskiöldii* (Nath.) Dolud., comb. nov., *P. rotunda* (Nath.) Dolud., comb. nov., *P. obtusa* (Schenk) Dolud., comb. nov. Однако утверждая, что *Thinnfeldia* является всего лишь синонимом *Pachypteris*, тем не менее нельзя перевести все известные в настоящее время виды *Thinnfeldia* в род *Pachypteris*. Дело в том, что под родовым названием *Thinnfeldia* описывались самые разнообразные птеридоспермы. Часть из них впоследствии была выделена Готаном (Gothan, 1912) в род *Dicroidium*. Сначала этот род не получил всеобщего признания из-за отсутствия четкого диагноза. Однако после работы Таунроу (Townrow, 1957), в которой он дал улучшенный диагноз рода *Dicroidium*, включающий как морфологическую, так и эпидермальную характеристику, появились статьи, где описываются новые виды этого рода. Виды, описанные ранее под родовым названием *Thinnfeldia*, переводятся в род *Dicroidium* (Lele, 1961; Rao, Lele, 1962). В той же работе Таунроу выделяет новый род *Hoegia*, листья которого описывались ранее как *Thinnfeldia* или *Dicroidium*. Ниже мы приводим диагнозы *Dicroidium*.

Диагноз *Dicroidium* по Готану (Gothan, 1912, стр. 11—12): «Листья всегда с раздвоенным стержнем, каждое из двух ответвлений обычно просто-перистое, редко дваждыперистое. Жилкование одонтоптероидное, редко алетоптероидное. Эпидермис (кутикула) тонкий. Стенки клеток волнистые, тонкие. Устьица без «Wallezellen» (т. е. побочные клетки неправильной формы). Устьица расположены беспорядочно. Присутствуют только в районе «глоссоптериевой флоры», где встречаются очень часто».

Диагноз *Dicroidium* по Таунроу (Townrow, 1957, стр. 26): «Листья просто- или дваждыперистые, стержень раздвоенный. Перышки обычно супротивные и немного низбегающие; более короткие на внутренней стороне близ точки раздвоения стержня. Перышки обычно с тупой верхушкой, основания от

пережатых до избегающих. Пластинка листа довольно тонкая. Жилкование часто сфеноптероидное, реже одонтоптероидное или алетоптероидное; жилки поднимаются вверх от общей точки близ базископического края.

Кутикула довольно тонкая (1—3 мк), устьица расположены на обеих сторонах листа, но более многочисленные снизу, рассеяны и ориентированы различно. Клетки эпидермиса, вытянутые вдоль жилок, между жилками, — полигональные; контур клеток извилистый или с боковыми расширениями. На поверхности клеток обычно имеется папилла. Устьица, как правило, дициклические, выступающие или с выступающими полюсами и погруженной апертурой; стенки между замыкающими и латеральными побочными клетками довольно сильно кутинизированы, в то время как апертура погружена. Побочные клетки слабо специализированы, обычно состоят из двух полярных и двух латеральных клеток. Окружающие клетки не специализированы.

Кутикула стержня дорзи-вентральная, верхняя поверхность стержня такая же, как и верхняя поверхность листовой пластинки, клетки нижнего эпидермиса вытянуты вдоль стержня, и устьица расположены под прямым углом или по крайней мере косо по отношению к длинной оси клеток. Обе поверхности имеют удлиненные клетки по краям стержня».

Некоторые рисунки листьев *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan и их эпидермиса, взятые из работы Таунроу (Townrow, 1957), помещены на рис. 1—3 в нашей работе.

Листья нового рода *Hoegia*, установленного Таунроу на материале из среднетриасовых отложений Австралии, описанные ранее Фейстмантелем, Антевсом и другими как *Thinnfeldia odontopteroides* и *Dicroidium feistmantelii*, отличаются от *Dicroidium*, по свидетельству автора, неветвящимся стержнем, более нежной листовой пластинкой, моноциклическими устьицами, которые окружены неправильным кольцом побочных клеток, а также деталями в строении стержня.

По-видимому, более тщательное изучение морфологии листьев, а главное, строения их эпидермиса приведет к выделению еще некоторого количества родов из тех образцов, которые описаны были ранее под названием *Thinnfeldia*. В качестве примера можно привести работу В. П. Владимирович (1965), в которой она описала шесть видов *Thinnfeldia* из рэтских отложений Восточного Урала, часть из которых была ранее определена В. Д. Принадой (1940): *T. rhomboidalis* Ettingsh., *T. vulgaris* Pryn., *T. distantifolia* Pryn., *T. gracilis* Pryn., *T. irregularis* Vladim. и *T. karpinskii* Vladim. Сравнение строения эпидермиса (по фотографиям, приведенным в работе, и по препаратам В. П. Владимирович) уральских листьев (табл. XVI, 4, 5) с рисунками Шенка (Schenk, 1967), Антевса (Antevs, 1914) и с препаратами кутикулы, а также с фотографиями эпидермиса *T. decurrens* из нижнего лейаса Франконии, помещенных в нашей работе на табл. VII—X, показывает, что между уральскими и всеми остальными листьями имеется большая разница. Побочные клетки устьиц на рисунках Шенка, Антевса и на фото *T. decurrens* образуют более или менее правильный круг и имеют также неполный круг окружающих клеток или лишь отдельные окружающие клетки. В то же время у устьичных аппаратов «Тиннфельдий», описанных В. П. Владимирович, «дополнительные (т. е. побочные.— М. Д.) и окружающие клетки расположены в виде двух подков, вставленных одна в другую и окружающих углубление устьица, ведущее к щели. Края подков соединены одной большой клеткой, по размерам сравнимой с обычными клетками эпидермиса» (Владимирович, 1965, стр. 240). Такое строение устьичного аппарата хорошо видно на табл. I, фиг. 6; табл. II, фиг. 7 в статье Владимирович и на табл. XVI, 4, 5 в нашей работе. Оно, конечно, совсем иное, чем у *Pachypteris* (*Thinnfeldia*). Жилкование уральских листьев тоже совершенно иное (табл. XVI, 3), чем у *Pachypteris* (*Thinnfeldia*), и очень сходно с жилкованием листьев *Scytophyllum* Ворпем.

По-видимому, эти листья принадлежат какому-то другому роду птеридоспермов, возможно, новому. Кроме того, сравнение строения эпидермиса листьев различных видов, описанных Владимирович как *Thinnfeldia*, показывает, что, в свою очередь, строение эпидермиса, например *T. distantifolia*, существенно отличается от такового у *T. rhomboidalis* и *T. vulgaris*, т. е., по-видимому, листья *T. distantifolia* тоже относятся к новому роду, но уже иному, чем листья, определенные ею как *T. rhomboidalis* и *T. vulgaris*. Таким образом, листья уральских птеридоспермов, описанные Владимирович, нельзя отнести к роду *Thinnfeldia* (*Pachypteris*), они относятся к другому или двум другим родам птеридоспермов, возможно, новым.

В заключение отметим следующее.

1. Установлено, что нет никаких отличий — ни морфологических, ни эпидермальных — между родами *Pachypteris* и *Thinnfeldia*, в силу чего *Thinnfeldia* не имеет права на существование и по праву приоритета является лишь младшим синонимом *Pachypteris*.

2. Под названием *Thinnfeldia* описаны самые разнообразные листья птеридоспермов, относящиеся к родам *Pachypteris*, *Dicroidium*, *Hoegia* и, возможно, некоторым другим, поэтому нельзя уже известные виды *Thinnfeldia* автоматически переводить в *Pachypteris*. В каждом случае этому должно предшествовать тщательное изучение морфологии и эпидермального строения листьев.

3. Такие признаки, как простоперистость и дваждыперистость, наличие или отсутствие промежуточных перышек вряд ли можно считать надежными для разделения родов; в данном случае они являются лишь видовыми.

Ниже приводится описание четырех видов *Pachypteris* из юры Кавказа: *P. lanceolata* Brongn., *P. multiformis* Delle, *P. aff. speciosa* (Ettingsh.) Andrae, *P. dagestanica* sp. nov. Пятый вид этого рода — *P. bendukidzei* Dolud. et Svan., известный из келловей Грузии, описан Долуденко и Сванидзе (1969).

Все образцы, за исключением образцов 10, 206, 220, 223, и 9/12, и препараты кутикул хранятся в ГИНе АН СССР, а перечисленные выше образцы находятся в Тбилиском Государственном университете (ТГУ).

Фотографии приготовлены в ГИНе АН СССР С. И. Кузнецовым, В. Д. Лачевской и С. К. Веселовой. Рисунки жилкования *Pachypteris lanceolata* (табл. V, 1, 2, 5) сделаны Е. Л. Лебедевым.

Автор выражает свою сердечную признательность всем, кто способствовал выполнению данной работы, и прежде всего Т. М. Харрису, который просмотрел образцы и препараты кутикул *P. lanceolata* из келловей Грузии и прислал фитолейму этого вида из Англии для сравнения; В. А. Вахрамееву за постоянную помощь в работе и Ц. И. Сванидзе, совместно с которой были собраны изученные отпечатки *Pachypteris* и которая передала нам свои образцы птеридоспермов из бата г. Тквибули. Автор искренне благодарен В. П. Владимирович, Г. В. Делле, И. А. Добрускиной, С. В. Мейену и В. А. Самылиной за предоставленный ими сравнительный материал из Англии, ФРГ, с Урала и Северного Кавказа и за полезные замечания и советы, данные ими по ходу работы.

Pachypteris lanceolata Brongn.

Табл. I, 1, 2; Табл. II, 1—4; табл. III, 1—5; табл. IV, 1—6; табл. V, 1—6; табл. VI, 1—10; табл. VIII, 3, 4, 7; табл. IX, 1, 2, 6; табл. X, 1, 2

1828. *Pachypteris lanceolata* Brongniart. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles, стр. 50.

1828. *Pachypteris ovata* Brongniart. Там же.

1828—1836. *Pachypteris lanceolata* Brongniart. Histoire des végétaux fossiles..., стр. 167, табл. 45, фиг. 1.

1828—1836. *Pachypteris ovata* Brongniart. Там же, стр. 168, табл. 45, фиг. 2.

1954. *Pachypteris lanceolata* Thomas. The plant on which the genus *Pachypteris* was founded, стр. 316, рис. в тексте 1—3.

1958. *Pachypteris lanceolata* Вахрамеев, Самылина. Первая находка в СССР представителя рода *Pachypteris*, стр. 1611, табл. I, фиг. 1—7.
1962. *Pachypteris lanceolata* Гомолицкий, Курбатов, Сикстель. Новые материалы к характеристике рода *Pachypteris* (папоротникообразные), стр. 166—167, табл. IX, фиг. 1—7.
1963. *Pachypteris lanceolata* Баранова, Буракова, Бекасова. Стратиграфия, литология и флора юрских отложений Туаркыра, стр. 176—177, табл. XXXV, фиг. 3, 7, 8, рис. 73 в тексте.
1964. *Pachypteris lanceolata* Harris. The Yorkshire Jurassic Flora, II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms, стр. 137—143, табл. 5, фиг. 1—5; табл. 7, фиг. 6; рис. 55, 56, 57, 58 в тексте.
1969. *Pachypteris lanceolata* Долуденко и Сванидзе. Позднеюрская флора Западной Грузии, табл. IX, фиг. 6, 7; табл. X, фиг. 1—4; табл. XI, фиг. 1—5; табл. XII, фиг. 1—5; табл. XIII, фиг. 1—5; табл. XIV, фиг. 1—5.

Более полный список образцов, относимых к этому виду, приведен в работе Харриса (Harris, 1964).

О п и с а н и е. В коллекции имеется более ста отпечатков листьев этого вида. Изображения многих из них и подробное описание морфологии листьев и строения их эпидермиса даны в работе Долуденко и Сванидзе (1969). В этой статье мы приводим лишь несколько новых отпечатков из новых сборов (табл. III, 2—5). На табл. II, 1—4 показан постепенный переход от простоперистых листьев к дваждыперистым. Более детально изучено жилкование. Как уже указывалось, жилкование перьев у простоперистых листьев перистое (табл. IV, 4, 5, 6). От четкой средней жилки под очень острым углом отходят боковые. Почти все боковые в месте отхождения от главной жилки делятся надвое, и затем каждая из двух полученных ветвей дихотомирует от одного до трех раз или вовсе не дихотомирует. Такое же жилкование видно и в верхней части лопастных и рассеченных перьев (табл. VI, 6). В лопастных перьях простоперистых листьев жилкование такое же, как и в цельных нерассеченных перьях, но обычно в лопасть входят разветвления только одной первоначальной боковой жилки (табл. IV 2, 3; табл. V 1). Если перо рассечено настолько глубоко, что в нижней части его образуются четкие перышки (табл. II, 4; табл. III, 1, 3, 5; табл. V, 6; табл. VI, 1), то из пучка жилок (которые являются результатом разветвления одной первоначальной боковой жилки) выделяется одна, занимающая срединное положение (табл. V, 2, 5; табл. VI, 8, 10). Все переходы жилкования видны на табл. IV, 1—6; табл. V, 1, 2, 5; табл. VI, 6, 8, 10.

В четко ограниченных перышках жилкование ничем не отличается от жилкования перышек *P. lanceolata* из Англии, изображенных в работе Харриса (Harris, 1964, табл. 5, фиг. 1, 2, 4) и воспроизведенных на нашей табл. VI, 2, 3, 4. Однако детали жилкования *Pachypteris* видны, как правило, только при рассмотрении фитолеймы перышка в проходящем свете, часто с предварительным просветлением. На отпечатке же обычно хорошо видна средняя жилка или средняя жилка и несколько боковых (на простоперистых листьях). Таким образом, жилкование у *Pachypteris* перистое, а тип ветвления боковых жилок дихотомический. Указание на одонтоптероидное жилкование (Гомолицкий, Курбатов, Сикстель, 1962) является следствием недостаточно детального изучения листьев или плохой их сохранности.

С р а в н е н и е. Описанные образцы и отпечатки листьев, приведенные в работе Долуденко и Сванидзе (1969), очень сходны с *P. lanceolata* из Йоркшира как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса, на основании чего и отнесены нами к этому виду. Однако сравнение листьев из Грузии с листьями *P. lanceolata* из Англии и препаратов кутикулы этих листьев, приготовленных автором, показало, что между английскими и грузинскими листьями имеется два существенных отличия.

Во-первых, на грузинских отпечатках *P. lanceolata* промежуточные перышки практически отсутствуют, они обнаружены только на двух отпечатках из более 200, просмотренных автором (табл. III, 4; табл. V, 3),

в то время как на большинстве английских отпечатков они хорошо выражены.

Во-вторых, на побочных клетках грузинских листьев никаких утолщений не наблюдается (Долуденко, Сванидзе, 1969), в то время как внутренние стенки побочных клеток английских образцов, окружающие устьичную ямку, обычно сильно кутинизированы и снабжены довольно значительными утолщениями (табл. VIII, 3; табл. IX, 1, 2). Тем не менее сходство в остальных чертах листьев *P. lanceolata* из Грузии с английскими столь велико, что принадлежность их к одному виду не вызывает сомнения.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Грузия, Верхняя Рача, окрестности сел. Песи: р. Цинцила-Геле, образцы 5/10, 7/9, 7/10, 7/11, 7/12, 7/13, 7/15, 7/16, 7/17, 7/18, 7/19, 7/20, 7/21, 7/22, 7/23, 7/24, 7/25, 7/26; р. Барула, образцы 9/9, 9/10, 9/12, 9/41, 9/42, 9/44, 9/45, 9/46, 9/49, 9/50, 9/51, 9/52, 9/53, 9/54, 9/55, 9/57, 9/59, 9/60, 9/61, 9/62, 10/4, 10/17, а также образцы, номера которых приведены в работе Долуденко и Сванидзе (1969).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Байос, бат Англии; бат и келловой Средней Азии (бат Туаркыра, бат и келловой Гиссарского хребта); бат-келловой Северного Кавказа; келловой Грузии.

Pachypteris aff. *spectosa* (Ettingsh.) Andrae

Табл. XII, 1—6; табл. XIII, 1, 2

О п и с а н и е. В коллекции имеется 15 отпечатков этого вида, лучшие из которых изображены на табл. XII, 1, 2, 4, 5. На табл. XII, 1 представлена приверхушечная часть простоперистого листа. Сегменты узкие, длинные, с ровными краями, избегающим основанием и перистым жилкованием, отходят от стержня под острым углом. Длина сегментов 25—55 мм, ширина в средней части 3—6 мм. Строение эпидермиса этого листа показано на табл. XII, 3, 6 и на табл. XIII, 1, 2. На следующем отпечатке (табл. XII, 2), представляющем собой, по-видимому, нижнюю часть листа, сегменты уже (2—5 мм) и короче (9—30 мм). Верхушка листа изображена на табл. XII, 4, где видно, что листья эти непарноперистые. Самый верхний сегмент на табл. XII, 5 представлен почти полностью. Он шире остальных сегментов и имеет по одной маленькой лопасти с каждой стороны. У большинства сегментов хорошо видна только толстая средняя жилка (табл. XII, 2, 4, 5), но встречаются листья, у которых прекрасно видны и боковые жилки (табл. XII, 1).

Листья гипостомные. Верхний эпидермис (табл. XIII, 1) состоит из четырех-, реже пяти- или шестиугольных клеток с толстыми прямыми или слабоизогнутыми стенками. Клетки над жилками длинные, обычно прямоугольные, расположены нечеткими рядами; над средней жилкой эти ряды четкие. Нижний эпидермис (табл. XII, 6; табл. XIII, 2) состоит из таких же клеток, как и верхний. Многочисленные устьица рассеяны по всей нижней поверхности листа, за исключением краевых участков и средней жилки, где клетки уже и длиннее остальных клеток и расположены четкими рядами. Боковым жилкам соответствуют трех-, пятирядные полосы более длинных и узких клеток, среди которых встречаются отдельные устьица, рассеянные и ориентированные беспорядочно. Устьица (табл. XII, 3) амфициклические или неполностью амфициклические, сильно погруженные, расположены довольно тесно, часто венечные клетки соседних устьиц соприкасаются, но редко бывают общими для двух устьиц. Побочные клетки несколько меньше остальных клеток, у них тонкие радиальные стенки. Их периклиналильные стенки сильно кутинизированы вокруг устьичной ямки, где образуют общий валик, не очень толстый. Венечные клетки по форме неотличимы от остальных клеток эпидермиса.

С р а в н е н и е. Эти отпечатки поразительно похожи на отпечатки, описанные Эттингсхаузеном из лейаса Румынии как *Thinnefeldia speciosa*

Ettingsh. (Ettingshausen, 1852, табл. I, фиг. 8) и воспроизведенные на табл. I, 4 нашей работы. Однако строение эпидермиса румынских образцов неизвестно, что весьма затрудняет сравнение их с грузинскими. Кроме того, возраст отложений, вмещающих листья, разный. В Румынии это лейасовые отложения, в Грузии — батские. Поэтому мы относим грузинские листья к *P. speciosa* со знаком aff.

Местонахождение. Грузия, р. Зикбирх, левый приток р. Бзыбь, обн. 2, слои над заброшенной штольной, бат, образцы 2/10, 2/11, 2/14, 2/15, 2/16, 2/17, 2/18, 2/19, 2/20, 2/21, 2/22, 2/23, 2/24, 2/25, 2/26.

Pachypteris multiformis Delle

Табл. XIII, 3—5; табл. XIV, 1—13

1967. *Pachypteris multiformis* Делле. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье), стр. 85—86, табл. XII, фиг. 1—6; табл. XIII, фиг. 1a, 2—5.
1967. *Pachypteris lanceolata*. Там же, стр. 84—85, табл. XI, фиг. 4—14.

Описание. В коллекции имеются 17 отпечатков листьев этого вида, лучшие из которых представлены на табл. XIV, 1—11. Это небольшие фрагменты листьев, по которым, однако, можно представить себе строение листа в целом. Верхушка листа с неглубоко надрезанным лопастным краем видна на табл. XVI, 3, 4; основание — на фиг. 11, этой же таблицы. Остальные отпечатки (табл. XIV, 1, 2, 10), по-видимому, представляют собой среднюю часть пера. Перышки довольно мелкие, длиной 5—21 мм, шириной 3—7 мм, обычно овальные, с сильно избегающим нижним краем и тупой верхушкой, реже ланцетные с заостренной верхушкой (табл. XVI, 8). Средняя жилка у большинства перышек выражена четко, боковые обычно очень слабо или они совсем незаметны.

Кутикула толстая. Листья гипостомные. Верхний эпидермис (табл. XIII, 3) состоит из полигональных клеток с прямыми толстыми стенками, под средней жилкой и по краям клетки уже и длиннее, образуют нечеткие ряды. Клетки нижнего эпидермиса весьма сходны с клетками верхнего, под жилками они очень узкие и длинные, под средней жилкой образуют широкую полосу (табл. XIII, 4, 5; табл. XIV, 12). Устьица разбросаны по всей нижней поверхности пера, но избегают краев и средней жилки; ориентированы в различных направлениях. Устьица (табл. XIII, 5; табл. XIV, 13) обычно не полностью амфициклические, окружены кольцом из пяти-шести побочных клеток, которые несколько меньше остальных клеток и кутикулированы несколько сильнее вокруг устьичной ямки. Венечные клетки, образующие, как правило, неполный круг, ничем не отличаются от остальных клеток нижнего эпидермиса.

Сравнение. Описанные листья ничем не отличаются от листьев *P. multiformis* и «*P. lanceolata*» из бата Ткибули (Делле, 1967). Последние, по нашему мнению, также относятся к *P. multiformis* и отличаются от первых, по данным Делле, только дваждыперистостью и некоторыми мелкими деталями в строении эпидермиса, которые автору кажутся не столь существенными. Вероятно, листья *P. multiformis* были дваждыперистыми, но сохранились в виде небольших обрывков перьев.

Местонахождение. Грузия, Ткибули, карьеры шахты им. Ленина, Восточной и Западной, образцы 73/20, 74/20, 75/20, 102/47, 100/59, 101/59, 111/61, 108/79, 109/79, 114/97, 71/139, 82/109, 83/139, 84/139, 95/140, 99/140, 112/157, бат.

Pachypteris dagestanica Dolud., sp. nov.

Табл. XV, 1—6; табл. XVI, 1—2

Голотип. ГИН, обр. 15/6, сел. Лака, р. Чирах-чай, Дагестан.

Диагноз. Листья дваждыперистые. Перья отходят от стержня довольно редко, под острым углом. Перышки ланцетные или линейно-ланцет-

ные длиной 5—12 мм, шириной 1—2 мм, к верхушке закругленные или заостренные, к основанию суженные с низбегающим нижним краем. Имеются промежуточные перышки. Листья амфистомные. Верхний эпидермис состоит из четырех-, реже трех- и пятиугольных клеток с толстыми стенками, образующих над жилками и по краям перышек нечеткие ряды. Устьица немногочисленные, расположены в средней части перышек вдоль средней жилки. Нижний эпидермис состоит из клеток, сходных с клетками верхнего. Устьица здесь более многочисленные и занимают большую часть нижней поверхности перышка. Над средней жилкой и толстыми боковыми, а также по краям перышка устьица отсутствуют или встречаются крайне редко. Устьица не полностью амфициклические, погруженные. Побочных клеток четыре-шесть внутренние стенки их немного утолщены. Венечные клетки неотличимы от остальных клеток эпидермиса.

О п и с а н и е. В коллекции имеется два отпечатка этого вида. Один из них (табл. XV, 1), принятый нами за голотип, представлен дваждыперистым листом с редко расставленными перьями, ланцетными или линейными перышками. В двух местах (отмечено стрелками) хорошо видны промежуточные перышки. У других перьев базальные перышки расположены очень низко, так что их нижний край низбегаёт на главный стержень листа. Строение эпидермиса этого листа представлено на табл. XV, 2—6 и на табл. XVI, 1, 2. На верхнем эпидермисе (табл. XV, 4 и табл. XVI, 1) хорошо видны белые пятна, соответствующие устьицам, которые приурочены к средней жилке. На нижнем эпидермисе (табл. XV, 2, 3 и табл. XVI, 2), устьиц больше, они занимают значительную площадь. Нет или почти нет устьиц под средней жилкой и боковыми, а также по краям перышка. Отдельные устьица изображены на табл. XV, 6. Второй лист этого вида, перо которого представлено на табл. XV, 5, имеющийся в коллекции В. А. Вахрамеева, был определен ранее как *Hymenophyllites* sp. (Вахрамеев, Васина, 1959). Изучение как внешнего вида, так и эпидермального строения этого листа показало, что он сходен с листом, изображенным на табл. XV, 1, и отнесен нами к *P. dagestanica*.

С р а в н е н и е. От других кавказских видов *Pachypteris* новый вид отличается более мелкими листьями и мелкими перышками, а также наличием большого числа устьиц на верхнем эпидермисе, чего ни у одного из пахиптерисов Кавказа не встречается, *P. dagestanica* отличается от *P. lanceolata* более мелкими листьями, более узкой и длинной формой перышек, ширина которых обычно не превышает ширины стержня, присутствием довольно многочисленных устьиц на верхнем эпидермисе и некоторыми другими чертами. От *A. papillosa* этот вид сильно отличается как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса, поскольку листья *P. papillosa* простоперистые, с крупными перьями, без промежуточных перышек, а клетки эпидермиса, особенно побочные и венечные клетки устьиц, снабжены большими круглыми папиллами. От других видов *P. dagestanica* также отличается достаточно четко.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Дагестан, р. Чирах-чай, сел. Лака, аален, образцы 15/6, 2020.

Таким образом, в настоящее время из юрских отложений Кавказа известны:

Pachypteris lanceolata Brongn.— келловей; Грузия, реки Барула и Цинцикла-Геле; бат-келловей близ Краснодара.

P. bendukidzei Dolud. et Svan.— келловей; Грузия, реки Риони, Барула, Цинцикла-Геле.

P. multiformis Delle — байос, бат; Грузия, города Ткибули, Ткварчели.

P. aff. speciosa (Ettingsh.) Andrae— бат; Грузия, р. Зикбирх — левый приток р. Бзыбь.

P. dagestanica Dolud. sp. nov. — аален; Дагестан, р. Чирах-чай, сел. Лака.

Из других мест Советского Союза пока известны отпечатки листьев только одного вида — *Pachypteris lanceolata* Brongn. из батских и келловейских отложений Средней Азии (Туаркыр и Гиссарский хребет).

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова З. Е., Буракова А. Т., Бекасова Н. Б. 1963. Стратиграфия, литология и флора юрских отложений Туаркыра.— В кн.: «Проблема нефтегазоносности Средней Азии», вып. 13. М., Гостоптехиздат. (Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, 88).
- Вахрамеев В. А., Васина Р. А. 1959. Нижнеюрская и ааленская флора Северного Кавказа.— Палеонт. ж., № 3.
- Вахрамеев В. А., Самылина В. А. 1958. Первая находка в СССР представителя рода *Pachypteris*.— Бот. ж., 43, № 11.
- Владимирович В. П. 1965. Остатки некоторых представителей рода *Thinnfeldia* из рэтских отложений Восточного Урала.— Ежегодник Всес. палеонт. об-ва, 17.
- Гомолицкий Н. П., Курбатов В. В., Сикстель Т. А. 1962. Новые материалы к характеристике рода *Pachypteris* (папоротникообразные).— Палеонт. ж., № 2.
- Делле Г. В. 1967. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье).— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 8, вып. 6.
- Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. 1969. Позднеюрская флора Западной Грузии. Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 178.
- Принада В. Д. 1940. О находении на Урале верхнетриасовых растений замечательной сохранности.— Сов. ботаника, № 4.
- Andrae K. J. 1855. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Siebenbürgens und des Banates. II. Lias-Flora von Steierdorf in Banate.— Abhandl. Geol. Reichsanst., Wien, 2, Abhandl. 3, N 4.
- Antevs E. 1914. Die Gattungen Thinnfeldia Ett. und Dicroidium Goth.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 51, N 6.
- Brongniart A. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles.— Dictionnaire des sciences naturelles, 57. Paris.
- Brongniart A. 1828—1836. Histoire des végétaux fossiles, où recherches botaniques et géologiques sur les végétaux dans les diverses couches du globe. Paris.
- Du Toit A. L. 1927. A geological comparison of South America with South Africa.— Carnegie Inst. Publications, N 381.
- Ettingshausen C. 1852. Begründung einiger neuen oder nicht genau bekannten Arten der Lias und Oolith Flora.— Abhandl. geol. Reichsanst., Wien, 1, Abhandl. 3, N 3.
- Feistmantel O. 1876. Jurassic (Oolitic) flora of Kach.— India, Geol. Surv., Mem., Palaeontol. Indica, ser. II, pt. 1.
- Feistmantel O. 1877. Jurassic (Liassic) flora of the Rajmahal Group in the Rajmahal Hills.— India, Geol. Surv., Mem., Palaeontol. Indica, ser. II, pt. 2.
- Feistmantel O. 1878. Paläozoische und mesozoische Flora des östlichen Australien.— Palaeontographica, Suppl., Teil III, Lief. 3.
- Fontaine W. M. 1889. The Potomac or younger Mesozoic flora of Virginia.— U. S. Geol. Surv., Monogr. 15.
- Frenguelli J. 1943. Reseña crítica de los generos atribuidos a la «Serie de Thinnfeldia».— Rev. Museo La Plata, n. s., Paleontol., 2.
- Gothan W. 1912. Über die Gattung Thinnfeldia Ettingshausen.— Abhandl. naturh. Ges. Nürnberg, 19, N 3.
- Gothan W. 1914. Die unter-liassische (rhätische) Flora der Umgebung von Nürnberg.— Abhandl. naturh. Ges. Nürnberg, 19, N 4.
- Halle T. G. 1913. The mesozoic flora of Graham Land. In: «Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901—1903». Bd. 3, Lief. 14. Stockholm.
- Harris T. M. 1964. The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. London.
- Kerner Fr. 1895. Kreidpflanzen von Lesina.— Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, 45, N 1.
- Lele K. M. 1961. Studies in the Indian Middle Gondwana Flora. I. On Dicroidium from the South Rewa Gondwana basin.— Palaeobotanist, 10, N 1, 2.
- Nathorst A. G. 1875. Fossila växter från den stenkolsförande formationen vid Pål-sjö i Skane.— Geol. fören. i Stockholm förhandl., N 24, (Bd. 11, N 10).
- Nathorst A. G. 1876. Bidrag till Sveriges fossila flora. Växter från rätiska formationen vid Pål-sjö i Skane.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 14, N 3.
- Nathorst A. G. 1878. Om floran i Skånes kollförande bildningar. I. Floran vid Bjuf.— Sver. geol. undersökn. Årsbok, 27.
- Nathorst A. G. 1880. Berättelse, afgifven till Kungliga vetenskapsakademien, om en med understöd of allemänna medel utförd vetenskaplig resa till England. Översigt.— Kgl. svenska vetenskapsakad. förhandl., N 5.

- Raciborski M. 1894. Flora kopalna ogniotrwalych glinek krakowskich. I. Archaeogoniaetae.—Pam. m.-przry. Akad. umiej. Krakow, 18.
- Rao A. R., Lele K. M. 1962. On the cuticle of *Dicroidium* (*Thinnfeldia*) *sahnii* (Seward) with some observations of the genera *Thinnfeldia* and *Dicroidium*.—*Palaeobotanist*, 11, N 1, 2.
- Reymannowa M. 1963. The Jurassic flora from Grojec near Cracow in Poland. Pt. 1.—*Acta Palaeobotanica Polska Akad. Nauk*, 4, N 2.
- Saporta G. 1873. Plantes jurassiques. I. Algues, Equisétacées, Characées, Fougères. Dans: «*Paleontologie française*, 2 serie. Végétaux». Paris.
- Saporta G. 1891. Ephedrées, Spirangiées, et types proangiospermiqes. Dans: «*Paléontologie française*, 2 serie. Végétaux ju jurassiques, 4». Paris.
- Schenk A. 1867. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. Wiesbaden.
- Schimper W. Ph. 1869. *Traité de paléontologie végétale*. I. Paris.
- Thomas H. H. 1954. The plant on which the genus *Pachypteris* was founded.—*Svensk bot. tidskr.*, 48.
- Thomas H. H., Bose M. N. 1955. *Pachydermophyllum papillosum* gen. et sp. nov. from the Yorkshire Jurassic.—*Ann. and Mag. Natur. History*, ser. 12, 8.
- Townrow J. A. 1957. On *Dicroidium*, probably a Pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus.—*Trans. and Proc. Geol. Soc. South Africa*, 60.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

1. *Pachypteris lanceolata* Brongn. (Brongniart, 1828—1836, табл. 45, фиг. 1^a).
2. *Pachypteris lanceolata* Brongn.=*P. ovata* Brongn. (Brongniart, 1828—1836, табл. 45, фиг. 2^a).
3. *Pachypteris rhomboidalis* (Ettingsh.) Nath.=*Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingsh, дваждыперистый лист (Schenk, 1867, табл. XXVII, фиг. 6).
4. *Pachypteris speciosa* (Ettingsh.) Andrae = *Thinnfeldia speciosa* Ettingsh. (Ettingshausen, 1852, табл. I, фиг. 8).
5. *Pachypteris rhomboidalis* (Ettingsh.) Nath.=*Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingsh. (Ettingshausen, 1852, табл. I, фиг. 5).

Т а б л и ц а II

1—4. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

1 — простоперистый лист с цельными] перьями, × 1, обр. 10; 2 — простоперистый лист со слаболопастными перьями, × 1, обр. 206; 3 — простоперистый лист с сильно надрезанными перьями, × 1, обр. 220; 4 — дваждыперистый лист] с четко выраженными перышками, × 1, обр. 223, р. Барула.

Т а б л и ц а III

1—5. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

1 — основание дваждыперистого] листа, × 1, обр. 9/9, р. Барула; 2 — простоперистый лист с узкими длинными перьями, × 1, обр. 7/10, р. Цинцила-Геле; 3 — фрагмент дваждыперистого листа, × 1, обр. 7/18, там же; 4 — верхушка дваждыперистого листа, белыми стрелками указаны промежуточные перышки, × 1, обр. [9/57, р. Барула; 5 — основание дваждыперистого листа, × 1, обр. 9/9, Грузия, келловей.

Т а б л и ц а IV

1—6. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

1 — Фрагмент лопастного листа, × 3, обр. 220; 2 — жилкование этого же фрагмента, видимое в проходящем свете, × 4; 3 — то же, × 17; 4, 5 — жилкование верхней и нижней частей пера с цельными, слаболопастными краями, × 4, обр. 203; 6 — жилкование фрагмента узкого длинного листа с почти ровными краями, боковые жилки отходят от главной под очень острым углом, × 4, обр. 232, р. Барула, келловей.]

Т а б л и ц а V

1—6. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

Стрелками указаны перья, жилкование которых изображено на фиг. 1, 2, 5 этой же таблицы

1 — жилкование сильно рассеченного на лопасти листа, $\times 3$, обр. 9/5, р. Барула; 2 — жилкование пера, у которого виден переход от сильно надрезанных лопастей к перышку, $\times 3$, тот же образец; 3 — фрагмент дваждыперистого (?) листа, $\times 1$, тот же образец; 4 — фрагмент дваждыперистого листа, изображенного на фиг. 6 этой же таблицы, $\times 2$, обр. 7/1, р. Цинцила-Геле; 5 — жилкование пера, $\times 3$, тот же образец; 6 — дваждыперистый лист, $\times 1$, тот же образец.

Т а б л и ц а VI

1—10. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

1 — дваждыперистый лист, стрелками указаны перышки, жилкование которых изображено на фиг. 7, 8, 10 этой же таблицы, $\times 1$, обр. 9/12, р. Барула, келловей; 2—4 — жилкование перышек у листьев из Йоркшира (Harris, 1964, табл. 5, фиг. 1, 4, 2); 5, 7, 9 — верхушка пера и отдельные перышки (фитолейма), $\times 3$, обр. 9/12, р. Барула; 6 — жилкование верхушки пера, $\times 3$, тот же образец; 8, 10 — жилкование перышек, $\times 3$, тот же образец.

Т а б л и ц а VII

1—6. *Pachypteris decurrens* (Schenk) Nath.

1 — фрагмент листа, обр. 1716/11, $\times 1$; 2 — участок нижнего эпидермиса, тот же образец, $\times 100$; 3, 4 — участок эпидермиса листа с устьицами (Schenk, 1867, табл. XXVI, фиг. 5); 5, 6 — устьица, обр. 1716/11, $\times 400$, ФРГ, Франкония, нижний лейас.

Т а б л и ц а VIII

1. *Pachypteris nordenskioeldii* (Nath.) comb. nov. = *Thinnfeldia nordenskioeldi* Nath. (Antevs, 1914, табл. I, фиг. 3), устьице.
2. *Pachypteris rotundata* (Nath.) comb. nov. = *Thinnfeldia rotundata* Nath. (Antevs, 1914, табл. I, фиг. 4), два устьица.
- 3, 4, 7. *Pachypteris lanceolata* Brongn. (Harris, 1964, рис. 57E, F, A), устьица.
5. *Pachypteris rhomboidalis* (Ettingsh.) Nath. = *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingsh. (Schenk, 1867, табл. XXVII, фиг. 8), устьице.
6. *Thinnfeldia* (?) *hartmanniana* Goth. (Gothan, 1914, рис. 3), устьице.

Т а б л и ц а IX

- 1, 2. *Pachypteris lanceolata* Brongn., устьица, $\times 400$. Англия, Йоркшир, Розберри Топпинг, байос. Препарат, приготовленный автором из материала, присланного в БИН АН СССР Британским музеем.
- 3—5. *Pachypteris decurrens* (Schenk) Nath., устьица, $\times 400$. Препарат приготовлен автором с образца, присланного из ФРГ (рэт Франконии, по Шенку, 1867). Образец хранится в ГИНе АН СССР под № 1716/11.
6. *Pachypteris lanceolata* Brongn., устьица, $\times 400$; бат-келловейские отложения близ г. Краснодара. Препарат сделан автором с образца, описанного В. А. Вахрамеевым и В. А. Самылиной (1958).

Т а б л и ц а X

1—2. *Pachypteris lanceolata* Brongn., устьица, $\times 400$.

- 1 — обр. 7/1, р. Цинцила-Геле, келловей; 2 — обр. 10, р. Барула, келловей.
3. *Pachypteris* aff. *speciosa* (Ettingsh.) Andrae, устьица, $\times 400$, обр. 2/15, р. Зикбирх, бат.
4. *Pachypteris dagestanica* Dolud. sp. nov., устьица, обр. 15/6, Дагестан, р. Чирах-чай, аален.
5. *Pachypteris multiformis* Delle, устьице, $\times 400$, обр. 102/47, г. Ткибули, бат.
6. *Pachypteris bendukidzei* Dolud. et Svan., устьица, $\times 400$, обр. 202, Грузия, р. Барула.

Т а б л и ц а X I

1—4. *Pachypteris lanceolata* Brongn.

1 — участок верхнего эпидермиса, × 100, обр. 7/1, р. Цинцкила-Геле; 2 — участок нижнего эпидермиса. В середине безустычная зона, расположенная под средней жилкой; справа безустычная краевая зона; между ними видны многочисленные устья, × 20, обр. 211, р. Барула; 3 — участок нижнего эпидермиса; слева широкая безустычная зона, расположенная под средней жилкой; справа устья, × 100, обр. 7/1, р. Цинцкила-Геле; 4 — устья, × 400, тот же образец жил

Т а б л и ц а X I I

1—6. *Pachypteris* aff. *speciosa* (Ettingsh.) Andrae.

1 — верхняя часть простоперистого листа, × 1, обр. 2/15; 2 — нижняя часть листа, × 1, обр. 2/16; 3 — устья, × 400, обр. 2/15; 4 — верхушка листа, × 1, обр. 2/17; 5 — верхнее перо непарноперистого листа, × 1, обр. 2/14; 6 — участок нижнего эпидермиса; стрелкой указаны устья, изображенные на фиг. 3 этой же таблицы. Река Зикбирх, левый приток р. Бзыбь, бат.

Т а б л и ц а X I I I

1—2. *Pachypteris* aff. *speciosa* (Ettingsh.) Andrae, обр. 2/15.

1 — участок верхнего эпидермиса, × 100; 2 — участок нижнего эпидермиса, × 100. Река Зикбирх, левый приток р. Бзыбь, бат.

3—5. *Pachypteris multiformis* Delle, обр. 102/47.

3 — участок верхнего эпидермиса, × 20; 4 — участок нижнего эпидермиса, слева край перышка, справа средняя жилка, × 20; 5 — устья, × 400. Тквибули.

Т а б л и ц а X I V

1—13. *Pachypteris multiformis* Delle.

1 — фрагмент листа, × 1, обр. 102/47; 2 — фрагмент листа, × 1, обр. 100/59; 3 — верхушка пера, × 1, обр. 84/139; 4 — то же, × 2; 5 — лопастное перышко, × 1, обр. 114/97; 6 — то же, что и на фиг. 1, × 2; 7 — то же, что и на фиг. 2, × 2; 8 — фрагмент листа с крупными перышками, × 1, обр. 71/139; 9 — фрагменты трех листьев, × 2, обр. 101/59; 10 — то же, × 1; 11 — основание пера, × 2, обр. 112/57; 12 — участок нижнего эпидермиса у края перышка, × 100, обр. 102/47; 13 — устья, × 400, тот же образец.

Т а б л и ц а X V

1—6. *Pachypteris dagestanica* Dolud., sp. nov.

1 — голотип, фрагмент дваждыперистого листа, × 2, обр. 15/6; 2, 3 — нижний эпидермис листа, × 20, тот же образец; 4 — верхний эпидермис листа с многочисленными устьями, × 20, тот же образец; 5 — фрагмент листа, × 3, обр. 2620; 6 — устья, × 400, обр. 15/6. Дагестан, р. Чирах-чай, сел. Лака, аален.

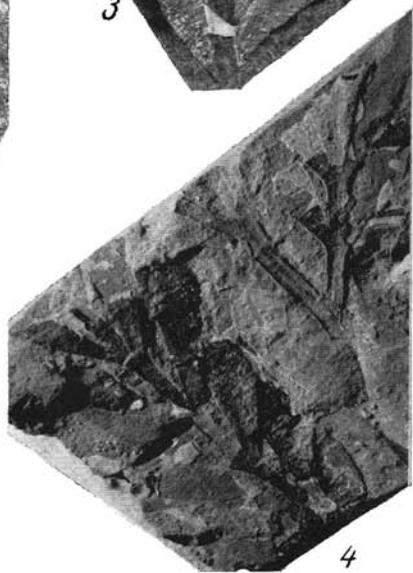
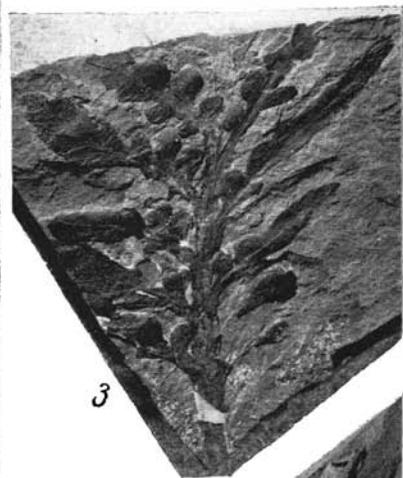
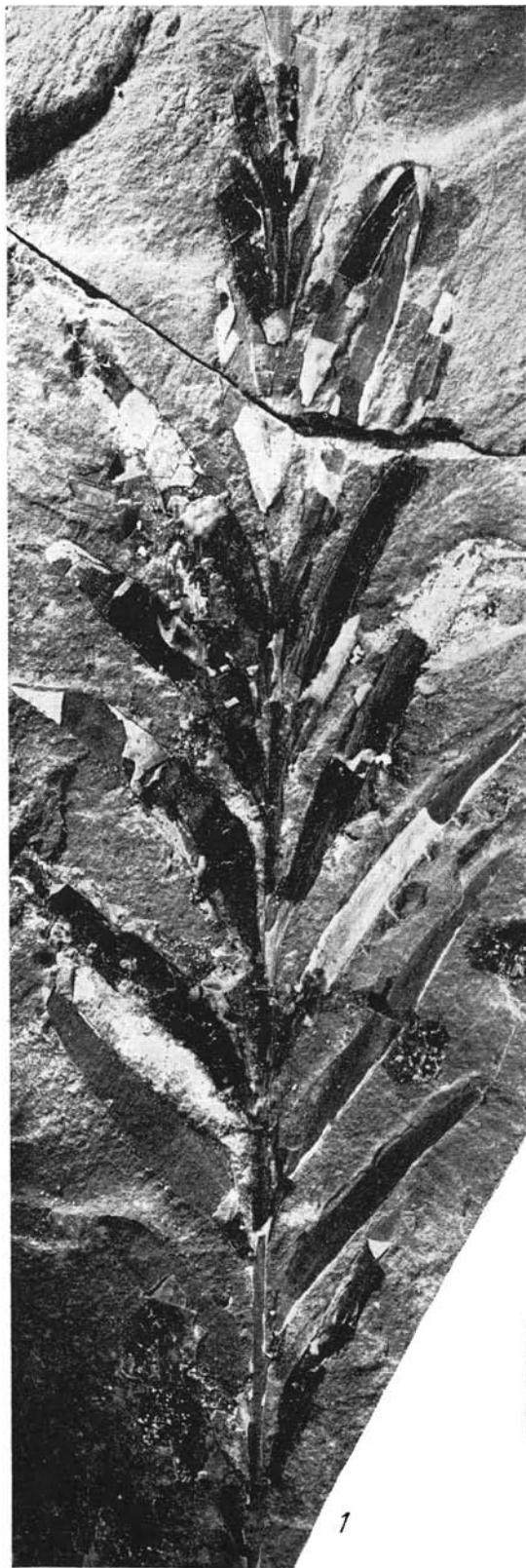
Т а б л и ц а X V I

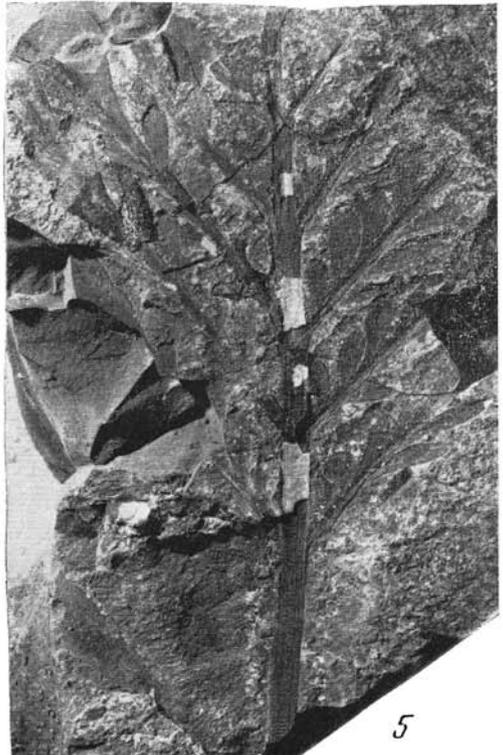
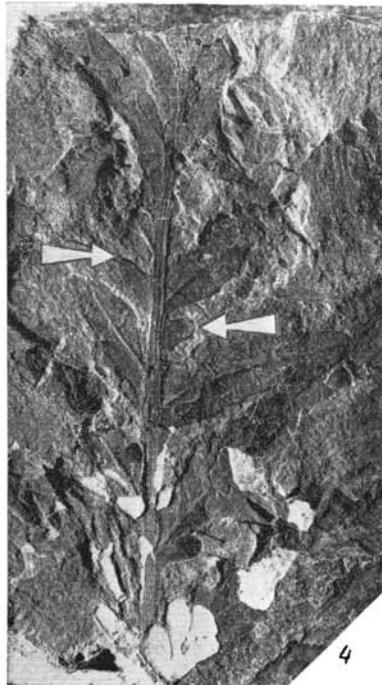
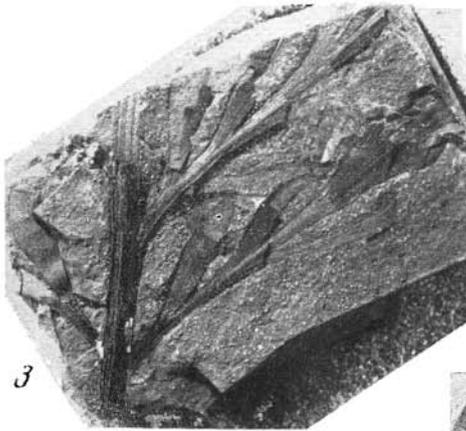
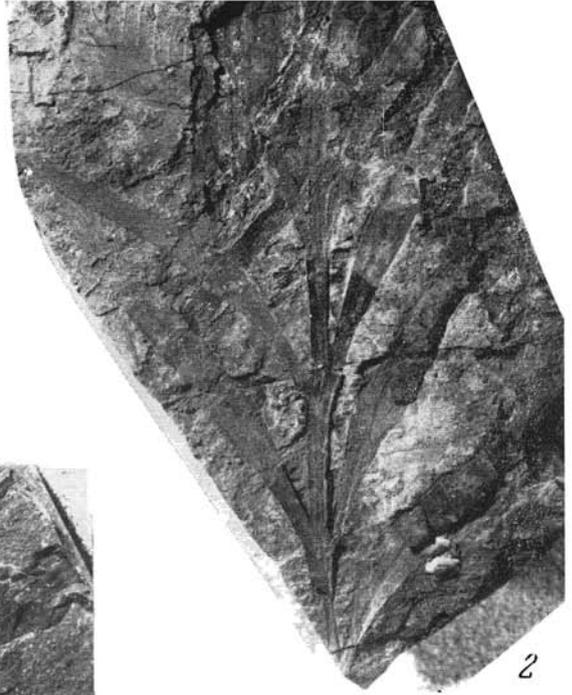
1—2. *Pachypteris dagestanica* Dolud., sp. nov., обр. 15/6.

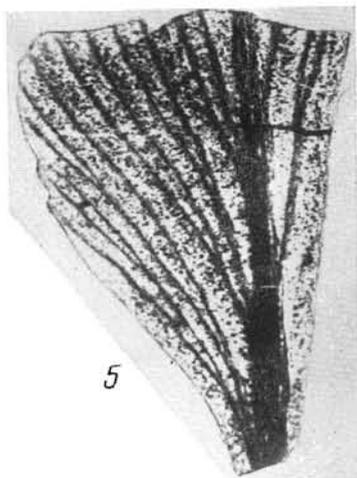
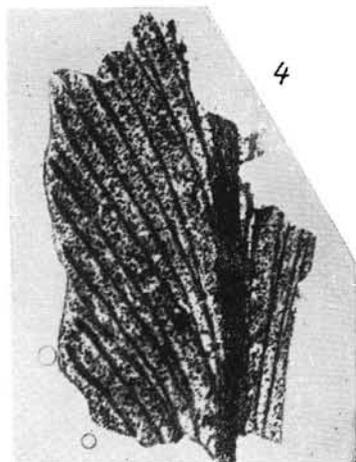
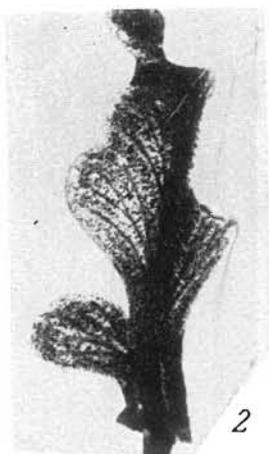
1 — участок верхнего эпидермиса над средней жилкой с устьями, × 100; 2 — участок нижнего эпидермиса; слева участок под средней жилкой, справа многочисленные устья, × 100. Дагестан, р. Чирах-чай, сел. Лака, аален.

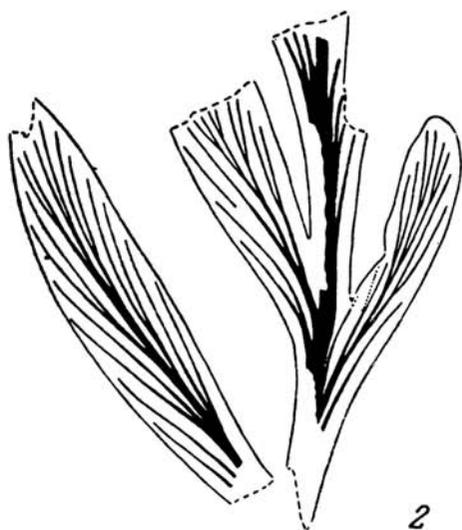
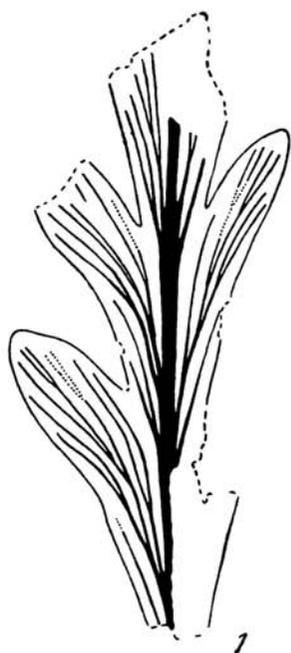
- 3, 4. *Thinnfeldia* (?) *vulgaris* Ргун., жилкование листа, изображенного в работе В. П. Владимирович (1965) на табл. II, фиг. 6, × 3. Восточный Урал, рэт; 4 — участок верхнего эпидермиса с устьем (Владимирович, 1965, табл. II, фиг. 7), там же.
5. *Thinnfeldia* (?) *rhomboidalis* Ettingsh., участок нижнего эпидермиса с устьями (Владимирович, 1965, табл. I, фиг. 6). Восточный Урал, Богословское месторождение, кровля свиты «С», богословский фитостратиграфический горизонт, рэт.

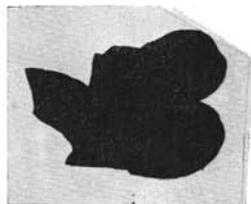


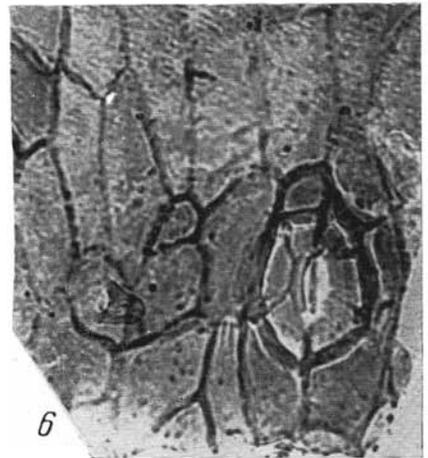
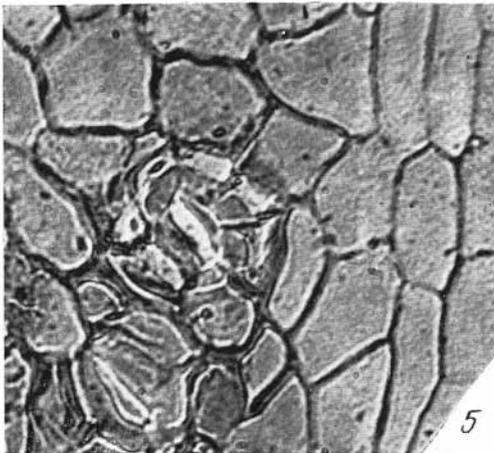
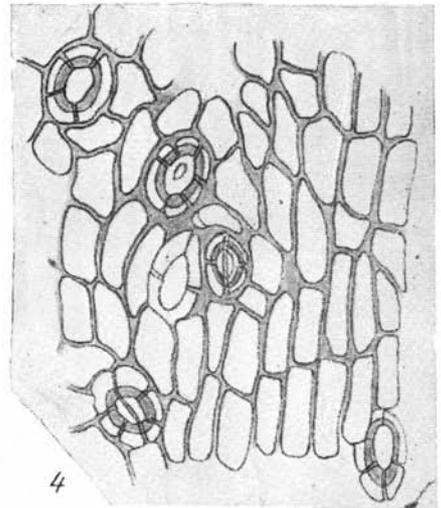
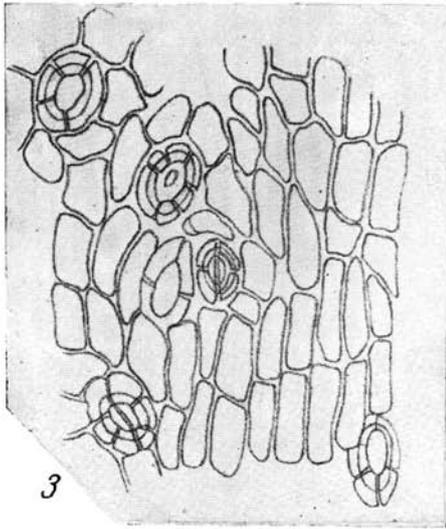
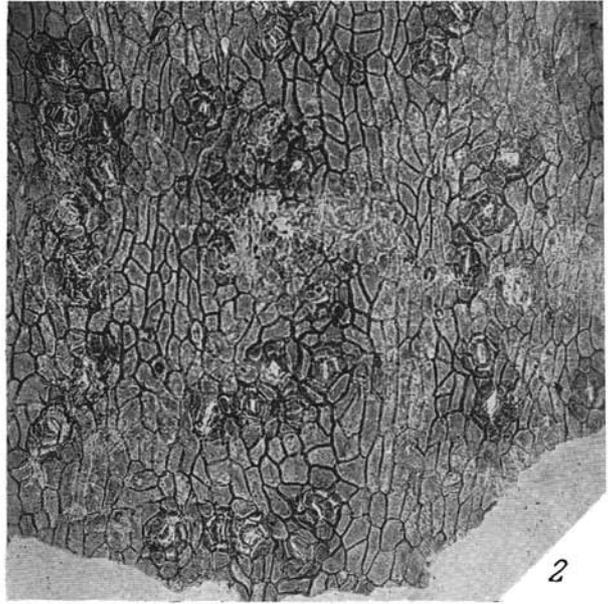


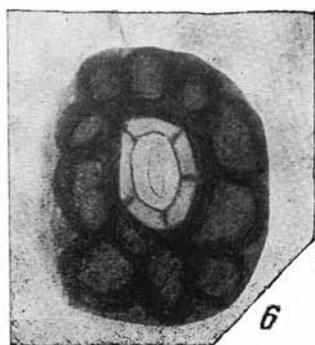
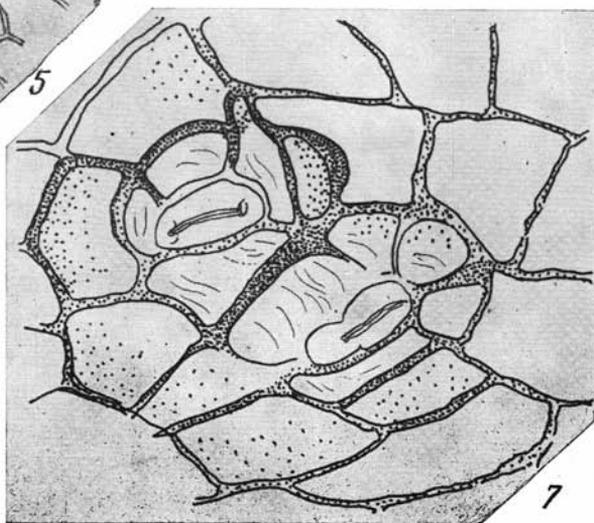
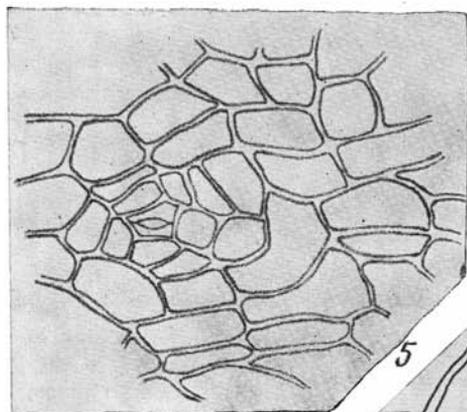
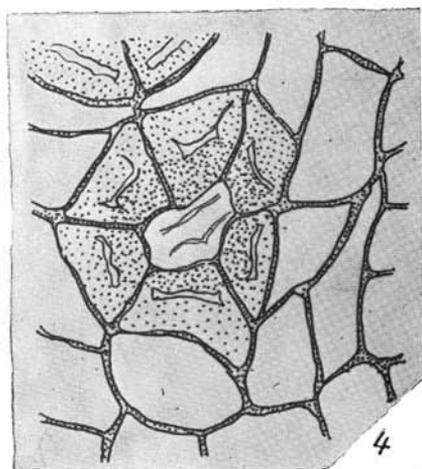
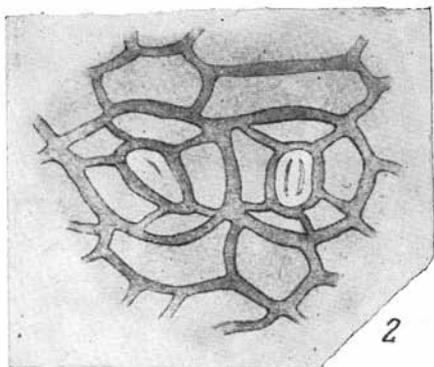
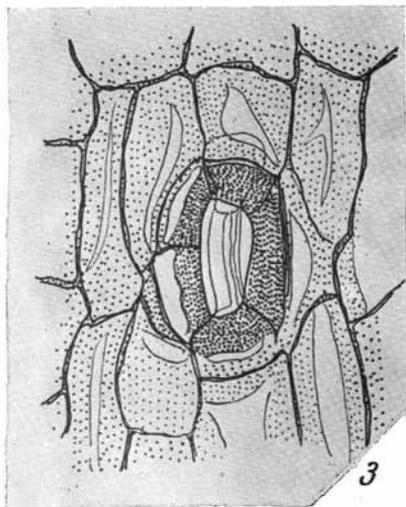
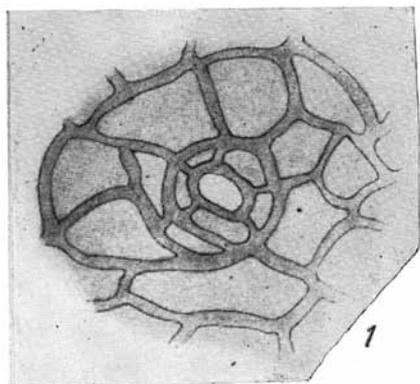




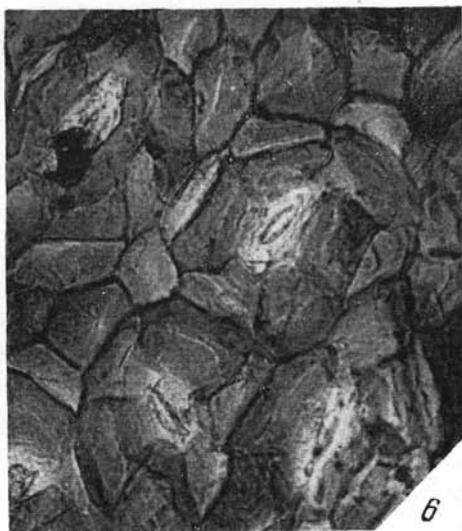
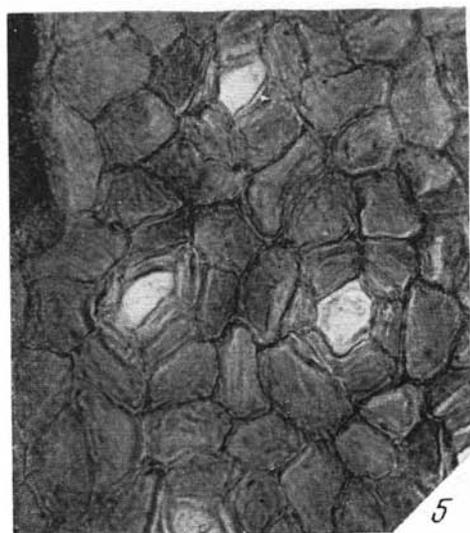
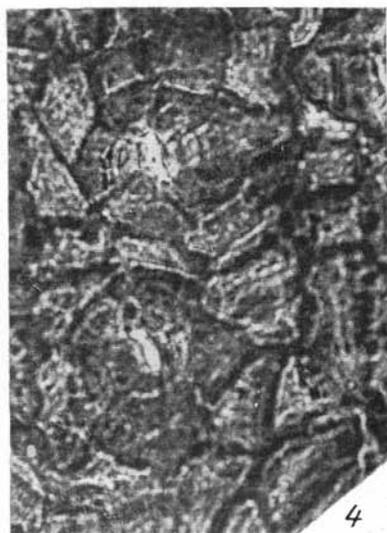
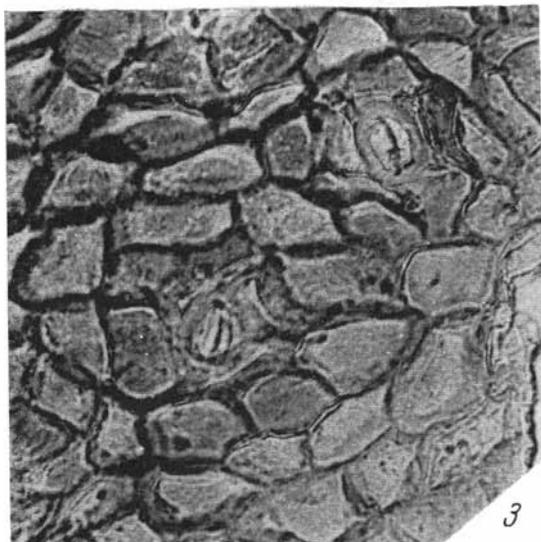
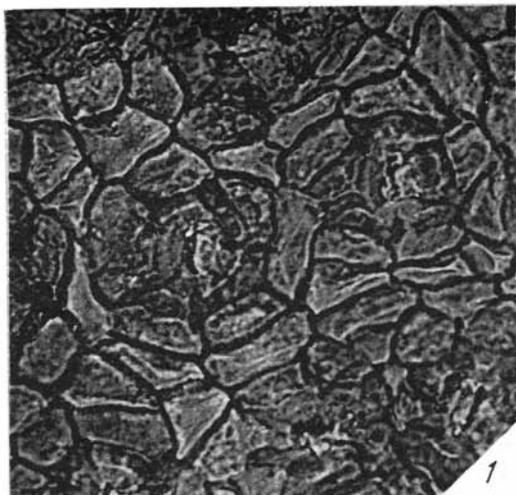


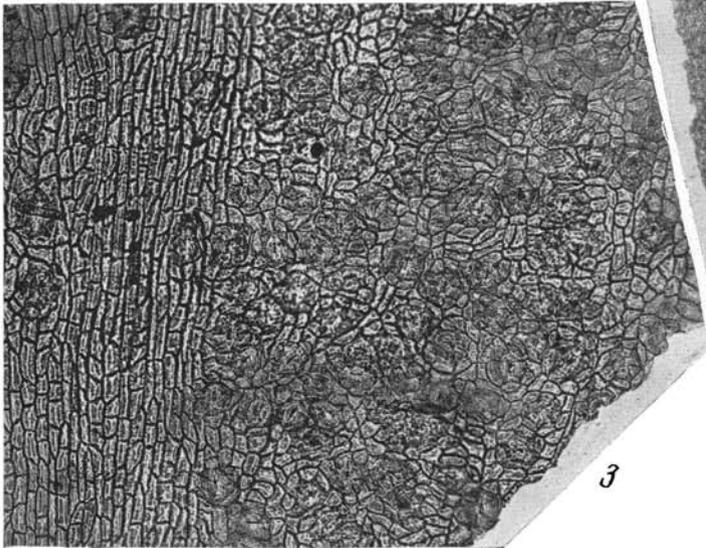
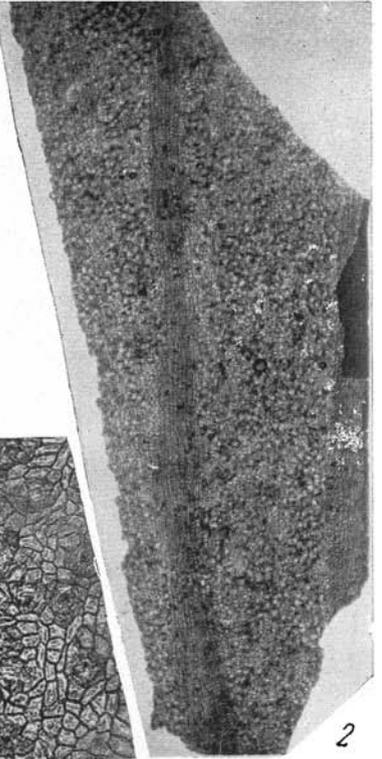
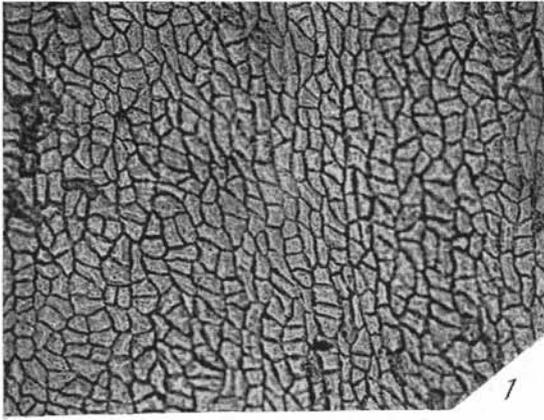














1



2



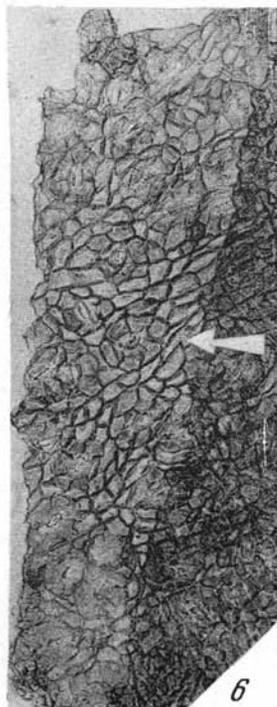
4



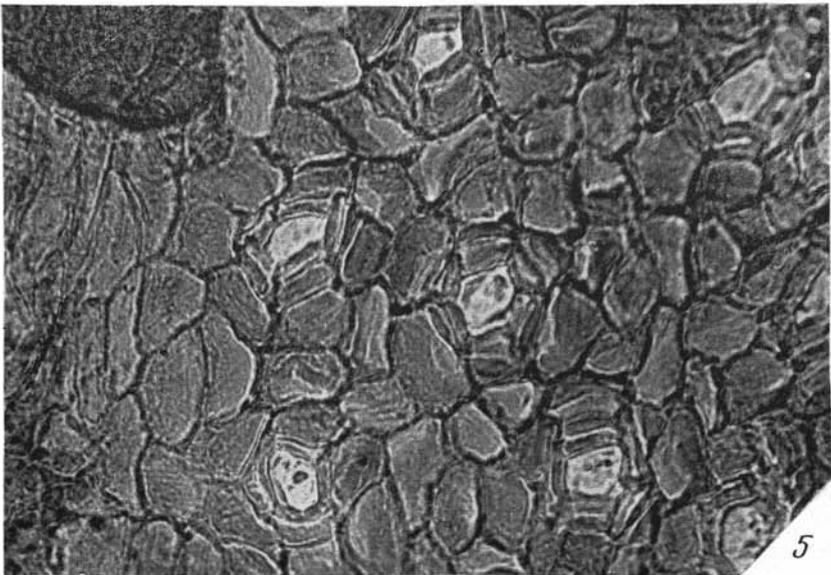
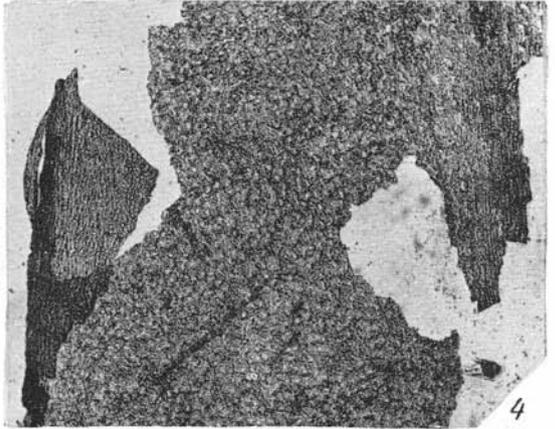
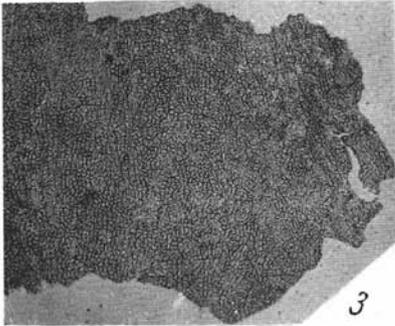
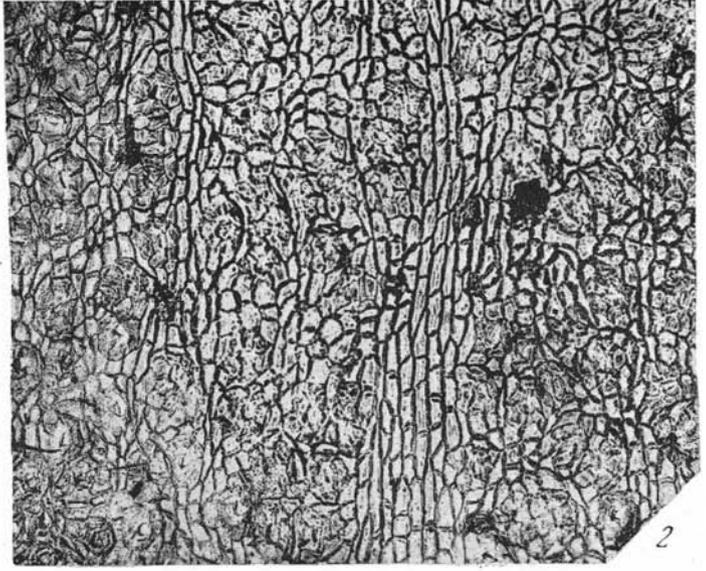
3



5



6





1



2



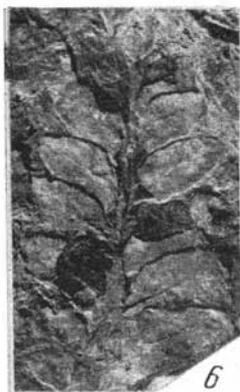
3



4



5



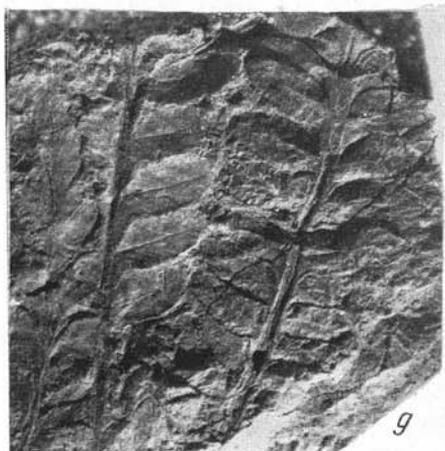
6



7



8



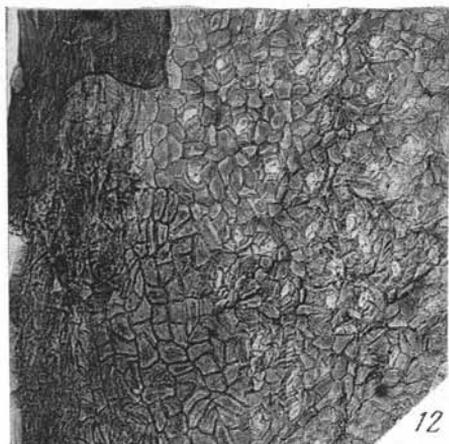
9



10



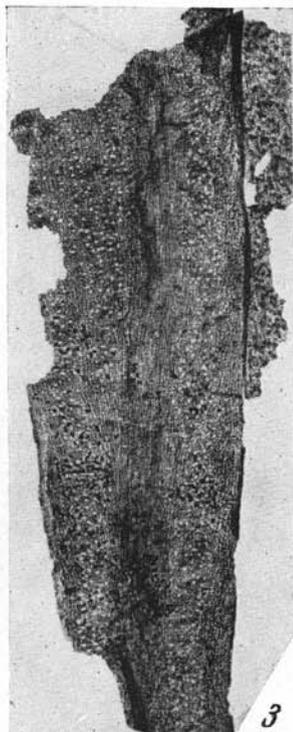
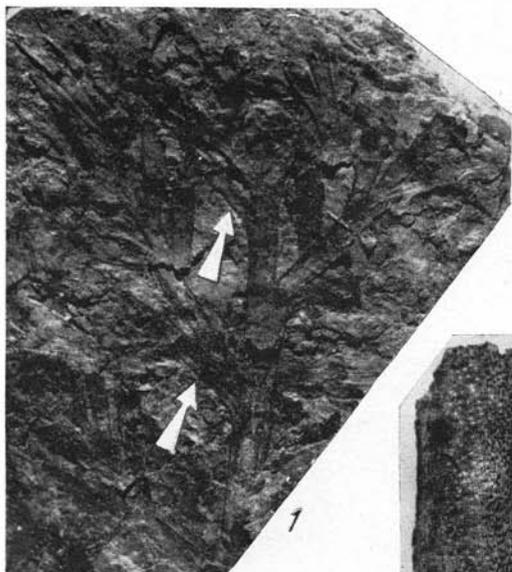
11

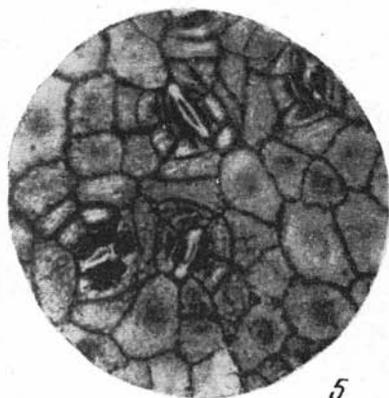
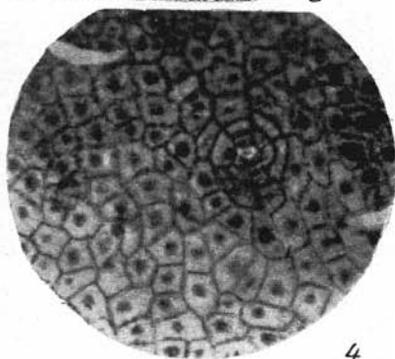
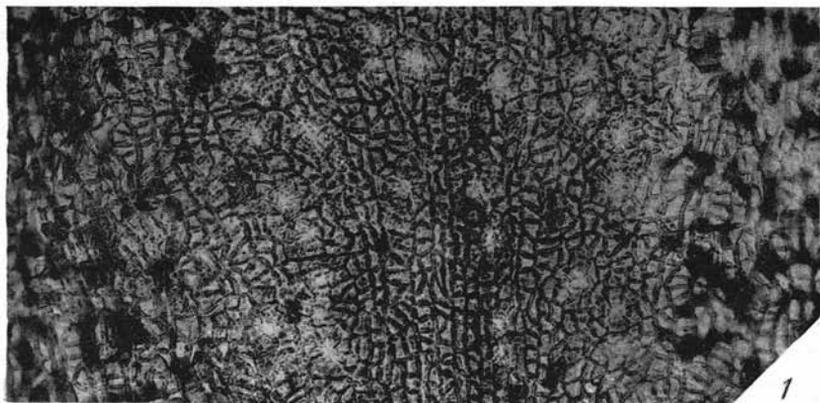


12



13





И. А. ДОБРУСКИНА

РОД *SCYTOPHYLLUM*
(МОРФОЛОГИЯ, ЭПИДЕРМАЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ
И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ)

В триасовой флоре Приуралья выделяется своеобразная группа растений, имеющих папоротниковидный габитус и очень характерное жилкование. Часть из них была описана М. Ф. Нейбург (1959) вслед за М. И. Брик (1952) в качестве представителей рода *Aipteris*. Но, давая такое родовое определение, М. Ф. Нейбург указала на сходство этих растений с родом *Scytophyllum*, а в дальнейшем в списках определений писала «*Scytophyllum-Aipteris*». Изучение в последние годы более полного материала подтвердило это предположение М. Ф. Нейбург.

В некоторых случаях у М. Ф. Нейбург возникла мысль о связи рассматриваемых растений с родом *Callipteridium* (в заключениях по определению растительных остатков она несколько раз писала «*Scytophyllum-Aipteris-Callipteridium*»). Следует сразу же объяснить, что такие предположения возникли из-за сходства изучавшихся ископаемых с растениями из Аргентины (*Callipteridium argentinum* Frenguelli) и Южного Приуралья (*Callipteridium remotum* Brick), неправильно отнесенными к роду *Callipteridium* и в действительности принадлежащими к роду *Lepidopteris*. Аргентинский вид был пересмотрен Таунроу (Townrow, 1956), а *Callipteridium remotum* был переопределен М. Ф. Нейбург как *Lepidopteris ottonis*. Упомянув об этом, я хочу подчеркнуть, что М. Ф. Нейбург подметила связь рассматриваемых растений с родом *Lepidopteris*. Об этих связях ниже речь будет идти более подробно.

В распоряжении автора статьи оказались большие коллекции триасовых растений из Печорского бассейна, часть которых была предварительно определена М. Ф. Нейбург, подготовившей много фотографий и препаратов. Часть рисунков и фотографий была сделана для нее С. В. Мейеном. М. Ф. Нейбург успела опубликовать только одну небольшую статью (1959) по триасовой флоре Печорского бассейна, помимо этого, имеются лишь заключения о предварительном определении растительных остатков, в которых кое-где мелькают предположения М. Ф. Нейбург о родственных связях и систематическом положении растений, изучение которых ею только начиналось. За последние годы были дополнительно получены коллекции из Печорского бассейна и Оренбургского Приуралья, автором сделаны дополнительные фотографии, рисунки, препараты.

Кроме того, летом 1966 г. сотрудники Шведского естественноисторического музея в Стокгольме проф. Б. Лундبلاد и проф. О. Селлинг любезно предоставили в распоряжение автора оригиналы вида *Scytophyllum apoldense* из кейпера ГДР (Linnel, 1933). Автор выражает глубокую благодарность проф. Б. Лундبلاد и проф. О. Селлингу за возможность непосредствен-

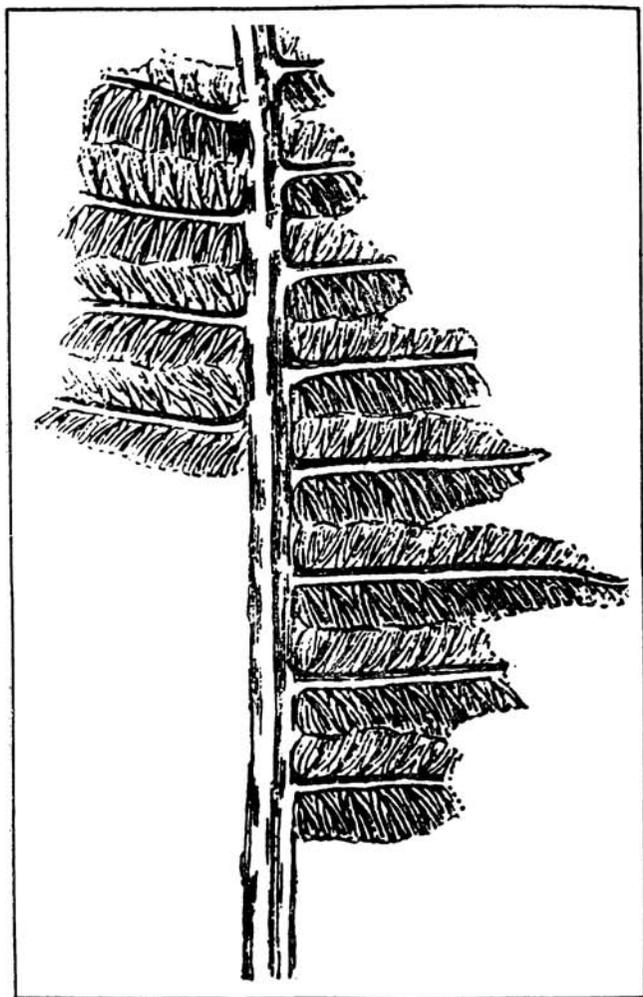


Рис. 1. *Aipteris speciosa* Zal., $\times 2$
(Zalessky, 1939, фиг. 27)

но изучить немецкие оригиналы, получить с них препараты и сравнить их с приуральскими растениями. Автор также очень благодарен С. В. Мейену за помощь в работе, особенно в изучении эпидермального строения.

Прежде чем перейти к рассмотрению рода *Scytophyllum*, следует остановиться на критике рода *Aipteris*. Последний был установлен М. Д. Залесским (Zalessky, 1939) на материале из нижнепермских отложений Южного Приуралья и рассматривался им как представитель пермских гигантоптерид на Урале. Одновременно с выделением нового рода М. Д. Залесский провел ревизию гигантоптерид, включив часть из них в свой новый род. К сожалению, род *Aipteris* был основан на небольшом материале очень плохой сохранности. Каменный материал Залесского (единственный образец с противоположным знаком) не сохранился, повторить сборы на р. Ае С. В. Мейену в 1965 г. не удалось. Существует только один схематический рисунок (рис. 1 в тексте), сопровождаемый недостаточно четким описанием. Причем ни из рисунка, ни из описания нельзя понять степень слияния листовой пластинки. Описание Залесским углубления в листовой пластинке по линии схождения перистых жилочек как будто предполагает существование цельной листовой пластинки; о том же свидетельствует отнесение им

к своему новому роду вида *Gigantopteris americana* White, имеющего цельную листовую пластинку. Однако М. И. Брик (1952), М. Ф. Нейбург (1959) и К. Асама (Asama, 1959) представляли себе *Aipteris speciosa* как простоперистое растение с длинными перьями, не слитыми друг с другом. По рисунку также трудно судить и о характере жилкования, так как жилки изображены очень неточно. Они кажутся скорее сливающимися друг с другом, хотя этот род выделен Залесским как раз для тех гигантоптерид, которые не имеют анастомозов боковых жилок.

Таким образом, трудно понять, что за растение описал М. Д. Залесский под названием *Aipteris speciosa*. По мнению В. Йонгманса (Jongmans, 1952), *Aipteris* есть не что иное, как плохо сохранившийся образец *Pecopteris unita*. Исходя из всего сказанного целесообразно воздержаться от использования этого рода до получения убедительного повторного материала. Что касается ревизии гигантоптерид, проведенной М. Д. Залесским, то она явилась запоздалой и упрощенной по сравнению с тем анализом и выделением новых родов среди гигантоптерид, который был проведен Г. Коидзуми на пять лет раньше (Koidzumi, 1934, 1936).

Также не следует использовать название *Aipteris* в том понимании, отличном от первоначального, которое придал ему К. Асама (Asama, 1959). Не говоря уже о том, что род Залесского сам по себе сомнителен, следует указать, что такое широкое понятие, даваемое Асамой как «уникогерентное¹ растение с жилкованием типа *Pecopteris unita*», может включать более чем один род. Так, сюда по определению попадают роды *Desmopteris*, *Validopteris*, *Scytophyllum* и некоторые представители рода *Lepidopteris*.

Вопрос о родовой принадлежности растений, отнесенных к роду *Aipteris* в других районах, рассматривается ниже.

РОД *SCYTOPHYLLUM* BORNEMANN, 1856

И. Борнеманн дал очень краткий диагноз рода; более подробный диагноз составлен Т. Линнелем (Linnel, 1933, стр. 310):

«Лист просто- или дваждыперистый, непарноперистый; перья супротивные или чередующиеся, от ланцетных до линейных, прикрепляющиеся к рахису коротким черешком или всем основанием с низбегаем. Жилкование очень характерное: каждое перо со средней жилкой, вторичными и разветвляющимися третичными жилками; анастомоз нет. Эпидерма крепкая, состоящая из полигональных клеток с неундулирующими радиальными стенками; устьица многочисленные на обеих сторонах пера».

О п и с а н и е. По сравнению с немецким материалом (рис. 2, 3) новый материал расширяет представление о внешней морфологии рода. Немецкий материал ограничивается двумя типами вайи без постепенных переходов между ними — виды *Schytophyllum bergeri* и *S. apoldense*. Первый — это «лист по крайней мере двуперистый с толстым рахисом. Перья последнего порядка ланцетные до линейных с зазубренными краями или свободными перышками. Иногда имеются промежуточные перья» (Linnel, 1933, стр. 312). Второй — «лист перистый или двуперистый, непарноперистый с толстым рахисом. Перья последнего порядка линейные или ланцетные, цельнокрайние. Пластинка иногда низбегает на рахис» (там же, стр. 321). Приуральские растения (рис. 4) или близки ко второму типу по внешней морфологии, будучи значительно меньшими по размеру, или представлены вайями более плотного компактного габитуса с прилегающими друг к другу перьями.

Наиболее характерной чертой рода является жилкование, на котором следует остановиться подробнее (рис. 5). Линнель также считал жилкование главным отличительным признаком данного рода.

¹ Объяснение термина см. ниже (стр. 41).

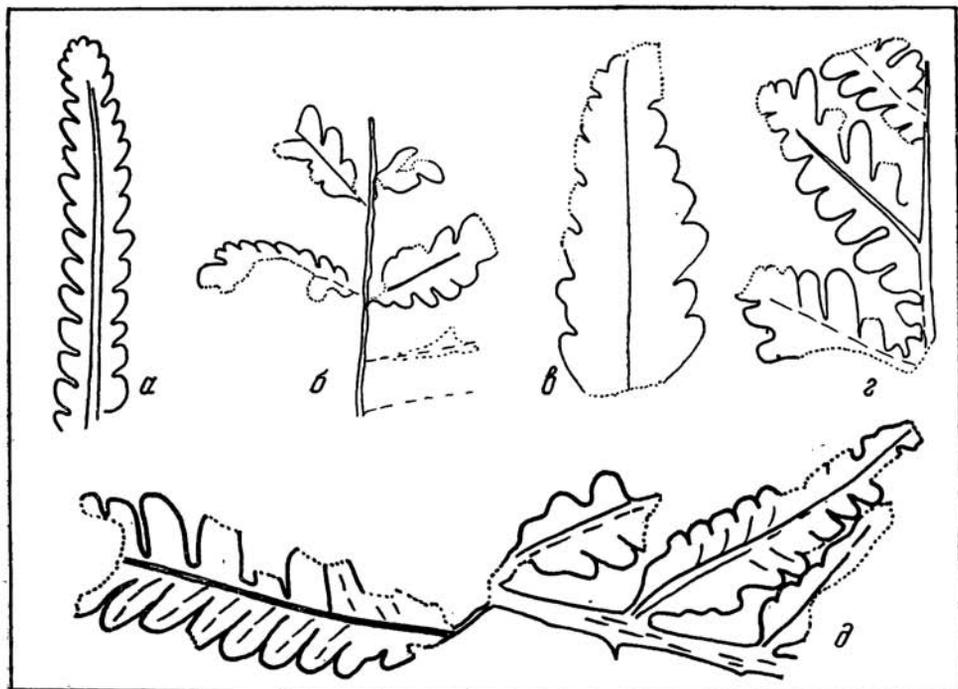


Рис. 2. Листья *Scytophyllum bergeri* Bornemann из нижнего кейпера, $\times 1/2$.

а — Райзер, Тюрингия (Bornemann, 1856, табл. VII, фиг. 2); б — д — Тале, Гарц (Linnel, 1933, фиг. 1, 2, 3а, 3б)

В каждом пере от средней отходят вторичные жилки, перистоделющиеся и образующие четко выраженные простоперистые (см. рис. 5, а) или дваждыперистые (см. рис. 5, в—д) пучки. В тех случаях, когда перо имеет волнистый край, такой пучок жилок часто (но не всегда) соответствует лопасти пера. Пучки жилок определяют собой как бы отдельные «перышки» в пере, разделение на которые пока только намечается. Можно сравнить такие перья с верхушечными частями вайи обыкновенных папоротников, когда отдельные перышки (четко выделяющиеся благодаря жилкованию) сливаются в лопастное, а ближе к верхушке вайи — в простое цельнокрайнее перо. Характерно, что в рассматриваемых растениях такая картина наблюдается во вполне развитых перьях и, насколько можно судить по имеющемуся материалу, по всему листу.

Границу таких слившихся «перышек» может отмечать сутурная жилка, простая (см. рис. 5, г) или ветвящаяся (см. рис. 5, в). Средняя жилка такого «перышка» проходит по его диагонали, сильно низбегающая, и обычно доходит до верхушки. При этом в анадромной части «перышка» боковые жилки значительно короче, чем в катадромной. Вторичные жилки не все выходят в край пера или в вырез лопасти, а в большинстве своем подходят к намечающейся границе «перышек», не сливаясь с жилками соседнего «перышка». М. Ф. Нейбург (1959, рис. 40) ошибочно полагала, что боковые жилки на границе «перышек» сливаются друг с другом, что и позволило ей идентифицировать печорские растения с илекскими (Брик, 1952, стр. 37—39, табл. XIII, фиг. 1—9).

Внимательное изучение материала из Приуралья показало, что слияния боковых жилок нет как на оригинале М. Ф. Нейбург (см. рис. 5, б), так и на других отпечатках. По всей видимости, слияния жилок нет и на образцах с р. Илека. На табл. 1, 2 приведена фотография жилкования из работы

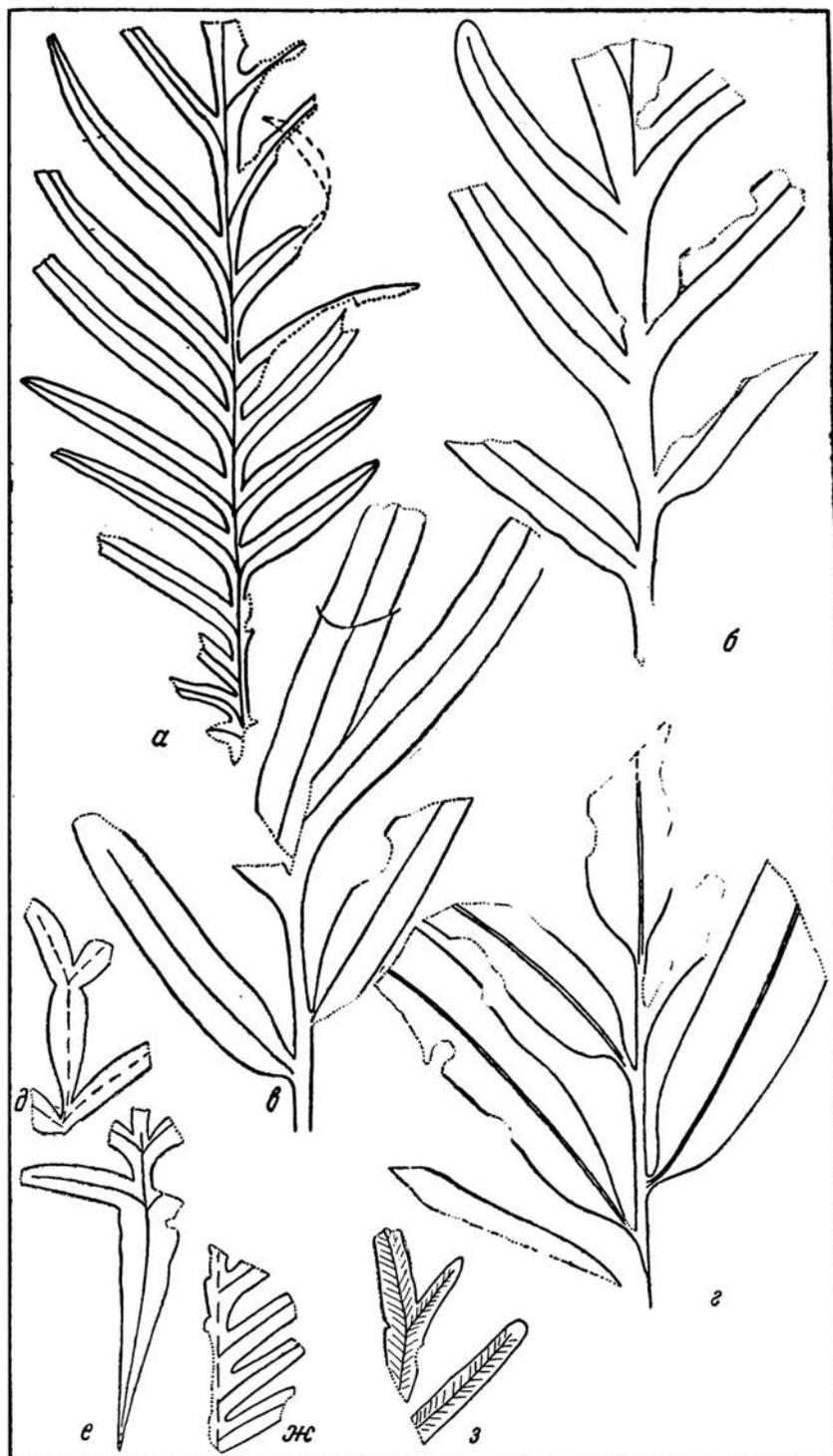


Рис. 3. Листья *Scytophyllum apoldense* (Compter) Linnel, из нижнего кейпера $\times 1/2$.

a — Апольда, Тюрингия (Compter, 1874, табл. 2, фиг. 6); *б* — Тале, Гарц; см. табл. I, 1 (Linnel, 1933, фиг. 4); *в* — там же, см. табл. II, 1; *г* — *з* — там же (Linnel, 1933, фиг. 5, 7a, 7b, 6a, 6b)

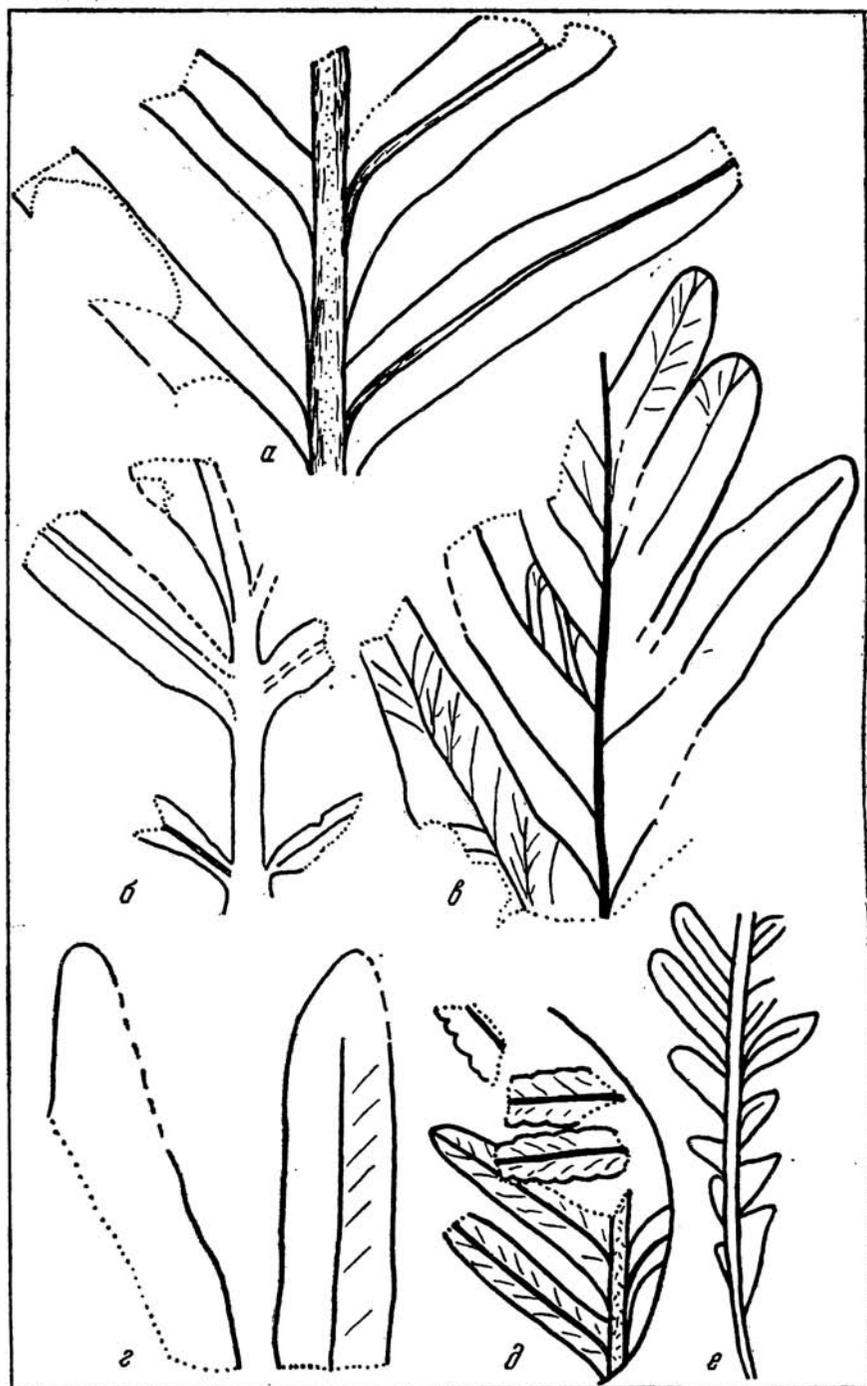


Рис. 4. Листья *Scytophyllum* из верхнего триаса Приуралья, $\times 1$

a — *S. nerviconfluens* (Brick) Dobruskina comb. nov.; см. табл. III, 1 (Брик, 1952, табл. XIII, фиг. 1); экз. 18/6910 (Центральный Геологический музей им. Чернышева); *b* — то же, см. табл. III, 3 (Нейбург, 1959, рис. 1e), экз. 3720/40; *в* — *S. neuburgianum* Dobruskina sp. nov., см. табл. IV, 1, экз. 3735/193—194; *г* — то же, см. табл. IV, 2, экз. 3735/199; *д* — *S. (?) baschkiricum* Dobruskina sp. nov.; см. табл. IV, 5, экз. 3776/35; *е* — *S. papillosum* Dobruskina sp. nov. (см. табл. III, 8, экз. 3753/211)

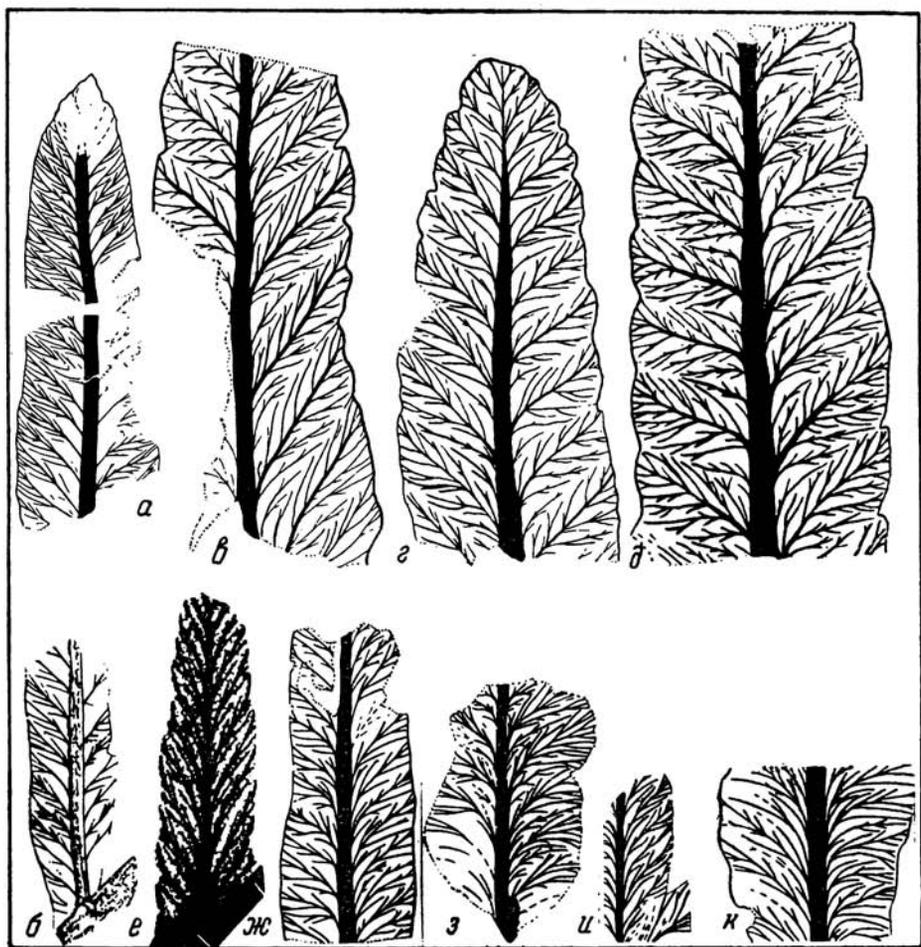


Рис. 5. Жилкование у рода *Scytophyllum*.

a — *S. nerviconfluens* (Brick) Dobruskina comb. nov., $\times 1$, см. табл. III, 5, экз. 3753/192—1; *б* — то же, $\times 1$, см. табл. III, 3 и рис. 4, *б*, экз. 3720/40; *в* — *д* — *S. neuburgianum* Dobruskina, sp. nov. $\times 2$, см. табл. IV, 1*a*, 1*б*, 2*a* и рис. 4, *в*, *г*, экз. 3735/193, 194, 199; *е* — *S. papillosum* Dobruskina sp. nov., $\times 3$, см. табл. III, 8, 8*a* — *г* и рис. 4, *е*, экз. 3753/211; *ж* — *S. abramovii* Dobruskina sp. nov., $\times 2$, см. табл. IV, 4, экз. 3744/153; *з* — «*Thinnfeldia vulgaris*» Pryn., $\times 1$; рисунок по фотографии (Владимирович, 1965, табл. II, фиг. 6); *и*, *к* — *Scytophyllum apoldense* (Compter) Linnel, $\times 1$, рисунки по фотографиям (Linnel, 1933, табл. II, фиг. 6 и 5)

М. И. Брик (1952, табл. XIII, фиг. 7). К сожалению, оригинал, с которого была сделана эта фотография, утерян (он отсутствует в коллекции Центрального геологического музея им. Чернышева).

Описанное жилкование полностью согласуется с жилкованием немецких представителей рода *Scytophyllum* (см. рис. 5, *и*, *к*). Таким образом, этот род относится к когерентнолистным растениям (coherent leaf plants), т. е. к таким растениям, листовая пластинка которых не разделена на изолированные сегменты или перышки, но эти последние выделяются достаточно четко благодаря присутствию отдельных пучков жилок и иногда разделяющих их сутурных швов.

Термин, «когерентнолистные растения» был предложен К. Асамой (Asama, 1959), который при пересмотре гигантоптерид столкнулся с необходимостью иметь более широкое понятие, чем гигантоптериды, для растений со сходным строением листовой пластинки. Обычно когерентнолистность связывается только с гигантоптеридами, поэтому наличие когерентной пластинки рассматривается обычно как признак родства с ними (Zalessky, 1939; Брик,

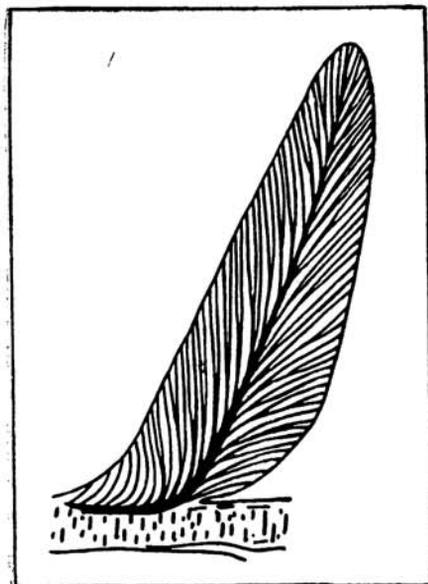


Рис. 6. Жилкование у *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingsh., $\times 2$ (Gothan, 1914, табл. XXI, фиг. 3)

1952; Криштофович, Принада, 1933; Сикстель; 1949, 1960, 1961, 1962). Асама сделал первый шаг, ограничив сем. Gigantopteridaceae и тем самым указав, что когерентнолистность не является свойством только одного семейства. Как будет показано ниже, такое строение листовой пластинки наблюдается у растений разных систематических групп.

По степени слияния листовой пластинки Асама выделяет растения уникагерентные (к которым принадлежит и род *Scytophyllum*), бикогерентные, когда сливаются не только перышки, но и перья, трикогерентные типа *Gigantopteris nicotianaefolia* — еще более высокая степень слияния листовой пластинки.

При большом морфологическом сходстве и особенно при сходстве жилкования описываемые виды рода *Scytophyllum* очень сильно различаются эпидермально. Однако пока нет никаких данных для разделения их на какие-то группы (например, подроды), потому что выделенные виды никак не группируются по эпидермальным признакам.

Можно, однако, попытаться выделить общее в эпидермальном строении изучаемого рода, несмотря на большие различия в деталях строения разных видов. За исключением одного вида *S. abramovii*, все остальные являются амфистомными, но даже у этого вида устьица на верхней стороне единичны. Устьица располагаются беспорядочно, не группируясь в ряды или полосы; отчетливые полосы удлиненных клеток над жилками наблюдаются в большинстве видов обычно на той стороне, которая характеризуется меньшей густотой устьиц. Над жилками устьиц мало. Большинство устьиц моноциклические, реже неполноциклические, имеют, как правило, пять-шесть побочных клеток, значительно реже четыре или семь; общие побочные клетки у соседних устьиц встречаются очень редко.

Полную эпидермальную характеристику рода можно будет дать лишь в результате дальнейшего изучения родов *Scytophyllum* и *Lepidopteris*.

С р а в н е н и е. Выше была показана идентичность характера жилкования изученных приуральских растений и представителей рода *Scytophyllum* из ГДР. Этот род характером жилкования хорошо выделяется среди всех остальных растений. По внешнему облику его листья очень сходны с листьями, описанными в литературе под названием *Thinnfeldia*. Как показано М. П. Долуденко (см. ее статью в этом выпуске), этот род является младшим синонимом *Pachypteris*. Простоперистые *Pachypteris* отличаются от *Scytophyllum* алетоптероидным жилкованием (рис. 6). Однако не все виды *Thinnfeldia* могут быть автоматически переведены в *Pachypteris*. Это касается, например, вида *Thinnfeldia vulgaris* Груп., специфику которого отмечала описавшая его В. П. Владимирович (1965). По жилкованию (см. рис. 5, з) и строению вайи (Владимирович, 1965, табл. II, фиг. 4—6) он отвечает всем признакам рода *Scytophyllum*, не отличаясь очень сильно по эпидермальному строению. По строению устьиц он поразительно похож на вид *S. (?) baschkiricum*, отличающийся от него большим различием эпидермального строения верхней и нижней стороны. Кроме того, относительно вида, описанного В. П. Владимирович, ничего не известно о строении рахиса, в то время как для вида *S. (?) baschkiricum* — это очень

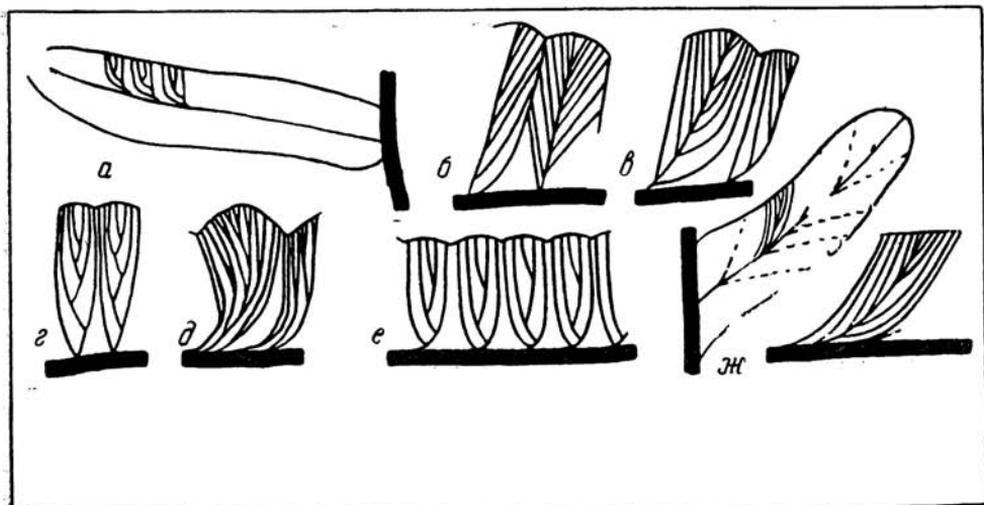


Рис. 7. Жилкование уникогерентных растений из перми Китая и Кореи, которые Асама исключил из сем. Gigantopteridaceae и отнес к роду *Aipteris*.

а — *Desmopteris robusta* Kaw., $\times 2$, рисунок по фотографии (Kawasaki, 1934, табл. CVII, фиг. 10а); б, в — *D. hallei* Kaw., $\times 3$ (там же, табл. LVII, фиг. 151а, в); г — *D. chongsonensis* Kaw. $\times 2$ (там же, табл. LVII, фиг. 152а); д — *D. tokchonensis* Kaw., $\times 3$ (там же, табл. CVII, фиг. 9а); е — *Validopteris sinensis* Stockm. et Math., $\times 3$, рисунок по фотографии (Stockmans et Mathieu, 1957, табл. XIII, фиг. 2а; ж — *V. hallei* (Kaw.) Stockmans et Math., $\times 3$, рисунок по фотографии (Stockmans et Mathieu, 1939, табл. XXXIV, фиг. 1а)

характерный признак. Было бы очень желательно изучить структуру рахиса этого вероятного представителя рода *Scytophyllum*.

От прочих уникогерентных растений птеридоспермов и папоротников с узкими длинными перышками — *Desmopteris*, *Validopteris*, *Comia*, *Rhinopteris*, *Bernoullia* и других рассматриваемый род отличается существенными деталями жилкования. Во-первых, у всех перечисленных родов (рис. 7) в ветвлении боковых жилок пучка большую роль играет дихотомия, а не перистое ветвление; во-вторых, как бы в них ни делились вторичные жилки, все их конечные ответвления выходят в край пера или в вырез лопасти; они изгибаются таким образом, чтобы подойти к краю листа. Как было показано выше, у рода *Scytophyllum* наблюдается иная картина.

Единственный род, некоторые представители которого имеют в принципе такое же жилкование, что и *Scytophyllum*, хоть и не развитое в такой степени, — это *Lepidopteris* (рис. 8), а именно *L. stormbergensis* (Sew.) Townp. Жилкование у мало сегментированных представителей этого вида так же, как у рода *Scytophyllum*, четко очерчивает в пере слившиеся «перышки»; конечные разветвления вторичных жилок не выходят в край пера, а подходят к границе «перышек», не сливаясь с жилками соседнего «перышка».

Внешняя морфология, внешний габитус этих двух родов как будто имеет мало общего: мелкоперышковая дважды- или триждыперистая вайя *Lepidopteris* и обычно простоперистая или дваждыперистая вайя *Scytophyllum* с длинными ланцентными, иногда зубчатыми перьями. Но и тот, и другой род очень меняются по рассечению вайи, по степени слияния перышек, по степени выраженности жилкования слившихся «перышек». Для рода *Lepidopteris* достаточно привести типичные *L. ottonis* и *L. stuttgartensis*, с одной стороны, и вышеупомянутый *L. stormbergensis*, с другой, а для рода *Scytophyllum*, пока не касаясь материала из Приуралья, — дваждыперистые вайи *S. bergeri* и простоперистые вайи *S. apoldense*. Материал из Приуралья дает такой же ряд постепенных переходов от типич-

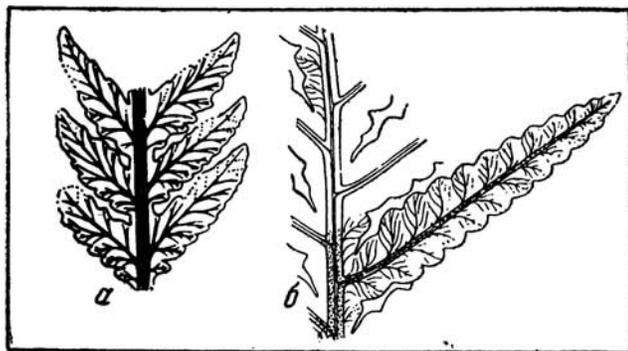


Рис. 8. Жилкование у *Lepidopteris stormbergensis* (Sew.) Town.

a — $\times 2$ (Townrow, 1956, фиг. 2E); б — $\times 1$ (Frenguel-II, 1944, табл. I, фиг. 2)

ных мелкоперышковых *Lepidopteris* к *Scytophyllum* с цельными линейными перьями, аналогично тому, что приводит Д. Таунроу для *Lepidopteris stormbergensis* Townrow (1956, 1960). Подробное рассмотрение этого материала — тема особой статьи. Нужно только подчеркнуть, что наличие таких постепенных переходов часто ставит в тупик при определении, настолько трудно решить, к какому из двух родов следует отнести тот или иной экземпляр.

В Приуралье присутствуют растения, которые по внешнему облику и жилкованию совершенно неотличимы от рода *Scytophyllum*, но характеризуются рахисом с комковатой структурой, что служит родовым признаком именно рода *Lepidopteris*. Эти растения ниже описываются под родовым названием *Scytophyllum* со знаком вопроса. Комковатость рахиса в эпидерме (табл. VII, 4, 4a) имеет тот же вид, что и у типичных *Lepidopteris ottonis* (Antevs, 1914, табл. II, фиг. 6—8).

Эпидермальное строение этих двух родов очень близкое. Помимо поразительного сходства эпидермального строения приуральских представителей рода *Lepidopteris* и приуральских же *Scytophyllum*, эпидерма некоторых описываемых ниже видов *Scytophyllum* очень сходна с эпидермой *Lepidopteris ottonis*, изображенной у Антевса (Antevs, 1914), Гарриса (Harris, 1926, 1932) и Лундبلاد (Lundblad, 1950). В эпидерме *Scytophyllum* из Приуралья и ГДР присутствуют различные типы устьиц в одном препарате, что отмечено Гаррисом (Harris, 1932 стр. 58—62, рис. 27 А — Д) и для гренландского *Lepidopteris ottonis*. Это тем более интересно, что разные виды рода *Scytophyllum*, как, впрочем, и три вида рода *Lepidopteris*, которые охарактеризованы эпидермально (*L. ottonis*, *L. stormbergensis*, *L. martinsii*), сильно различаются по микроструктуре.

При этом наибольшее сходство по строению эпидермы с родом *Lepidopteris* в целом имеет *Scytophyllum nerviconfluens*, который по внешнему облику меньше всего сходен с *Lepidopteris*. Наоборот *Scytophyllum* (?) *baschkiricum* с комковатым рахисом и вайей, близкой к *Lepidopteris*, отличается особым строением эпидермы.

Такое же эпидермальное строение имеют некоторые типичные (по внешней морфологии) *Lepidopteris* из Приуралья, а близкое строение наблюдается также у «*Thinnfeldia vulgaris*» Руп., разбиравшейся выше.

Таким образом, в Приуралье для родов *Scytophyllum* и *Lepidopteris* выделяется несколько эпидермальных типов, которые повторяются в обоих родах.

И, наконец, вопрос о плодоношениях. Представители родов *Antevsia* и *Peltaspermum*, определенные М. Ф. Нейбург из Печорского бассейна, только один раз найдены совместно с отпечатками *Lepidopteris* (р. Малый Аранец). Очень интересна находка в одном захоронении (р. Малый Аранец, другое обнажение) *Peltaspermum* и *Scytophyllum neuburgianum*, причем эпидермальное строение тех и других очень сходно. Однако весь этот материал еще требует дополнительного изучения.

Сказанное выше как будто приводит к выводу о том, что описываемые растения следует объединить с родом *Lepidopteris*.

Однако этому препятствуют следующие обстоятельства.

1. Родовые признаки для рода *Lepidopteris* — комковатый рахис и наличие промежуточных перышек — отсутствуют почти у всех приуральских *Scytophyllum*, промежуточные перышки есть только у вида *S. bergeri* из ГДР. Правда, Таунроу указывает, что часть представителей вида *Lepidopteris stormbergensis* имеет гладкий рахис, промежуточные перышки также присутствуют не всегда, но для *Scytophyllum* характерным является именно отсутствие этих двух признаков.

2. Наиболее сходен эпидермально с *Lepidopteris ottonis* как раз тот вид, который отличается морфологически и не имеет переходных форм (*Scytophyllum nerviconfluens*).

3. Морфология типичных *Scytophyllum* и *Lepidopteris* различается очень сильно, особенно в верхушечной части вайи.

4. Род *Scytophyllum* весьма характерен благодаря жилкованию и строению удлинённых перьев. Таким образом, крайние члены ряда *Scytophyllum-Lepidopteris* выделяются четко.

5. С практической точки зрения удобнее сохранить особые родовые названия для таких характерных растений, потому что количество переходных экземпляров между ними все же невелико. Может оказаться, что часть уральских *Scytophyllum* придется отнести к роду *Lepidopteris*, сохранив, однако, самостоятельным род *Scytophyllum*. Окончательно этот вопрос можно будет решить по окончании обработки рода *Lepidopteris* из Приуралья.

При всем этом нужно учитывать несомненные родственные связи обоих родов, подтверждающих предположение автора о принадлежности рода *Scytophyllum* к сем. Peltaspermataceae.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В настоящее время известно два вида рода *Scytophyllum* из нижнего кейпера ГДР и шесть видов из верхнего триаса Печорского бассейна и Южного Приуралья. Среди приуральских растений (и растений с восточного Урала) намечаются и другие самостоятельные виды, но для их описания пока недостаточно материала.

Scytophyllum apoldense (Compter) Linnel

Табл. I, 1—7; табл. II, 1—10; рис. 3, 5, и, к

Эпидермальное строение настоящего вида было изучено по препаратам с двух образцов из музея в Стокгольме: № 3086 (табл. I, 1 и рис., 3, б), который изображен в работе Линнея (Linnel, 1933, фиг. 4 в тексте), и № 7 (табл. II, 1 и рис. 3, в), который в работе Линнея не изображен, но принадлежит к изученной им коллекции. Третий из присланных образцов (рис. 3, г), изображенный в работе Линнея на фиг. 5 в тексте, лишен кутикулы.

Морфологическое описание не приводится, поскольку оно подробно дано Линнеем, имевшим в своем распоряжении около 30 образцов. Однако описание эпидермального строения для этого вида Линнель не дал, ограничившись утверждением, что оно вполне идентично строению *Scytophyllum bergeri* Bornet.

Такое сходство в эпидермальном строении двух видов очень интересно на фоне достаточно больших различий в эпидермальном строении приуральских видов. Интересны также аналогии, возникающие при этом с теми приуральскими растениями, которые имеют одинаковое строение эпидермы при разном строении вайи (см. выше).

Лист амфистомный, эпидерма верхней и нижней стороны различается мало, обычно нижняя сторона более кутинизирована и имеет большее число устьиц (сравнительное изображение нижней и верхней стороны эпидермы у настоящего вида см. Linnel, 1933, табл. II, фиг. 7, 8). Клетки полигональные, несколько вытянутые, средний размер 50×40 мк (максимальный

размер $100 \times 60 \text{ мк}$, минимальный — $20 \times 20 \text{ мк}$). Стенки клеток прямые, папиллы на клетках эпидермы отсутствуют. Устьица располагаются беспорядочно: на 1 мм^2 на нижней стороне приходится 13—16 устьиц, на верхней 5—10 устьиц. Устьица моноциклические, редко неполноциклические, обычно с 5 или 6 A^1 , реже с 4 или 7 A . Средний размер A — $15 \times 20 \text{ мк}$, они значительно меньше по размеру, чем покровные клетки эпидермы, но мало отличаются от них по форме и степени кутинизации. Однако характер кутинизации у них другой. Как правило, наибольшая кутинизация A имеет место по R , так что образуются характерные устьица в виде «колесика» (табл. I, 2, 3, 5, 7; табл. II, 2, 4, 8, 10), особенно четко выраженного, когда Cl погружены или разрушены (табл. I, 2, 5 табл. II, 2—4). Иногда сильнее кутинизированы только те RA , которые составляют границу между A , а стенки, по которым A граничат с покровными клетками эпидермы, кутинизированы слабее. В этом случае образуется другой рисунок — в виде «звездочки» (табл. II, 9), который сближает описываемый вид с приуральскими.

Cl на препаратах с обр. 7 (табл. II) практически не видны, не считая очень нечетких указаний на их присутствие (например, табл. II, 10). На препаратах с обр. 3086 (табл. I) Cl видны очень четко, они не погружены, лежат на одном уровне с A , их длина 30—40 мк (табл. I, 6, 7). Однако на большом числе устьиц замыкающие клетки не видны.

Интересен характер кутинизации на образцах из ГДР, что отличает их от растений из Приуралья. Кутинированы они значительно сильнее приуральских и по-разному в разных частях растений. У клеток рахиса наблюдается очень сильная кутинизация R , в то время как на P она значительно слабее (табл. II, 5, 7). Для нижней поверхности краев листа характерна равномерная кутинизация в пределах каждой клетки, но разная на соседних клетках и соседних участках эпидермы. В целом она сильнее, чем на верхней стороне, где можно видеть разные типы кутинизации:

1. Сильная кутинизация с появлением узкой щели на P (табл. I, 3; табл. II, 2, 9; табл. I, 3), широкой щели (похожей на то, что имеется на рахисе) и щели неправильной формы (табл. I, 4; табл. II, 6). В последнем случае P наиболее сильно кутинизированы в уголках клеток, так что при сильной мацерации на них появляются колленхимоподобные образования (табл. II, 6).

2. Периклиальная кутинизация, когда P кутинированы сильнее R (табл. I, 2, 6, 7), при этом кутинизация может быть сплошной, гладкой или бугристой, шагреневою; в других случаях на P наблюдаются только гребни (табл. I, 2).

Scytophyllum nerviconfluens (Brick) Dobruskina comb. nov.

Табл. III, 1—6; табл. V, 1—9; рис. 4, а, б, 5, а, б

1952. *Aipteris nerviconfluens* Брик. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек, стр. 37—39, табл. XIII, фиг. 1—9.
1959. *Aipteris nerviconfluens* Нейбург. Палеоботаническое обоснование триасовых угленосных отложений Печорского бассейна, стр. 682, рис. 1е, 2в.

О п и с а н и е. Вайя крупная, ни на одном экземпляре полностью не сохранилась. Ширина вайи на наиболее крупных отпечатках более 110 мм . Ширина рахиса достигает 5 мм . На его поверхности имеются мелкие продолговатые ямки (табл. I, 1); продольные желобки и ямки на рахисах печорских образцов сохранились хуже. Перья длинные, лентовидные (максимальная длина более 70 мм , ширина 12 мм), цельнокрайние или со слабо-волнистым краем с заостренной верхушкой (на большинстве отпечатков

¹ Объяснение сокращений см. в статье С. В. Мейена и А. В. Мигдисовой в настоящей книге, стр. 62.

верхушка не сохранилась). Перья отходят под углом 50—60°, противопоставленные, отстоят друг от друга примерно на ширину пера, нижний край низбегающий, так что рахис окрылен. Верхний край подвернут. Иногда основания перьев сужены. Рахис пера имеет ширину 1,5 мм и продольную бороздку примерно на треть его ширины.

Жилкование перистое: от рахиса под углом 40° отходят простоперистые пучки жилок. Средняя жилка такого пучка низбегающая, боковые жилки пучка отходят под углом 10° в анадромной и 30° в катадромной части «перышка».

Лист амфистомный. Эпидерма верхней и нижней стороны различается мало, обычно нижняя (?) сторона более кутинизирована, и через ее клетки иногда тянутся кутинизированные тяжи. В некоторых случаях на этой же стороне выражены костальные клетки. Клетки полигональные, несколько вытянутые, средний размер 50 × 30 мк (максимальный 90 × 30 мк, минимальный 25—20 мк). Стенки прямые (табл. V 1, 2, 5, 7), реже (даже в пределах одного препарата) извилистые. Клетки снабжены срединными или терминальными папиллами. На 1 мм² поверхности листа приходится в среднем 30 устьиц. Устьица моноциклические, редко неполноциклические, обычно с 5—6А (60% устьиц имеет 5А, 30% — 6А, 10% — 4А—7А). По форме и кутинизации А не отличаются от покровных клеток, но мельче их (средний размер А — 30 × 20 мк), снабжены проксимальными папиллами, которые сливаются в «кольцо» (табл. V, 6, 7) или образуют «звездочку» (табл. V, 1, 2), очень характерную для многих видов рода *Scytophyllum* из Приуралья. Над жилками устьиц меньше; С1 погруженные (табл. III, 3).

Отпечаток из Печорского бассейна (табл. III, 3), отнесенный М.Ф. Нейбург к виду, выделенному М.И. Брик, несколько отличается по эпидермальному строению от голотипа из Приуралья (табл. III, 1; табл. V, 1—3) и других экземпляров этого вида из Печорского бассейна (табл. III, 4—6). Отличие состоит в более заметном различии нижней и верхней стороны: нижняя сторона имеет больше устьиц на 1 мм², немного более мелкие клетки, которые почти целиком закрыты крупными папиллами. Костальные клетки выражены на верхней стороне, имеющей более крупные клетки. Эпидермальные клетки у этого экземпляра более изометрические, чем у остальных. Однако по строению вайи, а также по следующим эпидермальным признакам (амфистомность листа, прямые стенки клеток, присутствие папилл, моноциклическость устьиц, проксимальные папиллы, кутинизация А в виде «кольца» и «звездочки») рассматриваемый экземпляр близок к остальным представителям вида *Scytophyllum nerviconfluens* (Brick).

С р а в н е н и е. Принадлежность описываемого вида к роду *Scytophyllum* определяется характерным для этого рода жилкованием. По эпидермальному строению вид заметно отличается от типового вида присутствием папилл на клетках, большим погружением С1 и менее сильной кутинизацией А. Кроме того, на большинстве представителей этого вида количество устьиц на нижней и верхней стороне, в отличие от немецкого вида, почти не различается.

М е с т о н а х о ж д е н и е и р а с п р о с т р а н е н и е. Южное Приуралье, верхний триас: левый берег р. Дженишке, Курашасайское месторождение, шахта № 2, курашасайская свита, экземпляры 18/6910, 19/6910, 15/6910 (Центральный геологический музей им. Чернышева); с. Благовещенка 1-я, скв. 53, глубина 50 м, суракайская свита, экз. 3776/4в—4. Печорский бассейн, верхний триас: Большесынинская впадина, р. Большая Сыня, скв. ДК-5, глубина 348,5 м, экз. 3720/40; глубина 150 м, экз. 3720/6; скв. 202 (Мишаяг), глубина 81 м, экз. 3777/59.

Scytophyllum aff. *neroviconfluens* (Brick) Dobruskina comb. nov.

Табл. I, 4, 4а

О п и с а н и е. В коллекции сохранилась только небольшая часть вайи шириной более 30 мм. Рахис шириной 1,5 мм имеет продольные бороздки и точечные углубления. Перья линейные, цельнокрайние, с округлой верхушкой, избегающие, так что рахис окрылен; верхний край немного подвернут. Перья расположены плотно, касаются друг друга, отходя от рахиса под углом примерно 45°. Длина самого большого пера 20 мм, ширина — 5 мм.

Жилкование перистое. Перистые пучки отходят от рахиса пера под острым углом, они очень узкие и вытянутые, напоминают таковые у *Scytophyllum papillosum* (см. рис. 5, е).

Лист амфистомный, нижняя и верхняя стороны практически не различаются. Клетки полигональные, вытянутые, средний размер — 60 × 20 мк (максимальный — 100 × 30 мк, минимальный 30 × 20 мк); костальные клетки выражены очень четко. Стенки клеток извилистые. Видны отверстия секреторных каналов и основания волосков (?). Клетки снабжены срединными папиллами и имеют струйчатую структуру Р.

Устьица расположены густо, на 1 мм² насчитывается 17, вдоль жилок они более редкие. Устьица моноциклические, с 5А (73% устьиц), реже 6А (15%) или 4А (12%). По форме и кутинизации А мало отличаются от покровных клеток, но они мельче (в среднем 30 × 20 мк), имеют проксимальные папиллы на А. На покровных клетках, примыкающих к устьицам, присутствуют наиболее крупные и четкие папиллы.

С р а в н е н и е. Описанный вид по морфологии близок к виду *Scytophyllum* (?) *baschkiricum*, но отличается от него гладким рахисом и иным эпидермальным строением. По эпидермальному строению он ближе к виду *S. neroviconfluens*. От последнего он отличается внешним обликом (более плотно расположенные перья) и деталями жилкования, а также тем, что извилистые стенки клеток для него являются правилом, более четко выражены костальные клетки, и густота устьиц меньше. Среди печорского материала есть много обрывков кутикулы и небольших отпечатков, характеризующихся теми же чертами. Однако для выделения нового вида нет хорошего типового материала.

М е с т о н а х о ж д е н и е и р а с п р о с т р а н е н и е. Южное Приуралье: с. Благовещенка 1-я, скв. 53, глубина 50 м, суракайская свита, верхний триас, экз. 3776/5.

Scytophyllum neuburgianum Dobruskina sp. nov.¹

Табл. IV, 1, 1а, 1б — 2, 2а, 3; табл. V, 10; рис. 4, в, г, 5, в — д

Г о л о т и п. ГИН, № 3735/193—194, Печорский бассейн, р. Малый Аранец, верхний триас; табл. IV, 1—1а, 1б; рис. 4, в, 5, в, г.

Д а г н о з. Простоперистая (?) вайя с противопоставленными перьями, которые касаются друг друга краями и отходят от рахиса под углом 50°. Перья линейные, с округлой верхушкой и слабоволнистым краем. Жилкование перистое, от рахиса пера отходят широкие двуперистые пучки жилок; волнистые края пера соответствуют такому пучку; присутствуют промежуточные (сутурные) жилки, простые или тоже перистоветвящиеся. Лист амфистомный, на нижней стороне на 1 мм² имеется 30 устьиц, на верхней стороне — 12 устьиц. Клетки обеих сторон одинаковые, полигональные, средний размер 55 × 30 мк, с прямыми, реже мелкоизвилистыми стенками, без папилл. Костальные клетки хорошо выражены. Устьица моноциклические, реже неполноциклические, большая часть их с 5А. По размеру А

¹ Вид назван в честь М. Ф. Нейбург.

меньше, чем покровные клетки, но не отличаются по форме и степени кутинизации; они снабжены проксимальными папиллами, сливающимися в «кольцо». *Cl* погруженные.

О п и с а н и е. Вайя ни на одном экземпляре полностью не сохранилась. Экземпляр, изображенный на табл. IV, 1 и рис. 4, в, представляет собой, по-видимому, верхнюю часть вайи; ширина вайи в верхней части более 75 мм. На другом экземпляре (табл. IV, 2 и рис. 4, г) сохранились два сравнительно крупных пера, отходившие от рахиса, вероятно, под углом, близким к прямому. Рахис шириной 2—3 мм покрыт мелкими продолговатыми ямками или точечными углублениями. Длина перьев больше 60 мм, ширина 15—25 мм. Волнистость края едва заметна, она соответствует «перышкам», которые слиты в цельную листовую пластинку пера. Волнистость края и степень выраженности «перышек» гораздо яснее видны на просвеченной фитолейме (табл. IV, 1, 2). В самых крупных «перышках» (рис. 5, в—д) количество боковых жилок в катадромной части пучка достигает пяти—семи.

При среднем размере клеток эпидермы 55×30 мк максимальный размер достигает 45×40 мк, минимальный — 30×20 мк. Размер *A* — 30×20 мк, 75% устьиц имеют 5*A*, 18% — 6*A*, 6% — 4*A* и 1% — 7*A*.

С р а в н е н и е. От видов *Scytophyllum apoldense* и *S. nerviconfluens* отличается по внешнему облику более плотным расположением перьев на вайе, а от *S. nerviconfluens*, кроме того, — присутствием сутурных жилок, двуперистыми пучками жилок, отсутствием папилл на клетках эпидермы и разной густотой устьиц на нижней и верхней стороне листа. Все эти признаки сближают его с *S. apoldense*, но внешний вид устьиц и кутинизация *A* в виде «звездочки» такая же, как у *S. nerviconfluens*. Сочетание этих признаков позволяет достаточно четко характеризовать самостоятельный вид.

Местонахождение и распространение. Печорский бассейн, верхний триас: Большесынинская впадина; р. Малый Аранец, экземпляры 3735/193—194, 3735/199; р. Большая Сыня, экз. 3734/34; нижнее течение Печоры, скв. НМ-5 (Нарьян-Мар), глубина 650—700 м, экз. 3731/30-3.

Scytophyllum papillosum Dobruskina sp. nov.¹

Табл. III, 8, 8а — г; табл. VI, 6—9; рис. 4, е, 5, е

Г о л о т и п. ГИН, № 3753/211, Печорский бассейн, Большесынинская впадина, скв. 202 (Мишаяг), глубина 615 м; верхний триас.

Д и а г н о з. Вайя простоперистая, постепенно суживающаяся книзу. Перья линейные, короткие, с округлой верхушкой, отходят под углом 45° с небольшим избеганием, чередующиеся, расставленные примерно на половину ширины пера. В приосновной части вайи перья треугольные. Край цельный, очень слабая волнистость видна только при увеличении. Жилкование перистое, от рахиса пера отходят густо расположенные простоперистые пучки с короткими боковыми жилками, идущими под углом 5—10° к средней жилке пучка.

Лист амфистомный, на нижней стороне на 1 мм² приходится 25—30 устьиц, на верхней — 10—20 устьиц. Клетки полигональные, с прямыми или мелкоизвилистыми стенками, размер клеток сильно варьирует. Клетки снабжены папиллами, срединными или терминальными, причем часто на одной клетке бывает по две-три папиллы. Присутствуют секреторные каналы. Устьица моноциклические с 5—6*A*, отличающимися от покровных клеток большей кутинизацией. Проксимальные папиллы *A* сливаются в «кольцо», «звездочку» или «диск», *Cl* погруженные.

О п и с а н и е. Единственный отпечаток (табл. III, 8) представляет собой нижнюю часть вайи, общий облик и размеры которой неизвестны. Ви-

¹ *Papillosum* (лат.) — с многочисленными папиллами.

дмая длина листа больше 70 мм, максимальная ее ширина в нижней части 26 мм. Вайя в нижней части имеет вид вытянутого треугольника, так как она постепенно суживается вниз; короткие линейные перья к основанию становятся мельче и приобретают треугольную форму. Длина самого большого пера 15 мм, ширина 5 мм.

Размер клеток эпидермы колеблется от 50×25 до 20×15 мк. Размер $A - 40 \times 25$ мк. 65% устьиц имеют 5A, 35% — 6A.

С р а в н е н и е. В отличие от большинства видов *Scytophyllum* «перышки» в пере выражены наименее четко, они более узкие и длинные, а перистые системы жилок в связи с этим — более сжатые. Однако, как и в других видах, средняя жилка «перышка» идет по его диагонали и катадромные жилки развиты сильнее, чем анадромные. По эпидермальному строению очень близок к виду *S. nerviconfluens*, особенно по строению устьичных аппаратов. Характерной особенностью настоящего вида является наличие двух или даже трех папилл на одной эпидермальной клетке, а также то, что клетки очень меняются по размеру.

М е с т о н а х о ж д е н и я и р а с п р о с т р а н е н и е. То же, что и у голотипа.

Scytophyllum abramovii Dobruskina sp. nov.¹

Табл. IV, 4; табл. VI, 1—4; рис. 5, ж

Г о л о т и п. ГИН, № 3744/153; Печорский бассейн, скв. НМ-8 (Нарьян-Мар), глубина 720,6 м; верхний триас.

Д и а г н о з. Вид выделен по эпидермальному строению. Лист гипостомный, на нижней стороне на 1 мм^2 приходится 30 устьиц (на верхней стороне устьица практически отсутствуют). Устьица располагаются только на внешней части листовой пластинки: полоса вдоль рахиса (примерно половина листовой пластинки) лишена устьиц, а клетки снабжены крупными терминальными папиллами. Последние отсутствуют в той части листа, где есть устьица. Эпидермальные клетки с прямыми стенками, вытянутые, ориентированы перпендикулярно к рахису пера, при этом собраны в продольные ряды, прерываемые устьицами. На верхней стороне четко выражены костальные клетки. Для клеток верхней стороны характерно наличие септ, делящих клетки на две-три части.

Устьица с 4 — 6A, моноциклические, A изометричные, мельче покровных клеток, не выделяются степенью кутинизации, снабжены проксимальными папиллами, которые не сливаются друг с другом. Cl погруженные, ориентированы в целом в том же направлении, что и эпидермальные клетки.

О п и с а н и е. Единственный образец представляет собой кусочек фитолеммы пера, шириной 9 мм, длиной более 20 см, на котором прекрасно видно характерное жилкование (перистое, с двуперистыми пучками боковых жилок и с сутурными жилками). Общий облик листа неизвестен. На большинстве клеток видны мелкие ямки, под микроскопом они светло-зеленые, прозрачные, по несколько таких ямок на клетке, обычно там, где нет папилл. Средний размер эпидермальных клеток нижней стороны $60 - 80 \times 20$ мк (максимальный 100×30 мк, минимальный 40×30 мк). Клетки нижней поверхности ориентированы перпендикулярно рахису пера, при этом собраны в продольные ряды, прерываемые устьицами. Поперечные ряды короткие, скошенные, изгибающиеся, что придает структуре поверхности своеобразный облик. 47% устьиц имеют 6A, 43% — 5A, 10% — 4 A. Размер A — 20×20 мк. Средний размер клеток верхней стороны 60×30 мк (максимальный 120×30 мк, минимальный 20×20 мк). Средний размер костальных клеток 70×20 мк.

¹ Вид назван в честь геолога В. П. Абрамова, доставившего образцы.

Сравнение. Гипостомность листа и своеобразное распределение устьиц хорошо отличают рассматриваемый вид от известных к настоящему времени видов *Scytophyllum*. Принадлежность к этому роду устанавливается по характерному жилкованию.

Местонахождение и распространение. То же, что у голотипа.

Scytophyllum (?) *baschkiricum* Dobruskina sp. nov.

Табл. IV, 5, 5а, 6, 6а; табл. VI, 5; табл. VII, 1—6; рис. 4, д

Голотип. ГИН, № 3776/35, Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-я, скв. 53, глубина 100 м, верхний триас; табл. VI, 5; табл. VII, 3, 4, 6, 6а.

Диагноз. Вайя простоперистая, перья линейные, с округлой, слегка суженной верхушкой, избегающие, почти противопоставленные, расположенные плотно друг к другу. Край пера слабоволнистый. Рахис шириной 2,5 мм, окрыленный, имеет комковатую структуру, которая выражена в эпидерме. Жилкование характерное для рода *Scytophyllum*.

Лист амфистомный, густота устьиц на нижней стороне 70 на 1 мм², на верхней стороне — 45. Клетки полигональные, стенки клеток прямые либо извилистые со срединными папиллами или гребешками. Отчетливо выражены костальные клетки. Преобладают неполноциклические устьица, реже моноциклические, еще реже неполнотрициклические. Устьица имеют 5 или 4А, которые мельче покровных клеток, но не отличаются от них по степени кутинизации. Сl непогруженные или слабо погруженные, обычно не ориентированы.

Описание. В коллекции имеется несколько образцов, отнесенных к настоящему виду.

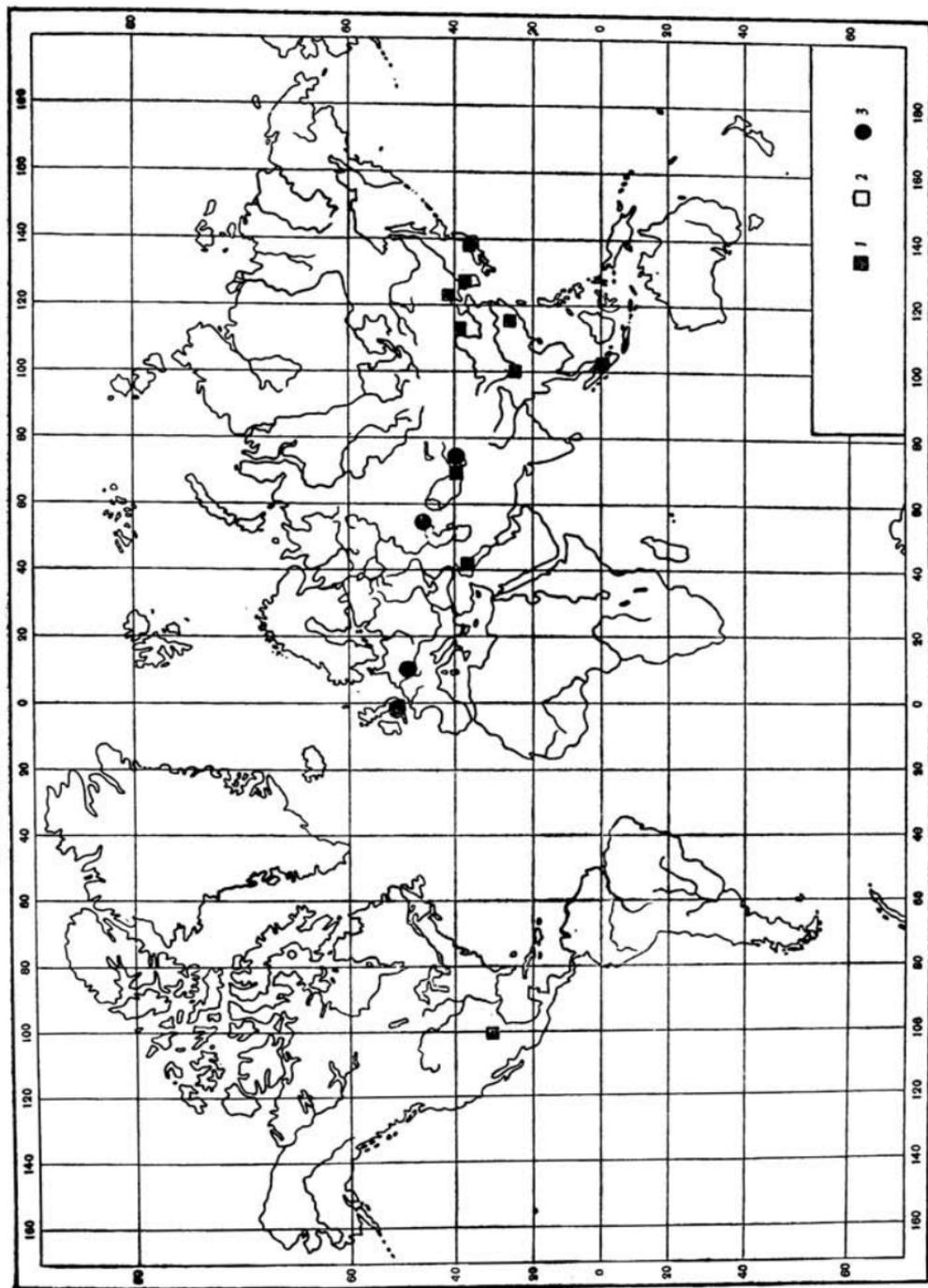
Длина вайи более 70 мм, ширина более 60 мм. Длина перьев 40 мм, ширина до 10 мм.

Характерной чертой данного вида являются непогруженные Сl, отсутствие или слабая выраженность проксимальных папилл, которые не сливаются друг с другом. Средний размер клеток 40 × 20 мк, (максимальный 70 × 30 мк, минимальный 20 × 15 мк). Размер А — 25 × 15 мк, размер Сl — 30 × 15 мк, 49% устьиц имеют 5А, 28% — 6А, 21% — 4А, 2% — 7А.

Комковатая структура рахиса, отчетливо видная на табл. IV, 5а, возможно, имеет место и на хуже сохранившемся отпечатке, изображенном на табл. IV, 6. С рахиса первого из них получен препарат (табл. VII, 6, 6а).

В эпидерме рахиса можно видеть концентрические кольца сильно кутинизированных клеток, причем местами как внутри этого кольца, так и снаружи клеточная структура не нарушена. В других случаях внутри кутинизированного кольца клетки более мелкие, септированные, иногда появляется иная ориентировка, чем за пределами этого кольца, где она может и вообще отсутствовать. Но в некоторых случаях вся клеточная структура подчинена этим концентрическим кольцам. Эпидермальные клетки как бы обтекают внутреннее кольцо, и только на расстоянии от последнего (внешнего) кольца клетки становятся изометрическими или вытянутыми вдоль рахиса. Устьица, однако, присутствуют и внутри описанных колец, только внутри самого внутреннего кольца клетки более округлые и, главное, выражены нечетко (разрушены?); строение этого участка отличается от всех других участков эпидермы своей неясной структурой. Не всегда в эпидерме рахиса присутствует несколько концентрических колец. Иногда можно видеть только одно большое кольцо кутинизированных клеток, эпидермальное строение внутри которого не имеет никаких особенностей по сравнению с другими частями рахиса.

Сравнение. Рассматриваемый вид по внешней морфологии и жилкованию полностью соответствует роду *Scytophyllum*, но комковатая структура рахиса ставит под вопрос это родовое определение и сближает его с:



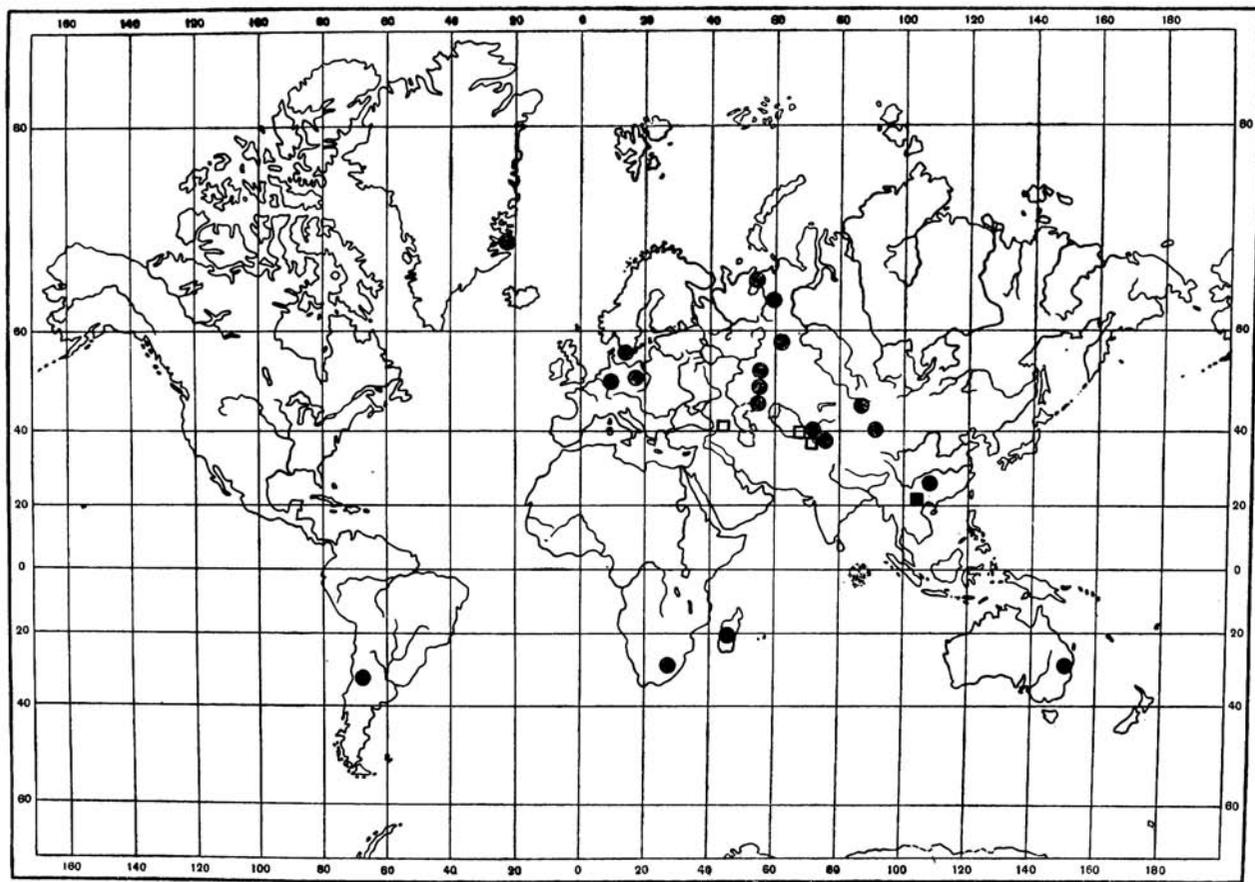


Рис. 9. Распространение семейств Gigantopteridaceae и Peltaspermaeae в перми (А) и триасе (Б).

1 — местонахождения представителей сем. Gigantopteridaceae; 2 — местонахождения растений, условно относимых к тому же семейству; 3 — местонахождения представителей сем. Peltaspermaeae

родом *Lepidopteris*. По эпидермальному строению вид также отличается от всех известных к настоящему времени видов рода *Scytophyllum*: непогруженные замыкающие клетки, отсутствие или слабая выраженность проксимальных папилл, не сливающихся друг с другом, преобладание неполноциклических устьиц над моноциклическими. Близкое строение эпидермы имеют некоторые мелкоперышковые *Lepidopteris* из Печорского бассейна, пока только предварительно определенные. Строение устьичных аппаратов рассматриваемого вида очень сходно с таковым у «*Thinnfeldia vulgaris*» Ргуп., упоминавшейся выше. До получения дополнительных данных этот вид отнесен к роду *Scytophyllum* с некоторым сомнением.

Местонахождение и распространение. Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-я, скв. 53, глубина 100 м; суракайская свита, верхний триас; экземпляры 3776/35, 3776/32-2, 3776/28.

* * *

Отнесение приуральских триасовых растений к роду *Scytophyllum*, а не к роду *Aipteris* по-иному освещает вопрос о родственных связях приуральских растений. Род *Aipteris* связывал их с пермскими гигантоптеридами Восточной Азии, в то время как род *Scytophyllum* — с кейперской флорой Европы. Вопрос этот подробно рассматривается в отдельной статье автора (Добрускина, 1966).

На приведенных картах (рис. 9, А, Б) показано распространение семейств Gigantopteridaceae и Peltaspermataceae в перми и триасе по новым данным. Поскольку род *Aipteris* вообще ставится под сомнение, оказалось необходимым пересмотреть те растительные остатки, которые были отнесены к этому роду. Это три вида из верхней перми (?) Мадыгена (Сикстель, 1949, 1961, 1962) и верхнего триаса Памира (Сикстель, 1960). Два из этих видов — «*Aipteris*» *pinnata* Sixtel и «А». *pamirica* Sixtel имеют много общего с родом *Scytophyllum*, однако для окончательной идентификации необходимо тщательное изучение оригиналов, в первую очередь жилкования на них. Кутикулы на среднеазиатских растениях, к сожалению, не сохранились.

Третий вид «А». *hirsuta* Sixtel, первоначально изображенный без описания (Сикстель, 1949) под названием *Gigantopteris hirsuta*, имеет больше сходства с теми среднеазиатскими растениями, которые были отнесены тем же автором к *Furcula bifurcata* и *Gigantopteris* sp. Степень слияния листовой пластинки во всех этих растениях значительно больше, и они имеют больше черт сходства с гигантоптеридами, чем два первых вида. Однако вопрос об их принадлежности к сем. Gigantopteridaceae в узком смысле требует специального изучения как и вопрос о *Gigantopteris ferganensis* Brick (Брик, 1936).

Неясным остается вопрос о систематическом положении и родственных связях с гигантоптеридами рода *Hyrcaopteris*, установленного А. Н. Криштофовичем и В. Д. Принадой (1953; Принада, 1934) в верхнем триасе Армении и Памира. Интересно, что среди материала с Печоры есть один отпечаток, напоминающий этот род. Что касается сем. Peltaspermataceae, то на карте показано распространение родов *Lepidopteris* и *Scytophyllum*. Требуют проверки и более тщательного изучения определения *Lepidopteris ottonis* (Goerppert) Schimper из отложений древнее рэта с Урала и Приуралья. В Европе и Гренландии этот вид является руководящим для рэта, ниже и выше он неизвестен. В Китае он также приводится из рэтских отложений Гуйчжоу и Синьцзяна (Sze, 1933, 1949, 1953).

Находки *L. ottonis* в более древних триасовых отложениях, тем более в нижнем (Киричкова, 1962) и среднем триасе (Турутанова-Кетова, 1958), ставят принципиальный вопрос о его уральском происхождении.

Однако материал этот очень скудный (мегастробилы и маленькие кусочки листьев). Последние, так же как и листья из курайлинской и курашасайской свит (Брик, 1952) и рэтских отложений Кендерлыкской мульды (Ко-

вальчук, 1961), по морфологии перышек больше похожи на вид *L. stuttgartiensis* (Jaeger) Schimp. из кейперских (древнее рэта) отложений юга ГДР. Последний вид очень близок к *L. ottonis*, не изучен эпидермально, для него неизвестны плодоношения, но видовая его самостоятельность подчеркивается многими исследователями, в том числе Гаррисом (Harris, 1932), разбиравшим этот вопрос. Присутствие мегастробилов рода *Lepidopteris* на Урале также не служит доказательством в пользу отнесения листьев к виду *L. ottonis*, так как эти уральские растительные остатки подробно не изучены и могут представлять собой формы, достаточно отличающиеся от известных до сих пор. Косвенно это предположение подтверждают упоминавшиеся выше находки остатков рода *Lepidopteris* в Приуралье, которые представлены по крайней мере четырьмя эпидермальными типами (как для листьев, так и для плодоношений). Не исключена также возможность того, что часть *Peltaspermum* имеет связь с родом *Scytophyllum*. Таким образом, видовая принадлежность *Lepidopteris* с Урала и Приуралья окончательно не установлена.

За исключением одного вида из верхней перми — *L. martinsii* (Kurtze) Town. из ФРГ, ГДР и Англии, остальные находки *Lepidopteris* происходят из триасовых отложений. Как видно по приведенным картам, после широкого развития гигантоптерид в перми они сохраняются в триасе лишь в виде реликтов. Семейство Peltaspermataceae, представленное в перми пока только одним видом¹, в триасе развивается дальше, характеризуется большим разнообразием форм (два рода) и распространяется почти по всему земному шару.

ЛИТЕРАТУРА

- Брик М. И. 1936. Первая находка нижнетриасовой флоры в Средней Азии.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 2.
- Брик М. И. 1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Западном Казахстане. М., Госгеолиздат.
- Владимирович В. П. 1965. Остатки некоторых представителей рода *Thinnfeldia* из рэтских отложений Восточного Урала.— Ежегодник Всес. палеонт. об-ва, 17.
- Добрускин И. А. 1966. О присутствии гигантоптерид на территории СССР.— Докл. АН СССР, 171, № 5.
- Киричкова А. И. 1962. Новые материалы к триасовой флоре Среднего Урала.— Труды Всесоюз. нефт. научно-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 196.
- Ковальчук Г. М. 1961. Палеоботаническая характеристика нижнемезозойских отложений Кендерлыкской мульды.— Труды Лабор. геол. угля АН СССР, вып. 12.
- Криштофович А. Н., Принада В. Д. 1933. О верхнетриасовой флоре Армении.— Труды Всес. геол.-развед. объединения, вып. 336.
- Нейбург М. Ф. 1959. Палеоботаническое обоснование триасовых угленосных отложений Печорского бассейна.— Докл. АН СССР, 127, № 3.
- Принада В. Д. 1934. Древнемезозойские растения Памира.— В кн.: «Таджикская комплексная экспедиция АН СССР 1932 г.», вып. 9. Л.— М., Изд-во АН СССР.
- Сикстель Т. А. 1949. Открытие палеозойской флоры с *Gigantopteris* в Фергане.— Докл. АН СССР, 65, № 5.
- Сикстель Т. А. 1960. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Ташкент, Изд-во Ташкентск. ун-та.
- Сикстель Т. А. 1961. Представители гигантоптерид и некоторые сопутствующие им растения из мадыгенской свиты Ферганы.— Палеонт. ж., № 1.
- Сикстель Т. А. 1962. Флора поздней перми и раннего триаса в южной Фергане.— В кн.: «Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов», кн. 1. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
- Туртанова-Кетова А. И. 1958. Флористическая характеристика некоторых нижнемезозойских продуктивных толщ восточного склона Среднего Урала.— Бот. ж., 43, № 5.
- Antevs E. 1914. *Lepidopteris ottonis* (Goepf.) Schimp. and *Antholithus zeileri* Nath.— Kgl. svenska vetenskapskad. handl., 51, N 7.
- Asama K. 1959. Systematic study of so-called Gigantopteris.— Sci. Repts Res. Inst. Tohoku Univ. Ser. 2, 31, N 1.

¹ К Peltaspermataceae, возможно, также относятся ангарские верхнепермские *Tatarina* (см. стр. 95), *Callipteris* и *Compsopteris* (см. стр. 63—64).

- Bornemann J. 1856. Über organische Reste aus der Lettenkohlengruppe Thüringens. Leipzig.
- Frenguelli J. 1944. *Callipteridium argentinum* n. sp.—Notas Museo La Plata, Univ. nac., 19, Paleontol., N 64.
- Harris T. 1926. The rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland.—Medd. Gronland, 68, N 2.
- Harris T. 1932. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland.—Medd. Gronland, 85, N 3, pt. 2.
- Jongmans W. Dans: Mathieu G. 1952. Reflexions sur le milieu biologique terrestre permo-carbonifere.—Compte rendu 3-e Congres International pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifere. 2. Paris.
- Kawasaki S. 1934. The flora of the Heian system.—Chosen, Geol. Surv., Bull., 6, N 4.
- Koidzumi G. 1934. Gigantopteris.—Acta phytotaxon. et geobot., 3, N 2.
- Koidzumi G. 1936. Gigantopteris flora.—Acta phytotaxon. et geobot., 5, N 2.
- Linnel T. 1933. Zur Morphologie und Systematik triassischer Cycadophyten. II. Über *Scytophyllum Bornemann*.—Svensk bot. tidskr., 27, N 3.
- Lundblad B. 1950. Studies in the rhaeto-liassis floras of Sweden.—Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 4, 1, N 8.
- Stockmans F., Mathieu F. 1939. La flore paléozoïque du bassin houiller de Kaiping (Chine). Bruxelles.
- Stockmans F., Mathieu F. 1957. La flore paléozoïque du bassin houiller de Kaiping (Chine).—Publs. Assoc. etud. paleontol. Bruxelles, N 32.
- Sze H. C. 1933. Fossile Pflanzen aus Shensi, Szechuan und Kueichow.—Palaeontol. sinica, 1, fasc. 3.
- Sze H. C. 1949. Die mesozoische Flora aus der Hsiangshi Kohlen Serie in Westhupeh.—Palaeontol. sinica, n. ser. A, N 2.
- Sze H. C. 1953. Клеточная структура эпидермиса и строение устьиц у листьев рода *Lepidopteris* из уезда Фуюань, пров. Синьцзян. Гушэнью сюэбао (Палеонтологические доклады), 1, № 3. (Текст на кит. яз.).
- Townrow J. 1956. The genus *Lepidopteris* and its Southern Hemisphere species.—Norske vedenskapsakad. Oslo. Math.—naturv. Klasse, N 2.
- Townrow J. 1960. The *Peltaspermaceae*, a preridosperm family of Permian and Triassic age.—Palaeontology, 3.
- Zallessky M. D. [Залесский М. Д.]. 1939. Végétaux permien du Bardien de l'Oural.—Проблемы палеонтологии, 5.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Scytophyllum apoldense (Compter) Linnel.

1. Общий вид листа; ГДР, Тале (Гарц), нижний кейпер; экз. 3086, Шведский естественно-исторический музей (Linnel, 1933, фиг. 4).
- 2—3. Эпидерма того же листа, $\times 100$
4. Характер кутинизации того же листа, $\times 300$.
- 5—7. Устьица в эпидерме того же листа, кутинизация побочных клеток в виде «колесика», $\times 300$.

Т а б л и ц а II

Scytophyllum apoldense (Compter) Linnel.

1. Общий вид листа; ГДР, Тале (Гарц), нижний кейпер; экз. 7, Шведский естественно-исторический музей.
- 2—4. Эпидерма того же листа, $\times 100$.
- 5—6. Характер кутинизации того же листа, $\times 100$.
7. То же, $\times 300$.
- 8—10. Устьица в эпидерме того же листа, кутинизация побочных клеток в виде «колесика» и «звездочки».

Т а б л и ц а III

Scytophyllum nerviconfluens (Brick) Dobruskina comb. nov.

1. Голотип. Южное Приуралье, Курашасайское месторождение, шахта № 2; курашасайская свита, верхний триас (Брик, 1952, табл. XIII, фиг. 1); экз. 18/6910, Центральный Геологический музей им. Чернышева, см. рис. 4, a.

2. Жилкование, $\times 2$. Южное Приуралье, левый берег р. Дженишке, курашасайская свита, верхний триас (Брик, 1952, табл. XIII, фиг. 7); образец утерян.
3. Оригинал к работе М. Ф. Нейбург, 1959, рис. 1, е. Боковые жилки пера не сливаются друг с другом. Печорский бассейн, р. Большая Сыня, скв. СДК-5, глубина 348,5 м; верхний триас; экз. 3720/40; см. рис. 4, б и 5, б.
4. Простоперистый лист. Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-ая, скв. 53, глубина 50 м; суракайская свита, верхний триас; экз. 3776/4в-4.
5. Одиночное перо. Печорский бассейн, средняя Печора, скв. 202 (Мишаяг), глубина 391,5 м; верхний триас; экз. 3753/192-1, см. рис. 5, а.
- 5а. Жилкование того же экземпляра, $\times 2$.
6. Три пера одного листа. Печорский бассейн, средняя Печора, скв. 232, глубина 81 м; верхний триас; экз. 3777/59.

Scytophyllum aff. *nerviconfluens* (Brick) Dobruskina comb. nov.

7. Простоперистый лист. Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-ая, скв. 53, глубина 50 м; суракайская свита, верхний триас; экз. 3776/5.
- 7а. Протоотпечаток того же листа, экз. 3776/5а.

Scytophyllum papillosum Dobruskina sp. nov.

8. Простоперистый лист. Печорский бассейн, средняя Печора, скв. 202 (Мишаяг), глубина 615 м; верхний триас; экз. 3753/211; см. рис. 4, е и 5, е.
- 8а. Просвеченная фитолейма того же листа, $\times 2$.

8б — з. То же, $\times 3$.

Т а б л и ц а IV

Scytophyllum neuburgianum Dobruskina sp. nov.

1. Простоперистый лист. Печорский бассейн, р. Малый Аранец; верхний триас; экз. 3735/193—194; см. рис. 4, в.
1а, б. Просвеченная фитолейма с того же листа, см. рис. 5, д, з
2. Два изолированных пера. Печорский бассейн, р. Малый Аранец; верхний триас; экз. 3735/199; см. рис. 4, з.
- 2а. Просвеченная фитолейма с того же экземпляра, см. рис. 5, в.
3. Часть крупного пера. Печорский бассейн, р. Большая Сыня; верхний триас; экз. 3734/34.

Scytophyllum abramovii Dobruskina sp. nov.

4. Фитолейма пера, найденная изолированно; Печорский бассейн, скв. НМ-8 (Нарьян-Мар), глубина 720,6 м; верхний триас; экз. 3744/153; см. рис. 5, ж.

Scytophyllum (?) *baschkiricum* Dobruskina sp. nov.

5. Часть листа с комковатой структурой рахиса. Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-ая, скв. 53, глубина 100 м; экз. 3776/35; см. рис. 4, д.
- 5а. Рахис того же листа, $\times 2$.
6. Часть листа с более крупными перьями. Там же; экз. 3776/28.
- 6а. Жилкование того же экземпляра, $\times 2$.

Т а б л и ц а V

Scytophyllum nerviconfluens (Brick) Dobruskina sp. nov.

1. Эпидерма листа, изображенного на табл. III, 1. Стенки клеток прямые, папиллы, кутинизация побочных клеток в виде «звездочки», $\times 100$; экз. 18/6910.
2. То же, $\times 300$.
3. Часть эпидермы того же листа с извилистыми стенками клеток, $\times 100$.
4. Эпидерма края того же листа, видны терминальные папиллы, $\times 300$.
5. Эпидерма листа, изображенного на табл. III, 3; стенки клеток прямые, присутствуют папиллы, кутинизация побочных клеток в виде «колесика», $\times 150$.
6. То же, $\times 300$.
7. То же, $\times 350$.
8. То же, кутинизация побочных клеток в виде «колесика», $\times 300$.
9. Отверстие секреторного канала в эпидерме листа, изображенного на табл. III, 5; экз. 3753/192—1.

Scytophyllum neuburgianum Dobruskina sp. nov.

10. Эпидерма листа, изображенного на табл. IV, 2; стенки клеток прямые, папиллы отсутствуют, кутинизация побочных клеток в виде плохо выраженной «звездочки»; экз. 3735/199.

Т а б л и ц а VI

Scytophyllum abramovii Dobruskina sp. nov.

1. Эпидерма нижней стороны листа, изображенного на табл. IV, 4. Устьица присутствуют только на правой стороне фотографии, которая соответствует внешней части листовой пластинки; полоса вдоль рахиса пера (примерно половина листовой пластинки по ширине) свободна от устьиц — левая часть фотографии; $\times 50$; экз. 3744/153.
2. То же, деталь, $\times 100$.
3. Эпидерма верхней стороны того же листа, $\times 50$.
4. Часть эпидермы нижней стороны того же листа; $\times 300$.

Scytophyllum (?) *baschkiricum* Dobruskina sp. nov.

5. Отверстие секреторного канала в эпидерме листа, изображенного на табл. IV, 5; $\times 100$, экз. 3776/35.

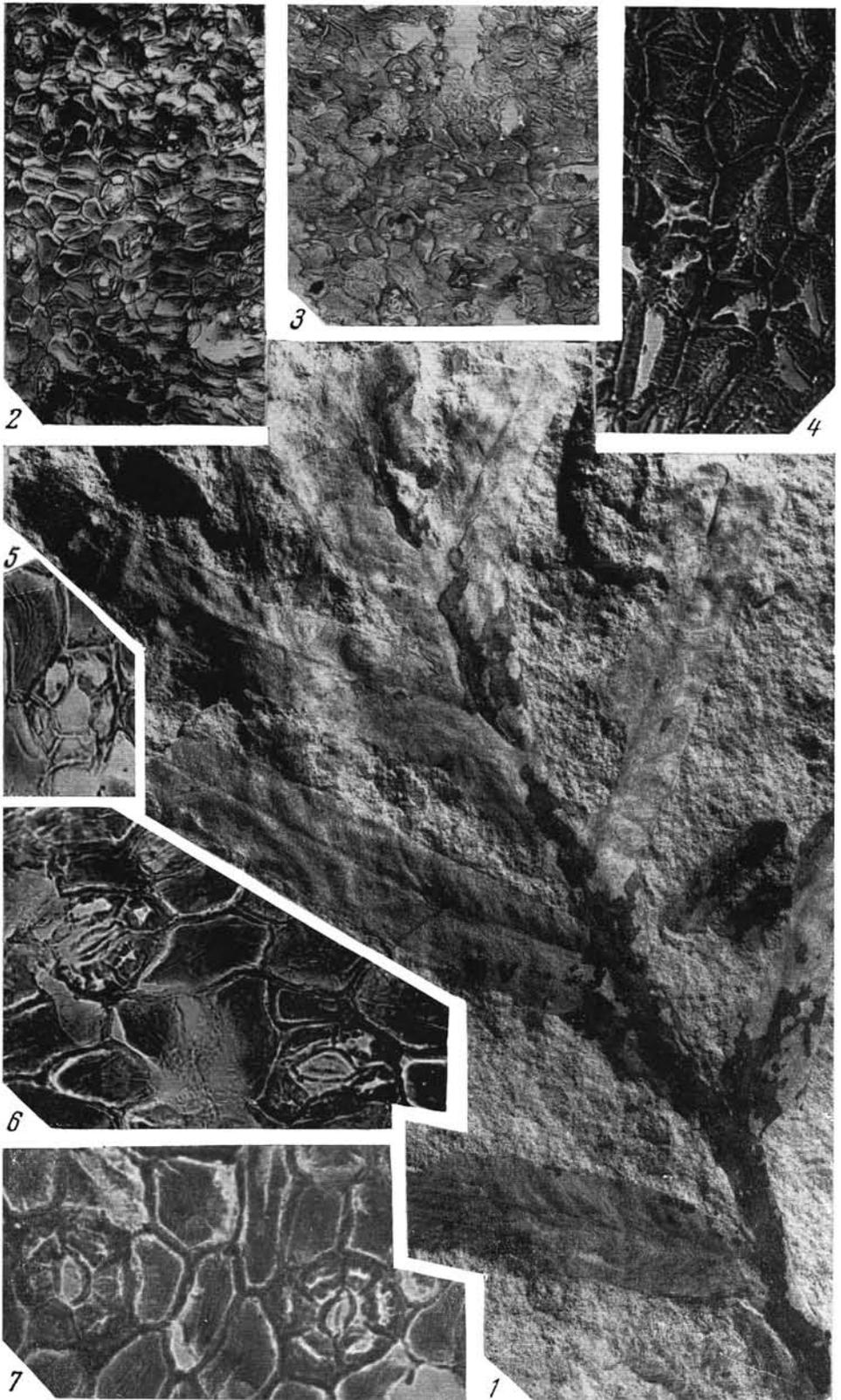
Scytophyllum papillosum Dobruskina sp. nov.

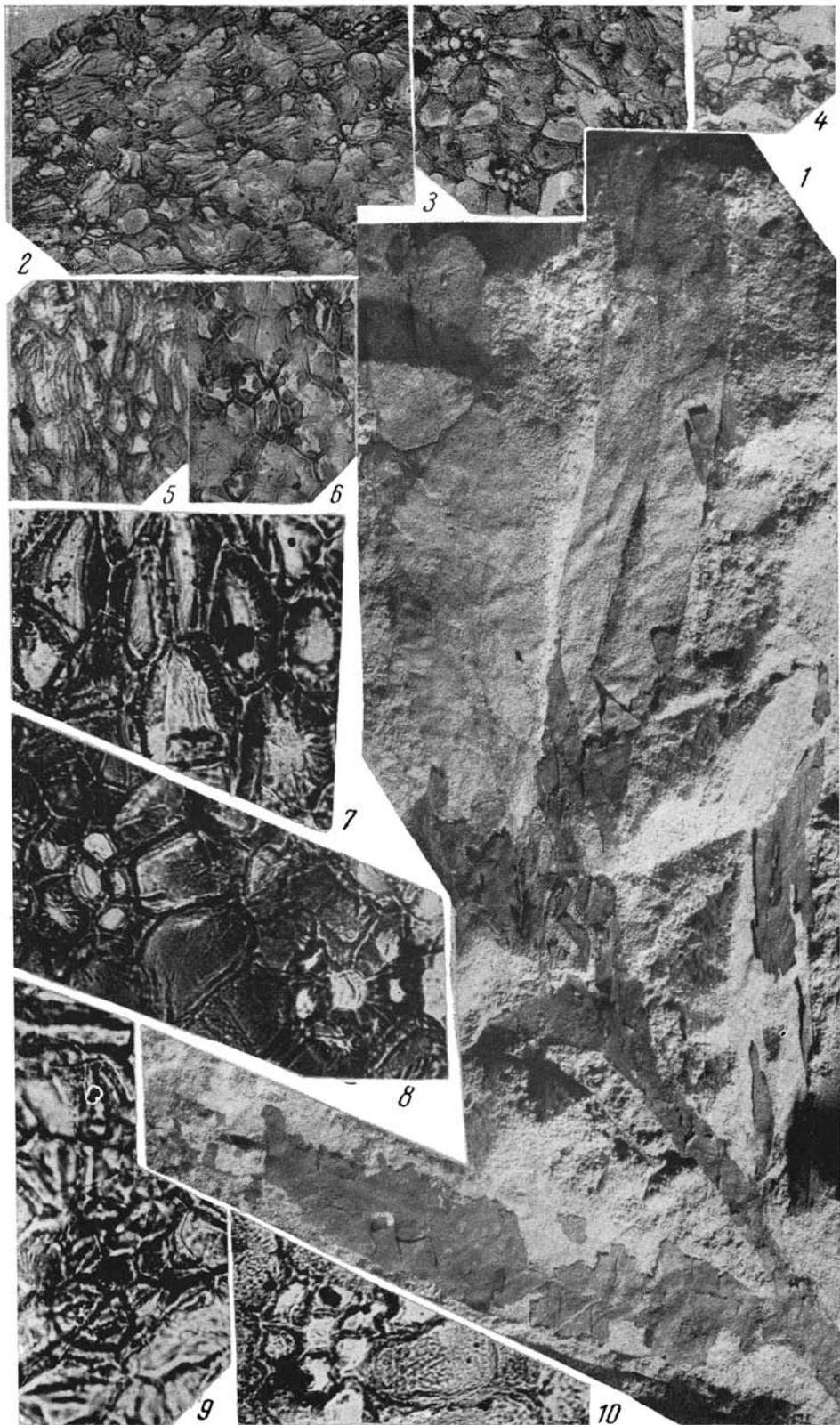
6. Эпидерма листа, изображенного на табл. III, 8; стенки клеток прямые, кутинизация побочных клеток в виде «звездочки»; $\times 100$; экз. 3753/211.
- 7—9. Участки эпидермы того же листа, на многих клетках которой видны по две-три папиллы; $\times 300$.

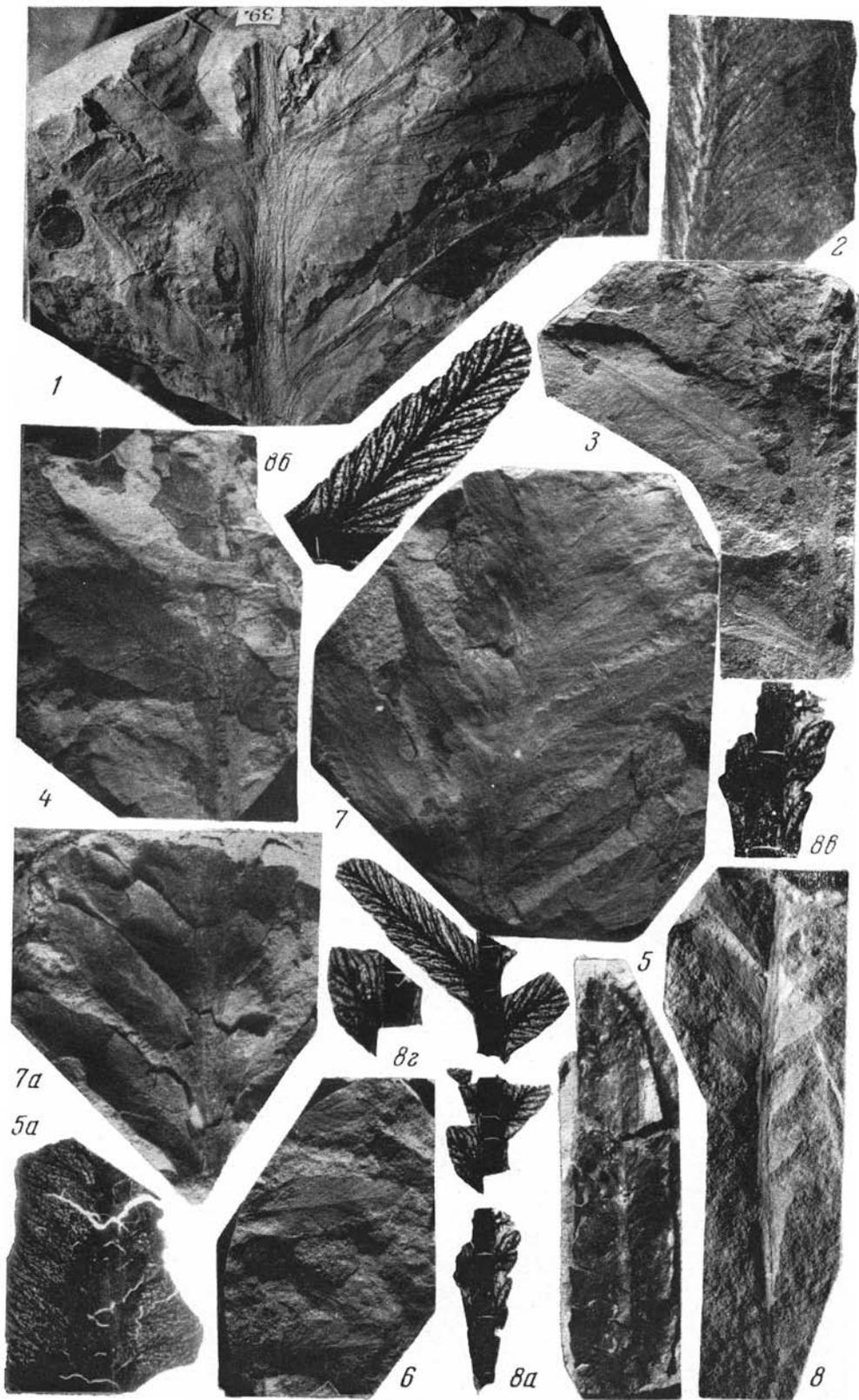
Т а б л и ц а VII

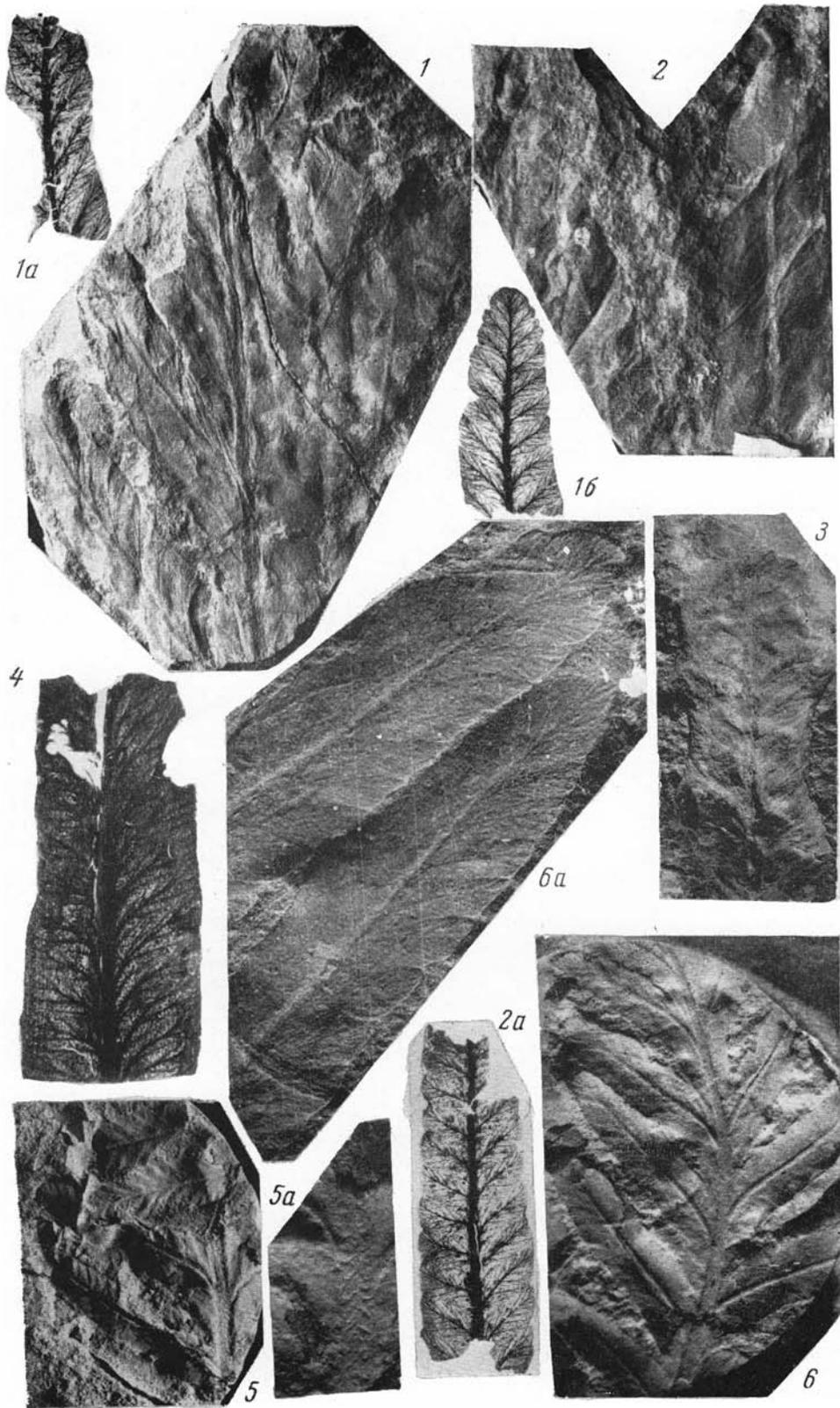
Scytophyllum (?) *baschkiricum* Dobruskina sp. nov.

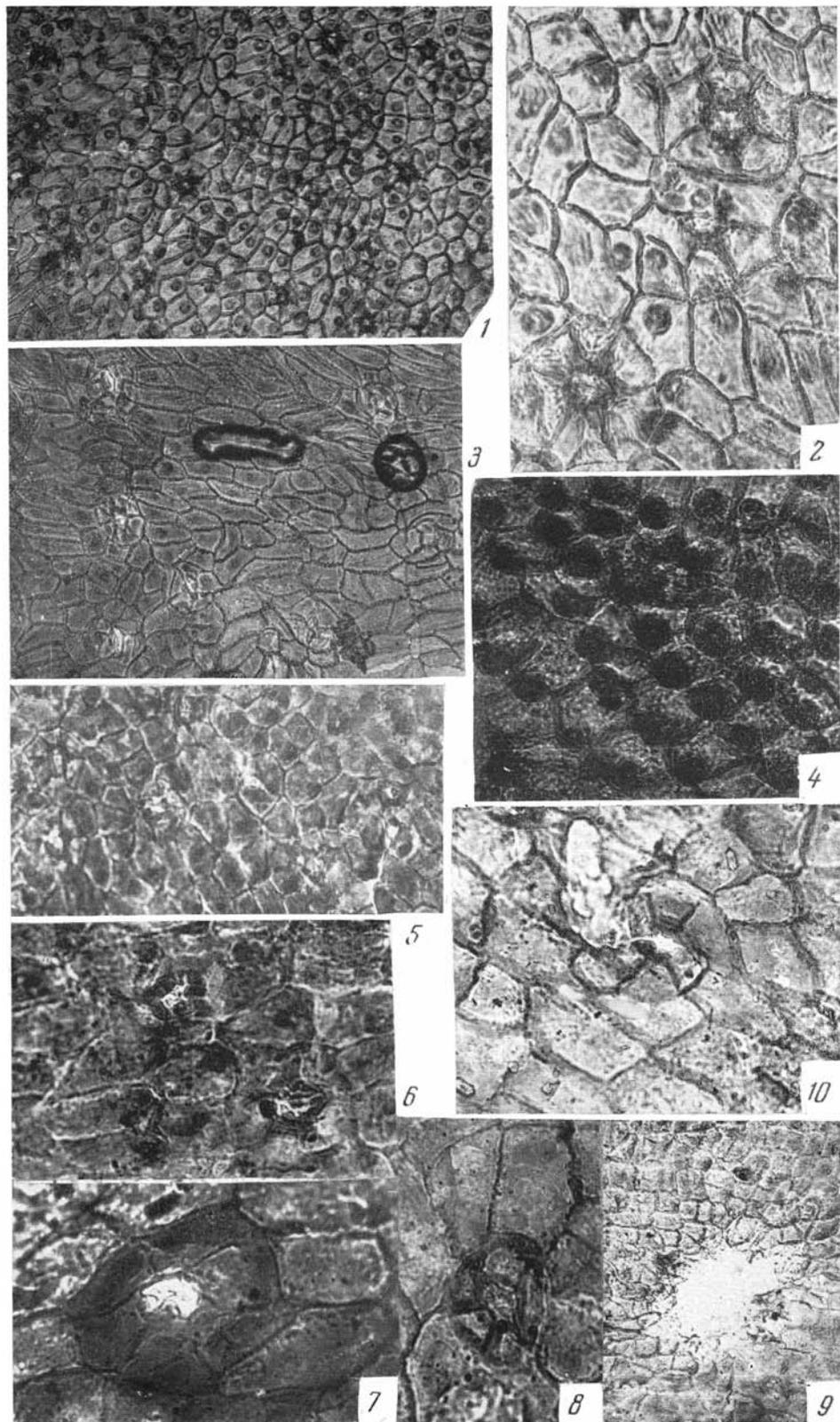
1. Эпидерма нижней стороны листа; устьица неполноциклические; видны замыкающие клетки; $\times 100$; Южное Приуралье, с. Благовещенка 1-ая, скв. 53, глубина 100 м; суракайская свита, верхний триас; экз. 3776/32-2.
2. То же, $\times 500$.
3. Эпидерма листа, изображенного на табл. IV, 5; хорошо видны замыкающие клетки устьиц; $\times 300$; экз. 3776/35.
4. То же, $\times 500$.
5. Устьица в эпидерме листа, изображенного на табл. IV, 6; $\times 300$; экз. 3776/28.
6. Эпидерма рахиса листа, изображенного на табл. IV, 5, 5а; $\times 50$; экз. 3776/35.
- 6а. То же, деталь, $\times 300$.

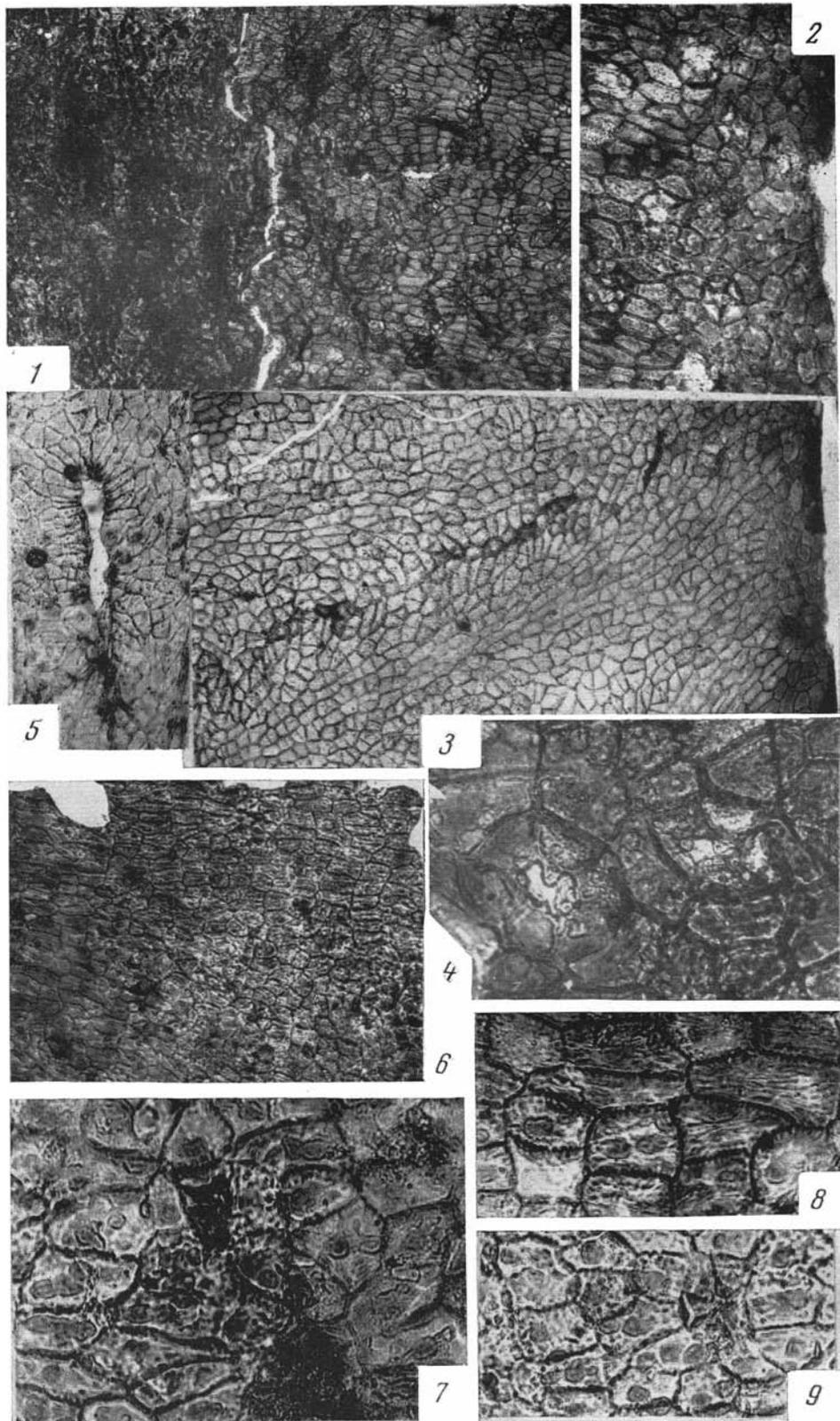


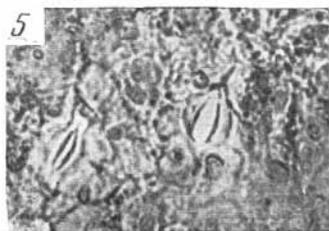
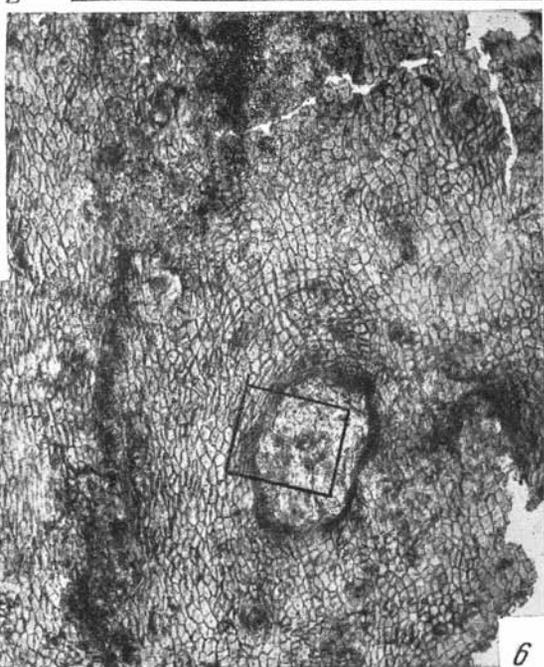
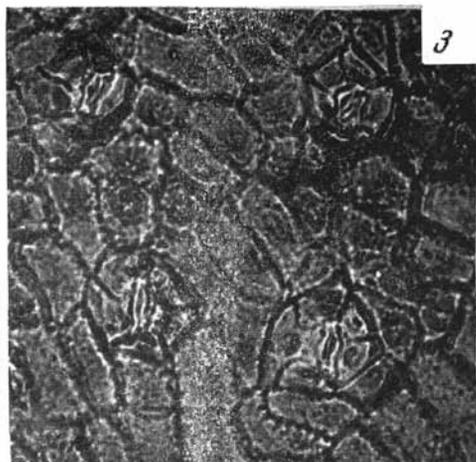
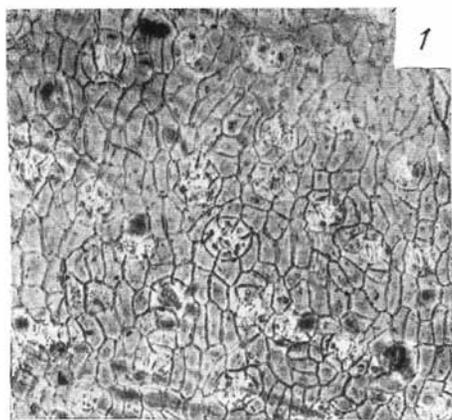












С. В. МЕЙЕН, А. В. МИГДИСОВА

ЭПИДЕРМАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНГАРСКИХ *CALLIPTERIS* И *COMPSOPTERIS*

Взаимосвязь еврамерийской и ангарской флор в позднем палеозое, особенно на рубежах периодов и эпох, — интереснейший вопрос палеофлористики. Но подойти к его решению немислимо без детального анализа основных родов, составляющих обе флоры, в частности роды, которые считаются более или менее космополитными. К числу таких родов, имеющих притом ведущее стратиграфическое значение, относится прежде всего *Callipteris* Brgt. Этот птеридосперм появляется в Западной Европе на границе карбона и перми (Remy, 1964). В Кузнецком и Тунгусском бассейнах и на Таймыре по появлению комплексов с *Callipteris* проводят границу нижней и верхней перми. В Печорском бассейне *Callipteris* характеризует печорскую серию, имеющую позднепермский возраст, но еще отсутствует в воркутской серии, которую относят то к верхней, то к нижней перми. В Приуралье *Callipteris* известен в бардинском комплексе флоры, имеющем позднеартинско-кунгурский возраст, а в Прикамье — в казанских отложениях. Если придерживаться существующих взглядов на объем рода, придется признать и его неодновременное появление в континентальных толщах Европы и Азии. Именно поэтому вызывало сомнение первостепенное стратиграфическое значение *Callipteris* (Степанов, 1965).

Род *Compsopteris* Zal. в ангарских флорах характеризует тот же интервал времени, что и *Callipteris*, но широко распространен только в Печорском бассейне.

В заведомо триасовых отложениях ни *Callipteris*, ни *Compsopteris* неизвестны.

Одних приведенных соотношений достаточно, чтобы понять, насколько важно иметь четкое представление об объеме указанных родов. Такого представления в современной палеоботанике нет. Много неясного в соотношении *Compsopteris* с *Dicroidium* (например, с *D. hughesii* Fstm. sp.), *Protoblechnum*, *Brongniartites* Zal. (non Unger), *Supaia* и *Glenopteris*. Ангарские растения, относимые сейчас к *Callipteris*, фигурировали в составе родов *Paracallipteris* (Zalessky, 1934) и *Callipteridium* (Wagner, 1958), и нельзя сказать, что доказано их родовое тождество с типовым видом *Callipteris conferta*. Неясным является, наконец, и соотношение родов *Callipteris* и *Compsopteris*. Во всяком случае во фрагментных остатках они часто могут быть спутаны.

До решения всех перечисленных вопросов, имеющих существенное значение для фитоистратиграфии и фитогеографии перми, пока еще далеко. Мы поставили перед собой значительно более скромную задачу: получить препараты кутикулы с как можно большего количества *Callipteris* и *Compsopteris* и провести их сравнительный анализ.

Всего было получено около 200 препаратов примерно с 50 образцов, но географически этот материал распределился неравномерно. Только по пять экземпляров происходит из Кузнецкого бассейна и Среднего Приуралья. Остальные доставлены из Печорского бассейна. Во многих случаях кутикула оказалась сильно корродированной, и рассмотреть детали ее строения не удалось. В других случаях раздробленность фитолеймы не позволила проследить в полной мере общую топографию эпидермы. И все же среди изученных *Callipteris* и *Compsopteris* можно установить не менее десятка отчетливых эпидермальных типов.

В своей работе нам пришлось опустить детальный анализ морфологии листа, так как большинство образцов, с которых получены препараты, — лишь фрагменты перьев последнего порядка. Иными словами, как это часто бывает в эпидермальных исследованиях, достаточно полно сохранившиеся экземпляры, на которых можно проследить строение вайи, дали плохие препараты кутикулы, а на образцах, структура эпидермы которых видна хорошо, можно рассмотреть только форму и жилкование нескольких перышек. Поэтому чтобы сопоставить морфологические и эпидермальные типы и построить законченную систему родов *Callipteris* и *Compsopteris*, надо заново и целеустремленно собрать новый большой материал.

Несмотря на половинчатость, а порой и провизорность наших выводов, мы решили все же опубликовать часть полученных нами сведений, поскольку в литературе вообще нет никаких данных об эпидермальном строении ангарских *Callipteris* и *Compsopteris*. Может быть, публикация наших материалов привлечет большее внимание исследователей к этой интересной группе растений. Настоящей статьей мы хотели показать также перспективность изучения ангарских *Callipteris* и *Compsopteris* эпидермально-кутикулярным методом.

* * *

Эпидермальное исследование ангарских *Callipteris* на печорском материале впервые было предпринято М. Ф. Нейбург в 1960—1962 гг. Ею было приготовлено несколько препаратов кутикулы (с четырех экземпляров), которые затем были сфотографированы, но остались неописанными. В 1963 г. по предложению С. В. Мейена эта работа была возобновлена А. В. Мигдисовой и с небольшими перерывами продолжалась до 1966 г.

Материалом для работы послужили образцы, доставленные из Среднего Приуралья, Печорского и Кузнецкого бассейнов в период от 1946 до 1965 гг. разными исследователями (Е. С. Рассказова, С. Г. Горелова, М. Ф. Нейбург, Ф. И. Енцова, Л. Л. Хайцер, Р. П. Сливкова, С. В. Мейен и др.).

Все препараты и образцы хранятся в отделе палеофлористики Геологического института АН СССР под номерами, указанными в тексте, и в объяснениях к изображениям. Ниже публикуется только часть полученных сведений. Материалы по *Callipteris* из кунгура Приуралья (т. е. из бардинского яруса М. Д. Залесского), верхней перми Кузбасса и отчасти верхней перми Печорского бассейна еще требуют дополнительного изучения. Однако они учитывались нами при обобщениях.

Работа между авторами распределилась следующим образом. А. В. Мигдисовой было приготовлено подавляющее большинство препаратов, сделана часть рисунков и фотографий. Ей же принадлежит описание части видов и их биометрическая характеристика. Общие разделы статьи и часть описаний выполнены С. В. Мейеном при участии А. В. Мигдисовой. Некоторые измерения сделаны А. В. Гоманьковым.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Приготовление препаратов кутикулы проводилось по общепринятой методике (Свешникова, 1952, 1955), часто с применением специальной ловушки для извлечения из растворов мелких обрывков кутикулы (Мейен, 1966).

При просмотре и фотографировании кутикулы применялось фазово-контрастное устройство (КФ-4). Образцы и препараты фотографировались с помощью малоформатной камеры «Зенит» на пленку «Микрат-200». Рисунки выполнялись по фотографиям или с помощью рисовального аппарата РА-4.

Кратко остановимся на методике примененных биометрических исследований, результаты которых включены в настоящую статью лишь при описании *Comptosia adzvensis*. Речь идет о крайних членах монотопного ряда (экземпляры 3062/217 и 3062/218), которые хотя и отличаются довольно сильно друг от друга морфологически, но связаны в этом ряду постепенным переходом.

В современных палеоботанических исследованиях при отнесении нескольких отпечатков к одной или разным систематическим единицам используются большей частью качественные характеристики, выбор которых может быть субъективным. Это относится как к морфологическим, так и к эпидермальным признакам. В то же время исследователь обычно имеет дело с целым рядом признаков, поддающихся количественной оценке. Эти признаки могут быть представлены как множество случайных величин и рассмотрены с позиций теории вероятностей. Вместе с общепринятой методикой такой подход дает возможность более строгой количественной и объективной оценки сходства или различия изучаемых объектов. Попытки применения методов математической статистики в палеонтологии неоднократно (Миллер, Кан, 1965).

Для обработки методом математической статистики были использованы измерения длины и ширины клеток в разных участках эпидермы. Замеры проводились при изучении препаратов кутикулы под микроскопом МБИ-3 с помощью мерной линейки с ценой деления шкалы 10 мк. Специального анализа ошибок измерений не проводилось, что следует учитывать в ходе дальнейших исследований. По полученным данным строились гистограммы, которые служили первоначальным критерием для выбора гипотезы о законе распределения. В качестве критерия соответствия эмпирического распределения выбранному теоретическому был принят метод моментов (Миллер, Кан, 1965; Смирнов, Дудин-Барковский, 1965). Выяснилось, что полученные данные не противоречат гипотезе об их нормальном распределении.

Так как параметрами этого распределения является математическое ожидание случайной величины — μ (а его выборочной оценкой — средняя арифметическая X) и дисперсия σ^2 (а ее оценкой — выборочная дисперсия — S^2), то для сопоставления распределений размеров длины и ширины клеток на разных отпечатках проводилось статистическое сравнение дисперсий и центров распределения (средних арифметических). Для этого использовались критерии Фишера ($F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$) или Бартлета и Стьюдента

$$\left(t = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}} \right),$$

где \bar{X} — средние арифметические распределения, S — их дисперсии, а n — число замеров в каждой выборке. Полученные величины сравнивались с табличными при определенном количестве степеней свободы — f (для критерия Фишера $f = n_1 - 1$; $f = n_2 - 1$; для критерия Стьюдента $f = n_1 + n_2 - 2$). При этом устанавливались 5% - и 1% - ные уровни значимости. Сравнение распределений проводилось в тех случаях, когда по общепринятой методике эпидермального анализа к одному виду было отнесено несколько отпечатков.

В статье приняты термины и их сокращения, предложенные в качестве унифицированных в статье С. В. Мейена (1965).

Ниже приводится список употребляемых в статье сокращений:

- Cl* — замыкающие клетки,
- V* — соседние клетки,
- A* — побочные клетки,
- LA* — латеральные *A*,
- PA* — полярные *A*,
- C* — венечные клетки,
- EC* — внешние венечные клетки,
- N* — костальные клетки,
- IN* — интеркостальные клетки,
- R* — радиальные (антиклинальные) стенки,
- P* — периклинальные стенки.

СООТНОШЕНИЕ АНГАРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *CALLIPTERIS* С ТИПОВЫМ ВИДОМ *C. CONFERTA* (STBG.) BRGT.

Не вдаваясь в детали описанной ниже эпидермальной структуры *Callipteris*, отметим здесь ее особенности, важные для изложения общих вопросов систематики рода. При выделении эпидермальных типов во внимание принимались следующие признаки: 1) амфистомность или гипостомность перышек и другие отличия в строении обеих сторон; 2) распределение устьиц в устьичных полосах и отчетливость последних; 3) характер кутинизации побочных клеток; 4) степень погруженности замыкающих клеток; 5) распределение папилл на покровных клетках.

Среди *Callipteris* выделены следующие эпидермальные типы (часть их детально описана ниже):

1. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* четкие, *A* кутинизированы немного сильнее покровных клеток и снабжены проксимальными папиллами, *P* частью с папиллами, *Cl* погруженные — *C.? lepidopteroides* sp. nov.

2. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* четкие, *A* кутинизированы несколько сильнее покровных клеток, *P* с резкими папиллами, *Cl* погруженные — *Callipteris? aequabilis* sp. nov.

3. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* четкие, *A* кутинизированы сильнее покровных клеток, *P* с папиллами только на одной стороне листа, *Cl* погруженные — *Callipteris? sadovnikovii* sp. nov.

4. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* четкие, *A* сильно кутинизированы, *P* не орнаментированы, *Cl* погруженные — *Callipteris? sp. n. 1*.

5. Перышки, видимо, амфистомные, полосы *N* и *IN* неотчетливые, *A* сильно кутинизированы только проксимально и несут проксимальные папиллы, *Cl* сильно погруженные — *C.? zeilleri* Zal. (изучен лектотип).

6. Перышки гипостомные, полосы *N* и *IN* почти не выделяются, *A* кутинизированы так же, как и покровные клетки, но снабжены проксимальными папиллами, *P* покровных клеток с папиллами (преимущественно на нижней стороне листа), *Cl* погруженные — *Callipteris? sp.* (Кузнецкий бассейн).

Первые четыре эпидермальных типа *Callipteris* объединяются двумя важными особенностями, не свойственными типу рода *C. conferta* (Stbg.) Brgt., а именно — амфистомностью перышек и погруженными замыкающими клетками. На наш взгляд, это является достаточным основанием для выделения соответствующих ангарских листьев в новый подрод *Feonia* с типовым видом *C. lepidopteroides* sp. nov. В основе подрода *Feonia*, таким образом, лежат эпидермальные признаки, и дать ему сейчас полную морфологическую характеристику нельзя.

Среди изученных ангарских *Callipteris* не обнаружены экземпляры со строением эпидермы, свойственной *C. conferta*. Пока не найдены такие листья и в «бардинской» флоре Приуралья, откуда вид *C. conferta* указывается во многих работах (Шмальгаузен, 1887; Залесский, 1927; и др.). *C. conferta* и другие виды рода в Европе известны только в отложениях нижней перми. Верхнепермская *C. martinsii* (Kurtze) Zeiller теперь отнесена к *Lepidopteris* (Townrow, 1960). В ангарских раннепермских флорах листья типа *Callipteris* известны только в Среднем Приуралье, а в остальных местах характеризуют лишь позднюю пермь. Это обстоятельство и упомянутое эпидермальное отличие ангарских видов от типа рода *Callipteris* наводит на мысль, что если не все ангарские виды, то во всяком случае виды подрода *Feonia* придется в будущем выделить в самостоятельный род. Некоторая условность отнесения ангарских видов к роду *Callipteris* отмечена нами знаком вопроса после родового названия. Вполне возможно, что ангарские и евразийские *Callipteris* — достаточно независимые группы растений, искусственно и временно объединенные общим родовым названием. Именно с этим может быть связано одновременное появление рода в Евразийской и Ангарской палеофлористических областях.

МЕСТО *COMPSOPTERIS* И АНГАРСКИХ *CALLIPTERIS* В СИСТЕМЕ ПТЕРИДОСПЕРМОВ

Из морфологически близких родов, с которыми уместно сравнить ангарские *Callipteris* и *Compsopteris*, эпидермально охарактеризованы только *Lepidopteris*, *Dicroidium*, *Alethopteris*, *Thinnfeldia* и *Pachypteris*. Типовые виды последних двух родов, кстати, синонимичны (см. статью М. П. Долуденко в этом сборнике). Сравнение с родами *Protoblechnum*, *Glenopteris*, *Supaia*, *Brongniartites* и *Callipteridium* придется отложить до изучения эпидермы их типовых видов.

Остановимся сначала на ангарских *Callipteris*? subgen. *Feonia*. Типовому виду подрода *Feonia* не случайно дан видовой эпитет «*lepidopteroides*». Не только этот, но и другие виды подрода имеют много общего с *Lepidopteris* как в строении устьиц, так и в их расположении. Больше того, если бы листья *Feonia* имели рахис с чешуйками и более простое жилкование, их вполне можно было бы отнести к *Lepidopteris*, а не к *Callipteris*. Как далеко простирается сходство *Callipteris* и *Lepidopteris*, мы не знаем, но одно то, что вид *Lepidopteris martinsii* (Kurtze) Townrow прежде относили к *Callipteris*, достаточно показательно. Близость *Callipteris* и *Lepidopteris* отмечена и в учебнике В. Готана и Г. Вейланда (Gothan, Weyland, 1964). Поскольку *Lepidopteris* относится к сем. Peltaspermataceae, не будет неожиданностью предположить, что к нему же принадлежит и род *Callipteris*. Правда, типовой вид рода *C. conferta* по эпидермальным признакам во многом отличается от *Lepidopteris*, а следовательно и от *Feonia*. Возможно, что дальнейшие исследования позволят выделить *Feonia* в самостоятельный род. Его, а не весь род *Callipteris* в старом объеме, и можно будет сблизить с *Lepidopteris*.

Те ангарские *Callipteris*, у которых неотчетливо выражена средняя жилка, напоминают *Dicroidium*. Однако последнему роду свойственно большое количество устьиц с четырьмя побочными клетками. Такие устьица у ангарских *Callipteris* очень редки. Некоторые представители *Alethopteris*, которые имеют короткие и широкие перышки, часто могут быть очень похожи на *Callipteris*. Строение эпидермы *Alethopteris* известно хорошо (Barthel, 1962, 1963; Leisman¹, 1960; и др.). Среди ангарских *Callipteris* Кузбасса и Среднего Приуралья встречаются виды со строением эпидермы, подобным *Alethopteris*, но без длинных трихом. К сожалению, эти листья плохой со-

¹ Лейсман (Leisman, 1960) описал строение эпидермы *Alethopteris sullivantii* Lesq., которую он ошибочно относил в качестве типового вида к *Callipteridium* (Cridland, Morris, Baxter, 1963).

хранности и дальнейшее сравнение их с *Alethopteris* пока невозможно. Между *Callipteris* и *Alethopteris* есть отличия и в жилковании. У *Alethopteris* наблюдаются промежуточные жилки, выходящие из рахиса по обе стороны от средней жилки перышка (Wagner, 1965), тогда как у *Callipteris* такие жилки есть только в катадромной части перышка.

Таким образом, изученные ангарские *Callipteris* в большинстве случаев по эпидермальным особенностям примыкают к *Lepidopteris* и, возможно, относятся к сем. Peltaspermataceae.

Вопрос о положении рода *Compsopteris* в системе птеридоспермов и его соотношение со смежными родами значительно сложнее. Прежде всего не все еще ясно в соотношении *Compsopteris* с *Callipteris*. Основное отличие между ними заключается в строении вайи: к *Callipteris* относятся сложноперистые вайи, а к *Compsopteris* — простоперистые. У большинства *Callipteris* (в том числе и у *C. conferta*) перья последнего порядка заканчиваются непарной лопастью, состоящей из сросшихся перышек (Gothan, 1907, № 85, фиг. 5—7; Залесский, 1914, табл. I, фиг. 1; и др.). Как устроена верхушка всей вайи у *Callipteris*, в частности у типового вида *C. conferta*, недостаточно ясно. У *Callipteris polymorpha* (Sterz.) Goth. (Gothan, 1910, № 123, фиг. 2) верхушка вайи парноперистая, а у *Callipteris? zeileri* Zal. (Залесский, 1918, табл. XLIV, фиг. 1, табл. XLVI) верхушка заканчивается пером, которое не отличается от обычного пера последнего порядка. Поскольку в определительской практике нам приходится сталкиваться именно с перьями последнего порядка, то именно их надо сравнивать с простоперистой вайей *Compsopteris* в целом. Если таким образом сравнивать *Callipteris* и *Compsopteris*, то здесь между ними будет существенное отличие. У *Compsopteris* перышки на верхушке почти не сливаются и располагаются попарно (см. ниже описание *Compsopteris adzvensis*), хотя это и ненастоящая парноперистость.

Если, однако, мы не видим верхушки, то по строению перышек трудно отличить *Callipteris* от *Compsopteris*. В целом для *Callipteris* (если исключить виды с сильно рассеченными перышками, которые нельзя спутать с *Compsopteris*) свойственны вовсе не перетянутые или во всяком случае менее перетянутые перышки, чем для *Compsopteris*. У *Compsopteris* перышки, как правило, длиннее и крупнее. Однако приходится встречаться с многочисленными образцами, которые в равной степени могут быть отнесены и к *Callipteris*, и к *Compsopteris*. Эпидермальные исследования здесь, к сожалению, не помогают в решении вопроса. В этом можно убедиться, если сравнить эпидермальную характеристику *Compsopteris* с перечисленными выше эпидермальными типами *Callipteris*.

Среди *Compsopteris* выделено два главных эпидермальных типа:

1. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* хорошо выражены, *A* снабжены проксимальными папиллами, а в дистальных частях кутинизированы, как и покровные клетки, *P* не орнаментированы, *Cl* слабо погружены — *C. adzvensis* Zal. (см. подробное описание ниже).

2. Перышки амфистомные, полосы *N* и *IN* четкие, *A* проксимально сильно кутинизированы и снабжены проксимальными папиллами, в дистальных частях кутинизированы, как покровные клетки, *P* покровных клеток с папиллами на одной стороне листа, *Cl* погруженные — *Compsopteris* sp. nov. (здесь не описывается).

Хотя эти и другие эпидермальные типы *Compsopteris* не являются точным повторением эпидермальных типов *Callipteris?* (*Feonia*), сходство между ними очевидно. Поэтому, если принять во внимание близость *Feonia* к *Lepidopteris* и, следовательно, к Peltaspermataceae, можно предположить, что *Compsopteris* также тяготеет к этому семейству. То, что *Compsopteris* имеет простоперистые вайи, неизвестные пока у других Peltaspermataceae (кроме *Scytophyllum*), по-видимому, не играет никакой роли. Систематическое значение этого признака, как показано в статьях М. П. Долуденко и И. А.

Добрускиной в данном сборнике, видимо, не столь велико, как обычно считается.

Переходя к сравнению *Compsopteris* и *Dicroidium*, прежде всего отметим, что первоначально типовой вид рода *Compsopteris adzvensis* Zal. был отнесен его автором (Залесский, 1914) к *Danaeopsis hughesii*. Действительно, сходство между обоими видами очень велико, но только внешнее, конвергентное. *Danaeopsis hughesii* еще Готаном был переведен в род *Dicroidium*, что подтверждено эпидермальными исследованиями (Lele, 1961). *Compsopteris* отличается от *Dicroidium* теми же особенностями эпидермы, что и *Callipteris*.

Вопрос о соотношении *Compsopteris* и *Thinnfeldia* остается открытым. М. П. Долуденко (см. ее статью в этом сборнике) достаточно убедительно показала, что *Thinnfeldia* является более поздним синонимом *Pachypteris*. Это пока касается видов *Thinnfeldia*, близких к типовому. В свое время Таунроу (Townrow, 1957), проводя сравнение *Thinnfeldia* и *Dicroidium*, довольно четко очертил круг признаков, характеризующих *Thinnfeldia*. В частности, он пришел к выводу, что для этого рода характерны гипостомные листья. С присоединением *Thinnfeldia* к *Pachypteris*, этот признак перестает быть характерным, так как среди *Pachypteris* есть виды и с амфистомными листьями. Эпидермальное разнообразие листьев, относимых к *Pachypteris*, очень велико, и среди них вполне можно найти эпидермальные типы, близкие к *Compsopteris*.

Морфологические отличия между этими родами сводятся пока только к строению верхушки. У простоперистых *Pachypteris* верхушки вайи имеют отчетливую терминальную непарную лопасть (перышко), причем перышки не удалены от верхушки начинают сливаться. Вайя *Compsopteris* на верхушке ложно парноперистая (см. ниже описание *C. adzvensis* Zal.), и на небольшом протяжении сливаются только два терминальных перышка. Тем не менее до проведения полной ревизии всей группы растений, прежде относимых к *Thinnfeldia*, обсуждать соотношение с ней *Compsopteris* нецелесообразно.

РОД *CALLIPTERIS* BRONGNIART, 1849

ПОДРОД *FEONIA* S. MEYEN ET MIGDISSOVA SUBGEN. NOV.¹

Типовой вид. *Callipteris? lepidopteroides* sp. nov., верхняя пермь Печорского бассейна.

Диагноз (подрод введен по эпидермальным признакам). Перышки амфистомные, *Cl* погруженные, *A* полностью или только проксимально сильно кутинизированные, часто с проксимальными папиллами.

Видовой состав. Кроме типового вида, к подроду относятся описанные ниже *C.? aequabilis* sp. nov., *C.? sadovnikovii* sp. nov. и *Callipteris? sp. № 1*.

Сравнение. От *Callipteris* subgen. *Callipteris* новый подрод отличается амфистомными, а не гипостомными перышками, погруженными *Cl* и сильной кутинизацией *A*.

Callipteris? (Feonia) lepidopteroides S. Meyen et Migdissova, sp. nov.

Табл. I, 1—5; рис. 1, а, 1, б

Голотип. ГИН, № 3738/6. Печорский бассейн, левый берег р. Косью, скв. ИК-460, глубина 83,1 м; печорская серия, верхняя пермь.

Описание. Голотип представляет собой отпечаток средней части пера последнего порядка с четырьмя полными перышками с одной стороны

¹ Подрод назван в честь геолога Феоны Ивановны Енцовой, доставившей голотип типового вида.

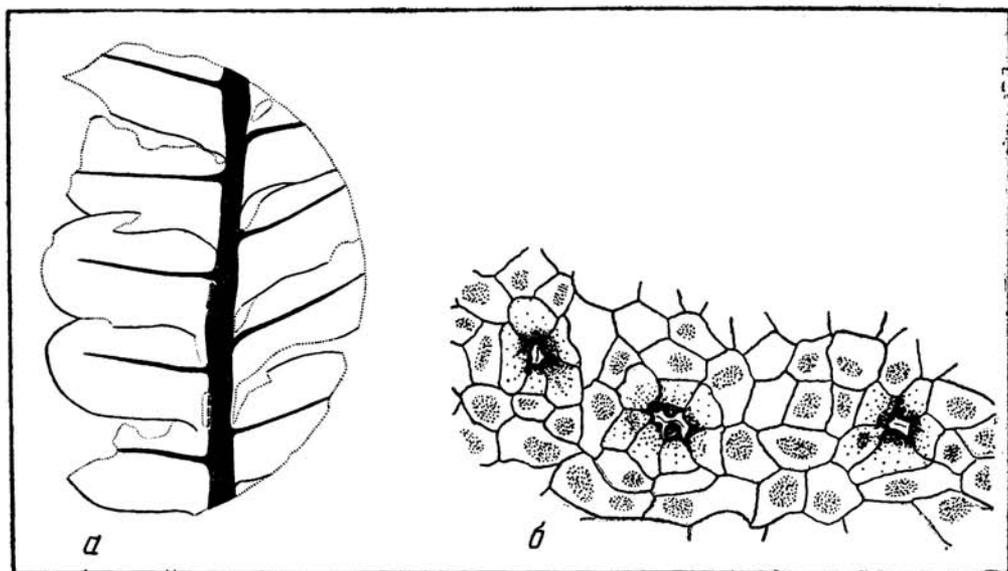


Рис. 1. *Callipteris?* (*Feonia*) *lepidopteroides* sp. nov., голотип.

а — общий вид, $\times 1$, экз. 3738/6; б — участок эпидермы, $\times 200$, препарат 3738/6

рахиса (табл. I, 1; рис. 1, а). С другой стороны рахиса перышки с оборванной верхушкой. Перышки широкие (до 14 мм), эллиптические, чередующиеся, слабо перетянуты у основания с акроскопической стороны. Длина перышек около 20 мм. Справа от рахиса перышки прикреплены почти под прямым углом, слева — под углом 60° . Средняя жилка отчетливо видна почти до верхушки перышка, входит в перышко с небольшим смещением вверх по рахису, боковые жилки тонкие, отчетливые, дихотомируют до трех раз, в катадромной части перышка есть дополнительные жилки. На 0,5 см края перышка приходится 12—14 окончаний жилок. Рахис продольно исштрихованный.

Кутикула хорошей сохранности. Перышки амфистомные. Обе стороны кутинизированы одинаково и отличаются лишь отчетливостью полос *N*; сказать, какая из сторон нижняя, а какая верхняя, нельзя, поэтому они обозначены римскими цифрами. Сторона I четко делится на устьичные и безустьичные полосы, причем первые шире вторых. Устьица расположены в один-четыре ряда, которые строго не выдерживаются. *Cl* сильно погружены, и их строение неизвестно. Устьица моноциклические, неполнодициклические, редко неполнотрициклические, большей частью независимые, беспорядочно ориентированные. *A* трапециевидные, треугольные, многоугольные, прямоугольные. *C* той же формы, что и *IN* и кутинизированы так же, как они. *A* кутинизированы несколько сильнее, несут проксимальные папиллы и кольцо. Часто, кроме проксимальных папилл, *A* имеют еще и срединные папиллы. *IN* многоугольные, прямоугольные, овальные, беспорядочно ориентированные. *N* более вытянутые, образуют четыре-шесть рядов, *R* ровные, прямые или слабоизогнутые. *P* у многих клеток со срединными или терминально смещенными папиллами (рис. 1, б). Местами папиллы сильно вытянуты, а иногда сильно уплощены.

На стороне II устьичные и безустьичные полосы прослеживаются хуже, а папиллы на клетках, уплощаясь, занимают значительную часть *P*. В остальном строение сторон одинаковое.

Край листа (табл. I, 2) ровный, сильно уплотнен, выстлан удлиненными, сильно кутинизированными клетками. Вдоль средней жилки образуется

широкое поле длинных, неправильно прямоугольных клеток. Устьиц здесь нет, но есть неправильные отверстия, вокруг которых клетки сильно кутинизированы. Возможно, что это основания крупных трихом (на отпечатке они незаметны) или выходы секреторных каналов.

Измерения

	Сторона I		Сторона II
Ширина устьичной полосы, <i>мк</i>	200 — 250		300 — 350
Ширина безустьичной полосы, <i>мк</i>	130 — 150		120 — 150
Количество устьиц на 1 <i>мм</i> ²	35 — 40		Около 40
	<i>N</i>	<i>IN</i>	<i>N — IN</i>
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	15 — 17	14 — 18	17 — 18
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	10 — 11	14 — 17	16 — 19
Минимальная длина клетки, <i>мк</i>	20	20	30
Максимальная длина клетки, <i>мк</i>	80	65	70
Минимальная ширина клетки, <i>мк</i>	10	15	15
Максимальная ширина клетки, <i>мк</i>	35	40	40

Процентное соотношение устьиц с различным количеством *A*:

Сторона I . . . 4*A* — 11%; 5*A* — 47%; 6*A* — 42%

Сторона II . . . 4*A* — 21%; 5*A* — 58%; 6*A* — 21%

С р а в н е н и е. *C.?* *lepidopteroides* близок к *Lepidopteris* орнаментацией и кутинизацией *A*, расположением покровных клеток и устьиц. Но между этими растениями имеются серьезные морфологические отличия. У нового вида нет чешуек на рахисе и жилкование на отпечатках четкое. Кроме того, у *Lepidopteris* пока неизвестны виды с такими крупными перышками.

Хотя строение вайи нового вида неизвестно, можно предположить, что она была сложноперистая. В наших коллекциях есть экземпляры *Callipteris* с дваждыперистой вайей и перышками, которые морфологически не отличаются от *C.?* *lepidopteroides*. Очень близкую морфологию перышек, в частности, имеет *Callipteris adzvensis* Zal. (Залесский, 1914, табл. I, фиг. 1). Отличия нового вида от других видов подрода приведено при описании последних.

М е с т о н а х о ж д е н и е. То же, что и голотипа.

Callipteris ? (Feonia) aequabilis S. Meyen sp. nov.¹

Табл. II, 1—6; табл. III, 1—5; рис. 2

Г о л о т и п. ГИН, № 3777/56-2, 3777/56а-2, среднее течение р. Печоры, скв. 173, глубина 446 м; печорская серия, верхняя пермь.

О п и с а н и е. Вид установлен по одному отпечатку (с противоотпечатком) верхней части пера последнего порядка (табл. II, 1, 2; рис. 2). Рахис шириной 2,5 *мм* в нижней части, тонко продольно исчерченный. Перышки длиной 16 *мм* и шириной 8—9 *мм*, очередные, языковидные с тупой полукруглой, слабоасимметричной верхушкой. Средняя жилка выходит из рахиса под углом 50—70° с анадромным смещением, прослеживается на две трети длины перышка. Боковые жилки выходят под углом около 30°, дихотомируют до четырех раз. В базальной катадромной части перышек одна-две боковые жилки выходят непосредственно из рахиса. Они дихотомируют

¹ Видовое название *aequabilis* (лат.) — однородный, однообразный.

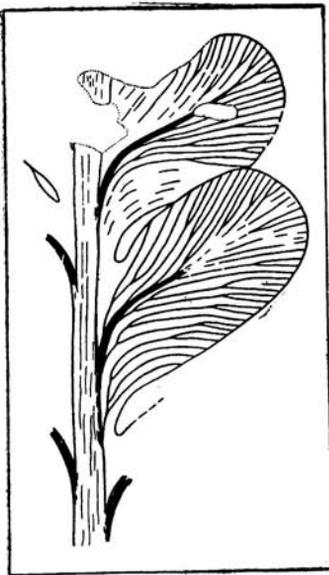


Рис. 2. *Callipteris?* (*Feonia*)
aequabilis sp. nov., голотип,
× 2, экз. 3777/56-2

два-четыре раза. На 0,5 см края перышка приходится 9—10 окончаний жилок.

Перышки амфистомные. Нижняя сторона кутинизирована слабее верхней. В остальном строение сторон одинаково. Вся поверхность эпидермы четко разбита на устьичные полосы, разделенные резко выделяющимися полосами *N*. Устьица лишь изредка образуют короткие ряды, а большей частью разбросаны беспорядочно. Все клетки эпидермы снабжены крупными срединными папиллами. *R* всех клеток прямые или слабоизогнутые, ровные или с пережимами. *IN* и *V* изометричные, самых разнообразных очертаний: от квадратных до многоугольных. *N* субпрямоугольные, квадратные, трапециевидные, реже веретеновидные, расположены тремя — пятью отчетливыми рядами.

Устьица моноциклические или неполноциклические, независимые, беспорядочно ориентированные. *A* треугольные или многоугольные. Когда количество *A* невелико (4—5), их дистальная стенка округлая, причем дистальные стенки соседних *A* переходят одна в другую. Боковые *RA* тоньше *R IN*. *P A* кутинизированы несколько сильнее, чем *IN* и несут проксимальные папиллы, нависающие над округлой или прямоугольной устьичной ямкой либо немного сдвинуты дистально. Кроме того, *A* сильно кутинизированы вдоль края устьичной ямки. *Cl* удалось рассмотреть в одном устьице на верхней стороне листа, они с острыми терминальными окончаниями, разведенными в виде ласточкиного хвоста (табл. III, 2).

Край листа выстлан толстостенными полигональными клетками.

С р а в н е н и е. *C.?* *aequabilis* отличается от *C.?* *lepidopteroides* более крупными перышками, одинаковым строением эпидермы обеих сторон листа, присутствием папилл на всех клетках эпидермы. У *C.?* *aequabilis*, кроме

И з м е р е н и я

	Нижняя сторона		Верхняя сторона	
	<i>N</i>	<i>IN</i>	<i>N</i>	<i>IN</i>
Ширина устьичной полосы, <i>мк</i>	300 — 450		350 — 400	
Ширина безустьичной полосы, <i>мк</i>	80 — 200		80 — 100	
Количество устьиц на 1 <i>мм</i> ²	41 — 44		32 — 36	
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	15 — 17	14 — 15	15	13
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	11 — 13	12 — 13	11 — 14	9 — 11
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	30	40	50	40
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	100	100	100	90
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	20	20	15	20
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	50	50	50	50

процентное соотношение устьиц с различным количеством *A*:

Нижняя сторона . . . 4*A* — 24%; 5*A* — 38%; 6*A* — 26%; 7*A* — 10%; 8*A* — 2%

Верхняя сторона . . . 4*A* — 12%; 5*A* — 46%; 6*A* — 38%; 7*A* — 4%

того, боковые стенки *A* кутинозированы слабее дистальных, тогда как у типового вида в результате утолщения боковых стенок *A* вместе с проксимальной кутинизацией *A* вокруг устьичной ямки образуются аккуратные звездочки. Отличие нового вида от *C.?* *sadovnikovii* sp. nov. и *Callipteris?* sp. № 1 приведено при описании последних.

М е с т о н а х о ж д е н и е. То же, что и голотипа.

Callipteris ? (Feonia) sadovnikovii S. Meyen, sp. nov.¹

Табл. III, 6—7; табл. IV, 1—7

Г о л о т и п, ГИН, № 3753/167—1, среднее течение р. Печоры, скв. 171 (Песчанская), глубина 529,6 м; печорская серия, верхняя пермь.

О п и с а н и е. Вид основан на двух экземплярах. Голотип представляет собой фрагменты двух перьев последнего порядка, расположенных под углом 15° друг к другу (табл. IV, 1). Возможно, перед нами два верхушечных пера, таких же по положению на вайе, как на листьях *Callipteris?* *zeileri* Zal. (Залесский, 1918, табл. XLIV, фиг. 1; табл. XLVI, фиг. 1). Если это так, то вайя *C.?* *sadovnikovii* была сложноперистой. Но нельзя исключать возможность, что она была вильчатой. Перья последнего порядка в сохранившейся части линейные, лишь с небольшим сужением книзу. Рахис шириной 3—4 мм, слабо изгибающийся вслед за отходящими средними жилками перышек, с тонким килем на нижней стороне и продольными ребрышками на верхней. Перышки длиной 17—21 мм и шириной 9,5—12,5 мм, языковидные, с почти параллельными боковыми сторонами, тупой асимметричной верхушкой и неперетянутым основанием (табл. III, 6, 7). Задний край перышка слабо избегает по рахису, у переднего края — небольшой синус. Низбегающая средняя жилка входит в перышко в начале верхней трети его основания, несколько отгибается назад, а затем снова поворачивает в сторону верхушки и теряется примерно на половине перышка. Боковые жилки отходят от средней под углом 25—30°, они слабо отгибаются назад и дихотомируют до двух раз. Боковые жилки, выходящие в верхушку, почти прямые. В базальной катадромной части перышка боковые жилки выходят из рахиса. На 0,5 см края перышка приходится 6—8 окончаний жилок.

Перышки амфистомные. Нижней условно считается менее кутинозированная сторона листа (табл. IV, 3, 6, 7). Кроме того, на этой стороне листа каждая клетка снабжена крупной папиллой. Клетки противоположной стороны (табл. IV, 4, 5), по-видимому, не ориентированы, но из-за коррозии кутикулы в этом убедиться нельзя. В остальной стороне стороны устроены одинаково и описываются вместе.

Устьичные полосы и полосы *N* отчетливые (табл. VI, 2). Устьица в полосах образуют короткие ряды или разбросаны беспорядочно. Иногда два-три устьица образуют группы, касаясь побочными клетками, но остаются независимыми. Очертания покровных клеток такие же, как у *C.?* *aequabilis* (см. выше). *A* кутинозированы сильнее покровных клеток, рассмотреть их орнаментацию трудно из-за коррозии кутикулы, но проксимальных папилл на *A*, видимо, не было. В некоторых местах на *A* видны отчетливые срединные папиллы. Боковые стенки *A* кутинозированы несколько сильнее дистальных. Устьица моноциклические или неполнодициклические, причем *C* кутинозированы так же, как *IN*. Дистальные стенки *A* вогнутые или имеют вид двойной дуги (если к середине дистальной стенки подходит граница между покровными клетками). Поэтому устьичные аппараты чаще имеют вид многоугольников с вогнутыми сторонами. Устьичные ямки округлые, *Cl* погруженные.

К этому виду отнесен также фрагмент пера последнего порядка с двумя неполными перышками (экз. 3738/73а), морфологически близкий к голоти-

¹ Вид назван в честь палеоботаника и геолога Г. Н. Садовникова

пу, но отличающийся, во-первых, более широкими полосами *N*, во-вторых, более сильной проксимальной кутинизацией *A* и, в-третьих, более мелкими и слегка терминально смещенными папиллами на *P*.

Измерения

Экз. 3753/167-1

	Нижняя сторона		Верхняя сторона	
	<i>N</i>	<i>IN</i>	<i>N</i>	<i>IN</i>
Ширина устьичной полосы, <i>мк</i>	250 — 400		300 — 400	
Ширина безустьичной полосы, <i>мк</i>	100 — 200		100	
Количество устьиц на 1 <i>мм</i> ²	40		около 60	
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	17	16 — 20	18 — 20	14 — 16
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	11 — 13	12	10 — 13	14
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	30	30	30	20
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	80	70	80	80
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	20	20	25	20
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	40	40	40	50

Процентное соотношение устьиц с различным количеством *A*:

Нижняя сторона . . . 4*A* — 24%; 5*A* — 48%; 6*A* — 24%; 7*A* — 4%

Верхняя сторона . . . 4*A* — 16%; 5*A* — 36%; 6*A* — 40%; 7*A* — 8%.

С р а в н е н и е. По морфологии перышек новый вид напоминает *C.?* *zeilleri* Zal., но отличается значительно более высокой точкой вхождения средней жилки в основание перышка и значительно большей кутинизацией *A* (у *C.?* *zeilleri* *A* кутинизированы так же, как *IN*). От *C.?* *lepidopteroides* новый вид отличается различной кутинизацией сторон, отсутствием проксимальных папилл на *A*, большей кутинизацией *A*, по сравнению с *IN* и очертанием дистальной стенки *A*. Кроме того, у *C.?* *lepidopteroides* перышки немного шире и с более симметричной верхушкой, а средняя жилка прослеживается на большее расстояние. От *C.?* *aequalis* описываемый вид отличается отсутствием папилл на верхней стороне листа и проксимальных папилл на *A*, а также очертаниями дистальной стенки *A*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Экземпляр 3738/73а происходит с левого берега р. Неча-вож (Печорский бассейн) в 2,2 км от устья, скв. ИК-463 (Инта-Неченский профиль), глубина 489,5 м; местонахождение голотипа см. перед описанием вида; печорская серия, верхняя пермь.

Callipteris ? (*Feonia*) sp. № 1

Табл. V, 1—6; рис. 3

О п и с а н и е. К sp. № 1 отнесен экз. 3749/18 (с противотпечатком 3749/22), с которого получены хорошие препараты кутикулы. Это верхушечная часть пера с тремя слившимися при основании перышками по обе стороны от рахиса и непарноперистой ромбической лопастью на верхушке, где отдельные перышки уже неразличимы (табл. V, 1). В нижней паре перышек намечается сильно низбегающая средняя жилка, от которой отходят боковые жилки, дихотомирующие, по-видимому, не более двух раз. Верхушки перышек полукруглые.

Перышки амфистомные. Обе стороны устроены одинаково и описываются вместе. Устьичные полосы отчетливые, полосы *N* узкие. В полосе до трех устьичных рядов, но сами ряды строго не выдерживаются. Устьица моно-

циклические и неполноциклические, единично неполнотрициклические. *Cl* погруженные, но устьичная щель видна хорошо. *A* в количестве 4—7, трапециевидные, неправильно прямоугольные, многоугольные, очень сильно кутинизированные. Устьица часто имеют общие *A*, образуя компактные группы из трех—семи устьиц, не разделенных *IN*. *C* той же формы, что и *IN*, и так же кутинизированы, лишь изредка *C* кутинизированы как *A*. Покровные клетки округло-прямоугольные, трапециевидные, веретеновидные или многоугольные. *R* ровные, прямые или слабоизогнутые. *P* гладкие, лишь изредка с уплощенными нерезкими папиллами. Иногда встречаются овальные отверстия с усиленной кутинизацией окаймляющих клеток. Вероятно, это выходы секреторных каналов.

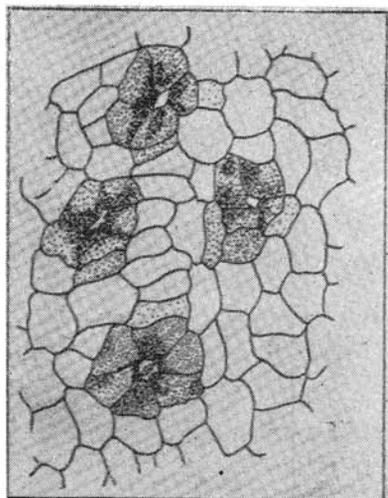


Рис. 3. *Callipteris?* (*Feonia*) sp. № 1, участок эпидермы, $\times 200$, препарат 3749/22-1

Измерения

Ширина устьичных полос, <i>мк</i>	80 — 150 (200)	
Ширина безустьичных полос, <i>мк</i>	100 — 200	
Количество устьиц на 1 <i>мм</i> ²	53 — 60	
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	20 — 26	
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	13 — 20	
Минимальная длина клетки, <i>мк</i>	20	
	<i>N</i>	<i>NI</i>
Максимальная длина клетки, <i>мк</i>	75	60
Минимальная ширина клетки, <i>мк</i>	15	10
Максимальная ширина клетки, <i>мк</i>	40	35

Процентное соотношение устьиц с различным количеством *A*:
 4*A* — 25%; 5*A* — 38%; 6*A* — 23%; 7*A* — 14%

С р а в н е н и е. Принадлежность описанного листа к *Feonia* достаточно очевидна из описанной выше эпидермальной структуры. От *C.?* *lepidopteroides* этот лист отличается сильной кутинизацией *A*, неорнаментированными покровными клетками, одинаковым строением сторон и присутствием компактных групп устьиц. От *C.?* *aequabilis* и *C.?* *sadovnikovii* описываемый лист отличается отсутствием папилл и одинаковой кутинизацией сторон.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Печора, скважина ДК-5, глубина 360,9—361,3 м; печорская серия, верхняя пермь.

Р О Д *COMPSOPTERIS* ZALESSKY, 1934

Compsopteris adzvensis Zalesky

Табл. VI, 1—5; табл. VII, 1—5; рис. 4—11

1914. *Danaeopsis hughesii* Залесский. Гондванская флора бассейна р. Печоры, стр. 68—69, табл. 1, фиг. 2—6 (фиг. 5 — лектотип).
 1934. *Compsopteris adzvensis* Zalesky. Observations sur les végétaux permians du bassin de la Petchora, I, стр. 264—266, фиг. 38—39.
 1934. *Compsopteris tchirkovae* Zalesky. Там же, стр. 266—268, фиг. 40 (?), 41—42.
 1934. *Callipteris ripensis* Zalesky. Там же, стр. 262—263, фиг. 37.

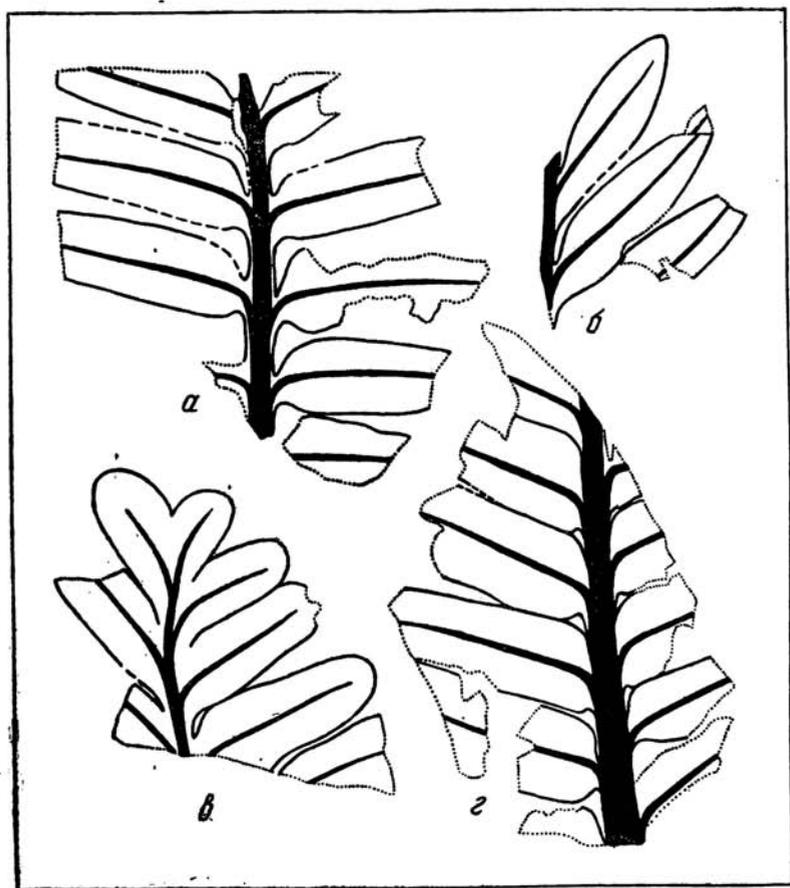


Рис. 4. *Compsopteris adzvensis* Zal., очертания листьев, изображенных М. Д. Залесским (1914).

a — лектотип, № 572/5 (Залесский, 1914, табл. 1, фиг. 5); *b* — экз. 572/2 (там же, фиг. 2); *v* — экз. 572/3 (там же, фиг. 3); *z* — экз. 572/4 (там же, фиг. 4). Все рисунки $\times 2/3$. Печорский бассейн, правый берег р. Адзвы в среднем течении, Уголь-Щелья, обн. 32 А. А. Чернова [адрес местонахождения по М. Д. Залесскому: р. Адзва в 132 верстах от устья, ручей Шом-Шор (Угольный), в 8,5 верстах от горы Тальбей]; верхняя часть печорской ссрии, верхняя пермь

Лектотип. ГИН, № 572/5, Печорский бассейн, бассейн р. Адзвы, ручей Шом-шор (Угольный); печорская серия, верхняя пермь (Залесский, 1914, см. синонимнику).

Диагноз. Вайи простоперистые, непарноперистые, перышки вытянутые, прямые или изогнутые, чередующиеся до почти противопоставленных, мелкие и сильноперетянутые у основания вайи, крупнее и менее перетянуты в ее средней части, почти лекоптероидные у верхушки вайи. Рахис толстый, продольно грубо исштрихованный. Средние жилки перышек сильно избегают по рахису, прослеживаются почти до верхушки перышка. Боковые жилки тонкие, дихотомируют до четырех раз. В базальной части катадромной стороны перышка жилки отходят прямо от рахиса.

Перышки амфистомные, обе стороны устроены одинаково, полосы *N* и *IN* отчетливые; устьица независимые, моноциклические или неполноциклические, в полосе разбросаны незакономерно, беспорядочно ориентированные; *Cl* погруженные; *A* в количестве 4—6, снабжены проксимальными папиллами, кутинизированы (кроме проксимальной части) почти как

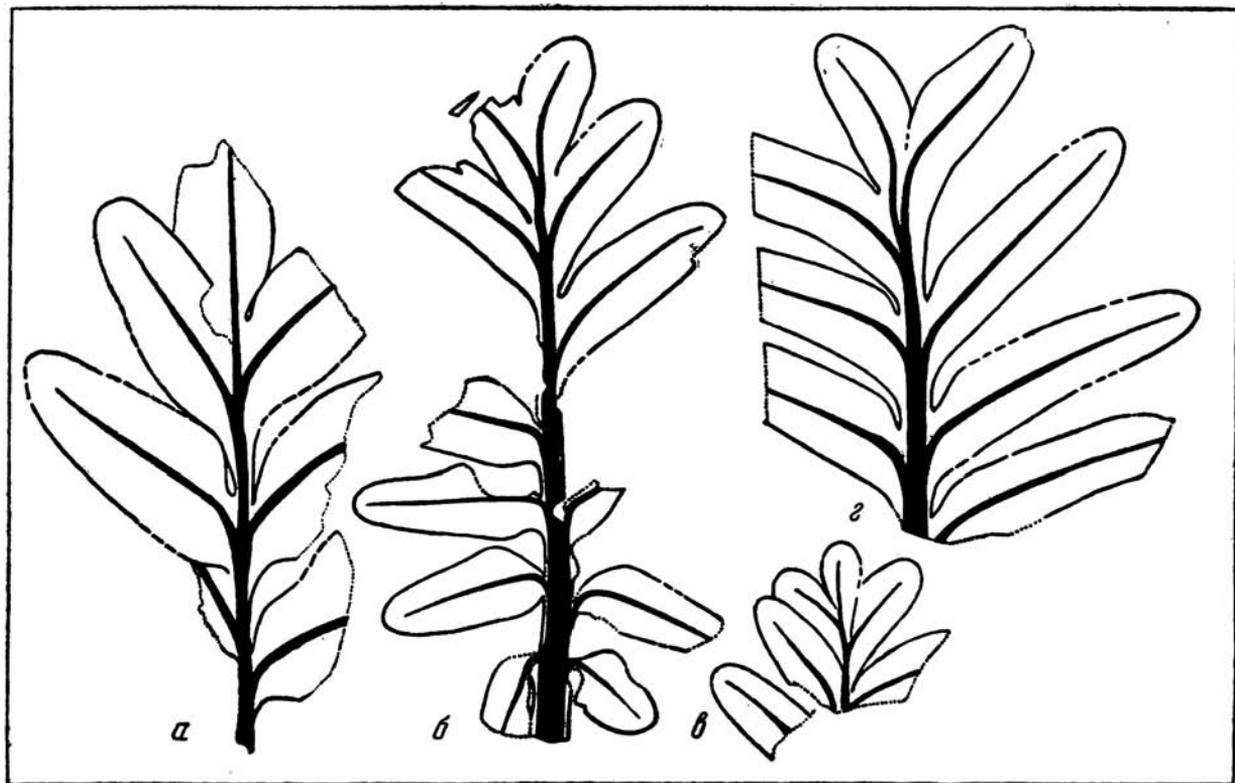


Рис. 5. *Compsopteris adzvensis* Zal., верхушки листьев, $\times \frac{2}{3}$.

а — экз. 3062/247; б — экз. 3062/219; в — экз. 3062/247а; г — экз. 3062/220 (см. табл. VII, 3). Печорский бассейн, правый берег р. Адзъвы в среднем течении, Уголь-Щелья, обн. 3, слой 71 (Е. С. Рассказова, 1949 г.) = обнажению 32 А. А. Чернова, 9 м выше пласта 5М; верхняя часть печорской серии, верхняя пермь

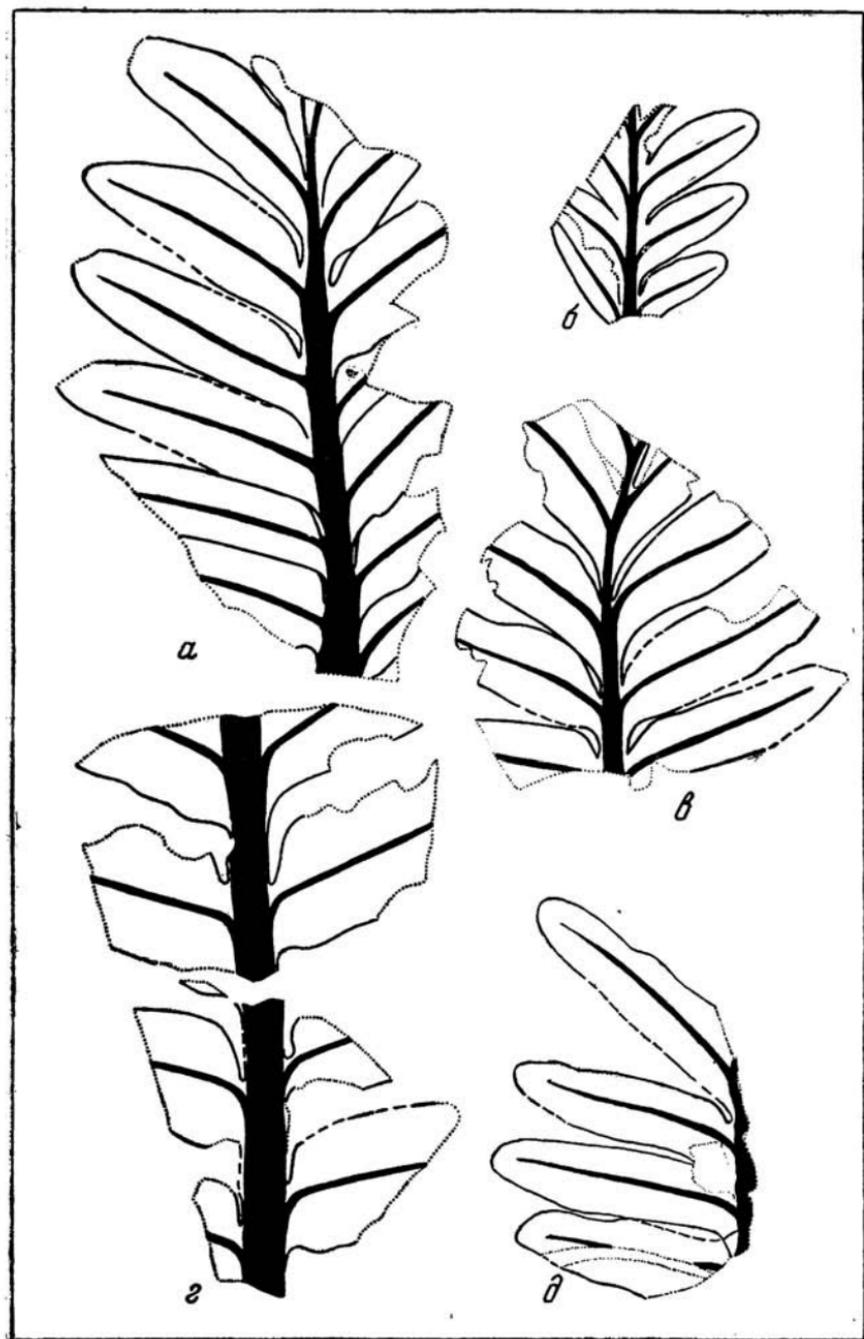


Рис. 6. *Compsopteris adzvensis* Zal., $\times 2/3$.

а — экз. 3062/218 (см. табл. VI, 2—5); б — экз. 3062/223; в — экз. 3026/218а;
 г — экз. 3062/217 (см. табл. VI, 1; табл. VII, 5); д — экз. 3062/216. Местонахождение
 и возраст см. рис. 5

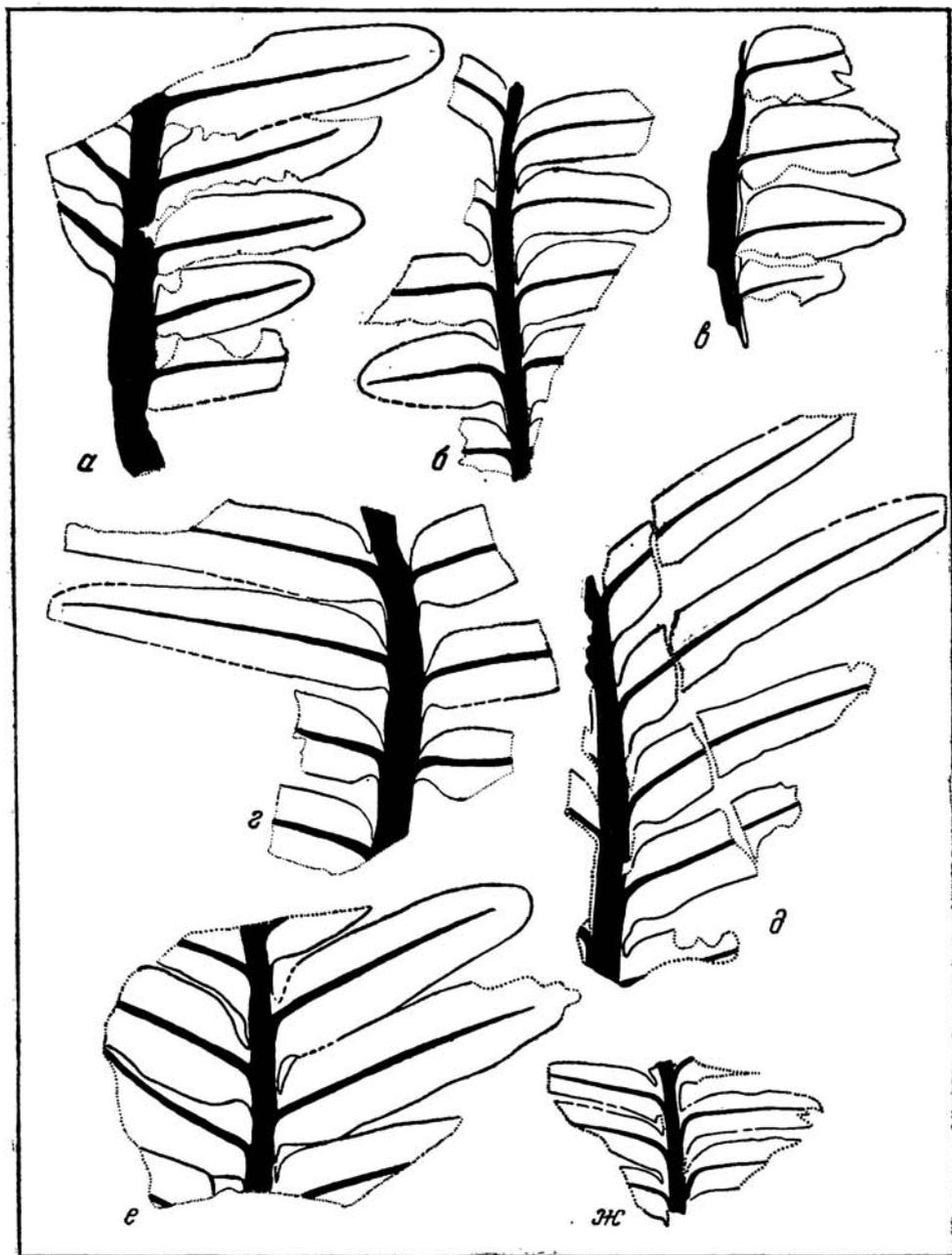


Рис. 7. *Compsopteris adzvensis* Zal., $\times 2/3$.

а — экз. 3062/232; б — экз. 3062/252; в — экз. 3062/219а; г — экз. 3062/254; д — экз. 3062/225; е — экз. 3062/222; ж — экз. 3062/243. Местонахождение и возраст см. рис. 5

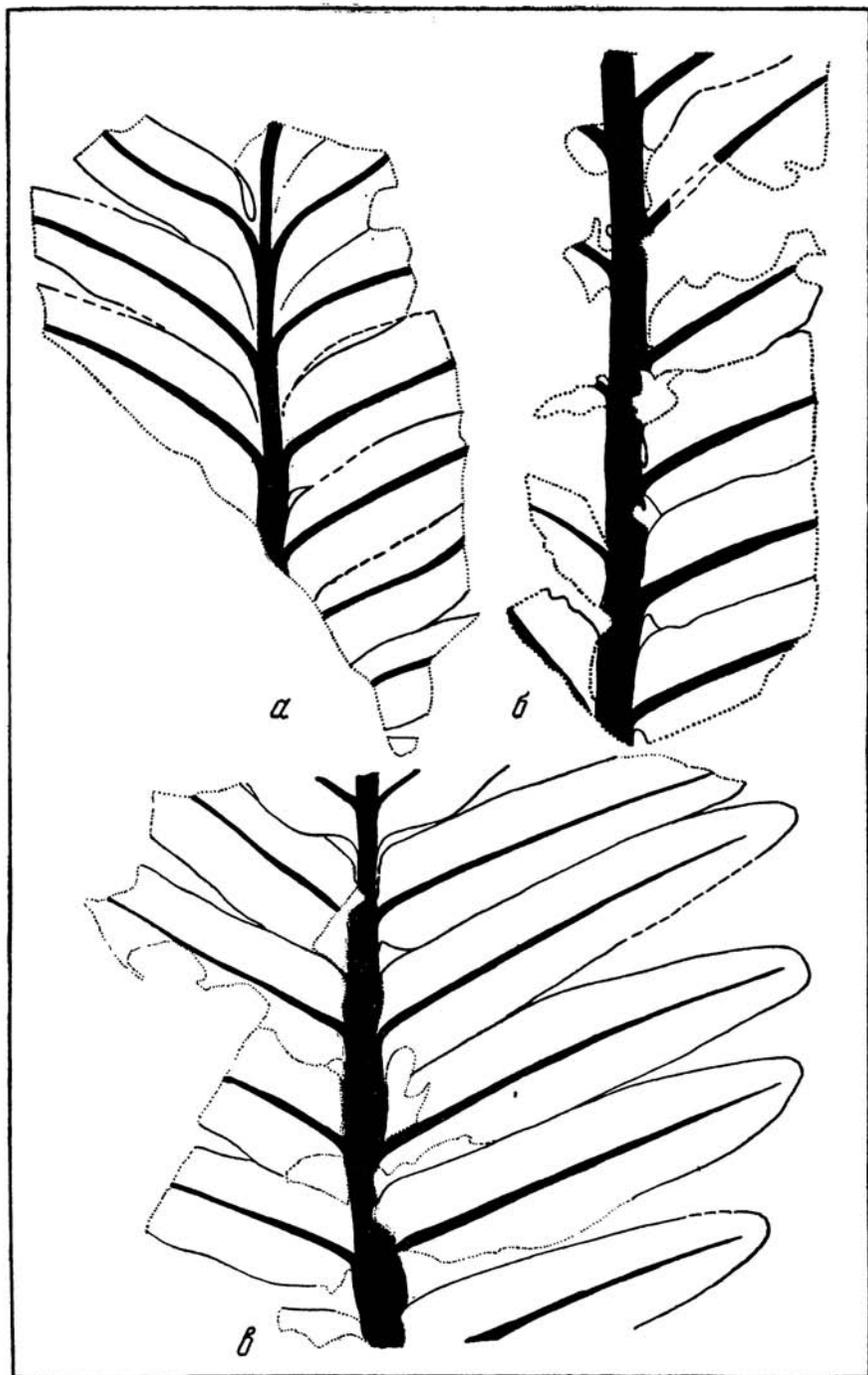


Рис. 8. *Compsopteris adzvensis* Zal., $\times \frac{2}{3}$.

а — экз. 3062/222; б — экз. 3062/236; в — экз. 3062/230. Местонахождение и возраст см. рис. 5

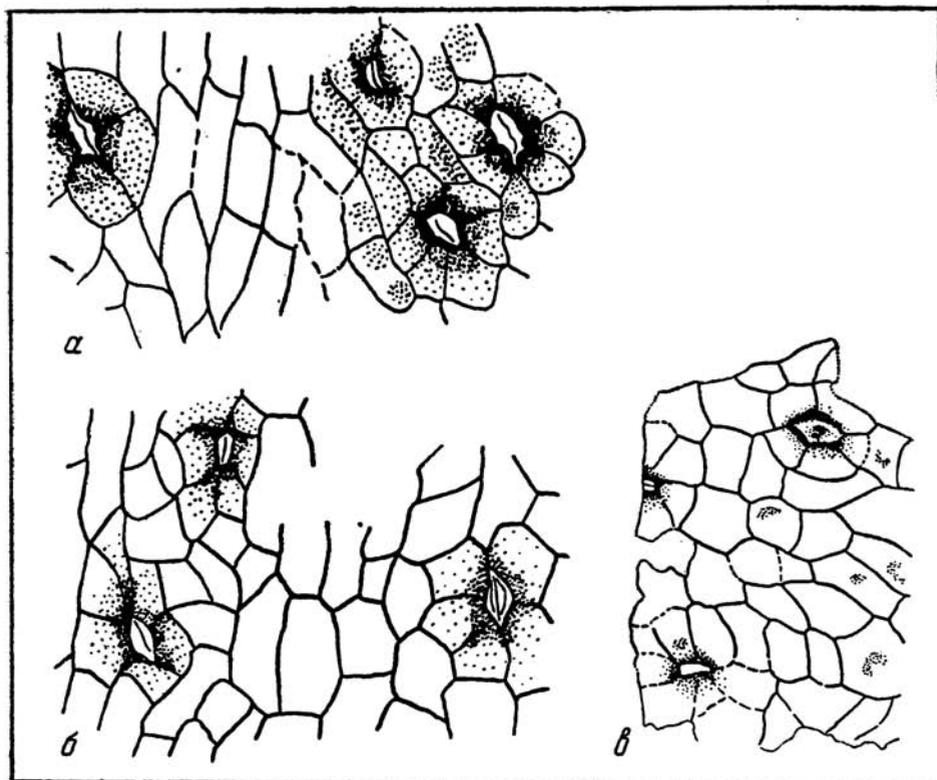


Рис. 9. *Comptosia adzvensis* Zal., участки эпидермы, $\times 200$

а — препарат 3062/218-г; б — препарат 3062/218-д; в — препарат 3062/217-в. Местонахождение и возраст см. рис. 5

покровные клетки и *C.* Иногда у двух-трех устьиц общие *C. P* изредка имеют плохо выраженные папиллы.

О п и с а н и е. В коллекции есть около сотни достаточно полно сохранившихся экземпляров и несколько сот фрагментов. Значительная часть этих образцов собрана в типовом местонахождении.

Морфологически вайи вида весьма разнообразны. Часть монотопного ряда, построенного на материале из типового местонахождения, представлена на рис. 4—8. Особенно изменчива форма перышек, которые могут быть от овальных до линейных, меняется и степень их перетянутости. Перышки сидят тесно, перекрываясь краями, или разделены широкими промежутками. Рахис на всех образцах неизменно толстый, продольно исштрихованный.

Интересно строение верхушки (табл. VII, 4; рис. 4, в, 5). Терминальное непарное перышко обычно меньше предшествующего ему бокового перышка и отклонено немного в сторону. Поэтому верхушка получается как бы парноперистой, но с неравными перышками на конце. Такую вайю можно назвать ложно парноперистой. Эти верхушечные перышки тесно прижаты друг к другу, может быть, они даже сливаются, но линия раздела между ними все же видна. Такую верхушку имеет один из синтипов (рис. 4 в; Залесский, 1914, табл. I, фиг. 3).

Препараты кутикулы (табл. VI, 3—5; табл. VII, 5; рис. 9) получены с нескольких экземпляров, но во всех случаях фитолейма оказалась очень растресканной, поэтому проследить необходимые топографические признаки эпидермы не удалось. Поскольку в препарате видны обрывки одинаковой степени кутинизации и одинакового строения, можно предположить,

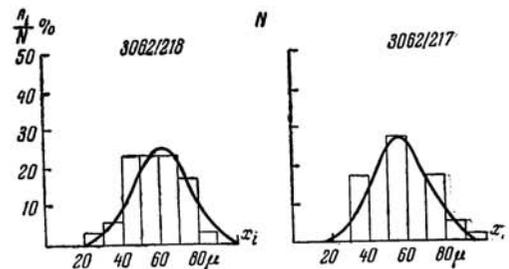
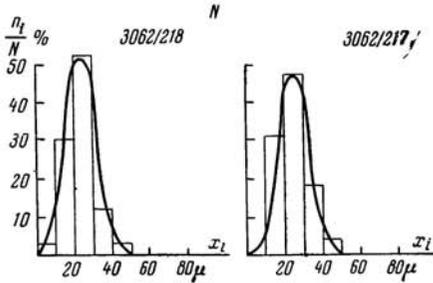
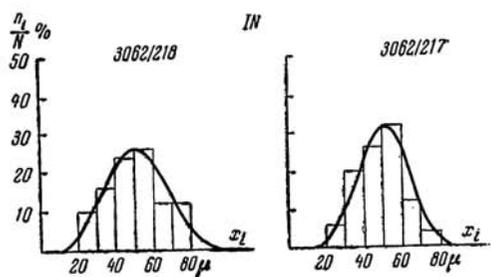
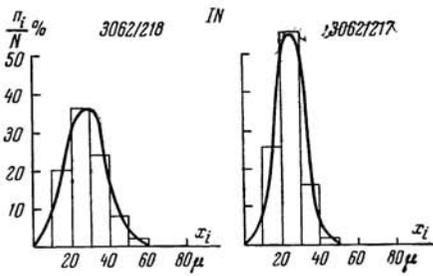


Рис. 10. *Comptosia adzvensis* Zal., гистограммы и вариационные кривые распределения размеров ширины клеток для экземпляров 3062/218 и 3062/217

Рис. 11. *Comptosia adzvensis* Zal., гистограммы и вариационные кривые распределения размеров длины клеток для экземпляров 3062/218 и 3062/217

что обе стороны эквивалентны, следовательно, лист был амфистомным. Судить о ширине устьичных полос и полос N из-за малых размеров обрывков невозможно. Полосы N в некоторых местах свыше 300 мк, устьичные полосы свыше 400 мк. Полосы N четкие, сложены вытянутыми субпрямоугольными или веретеновидными клетками с прямыми латеральными и большей частью скошенными терминальными стенками. Устьица в полосах расположены и ориентированы беспорядочно. A в количестве 4—6 (преимущественно 5—6) кутинизированы сильнее, чем IN , по всей P или только проксимально. Некоторые IN , примыкающие к A , кутинизированы так же, как A , но онтогенетически не могут относиться к C . N и IN или вовсе не орнаментированы, или несут едва намечающиеся папиллы, заметные только при наблюдении кутикулы с фазовым контрастом. Cl погружены слабо, но очертания их рассмотреть не удастся. R прямые или изогнутые, видимо, ровные.

Из м е р е н и я. На табл. 1 приведены замеры элементов морфологии листа, а на табл. 2 — замеры элементов микроструктуры. Наиболее полной биометрической обработке были подвергнуты экз. 3062/217 (табл. VI, 1; табл. VII, 5; рис. 6, г, 9, в) и экз. 3062/218 (табл. VI, 2—5; рис. 6, а, рис. 9, а, б), морфологически довольно различные и попадающие в разные концы монотопного ряда (рис. 4—8), если его строить по ширине перышек и расстоянию между ними. Если экз. 3062/218 — типичный *C. adzvensis*, то экз. 3062/217 очень похож на *C. tchirkovae* (этот вид включен в синонимику *C. adzvensis*).

Распределение замеров длины и ширины клеток для обоих экземпляров иллюстрируется гистограммами и вариационными кривыми (рис. 10, 11), а их параметры приведены в табл. 3. Результаты сравнения этих параметров отражены в табл. 4. Данные этой таблицы показывают, что гипотеза о равенстве дисперсий не отвергается во всех случаях, о чем говорит проверка

с применением критерия Фишера [$F = \frac{S_1^2}{S_2^2} < F_{0,05}(0,01)$].

Сравнение же центров распределения с помощью критерия Стьюдента устанавливает их несомненное сходство. В итоге параметры распределения

Измерения *Comptosia adzvensis* Zal.

Признаки			Экземпляры				
	$\frac{3062}{219}$	$\frac{3062}{220}$	$\frac{3062}{217}$	$\frac{3062}{218}$	$\frac{3062}{230}$	$\frac{3062}{225}$	$\frac{3062}{223a}$
Длина вайи, мм . .	Более 140	Более 83	Более 110	Более 110	Более 110	Более 80	Более 42
Ширина вайи, мм . .	Около 75	Около 86	Около 64	Около 69	140	Около 150	Около 30
Длина перышек, мм (снизу вверх)							
слева	?; 33; 40; ?	—	—	?; ?; 50; 51; 45; 42	?; ?; ?; 59; ?; ?	—	?; 24; 27
справа	20; 30; ?; 43; 36	?; 60; 54; ?	—	—	74; 90; 94; 95	—	22; ?; ?
Ширина перышек, мм (снизу вверх)							
слева	10; 13; 16; 14; 12; 15	14; 14; 15; 13;	17; 22; 25; ?	15; 15; 18; 19; 17; 15	20; 22; 20; 19	—	7; 9; 11
справа	13; 12; ?; 15; 15	14; 13; 14	18; ?; 25; ?	10; 22; 16; 16; 11; 15; ?	22; 20; 21; 19; 22	?; 14; 13; 13; 14	—
Расстояние между перышками мм (снизу вверх)							
слева	15; 15; 35	21; 16	30; 32; 30	16; 18; 16; 20	27; 22; 25	—	18; 11
справа	15; 20; 35; 20	20; 25; 22	25; 30; 30	15; 18; 13; 17; 21	26; 25; 20; 23; 23	22; 19; 22; 21	15; 14
Количество жилок на 0,5 см края перышка в его середине	8; 11	6; 6; 8	9; 11	8; 8	9; 10; 8;	8; 9	9; 7

Измерения некоторых признаков эпидермы *Comptosieris adzvensis* Zal.

	N		IN	
	Экз. 3062/218	Экз. 3062/217	Экз. 3062, 218	Экз. 3062 217
Количество устьиц на 1 мм ²	—	—	30—40	35—40
Минимальная длина клеток МК	20	30	20	20
Максимальная длина клеток, МК	90	100	90	80
Минимальная ширина клеток, МК	10	10	10	10
Максимальная ширина клеток, МК	30	50	50	50

Таблица 3

Выборочные параметры распределений размеров клеток эпидермы

Признак	Экземпляр	Участки эпидермы	Число замеров (n)	\bar{X} , МК	S ₂ , МК
Длина клеток	3062/218	N	35	58	124
		IN	50	50	217
	3062/217	N	45	57	250
		IN	50	49	150
Ширина клеток	3062/218	N	40	24	61
		IN	50	25	96
	3062/217	N	45	25	58
		IN	50	24	51

Таблица 4

Сопоставление параметров распределения размеров клеток эпидермы экземпляров 3062/218 и 3062/217

Участок эпидермы		$F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$	$t = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}}$
IN	длина	$\frac{1,45}{1,60}$	$\frac{0,12}{1,96}$
	ширина	$\frac{1,83}{1,60; 1,96}$	$\frac{0,6}{1,96}$
N	длина	$\frac{2,02}{1,70; 2,14}$	$\frac{0,33}{1,56}$
	ширина	$\frac{1,11}{1,70}$	$\frac{1,18}{1,96}$

Таблица 5
Изменения отношения средней длины клеток
к их средней ширине

Участок эпидермы	Экз. 3062/218	Экз. 3062/217
<i>N</i>	2,4	2,3
<i>IN</i>	2,0	2,0

замеров клеток обоих экземпляров можно считать идентичными, а следовательно, сходными и функции их распределения.

Рассматривая отношение средней длины клеток к их средней ширине, т. е. степень изометричности или удлиненности клеток (табл. 5), также можно сказать о сходстве измеряемых величин. Таким образом, в эпидермальном строении обоих экземпляров налицо количественное сходство.

С р а в н е н и е. Описанные выше листья во всех необходимых деталях соответствуют типовым образцам, но новый материал позволяет составить более полное представление об изменчивости вайи вида. В частности, в него вполне могут быть включены листья, отнесенные Залесским (см. синонимику) к *C. tchirkovae* Zal.¹ Описывая *C. tchirkovae*, Залесский не указал ее отличие от *C. adzvensis*. Синтипы *C. tchirkovae* отличаются от типичных *C. adzvensis* более широкими перышками, прикрепленными почти всем основанием, и небольшим синусом на катадромной стороне основания. Верхушечные перышки у *C. tchirkovae* сливаются при основании, при этом образуется кайма, снабженная дополнительными жилками. Однако вполне возможно, что рисунки в работе Залесского недостаточно точны, так как у *C. tchirkovae*, описанных в работе Залесского и Чирковой (1933, фиг. 52, 53), эта кайма уже неотчетливая. Жилкование базальной части перышек *Compsopteris* в работах Залесского большей частью изображено неправильно. Из его рисунков следует, что дополнительные жилки входили в перышко не только в катадромной, но и в анадромной части. В действительности базальная анадромная жилка выходит из средней жилки перышка, но проходит параллельно рахису, почти сливаясь с ним. Поэтому при плохой сохранности образцов создается впечатление, что жилки отходят прямо от рахиса. Такая картина получается, когда перышки при захоронении немного подвинулись на рахис. В этом случае узкий анадромный синус при основании перышка исчезает, и перышки становятся как бы прикрепленными всем основанием. Возможно, что именно это получилось с перышками на лектотипе *C. tchirkovae* (Zallessky, 1934, фиг. 41), выбранном Г. П. Радченко (Горелова, Радченко, 1962, стр. 105). Именно таков экземпляр, изображенный на рис. 8, а. Здесь некоторые перышки налегли на рахис и выглядят как перышки лектотипа *C. tchirkovae*, но на правом втором сверху перышке видно истинное строение основания. Из синтипов *C. tchirkovae* только один (Zallessky, 1934, фиг. 40) отнесен нами к *C. adzvensis* под вопросом, так как у него слившиеся перышки образуют кайму, которой заведомо нет у *C. adzvensis*. Кстати, этот синтип весьма сходен с *Callipteris? tatianaeana* Zal. и, может быть, в действительности к ней и относится.

Мы умышленно не включили в синонимику *C. adzvensis* другие экземпляры *C. tchirkovae* с р. Нямды, описанные Залесским и Чирковой (1938, фиг. 52—56). У этих экземпляров перышки короче (там же, фиг. 52—54) или почти без синуса на катадромной стороне перышка (там же, фиг. 56). По-видимому, эти экземпляры надо относить к самостоятельному виду. Но, разумеется, основываться при этом на рисунках Залесского, сделанных с фрагментарного материала, нецелесообразно.

¹ К этому же виду Залесский (Залесский, Чиркова, 1938) относит *Callipteris ripensis* Zal. (Zallessky, 1934, фиг. 37)

Под названием *C. tchirkovae* Г. П. Радченко (Горелова, Радченко, 1962, стр. 105—106, табл. XIV, фиг. 7а, 7б) приводит экземпляр из Кузбасса, который скорее напоминает упомянутые выше листья с р. Нямды, чем типовые образцы *C. tchirkovae* (= *C. adzvensis*). В частности, у этого кузнецкого листа вовсе нет катадромного синуса при основании перышка, задний край которого «сильно низбегают на стержень» (в диагнозе рода *Compsopteris* в этой же работе Гореловой и Радченко на стр. 105 указано, между прочим, что «задний край перышка не низбегают или очень немного низбегают на стержень»). В описании Г. П. Радченко неверно указано, что в анадромной части основания перышка есть дополнительные жилки. Как было сказано выше, за дополнительные жилки здесь, по-видимому, приняты акроскопические ветви базальной жилки, выходящей из средней жилки и следующей параллельно рахису.

C. adzvensis отличается от *C. microphylla* Godel. (Горелова, Радченко, 1962, стр. 106, табл. XV, фиг. 3—5) перетянутыми перышками и большим избеганием средней жилки. Раз зашла речь о виде *C. microphylla*, надо указать на досадную ошибку, происшедшую при обнародовании вида. В издании «Биостратиграфия палеозоя» (1962, стр. 452—453, табл. Р—12, фиг. 4, 5) под названием *Callipteris jerunakovensis* Godel. изображены листья (в том числе и голотип), обнародованные в том же году (Горелова, Радченко, 1962, стр. 106, табл. XV, фиг. 3, 5) под названием *Compsopteris microphylla* Godel. В то же время в работе Гореловой и Радченко под названием *Callipteris jerunakovensis* описаны и изображены совершенно другие листья. Анализ всех этих описаний и изображений показывает, что ошибка допущена в издании «Биостратиграфия палеозоя». К описанию, относящемуся к виду *Callipteris jerunakovensis*, приложены изображения *Compsopteris microphylla* и указан голотип последней. Изображений *Callipteris jerunakovensis* в «Биостратиграфии» нет вовсе.

Compsopteris (?) *wongii* (Halle) Zal. из серии Шихэцзы Китая (Halle, 1927) отличается от *C. adzvensis* в целом значительно более длинными и узкими перышками, особенно на верхушке вайи, катадромными вздутиями при основании перышка и более простым жилкованием.

Геологическое и географическое распространение. Печорский бассейн, почти повсеместно в отложениях печорской серии верхней перми. Местонахождения изученных образцов см. в объяснениях к рисункам и таблицам фотографий.

ЛИТЕРАТУРА

- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 3. Верхний палеозой. 1962.— Труды Сиб. научно-исслед. ин-та геол., геофиз., и мин. сырья, вып. 21.
- Горелова С. Г., Радченко Г. П. 1962. Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области.— В кн.: «Материалы к фито-стратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области». Л. (Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, 79).
- Залесский М. Д. 1914. Гондванская флора бассейна р. Печоры.— Записки Уральск. об-ва любителей естествозн., 33.
- Залесский М. Д. 1918. Палеозойская флора Ангарской серии.— Труды Геол. ком., вып. 174. Атлас.
- Залесский М. Д. 1927. Пермская флора Уральских пределов Ангариды.— Труды Геол. ком., новая серия, вып. 176. Атлас.
- Залесский М. Д., Чиркова Е. Ф. 1938. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Мейен С. В. 1965. О классификации дисперсных кутикул.— Палеонт. ж., № 4.
- Мейен С. В. 1966. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии.— Труды ГИН АН СССР, вып. 150.
- Миллер Р. Л., Кан Д. С. 1965. Статистический анализ в геологических науках. М., Изд-во «Мир».
- Свешникова И. Н. 1952. Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой флоры.— Докл. АН СССР, 84, № 1.

- Свешникова И. Н. 1955. К методике исследования эпидермиса и кутикулы ископаемых и современных хвойных.— Бот. ж., 40, № 4.
- Смирнов Н. В., Дудин-Барковский И. В. 1965. Курс теории вероятностей и математической статистики. М., Изд-во «Наука».
- Степанов Д. Л. 1965. Основные типы разрезов каменноугольных отложений Советского Союза.— В кн.: «Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР». М., Изд-во «Наука».
- Шмальгаузен И. Ф. 1887. Описание остатков растений артинских и пермских отложений.— Труды Геол. ком., 2, № 4.
- Barthel M. 1962. Epidermisuntersuchungen an einigen inkohlten Pteridospermenblättern des Oberkarbons und Perms.— Geologie, 11, Beih. 33.
- Barthel M. 1963. Zur Kenntnis von Alethopteris bohemica Franke.— Věst. Ustřed. ústavu geol., 38, N 1.
- Gridland A. A., Morris J. E., Baxter R. W. 1963. The Pennsylvanian plants of Kansas and their stratigraphic significance.— Palaeontographica, 112, Abt. B, Lief. 1—3.
- Gothan W. 1907. Callipteris conferta. In: Potonié H. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen-Reste, Lief. 5, N 85. Berlin.
- Gothan W. 1910. Callipteris polymorpha. In: Potonié H. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen-Reste, Lief. 7, N 123. Berlin.
- Gothan W., Weyland W. 1964. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin.
- Halle T. G. 1927. Palaeozoic plants from Central Shansi.— Palaeontol. sinica, ser. A, 2, fasc. 1.
- Leisman G. A. 1960. The morphology and anatomy of Callipteridium sullivantii.— Amer. J. Bot., 47, N 4.
- Lele K. M. 1961. Studies in the Indian Middle Gondwana flora. 1. On Dicroidium from the South Rewa Gondwana basin.— Palaeobotanist, 10, N 1—2.
- Remy W. 1964. Zur Untergliederung des Stephanien und Autunien. Grenze Stéphanien/Autunien.— Compte rendu 5-e Congrès International pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère. 1. Paris.
- Townrow J. A. 1957. On Dicroidium, probably a Pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus.— Trans. Geol. Soc. South Africa, 60.
- Townrow J. A. 1960. The Peltaspermaceae, a Pteridosperm family of Permian and Triassic age.— Palaeontology, 3, pt. 3.
- Wagner R. H. 1958. On the occurrence of Callipteris bilharzi (Frentzen) in the Stephanien of Northern Spain.— Estud. geol., 14, N 38.
- Wagner R. H. 1965. Stephanian B flora from the Cifera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers. III. Callipteridium and Alethopteris.— Notas y comunicaciones Inst. geol. min. España, N 78.
- Zalessky M. D. [Залесский М. Д.]. 1934. Observations sur les végétaux permians du bassin de la Pétchora. I.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 2—3.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Callipteris? (*Feonia*) *lepidopteroides* S. Meyen et Migdissova, sp. nov.

Голотип, экземпляр и препарат 3738/6=1

1. Общий вид листа, ×2. Печорский бассейн, левый берег р. Косью, скв. ИК-460, глубина 83,1 м; печорская серия, верхняя пермь.
2. Эпидерма на краю листа, ×150.
3. Эпидерма стороны I, ×150.
4. Устьица на стороне II, ×300.
5. Устьица на стороне I, ×300.

Т а б л и ц а II

Callipteris? (*Feonia*) *aequabilis* S. Meyen, sp. nov. Голотип.

1. Общий вид листа, ×2. Среднее течение р. Печоры, скв. 173, глубина 446 м; печорская серия, верхняя пермь; экз. 3777/56-2.
2. То же, ×3.
3. Край листа, ×100; препарат 3777/56-2.
4. Нижняя эпидерма с двумя устьичными полосами, ×50; препарат 3777/56-2и.
5. Устьица и несколько клеток над жилкой (справа) на нижней эпидерме, ×300; препарат 3777/56-2и.
6. Устьица на нижней эпидерме, ×300; препарат 3777/56-2з.

Т а б л и ц а III

Callipteris ? (*Feonia*) *aequabilis* S. Meyen, sp. nov. Голотип.

1. Верхняя эпидерма, устьица в виде черных пятен, $\times 50$. Местонахождение и возраст указаны в объяснении к табл. II, 1; препарат 3777/56-2и.
2. Устьица на верхней эпидерме, видны замыкающие клетки, $\times 300$; препарат 3777/56-2и.
3. Костальные клетки на верхней эпидерме, $\times 300$; препарат 3777/56-2ж.
- 4, 5. Устьица на верхней эпидерме, $\times 300$; препарат 3777/56-2ж.

Callipteris? (*Feonia*) *sadownikovii* S. Meyen, sp. nov. Голотип

- 6, 7. Перья последнего порядка, $\times 2$. Среднее течение р. Печоры, скв. 171 (Песчанская), глубина 529,6 м; печорская серия, верхняя пермь; экз. 3753/167а-1, 3753/167б-1.

Т а б л и ц а IV

Callipteris ? (*Feonia*) *sadownikovii* S. Meyen, sp. nov. Голотип.

1. Общий вид двух перьев последнего порядка, $\times 1$. Местонахождение и возраст указаны в объяснении к табл. III, 6, 7; экз. 3753/167-1.
2. Эпидерма на краю листа, справа нижняя, слева верхняя эпидерма, $\times 50$; препарат 3753/167-1.
3. Нижняя эпидерма с двумя устьичными полосами, $\times 100$; препарат 3753/167-1.
4. Верхняя эпидерма с двумя устьичными полосами, $\times 100$; препарат 3753/167-1.
5. Устьица на верхней эпидерме, $\times 300$; препарат 3753/167а-1б.
- 6, 7. Устьица на нижней эпидерме, $\times 300$; препарат 3753/167а-1а

Т а б л и ц а V

Callipteris? (*Feonia*) sp. N 1

1. Общий вид листа, $\times 2$. Река Печора, скв. ДК-5, глубина 360,9—361,3 м; печорская серия, верхняя пермь; экз. 3749/18.
2. Чередование устьичных и безустьичных полос на эпидерме того же листа, $\times 40$; препарат 3749/18.
- 3, 4. Устьичные полосы на том же листе, $\times 150$; препарат 3749/22-1.
- 5, 6. Устьица на том же листе, $\times 300$; препараты 3749/18; 3749/22-1.

Т а б л и ц а VI

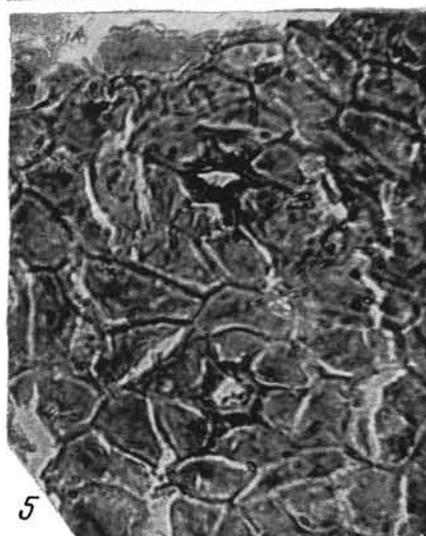
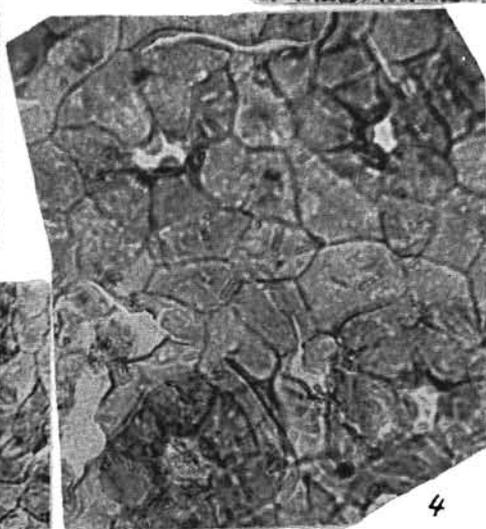
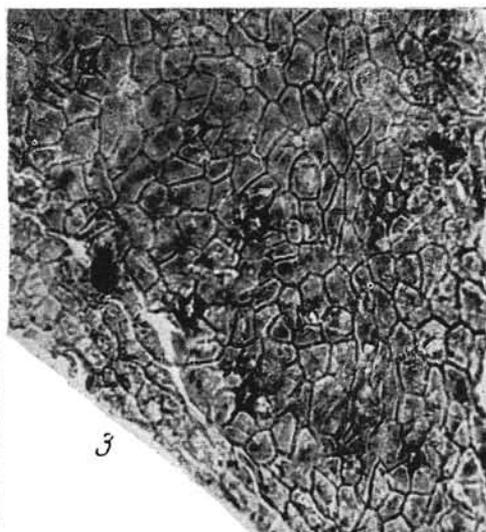
Compsopteris adzvensis Zalessky

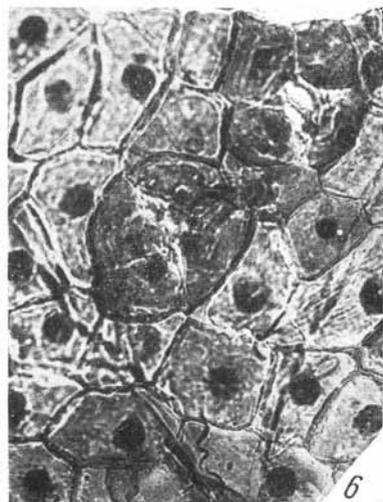
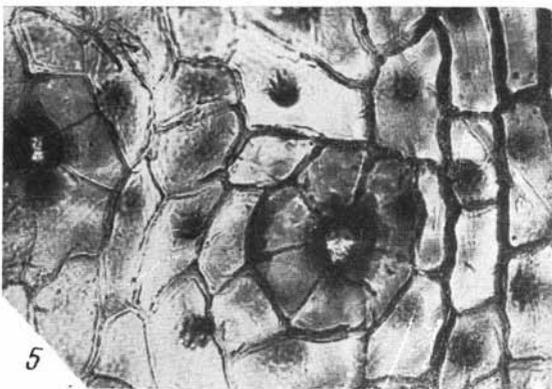
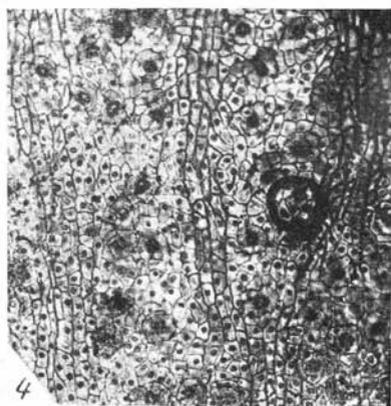
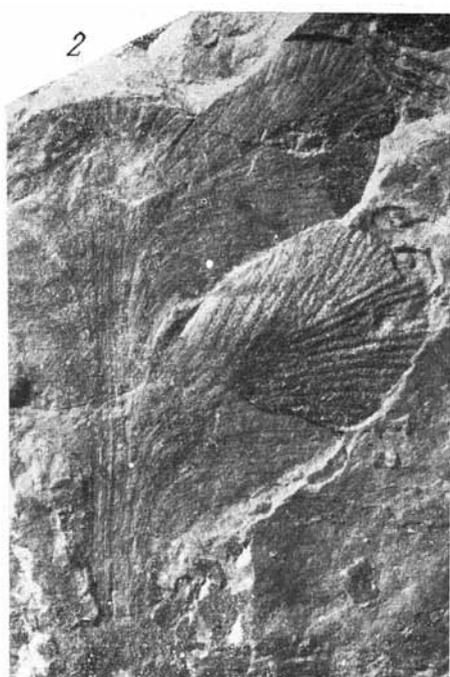
1. Лист с широкими расставленными перышками, $\times 1$. Печорский бассейн, правый берег р. Адзвы в среднем течении, Уголь-Ущелья, обн. 3, слой 71 (Е. С. Рассказова, 1949 г.) = обнажению 32 А. А. Чернова, 9 м выше пласта 5М; верхняя часть печорской серии, верхняя пермь; экз. 3062/217.
2. Лист с узкими, тесно расположенными перышками, $\times 1$. Там же; экз. 3062/218.
3. Эпидерма того же листа, $\times 100$; препарат 3062/218-г.
- 4, 5. То же, видны устьица, $\times 300$; препараты 3062/218-б, 3062/218-е.

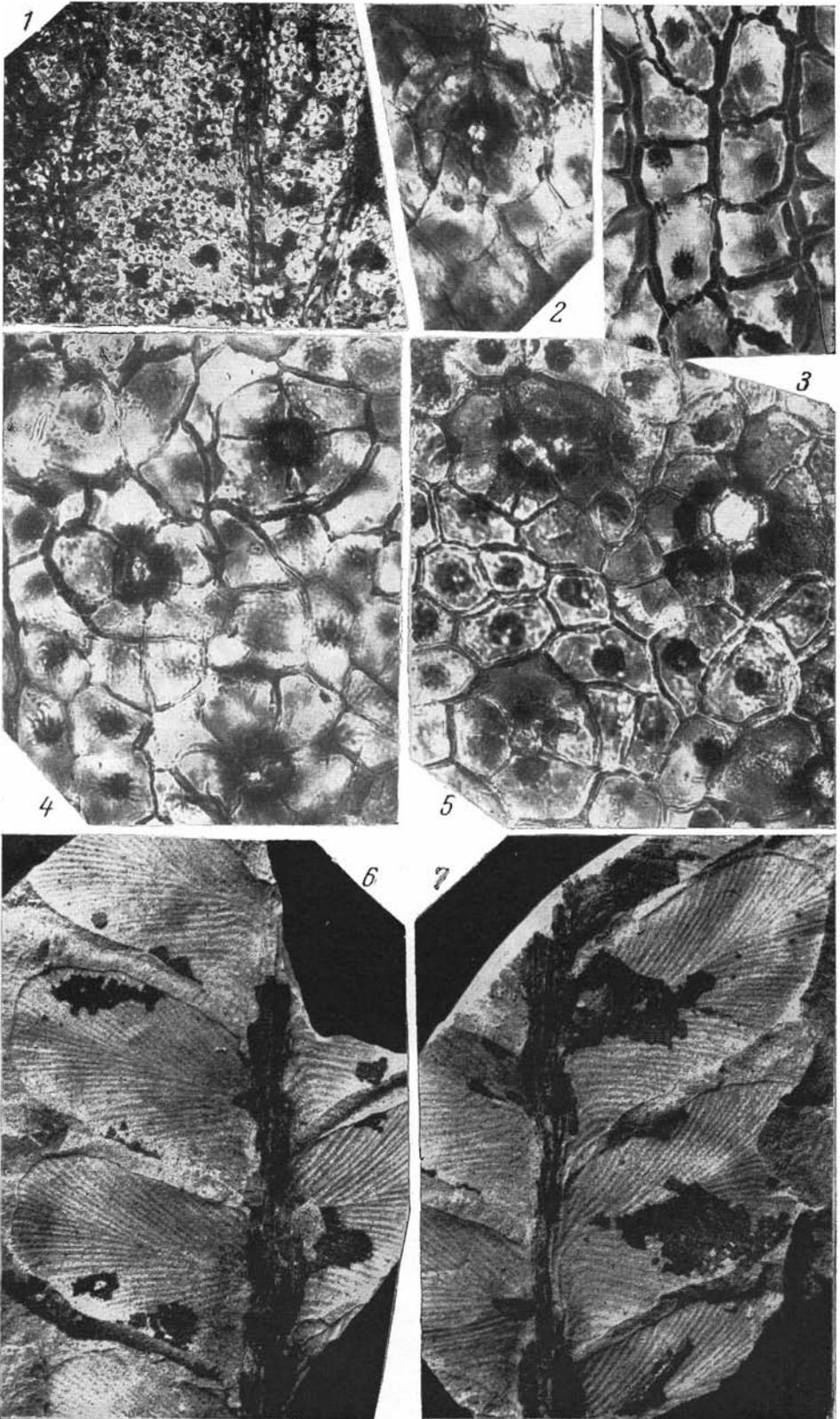
Т а б л и ц а VII

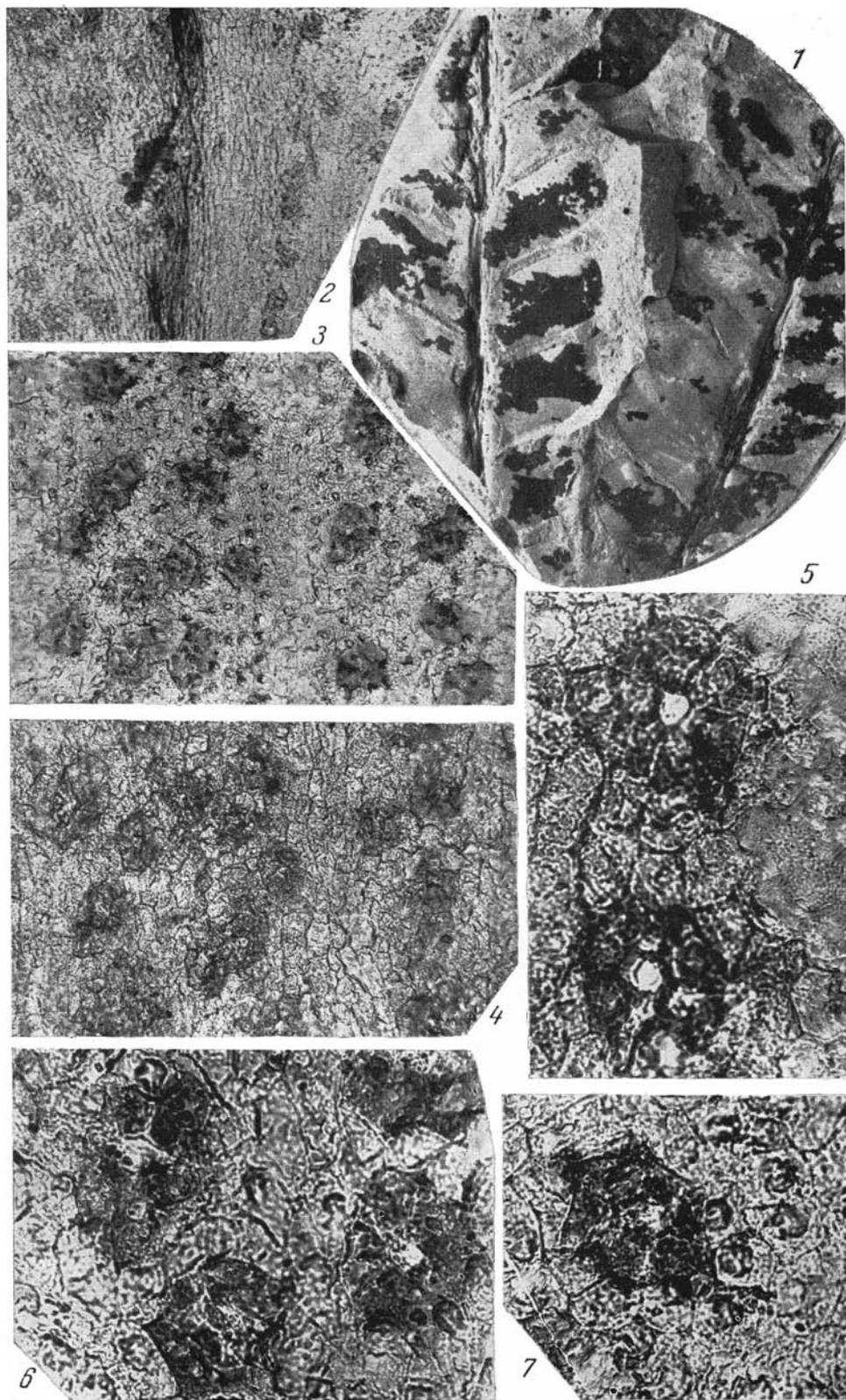
Compsopteris adzvensis Zalessky

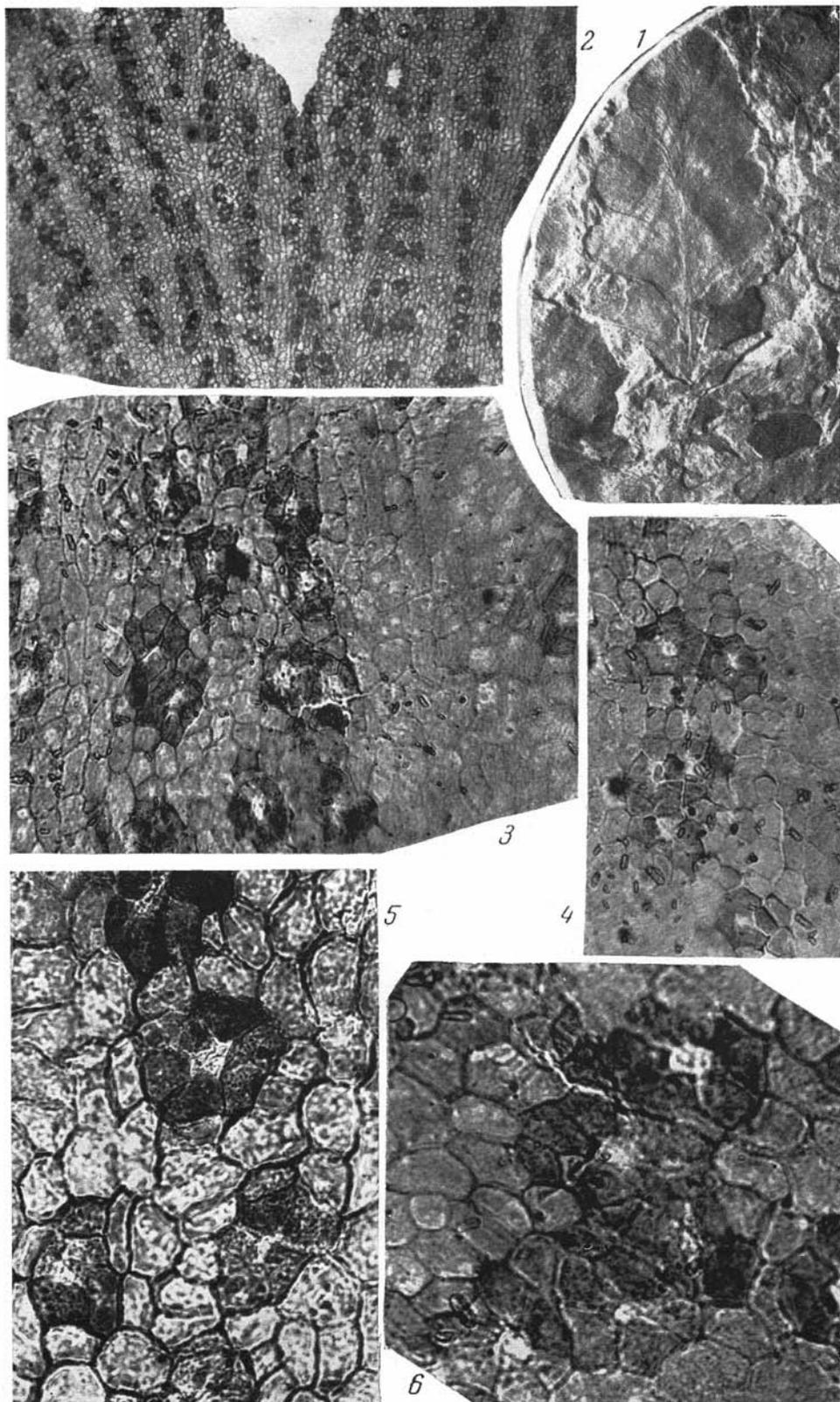
1. Базальная часть пера с мелкими перегнутыми перышками, $\times 1$. Печорский бассейн, Юго-Западный Пай-Хой, правый берег р. Няндюно-юно ниже устья ручья Тальбей-шор; печорская серия, верхняя пермь; экз. 3048/329.
2. Жилкование и прикрепление перышек в средней части пера, $\times 2$. Местонахождение и возраст те же, что и экземпляр на табл. VI, 1; экз. 3062/222а.
3. Верхняя часть пера (по этому отпечатку с учетом противоотпечатка сделан рис. 5, а), $\times 1$, там же; экз. 3062/220а.
4. Жилкование в катадромной части перышка, $\times 3$. Печорский бассейн, правый берег р. Силовы между устьями рек Хальмерью и Ярейю, обн. П6 (Е. С. Рассказова, 1946 г.), почва пласта б₂; экз. 3041/288.
5. Эпидерма листа, изображенного на табл. VI, 1, $\times 300$ (рис. 9, в сделан с того же участка эпидермы при наблюдении его с фазовым контрастом); препарат 3062/217-в.

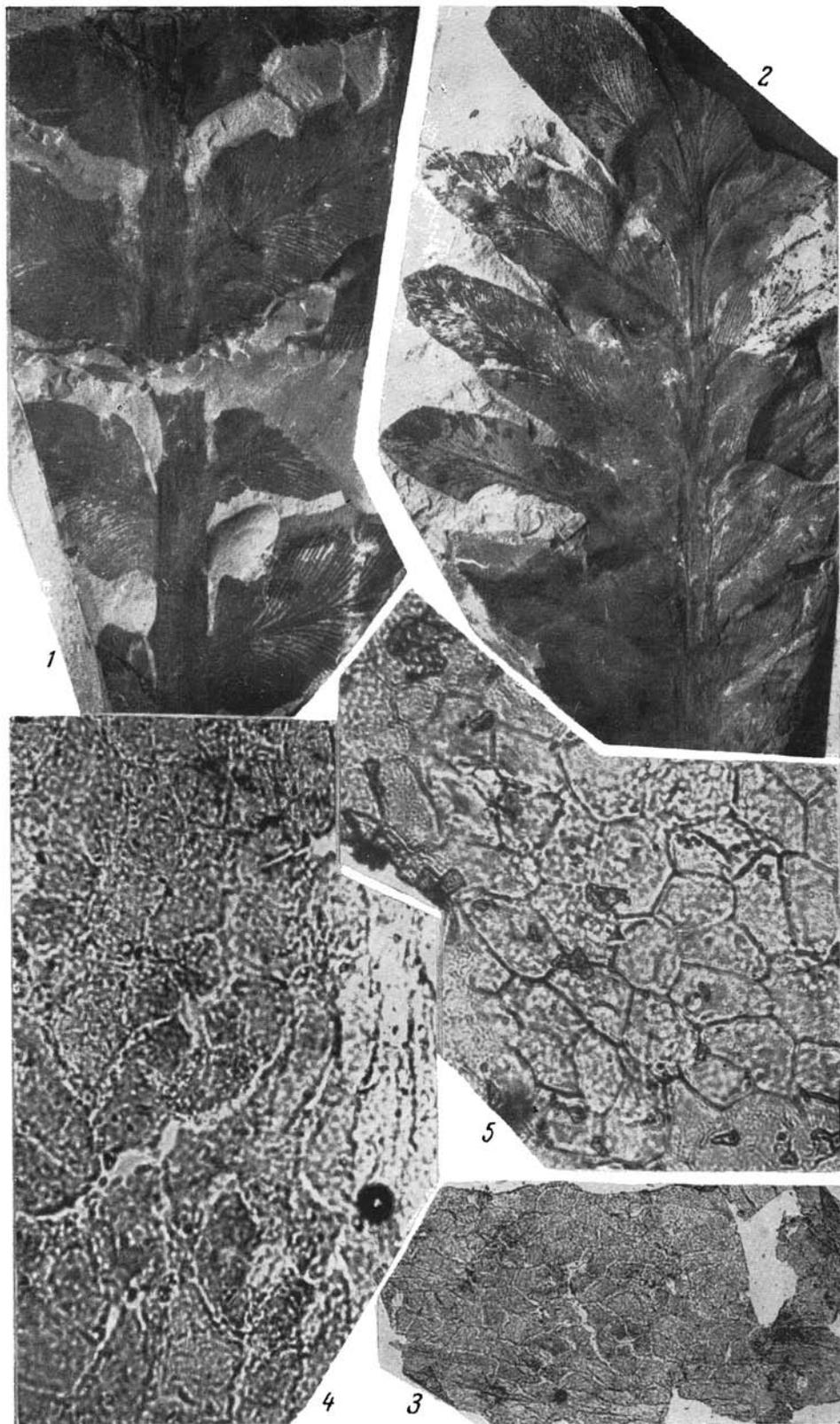


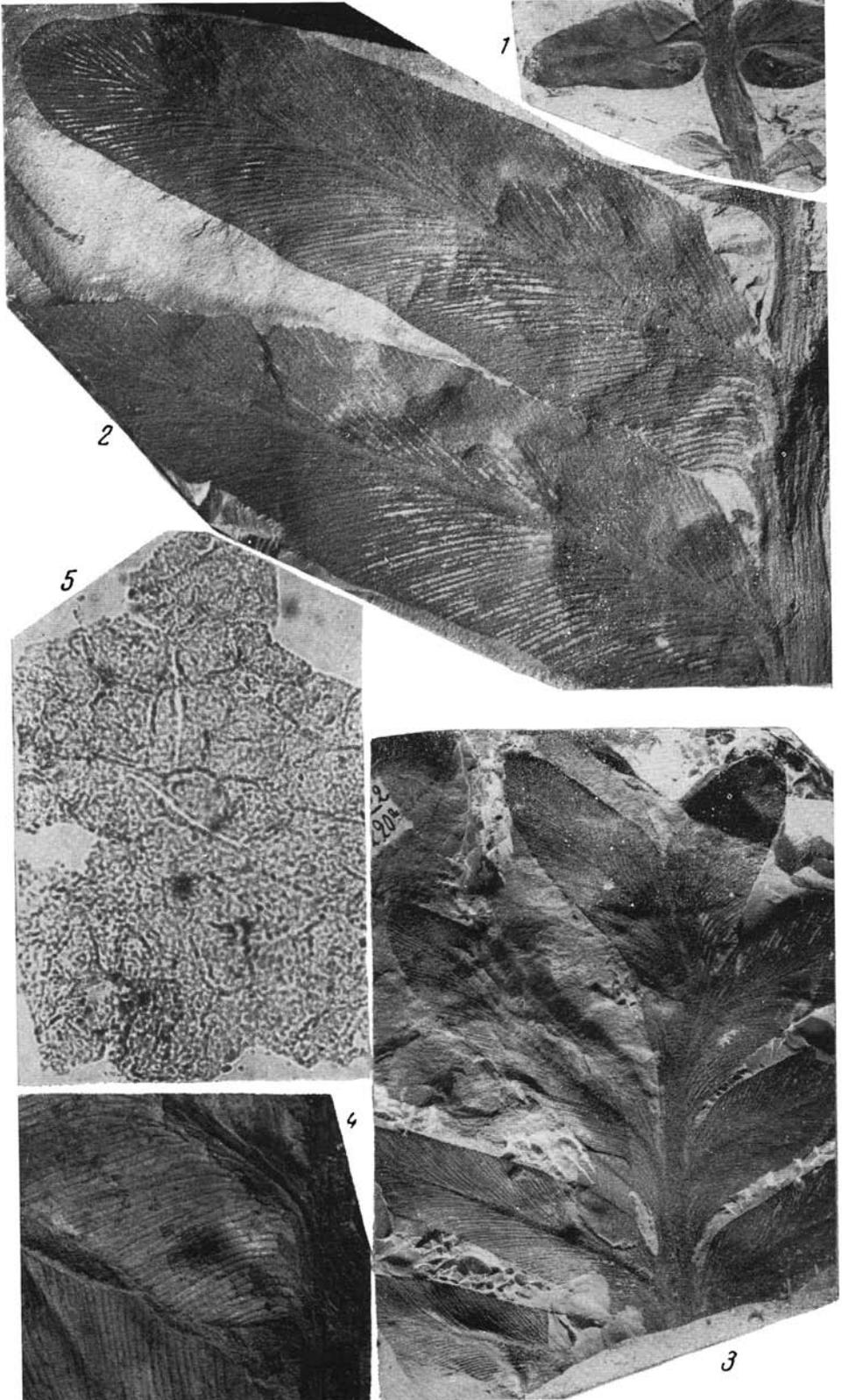












С. В. МЕЙЕН

О РОДЕ *ZAMIOPTERIS* SCHMALHAUSEN
И ЕГО СООТНОШЕНИИ
С НЕКОТОРЫМИ СМЕЖНЫМИ РОДАМИ

М. Ф. Нейбург в последние годы жизни много времени уделила попыткам получить препараты кутикулы с ряда растений из пермских и триасовых отложений Печорского бассейна. Некоторые результаты этих исследований уже нашли отражение в печати (Нейбург, 1959, 1960, 1965; Мейен, 1964; и др.). Однако значительное количество интересного материала оставалось ею не описанным. Это главным образом препараты различных триасовых растений, а среди пермских — кутикулы *Zamiopteris* и *Callipteris*, о строении которых мы вообще до этого времени ничего не знали. К сожалению, в архиве М. Ф. Нейбург не было обнаружено соответствующих описаний. Каких-либо соображений о результатах изучения кутикулы М. Ф. Нейбург не высказывала и устным образом. Поэтому обработку всего материала и его интерпретацию пришлось выполнять заново.

* * *

Эпидермальные исследования верхнепалеозойских растений Северной Евразии еще только начинаются, и количество родов, которым мы можем дать эпидермальную характеристику, исчисляется единицами. Поэтому каждый новый препарат кутикулы, полученный с того или иного растения, заставляет по-новому взглянуть на установившиеся систематические воззрения. Так, изучение эпидермы *Phylladoderma arberi* Zal. позволило заключить, что это растение относится не к кордаитам, как полагал М. Д. Залесский (1914), а к гинкговым (Нейбург, 1960).¹ Эпидермальное изучение ангарских кордаитов привело к большим номенклатурным перемещениям и решению в общих чертах вопроса о соотношении кордаитов разных биогеографических областей (Мейен, 1966).

В этом отношении не менее интересные и важные результаты сулит эпидермальное изучение листьев *Zamiopteris*. В настоящее время целостность и самостоятельность рода не вызывают сомнений палеоботаников. Вслед за И. Шмальгаузенем (Schmalhausen, 1879) в него помещают листья, у которых средняя жилка отсутствует, а вдоль почти всей осевой линии листа или только в нижней его части проходит пучок жилок, которые выше, более или менее сильно отгибаясь и дихотомируя, направляются к краям листа. Такие же листья М. Д. Залесский (1912, 1918 и др.) относил к *Gangamopteris*, считая, что типовому виду *Zamiopteris* (*Z. glossopteroides*) были свойственны анастомозы между жилками. Листья такого же типа, но без анастомозов и с узкими междужилковыми промежутками он отнес к новому роду *Glossopteropsis* (Залесский, 1918), который Б. Сани (Sahni, 1926) ошибочно считал

¹ По последним данным автора это растение принадлежит хвощным.

синонимичным *Gangamopteris*. Присутствие анастомозов у *Zamiopteris glossopteroides* в дальнейшем не подтвердилось (Нейбург, 1948; Радченко, Шведов, 1940, и др.). Поэтому название *Zamiopteris* было восстановлено, а род *Glossopteropsis* вошел в его синонимику. Тем не менее нельзя сказать, что объем рода *Zamiopteris* твердо установлен. В его соотношении с некоторыми смежными родами еще много неясного. Так, более или менее сильно расходящиеся и отгибающиеся жилки с образованием пучка вдоль всей осевой линии или части ее характерны для родов *Petscheria*, *Euenkiella*, *Terssiella*, *Euryphyllum*, *Rubidgea* и *Palaeovittaria*. Введение этих родов, к сожалению, не сопровождалось исчерпывающим анализом литературы и полным сравнением со всеми смежными родами. В результате номенклатура замиоптероидных листьев сильно запуталась. К этому следует добавить, что в последнее время на основании эпидермальных исследований подвергается сомнению ведущее таксономическое значение такого, казалось бы, первостепенного признака, как присутствие или отсутствие средней жилки (Sutcliffe, Srivastava, 1956). Это заставляет коснуться в данном анализе также и родов *Pursongia* и *Lesleya*.

В приведенном ниже описании приняты сокращения наиболее употребительных терминов, объяснения которых помещены в статье С. В. Мейена и А. В. Мигдисовой в этом сборнике (стр. 62).

РОД ZAMIOPTERIS SCHMALHAUSEN, 1879

Типовой вид. *Zamiopteris glossopteroides* Schmalhausen, 1879; нижняя пермь, бургу克林ская свита Тунгусского бассейна.

Д и а г н о з. Листья ланцетные или ланцетно-лопатчатые, цельнокрайние. Средней жилки нет. Жилки многочисленные, тонкие, дихотомирующие. В основании, иногда довольно широкое, они входят пучком, который прослеживается вверх по листу иногда почти до верхушки. В основании листа по обеим сторонам от пучка жилки сразу круто отгибаются к краям. Сильное отгибание жилок к краям сохраняется почти по всему листу, и лишь в верхушке жилки веерообразно расходятся. Анастомозы между жилками отсутствуют. Листья гипостомные, устьичные полосы компактные, многорядные, устьица гаплогейные, замыкающие клетки погруженные.

Zamiopteris neuburgiana S. Meyen sp. nov.

Табл. I, 1—5; табл. II, 1—2, рис. 1

Г о л о т и п. ГИН, № 3090/227, Печорский бассейн, г. Большая Инта, шахта № 9, кровля пласта 9, интинская (верхневоркутская) свита, верхняя (?) пермь (сборы В. Н. Приходько, 1960 г.). Табл. I, 1—4; табл. II, 1—2; рис. 1:

Д и а г н о з. Листья среднего размера, линейно-ланцетные. Края в средней части листа почти параллельные. Верхушка притупленная. В срединном пучке в нижней части листа объединяются до шести—восьми жилок. В верхней трети листа пучок становится незаметным. Жилки по обе стороны от пучка более тонкие, они круто отгибаются к краям и на пути к краю дихотомируют до трех раз. Жилки подходят к краям листа под углом около 30°. Основание листа слабо черешковидно оттянуто.

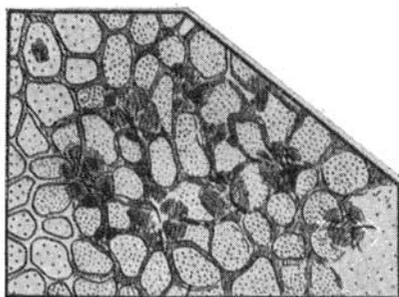
Листья гипостомные. Устьичные полосы компактные, примерно той же ширины, что и полосы костальных клеток. Устьица гаплогейные, *Cl* погруженные и почти полностью закрыты *A*. Устьица моноциклические, лишь единично встречаются *C*. *A* многоугольные, кутинизированы сильнее, чем *N* и *IN*, особенно сильно кутинизированы проксимально. Часть *N* или снабжена папиллами, или имеет более кутинизированную, чем у других покровных клеток, *P*. Устьица ориентированы продольно или немного

скошено, и лишь единично поперек устьичной полосы. Смежные устьица часто обладают общими *A*. Край листа не орнаментирован.

Верхняя эпидерма составлена правильными рядами толстостенных многоугольных клеток, среди которых *N* и *IN* не различимы. *P* не орнаментированы.

О п и с а н и е. В основу выделения вида положены три экземпляра: голотип, представляющий собой почти целый лист лишь со слегка поврежденным основанием (табл. I, 1), обрывок основания листа (табл. I, 5) и обрывок средней части листа. Выбранный в качестве голотипа линейно-ланцет-

Рис. 1. *Zamiopteris neuburgiana* sp. nov. Голотип; часть устьичной полосы с устьицами; препарат 3090/227; $\times 200$



ный лист имеет в длину более 160 мм при ширине 30 мм. Жилки в срединном пучке расставленные и отчетливые, здесь на 0,5 см их приходится около восьми. У края в средней части листа количество жилок на 0,5 см увеличивается до десяти. На своем пути от основания до верхушки каждая жилка дихотомизирует до шести раз. Край листа цельный, но с легкими волнообразными изгибами. На отпечатке нижней стороны вдоль края проходит неглубокая, но отчетливая бороздка. К основанию края быстро сходятся, но сама линия отрыва, к сожалению, не сохранилась. Строение основания можно рассмотреть на другом экземпляре, отнесенном к этому виду (табл. I, 5). Основание клиновидное, слабо оттянуто вблизи линии отрыва, так что края на протяжении нижних 9 мм параллельные и отстоят друг от друга на 7,5 мм. У самой линии отрыва края сходятся к узкому мозоловидному утолщению длиной 5 мм. В оттянутой части основания жилки не пропечатываются, а видны лишь грубые поперечные морщины. Третий экземпляр представляет собой отрывок средней части листа.

Со всех трех экземпляров получены хорошие препараты кутикулы (табл. I, 2—4; табл. II, 1, 2). Кутикула частью сильно корродирована, но можно найти участки с хорошо сохранившейся структурой. Отличительной особенностью эпидермальной структуры вида, особенно хорошо выраженной у голотипа, является специфическая кутинизация *A*. В целом *A* кутинизированы сильнее, чем *N* и *IN*, но проксимальная часть *A* утолщена еще больше. Это утолщение переходит с одной *A* на другую, образуя плотный и широкий кутинизированный диск с устьичной ямкой в центре (см. рис. 1). Через этот диск слабо просвечивают боковые *R* (принадлежащие *A*) и *Cl*. Последние в середине узкие, но терминально сильно вздутые. *A* округло-многоугольные. *N* прямоугольные, иногда несут по одному крупному срединному папиллу. *R N* прямые или изогнутые, ровные или с небольшими узелками. На углах *IN* иногда видны небольшие утолщения. По краю листа проходит сильно кутинизированный тяж.

Верхняя эпидерма (табл. I, 4) составлена правильными рядами толстостенных многоугольных клеток, большей частью продольно вытянутых. В отдельных местах на *R* наблюдаются легкие пережимы и даже поры. *P* кутинизированы сильно и равномерно. У отдельных клеток *P* кутинизирована слабее, почти как *IN* нижней эпидермы.

Эпидермальное строение одного из паратипов, представляющего собой обрывок верхней части листа, в сущности такое же, но папилл на *N* найти не удалось, зато отдельные *N* имеют утолщенные *P*. Придавать этому отличию видовое значение, вероятно, неправильно, так как на примере других *Zamiopteris* (экз. 3751/52) видно, что на *N* клетки с папиллами и клетки с несколько большей, чем обычно, кутинизацией *P* могут независимо встречаться в пределах одного и того же листа.

Эпидермальное строение листа в его основании своеобразно, оно трудно расшифровывается из-за очень толстой кутикулы и неотчетливости отдельных клеток. В направлении к основанию устьичные полосы сильно суживаются и местами даже прерываются. Еще ниже по листу отдельные устьица уже почти неразличимы, а может быть, они отсутствуют вовсе. Эпидерма здесь просто разделяется на полосы клеток с большей и меньшей кутинизацией *P*. Какие из этих полос соответствуют жилкам, а какие междужильным промежуткам, сказать трудно.

Измерения

Экз. 3090/227, голотип

Ширина устьичной полосы, <i>мк</i>	300—500
Ширина безустьичной полосы, <i>мк</i>	200—300
Количество устьиц в устьичной полосе в пересчете на 1 <i>мм</i> ²	около 300
Длина <i>Cl</i> , <i>мк</i>	50—60
Ширина <i>Cl</i> , <i>мк</i>	около 10
13,2% устьиц имеют 5 <i>A</i> , 70%—6 <i>A</i> , 16,8%—7 <i>A</i>	

	<i>N</i>	<i>IN A</i>	Верхняя эпидерма
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	18—22	22	20
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	10—15	16—17	13
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	30	20	30
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	80	55	140
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	20	20	20
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	40	40	50

С р а в н е н и е. Отличие нового вида от описанных ниже *Zamiopteris* sp. № 1 и sp. № 2 приведено при описании последних. Сравнить *Z. neuburgiana* с другими видами трудно, так как для них неизвестно строение эпидермы и большей частью строение основания. К тому же видовая классификация рода разработана слабо и сугубо формально. Описанные в литературе виды отличаются друг от друга главным образом очертанием листа, местом расположения наибольшей ширины, густотой жилкования и другими признаками. Изменчивость отдельных признаков совершенно не прослежена. С формальной точки зрения новый вид отличается от *Z. glossopteroides* Schm. и *Z. longifolia* Schved. линейно-ланцетными очертаниями и почти параллельными боковыми сторонами, от *Z. schmalhausenia* Schved. — расположением наибольшей ширины в средней части листа. От *Z. stanovii* Radcz. и *Z. lanceolata* (Chachl. et Poll.) Neub. новый вид отличается значительно большими размерами и несколько более редкими жилками. Кроме того, у *Z. stanovii* междужильные промежутки на нижней стороне листа часто бывают очень узкими и имеют вид широких дорзальных желобков, чего не наблюдается у нового вида (по крайней мере часть экземпляров, относимых сейчас к виду *Z. stanovii*, формально может быть отнесена к роду *Glossop-*

teropsis Zal.). Наибольшее морфологическое сходство отмечается между видами *Z. neuburgiana* и *Z. tajluganensis* Gogel. Изображенные в литературе листья *Z. tajluganensis* более мелкие, чем листья нового вида, но в описании указывается (Горелова, Радченко, 1962), что кузнечки достигают в длину 150 мм. Однако отождествлять оба вида на основании лишь внешнего сходства рискованно до получения сведений об эпидермальном строении листьев *Z. tajluganensis* и о строении их оснований. Наконец, надо указать на возможную принадлежность к новому виду листа, описанного Залесским и Чирковой (1938, фиг. 79) под названием *Petcheria elongata* Zal. У этого листа такое же жилкование и такой же слабоволнистый край, как и у голотипа *Z. neuburgiana*. Однако поскольку Залесский и Чиркова не приводят фотозображений, а оригинал утрачен, провести более детальное сравнение невозможно.

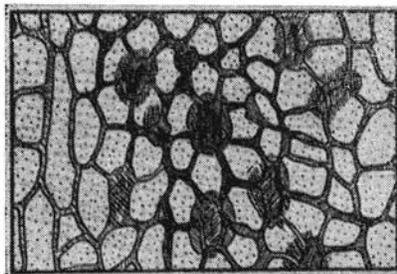
М е с т о н а х о ж д е н и е. Печорский бассейн, г. Большая Инта, шахта № 9, кровля пласта 9 (В. Н. Приходько, 1960 г.); там же, кровля пласта 10 (Е. С. Рассказова, 1945 г.); интинская (верхневоркутская) свита, пакет Н, верхняя (?) пермь.

Zamiopteris sp. № 1

Табл. II, 3—7; рис. 2

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. В коллекции имеется два экземпляра неполных листьев *Zamiopteris*, с которых получены хорошие препараты кутикулы. Один из экземпляров представляет собой лишенный верхушки и основания обрывок крупного листа шириной 51 мм. Длина сохранившейся части листа 160 мм. Лист, видимо, был линейно-ланцетный.

Рис. 2. *Zamiopteris* sp. № 1.
Часть устьичной полосы с устьицами; препарат 3757/84-1а;
×200



Жилкование расставленное, на 0,5 см приходится восемь жилок как в середине, так и на краю листа. Жилки сильно расходящиеся, но, в отличие от типичных *Zamiopteris*, не образуют вдоль оси листа сколько-нибудь выраженного пучка. На верхней поверхности листа вдоль каждой жилки проходит тонкая бороздка, заметная не во всех частях листа. Хорошо заметно краевое утолщение листа в виде узкого валика. В сохранившейся части листа края почти параллельные. Второй экземпляр морфологически (табл. II, 3, 4) точно повторяет первый, но он мельче (длина обрывка 80 мм, ширина листа 33 мм), края его слабо выгнуты, а жилки гуще (10 на 0,5 см).

Эпидермально оба экземпляра очень сходны между собой и с описанной выше *Z. neuburgiana*. Но в отличие от последней, А у *Zamiopteris* sp. № 1 (табл. II, 5, 6) кутиinizированы в целом значительно слабее, а местами в такой же степени, как N. Проксимальные части А сильно кутиinizированы с образованием кольца (рис. 2). Кутиinizированный диск вокруг устьичной ямки у *Zamiopteris* sp. № 1 выражен очень слабо или вовсе незаметен. У некоторых А намечается образование проксимальных папилл. Клетки безустьичных полос лишены какой-либо орнаментации, и все Р кутиinizированы одинаково. Если у *Z. neuburgiana* клетки вдоль оси безустьичной поло-

сы несколько более вытянуты, то у *Zamiopteris* sp. № 1 все клетки этой полосы одинаковые прямоугольные, продольно вытянутые.

Как видно из приведенных ниже таблиц измерений, биометрически оба экземпляра несколько отличаются, во-первых, количеством *A* и, во-вторых, шириной устьичных полос. Систематическое значение этих различий, однако, остается неясным. Интересно, что у более мелкого листа клетки в целом крупнее, а количество *A* и ширина устьичных полос меньше. Если оба листа действительно принадлежат одному виду, можно предположить, что у более развитых листьев увеличивается ширина устьичных полос, устьица развиваются сильнее за счет увеличения количества *A*, а средние размеры клеток при этом уменьшаются. Эти предположения, разумеется, надо проверить на более доказательном материале.

Измерения

Экз. 3757/2 — 1

Ширина устьичной полосы, *мк* до 600
 Ширина безустьичной полосы, *мк* около 300
 Количество устьиц в устьичной полосе
 в пересчете на 1 *мм*² около 320
 13,4% устьиц имеет 5*A*; 26,7% — 6*A*; 48,3% — 7*A*;
 8,3% — 8*A*; 3,3% — 9*A*

	<i>N</i>	<i>IN + A</i>	Верхняя сторона
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	20—26	18—22	28
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	10—12	12—18	13
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	25	15	25
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	80	50	75
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	12	15	25
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	40	50	50

Экз. 3757/84—1

Ширина устьичной полосы, *мк* 160—350
 Ширина безустьичной полосы, *мк* 200—400
 Количество устьиц в устьичной полосе в пересчете на 1 *мм*² около 320
 0,8% устьиц имеет 4*A* (одно устьице); 24,2%—5*A*; 52,5%—6*A*; 19,2%—7*A*; 3,4—8*A*

	<i>N</i>	<i>IN + A</i>	Верхняя сторона
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	22—26	20—22	20
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	9—10	15	10—14
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	30	20	30
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	100	50	100
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	20	15	20
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	50	40	50

М е с т о н а х о ж д е н и е. Печорский бассейн, г. Большая Инта, шахта № 9, кровля пласта 10, пакет Н; интинская (верхневоруктская) свита, верхняя (?) пермь (В. Н. Приходько, 1961 г.).

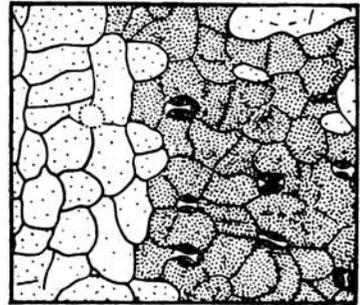
Zamiopteris sp. № 2

Табл. III, 1—7; рис. 3

О п и с а н и е. В коллекции имеется один экземпляр неполного листа без верхушки и основания и с оборванной правой стороной (табл. III, 1—3, рис. 3). Судя по сохранившейся части, лист был небольшой (длина обрывка 60 мм, ширина около 15 мм). Внизу лист оборван, видимо, не очень далеко от основания, но даже здесь не намечается сколько-нибудь отчетливого пучка жилок, которые расходятся под довольно большим углом (табл. III, 3). Жилки почти прямые на всем протяжении листа, довольно густые: в нижней части листа и в верхушке на 0,5 см ширины их приходится 14.

Рис. 3. *Zamiopteris* sp. № 2.

Слева — общий вид листа: *a* — часть листа, изображенная на табл. III, 2; *b* — часть листа, изображенная на табл. III, 3; экз. 3751/407; × 1. Справа — часть устьичной полосы с устьицами и безустьичной полосы; препарат 3751/407-1; × 200



Лист гипостомный, устьичные полосы очень компактные (табл. III, 4—6, рис. 3), на ширину устьичной полосы приходится до четырех устьиц, которые не образуют, однако, сколько-нибудь отчетливых рядов и ориентированы вдоль или поперек устьичной полосы, реже косо по отношению к ней. Устьица моноциклические, *Cl* погруженные, их очертания не видны. Смежные устьица часто имеют общие *A*. *IN* в устьичной полосе отсутствуют. *A* округло-треугольные и округло-многоугольные, кутинизированы значительно сильнее, чем *N*, иногда снабжены кутинизированными гребнями. *RA*, обращенные к *N*, вогнутые. Проксимальные части *LA* имеют валикообразное утолщение, прикрывающее устьичную ямку, которая имеет очертание двояковогнутой линзы (рис. 3). Реже такой же валик есть и на *PA*, но тогда он чаще выглядит как проксимальная папилла.

Клетки безустьичной полосы округло-прямоугольные или округло-многоугольные, расположены продольными рядами. *P* кутинизированы слабо и, видимо, не орнаментированы, хотя в некоторых случаях при наблюдении с фазовым контрастом в середине *P* намечается небольшое утолщение.

Верхняя эпидерма (табл. III, 7) составлена правильными рядами почти квадратных клеток со слегка закругленными углами и довольно толстыми *R*. Кутинизация *P* довольно значительна, но резко уменьшается недалеко от *R*, так что создается впечатление, что на *P* располагается пологая папилла, почти закрывающая всю поверхность *P*.

R на обеих сторонах листа ровные, прямые или слабо изогнутые.

С р а в н е н и е. От описанных выше *Zamiopteris neuburgiana* Neub. и *Zamiopteris* sp. № 1 описываемый лист отличается очертанием побочных клеток, узкими устьичными полосами, частой поперечной ориентировкой устьиц, отсутствием кольца или кутинизированного диска вокруг устьич-

ной ямки, своеобразной орнаментацией *P* верхней эпидермы. Морфологически описываемый лист характеризуется более густым жилкованием.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Печорский бассейн, Воркутское месторождение к западо-северо-западу от г. Воркуты, скв. ВК-1071, глубина 158,0 м; низы печорской серии, верхняя пермь.

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ И ПРОБЛЕМЫ НОМЕНКЛАТУРЫ (НА ПРИМЕРЕ РОДА *ZAMIOPTERIS*)

Хотя описанные выше листья обладают всеми основными морфологическими признаками, свойственными роду *Zamiopteris* и его типовому виду *Z. glossopteroides* Schm., отнести их к этому роду приходится с очень серьезными оговорками, поскольку эпидермальное строение типового вида рода неизвестно, а сохранность голотипа не позволяет получить с него реплики или препараты кутикулы. Таким образом, нет никакой гарантии, что эпидермальное строение *Z. glossopteroides* и *Z. neuburgiana* однотипно и что допустимо рассматривать эти виды в пределах одного рода. В подобных случаях исследователи, как правило, пренебрегают такого рода препятствиями и эпидермально изученные растения с легкостью относят к родам, типовой материал которых не исследован на предмет строения кутикулы. Так было с многими палеозойскими и мезозойскими растениями. Этот подход оправдан, когда мы имеем дело с достаточно четко очерченными родами с богатым набором морфологических признаков, почти исключаящим возможную путаницу в дальнейшем (*Czekanowska*, *Sphenophyllum* и др.). Но и в этих случаях нужно, чтобы детально изученный материал происходил из сопоставимых отложений и близких районов.

Гораздо чаще приходится сталкиваться с тем, что эпидермально охарактеризованные виды без достаточных оснований относятся к родам, типовой материал которых эпидермально не изучен. Так было с кордаитами, и это в большой мере способствовало номенклатурной путанице. В подобных случаях правильнее поступать так, как это сделал Р. Флорин (Florin, 1936) при исследовании листьев, относящихся по морфологическим признакам к роду *Phoenicopsis*. Флорин установил, что под этим родовым названием объединялись листья с существенно различной микроструктурой. Положив в основу родового деления эпидермальные признаки и установив роды *Culgoveria*, *Windwardia* и другие, Флорин оставил род *Phoenicopsis* для тех листьев, микроструктура которых не может быть изучена. Аналогично поступил Д. Пант (Pant, 1958), выделяя род *Rhabdotaenia*. Примеры подобного более правильного и осторожного подхода могут быть умножены. Конечно, введение большого количества парных родов типа *Glossophyllum* — *Pelourdea*, *Rhabdotaenia* — *Taeniopteris* и других утяжелит номенклатуру. Поэтому, когда возможно, лучше попытаться изучить эпидермальное строение листьев, морфологически сходных с типом и происходящих из одновозрастных отложений того же или близкого района, подтвердив отнесение изученных образцов к интересующему роду тщательным морфологическим исследованием. Однако полностью освободиться от парных и даже строенных (*Taeniopteris* — *Nilsoniopteris* — *Doratophyllum*) родов невозможно, так как эпидермальные отличия между морфологически близкими растениями могут быть столь велики, что объединять их общим родовым названием становится почти бессмысленным. В том случае, когда эти отличия малы, может быть целесообразно ограничиваться введением в номенклатуру лишь новых подродовых названий.

Вернемся теперь к *Zamiopteris*. Имеющийся в распоряжении автора материал показывает, что этот род объединяет листья с достаточно разнообразными эпидермальными признаками. Род *Zamiopteris* был установлен на экземплярах из бургуклинской свиты нижней перми, собранных в нижнем течении р. Нижней Тунгуски. Надежды на то, что удастся изучить эпидер-

мальное строение голотипа или топотипа, нет никакой. Можно только рассчитывать на изучение в будущем типоида из разновозрастных отложений другого района. Поэтому нельзя уже сейчас решить, какой из установленных эпидермальных типов *Zamiopteris* соответствует типовому виду и, следовательно, имеет право быть неизменно связанным с этим родовым названием.

Тем не менее, по-видимому, наиболее целесообразно пока оставить за описанными листьями из Печорского бассейна именно родовое название *Zamiopteris*. Причины для этого следующие: во-первых, морфологически эти листья чрезвычайно близки типовому виду *Z. glossopteroides* Schm. — у них почти такое же жилкование и сами жилки имеют одинаковый рельеф; во-вторых, печорские листья и *Z. glossopteroides* встречаются в отложениях, охарактеризованных сходным комплексом флоры, и, в частности, сопровождаются однотипными кордаитами. Примечательно, что все эпидермально изученные до сих пор листья *Zamiopteris* из Печорского и Кузнецкого бассейнов обладают принципиально сходным эпидермальным строением и явно относятся к одному роду. Те листья, которые по морфологическим признакам также могут принадлежать *Zamiopteris*, но эпидермально сильно отличаются от печорско-кузнецких представителей, происходят из верхнепермских отложений Русской платформы и Приуралья и пока практически не изучены.

Не исключено, что в дальнейшем среди печорско-кузнецких *Zamiopteris* будут обнаружены виды с принципиально иным строением эпидермы, чем у *Z. neuburgiana*, но морфологически очень близкие к *Z. glossopteroides*. В таком случае придется оставить родовое название *Zamiopteris* для остатков, эпидермальное строение которых не может быть изучено. *Z. neuburgiana*, очевидно, отойдет тогда к новому роду.

СООТНОШЕНИЕ РОДА ZAMIOPTERIS С РОДАМИ LESLEYA, PURSONGIA (TATARINA), TERSIELLA, PALAEOVITTARIA

По эпидермальным признакам *Zamiopteris* обнаруживает очень большое сходство с листьями *Lesleya delafondii* Zeiller из нижней перми Франции (Florin, 1933). К сожалению, верхняя эпидерма *L. delafondii* не изучена. Нижняя эпидерма этого вида, как у *Zamiopteris*, составлена широкими устьичными полосами, разделенными столь же широкими *N.* Устьица *L. delafondii* наиболее сходны с теми устьицами *Zamiopteris*, которые лишены крупных проксимальных папилл, полностью закрывающих отверстия устьиц. Но все же кутинизация *A* у *Zamiopteris* в части, примыкающей к отверстию устьица, более значительна, чем у *L. delafondii*. У *Zamiopteris* не отмечены одноклеточные волоски, известные у французского вида. Запывающие клетки устьиц *Zamiopteris* отличаются терминальными вздутиями. Короче говоря, в строении эпидермы обоих родов наблюдаются лишь второстепенные различия. Объединению родов *Lesleya* и *Zamiopteris* препятствует только отсутствие данных о строении верхней эпидермы у *Lesleya* и то, что листья у нее имели среднюю жилку.

Сравнение *Zamiopteris* и *Pursongia* на первый взгляд кажется лишеным особого смысла. Ведь М. Д. Залесский (1933) основал род *Pursongia* для листьев, во всем сходных с *Glossopteris*, но имеющих между боковыми жилками тяжи гиподермальной ткани, т. е. у *Pursongia* есть и средняя жилка, и анастомозы между боковыми жилками. Однако изучение дополнительных материалов показало, что Залесский неправильно охарактеризовал свой род. Сразу оговоримся, что типовой материал *Pursongia* не сохранился, нет и его фотоизображений. Поэтому составить представление об облике листьев, относимых Залесским к *Pursongia*, можно только по образцам (с этикетками Залесского), имеющимся в Центральном геологическом музее им. Ф. Н. Чернышева в Ленинграде и в Палеонтологическом музее им. Ю. А. Орлова в Москве.

Залесский был совершенно прав, отмечая, что эти листья очень характерны для татарских отложений Русской платформы. Иногда они переполняют породу. В коллекции автора есть несколько сот экземпляров *Pursongia*, значительная часть которых с хорошими фитолеймами, в том числе прозрачными. На прозрачных фитолеймах отчетливо видны детали жилкования. Изучение всего этого материала позволяет предположить, то *Pursongia* не имели настоящей средней жилки, а вместо нее под верхней эпидермой проходил широкий тяж гиподермальной ткани (ложная средняя жилка). На прозрачных фитолеймах видно, что анастомозы между боковыми жилками у *Pursongia* отсутствуют. Жилкование у *Pursongia* и *Zamiopteris*, таким образом, однотипно, хотя картина, наблюдаемая на отпечатках, существенно различна. Теперь выяснилось также, что среди *Pursongia* можно установить не менее восьми четко отграниченных эпидермальных типов.

Таким образом, мы сталкиваемся здесь с существенно иной номенклатурной ситуацией, чем в случае с *Zamiopteris*. Типовой материал *Pursongia* утрачен, и установить детали его морфологии и микроструктуры невозможно. Поэтому неясно, с каким из установленных эпидермальных типов *Pursongia* должно неизменно связываться это родовое название. Сохранение названия *Pursongia* не может быть осуществлено без изменения типового вида. Дать же сколько-нибудь отчетливую характеристику типовому виду *P. amalitzkyi* мы не в состоянии. К тому же само название *Pursongia* скомпрометировано применением его к листьям, имеющим настоящую среднюю жилку (*P. asiatica* Zal.), и к листьям, у которых, кроме того, есть анастомозы между боковыми жилками (*P. tunguskana* Neub., *P. mongolica* Neub.). При этом именно в последнем смысле название *Pursongia* особенно прочно вошло в литературу последнего десятилетия.

В этих условиях единственный путь избежать дальнейшей номенклатурной путаницы — ввести новое родовое название для листьев, микроструктура которых изучена в необходимых деталях. Именно такой смысл вложен в описываемый ниже в приложении род *Tatarina* S. Meyen gen. nov. Род *Pursongia* при этом может быть сохранен для листьев, морфологически сходных с *Tatarina*, но с неизвестным эпидермальным строением, т. е. как в случае с *Taeniopteris*, *Phoenicopsis*, *Pelourdea* и т. д.

Внешне листья *Tatarina* очень изменчивы. Их очертания меняются от обратнойцевидного до линейного. Жилки то вовсе не выражены, то отпечатываются хорошо. Ложная средняя жилка может быть хорошо заметной на отпечатке одной или обеих сторон листа, а может быть совсем незаметной. Лучше или хуже могут быть выражены и оттиски тяжей гиподермальной ткани, соответственно листья выглядят сильно морщинистыми или почти гладкими. В тех случаях, когда боковые жилки отпечатались отчетливо, а ложная средняя жилка не отпечаталась, листья *Tatarina* вполне могут быть спутаны с *Zamiopteris*. Тогда единственным способом отличить оба рода является изготовление и изучение препаратов кутикулы. Как видно из приведенного ниже описания, листья *Tatarina* в отличие от *Zamiopteris* амфистомные и не имеют компактных устьичных полос, а у смежных устьиц нет общих побочных клеток.

По-видимому, *Zamiopteris* и *Tatarina* при всем морфологическом сходстве между ними принадлежат существенно разным систематическим группам. Хотя *Zamiopteris* рассматривается здесь по традиции в составе птеридоспермов, его систематическое положение совершенно неясно. По структуре устьичных полос некоторые *Zamiopteris* напоминают *Cordaites* subgen. *Cordaites*. Более того, в пермских отложениях Печорского бассейна известны пока еще мало изученные листья, которые и по морфологии, и по эпидермальному строению занимают промежуточное положение между *Zamiopteris* и *Cordaites*. Однако строение основания листа у *Zamiopteris* и кордаитов существенно разное. По-видимому, род *Zamiopteris* и некоторые другие смежные с ним роды целесообразно вовсе не помещать в какой-либо надродовой так-

сон естественной ситемы, а классифицировать в рамках иерархии надродовых искусственных групп типа инфратурмы, субтурмы или турмы.

Систематическое положение рода *Tatarina* более определено. По эпидермальным признакам многие *Tatarina* разительно напоминают *Scytophyllum* (см. статью И. А. Добрускиной в этом сборнике) и *Lepidopteris*, т. е. роды сем. Peltaspermataceae. Вместе с листьями *Tatarina* часто встречаются плодonoшения, не отличимые от *Peltaspermum*. Можно полагать, что сем. Peltaspermataceae объединяет растения как со сложноперистыми (*Lepidopteris*) и простоперистыми (*Scytophyllum*), так и с простыми листьями (*Tatarina*). Аналогичную изменчивость листьев можно видеть у современных папоротников, причем даже в пределах одного рода (*Asplenium montanum* имеет дваждыперистые, *A. platyneuron* — простоперистые, *A. rhizophyllum* — простые листья).

Lepidopteris, *Scytophyllum* и *Tatarina* имеют очень сходную консистенцию фитолеймы. Она обычно толстая и морщинистая, причем жилки и на фитолейме, и на отпечатке просматриваются с трудом. Время от времени фитолеймы этих родов бывают прозрачными с хорошо видимыми на свет жилками. Эти признаки сохранности листьев перечисленных родов явно не случайны. Они настолько хорошо выдерживаются на экземплярах, попавших в различные условия захоронения, что приобретают определенное диагностическое значение. В этой особенности отпечатков и фитолейм заключается серьезное отличие *Tatarina* от *Zamiopteris*, *Lesleya* и *Paleaeovittaria*, у которых жилки преимущественно четкие.

Сходное с *Tatarina* жилкование имеют листья рода *Tersiella*, выделенного Г. П. Радченко. У *Tersiella* отмечается наличие «отчетливо выраженного пучка центральных жилок, иногда сменяющихся в средней и верхней частях листа не менее отчетливой срединной жилкой... Этой особенностью жилкования *Tersiella* более всего напоминают листья палеозойских птеридоспермов *Zamiopteris*... Но у последних, как известно, листья были сидячими, напоминая в этом отношении листья кордаитов» (Радченко, Сребродольская, 1960, стр. 119). В описании *Tersiella* указывается (там же, стр. 119—120), что у «некоторых форм *Tersiella* пучок центральных жилок прослеживается на сравнительно недалеком расстоянии от основания листа, а дальше от него остается только одна жилка, которая может быть принята, при недостаточной сохранности остатков или недостаточной тщательности наблюдений исследователя, за настоящую среднюю жилку». Из этого несколько противоречивого описания трудно понять, что же все-таки характерно для *Tersiella*: средняя жилка или срединный пучок жилок. Сильно ретушированные изображения, сопровождающие описание *Tersiella*, не позволяют разобраться в этом вопросе с полной определенностью. Все же на приводимых иллюстрациях можно рассмотреть, что *Tersiella* достаточно отличается от *Zamiopteris* и напоминают *Tatarina*. К сожалению, эпидермальная структура *Tersiella* не изучена. Известна лишь микроструктура листьев из корвунчанской серии Тунгусского бассейна, очень сходных с кузнецкими *Tersiella*. Эти листья, судя по строению кутикулы, имели ложную среднюю жилку, а не «пучок центральных жилок»; вообще строение эпидермы тунгусских «*Tersiella*» и *Tatarina* достаточно сходно.

Установление рода *Tersiella*, по-видимому, не сопровождалось эпидермальными исследованиями (типовой материал лишен фитолейм). Поэтому провести полное сравнение между *Tatarina* и *Tersiella* нельзя. Но структура осевой зоны, например *Tatarina* sp. № 1 (см. ниже), вполне подходит под описание *Tersiella*. Кажется весьма вероятным, что нечеткость строения осевой зоны на отпечатках листьев *Tersiella* связана с образованием ложной средней жилки. Это, однако, не означает, что оба рода в дальнейшем придется объединить. Этому всегда будет препятствовать отсутствие фитолейм на типовом материале *Tersiella*. Однако последний род вполне может оказаться синонимом *Pursongia*.

Кратко остановимся на соотношении *Zamiopteris* и *Palaeovittaria*. Морфологически листья этих родов могут быть довольно сходными, особенно если мы имеем дело со средними и верхними частями листьев. Эпидермально оба рода отличаются настолько сильно (у *Palaeovittaria* устьица не образуют компактных устьичных полос), что дальнейшее сравнение между ними может быть опущено.

Выше упоминался выделенный Залесским род *Glossopteropsis*, отличающийся от *Zamiopteris* лишь узкими междужильными промежутками. Возможно, что листья *Glossopteropsis* имели дорзальные желобки и в этом отношении приближались по микроструктуре к роду *Zamiopteris*. В этом случае независимость *Glossopteropsis* от *Rufloria* была бы очевидна. К сожалению, с листьев такого типа до сих пор не удалось получить удовлетворительных реплик или препаратов кутикулы, чтобы подтвердить, что мы действительно имеем здесь дело с дорзальными желобками. Поэтому от широкого введения рода *Glossopteropsis* в палеоботаническую практику приходится воздержаться.

СООТНОШЕНИЕ РОДА *ZAMIOPTERIS* С РОДАМИ *PETSCHERIA*, *EVENKIELLA*, *EURYPHYLLUM* И *RUBIDGEEA*

Перечисленным родам, с которыми необходимо сравнить *Zamiopteris*, пока нельзя дать эпидермальную характеристику. Поэтому нам придется ограничиваться анализом морфологии листа.

Род *Evenkiella* выделен Г. П. Радченко (1961) для кордаитовидных листьев с суженным основанием и сильным отгибанием жилок, не образующих центрального пучка. Однако точно такой же характеристикой обладают листья гондванского рода *Euryphyllum* Feistmantel. Прежде чем согласиться с выделением рода *Evenkiella*, надо убедиться в его отличии от *Euryphyllum*, что невозможно сделать на основании описания, приведенного, в упомянутой работе Г. П. Радченко, где род *Euryphyllum* даже не упоминается. С диагнозом рода *Evenkiella* практически совпадает диагноз, даваемый С. Г. Гореловой и Г. П. Радченко (1962) для рода *Petscheria* Zal., с тем исключением, что для *Petscheria* Zal. указывается черешковидное основание, а не суженное. Здесь уместно напомнить, что у типового вида *P. elongata* Zal. характер основания недостаточно ясен. Лектотипом¹ вида, по-видимому, следует считать отпечаток, дважды изображенный М. Д. Залесским (1930, фиг. 3; Zalessky 1934, фиг. 74). У этого отпечатка основание оборвано. Синтип вида (Zalessky, 1934, фиг. 75), у которого основание сохранилось, морфологически сильно отличается от лектотипа, и его принадлежность к типовому виду еще должна быть доказана.

По существу роды *Evenkiella*, *Petscheria* и *Euryphyllum* являются промежуточными между *Zamiopteris* и типично кордаитовыми листьями. Создание одного такого промежуточного рода еще можно было бы понять, так как палеоботанику действительно часто приходится сталкиваться с листьями, жилки которых расходятся сильнее, чем у *Cordaites*, но меньше, чем у *Zamiopteris*. Такие же переходы наблюдаются и в отношении образования срединного пучка жилок. В этих случаях создание даже одного промежуточного рода создает лишь видимость решения проблемы, поскольку вместо одной переходной зоны между двумя родами появляются две такие зоны между тремя родами. Включать же в переходную зону три плохо ограниченных рода тем более нецелесообразно. Заметим, кстати, что исследователи, считающие самостоятельными все перечисленные роды (кроме, возможно,

¹ С. Г. Горелова и Г. П. Радченко (1962, стр. 122—123) считают, что род *Petscheria* был установлен в 1930 г., и указывают голотип вида (Залесский, 1930, фиг. 3). Между тем в 1930 г. Залесский не дал описания рода, а датой его действительного обнародования должен считаться 1934 г. Соответственно экземпляр, выбранный Гореловой и Радченко в качестве голотипа, следует рассматривать как лектотип.

Euryphyllum, который в отечественной литературе не упоминается), сами поступают довольно противоречиво при отнесении видов к тому или иному роду. Так, например, некоторые описанные в литературе *Zamiopteris* оказываются почти лишенными срединного пучка жилок (*Z. kuznetskiana* Godel., — Горелова, Радченко, 1962, табл. XVII, фиг. 3, 3а, 5, 6), и, наоборот, печерии в той же работе показаны с вполне оформленным пучком (табл. XX, фиг. 7). К сожалению, справочное издание «Основы палеонтологии» не подкашивает решения этой проблемы и вовсе не содержит описания перечисленных родов.

Относительно родовой самостоятельности *Petscheria* следует заметить еще следующее. Выделяя этот род, М. Д. Залесский отметил, что ему не свойственно образование срединного пучка жилок наподобие гондванской *Gangamopteris*. Однако у лектотипа типового вида *P. elongata* срединный пучок в нижней части листа выражен достаточно хорошо. К сожалению, мы не можем выразить математически степень отчетливости этого срединного пучка. Именно поэтому ему нельзя придавать значение решающего родового признака. Кстати, у других родов этот признак не обнаруживает большого постоянства. Именно так обстоит дело среди *Gangamopteris*. Правда, целостность последнего рода обоснованно подвергается сомнению, но не на основании упомянутого признака, а по результатам эпидермальных исследований и путем анализа плодоношений. Таким образом, морфологически род *Petscheria* ограничен очень нечетко и многие его представители вполне могут быть переведены в *Zamiopteris*, а один из оригиналов *P. oblonga* Godel., как показало изучение его микроструктуры, относится к роду *Rufifloria* (Мейен, 1966, табл. XXXIII, фиг. 4). Поэтому есть все основания упразднить род *Petscheria*. Это тем более целесообразно, что для систематики листьев такого типа во главу угла безусловно надо класть эпидермальные признаки. Типовой материал рода не сохранился и эпидермально не может быть изучен. Никаких фотоизображений его в литературе нет. О выборе неотипа или топотипа только на основании схематического рисунка неполного листа не приходится и говорить.

Основное отличие между *Zamiopteris* и *Euryphyllum* заключается в строении основания листа. У *Euryphyllum* (типовой материал был изучен автором) в основание входит несколько параллельных жилок, которые идут далеко вверх по листу и начинают выходить в края выше черешковидно оттянутой части основания. У *Zamiopteris* в основание, по-видимому, также входило несколько жилок, но крайние из них здесь же вблизи основания резко отгибаются в стороны и выходят в края (Нейбург, 1948, табл. XLV, фиг. 6). Листья *Euryphyllum*, кроме того, постоянно асимметричные.

Внешнее морфологическое сходство можно также отметить между листьями *Zamiopteris* и гондванской *Rubidgea* Tala. Последняя недавно описана Р. К. Маити (Maithy, 1964—65) по образцам хорошей сохранности, изучение которых, однако, показало, что это сходство лишь поверхностное. В основании листа *Rubidgea* входит настолько плотный пучок осевых жилок, что его вполне можно принять за продольно ребристую среднюю жилку. По мере движения к верхушке крайние жилки этого пучка последовательно отделяются и, дихотомируя, направляются к краям, так что в средней части листа этот пучок вовсе исчезает. У *Zamiopteris* осевой пучок жилок существенно иной: расстояние между жилками в пучке и за его пределами примерно одинаковое. Кроме того, жилки *Rubidgea* значительно тоньше и часто искривляются навстречу друг другу. В некоторых местах видно, что после дихотомирования они долго идут тесно прижатыми друг к другу и лишь затем резко расходятся в стороны. В этом смысле описание, данное Маити, неточное, а приведенные им рисунки несовершенны.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ ЖИЛКОВАНИЯ У ЛИСТЬЕВ ТИПА *Zamiopteris*

В эту статью, посвященную *Zamiopteris*, не случайно включен анализ столь большого количества родов. Дело в том, что, только проследив распределение морфологических признаков по всем этим родам с параллельным анализом строения эпидермы, можно выявить преимущественную ценность для родовой классификации того или иного признака. В первостепенной значимости для систематики особенностей строения эпидермы теперь уже не приходится сомневаться, а вот систематическая ценность многих морфологических признаков остается недостаточно ясной. Некоторые предположения, вытекающие из изучения *Zamiopteris* и смежных родов, можно сделать.

Разбираемые в настоящей статье роды отличаются друг от друга степенью расхождения и отгибания жилок, присутствием срединного пучка жилок или средней жилки, как истинной, так и ложной. Попробуем оценить все эти признаки в их корреляции с особенностями строения эпидермы.

Средняя жилка. Систематическое значение средней жилки в разных группах растений оценивалось исследователями неодинаково. В одних случаях (*Sagenopteris*) этому признаку придается видовое значение, а в других (*Glossopteris*, *Gangamopteris*) — родовое. На то, что средняя жилка не является ведущим признаком для разделения *Glossopteris* и *Gangamopteris*, указывали К. Суранге и П. Шривастава (Surange, Srivastava, 1956) на основе изучения их эпидермы. Многие исследователи не признают самостоятельность рода *Cardioneura*, листья которого отличаются от *Neuropteris* лишь отсутствием средней жилки. Учитывая это, отличия между французской *Lesleya delafandii* Zeill., имеющей среднюю жилку, и *Zamiopteris*, не имеющей таковой, могут оказаться далеко не столь существенными, тем более что эпидермальное сходство между ними очень велико. Для подтверждения этого предположения надо изучить верхнюю эпидерму *Lesleya*.

Срединный пучок жилок. Систематическое значение этого признака хорошо иллюстрируется описанными выше *Zamiopteris neuburgiana* S. Meyen, *Zamiopteris* sp. № 1, *Zamiopteris* sp. № 2. Морфологически первые два вида отличаются достаточно сильно: у *Zamiopteris* sp. № 1 отсутствует срединный пучок жилок. В то же время эпидермально оба вида отличаются лишь второстепенными деталями. Наоборот, *Zamiopteris* sp. № 1 и sp. № 2, не имеющие срединного пучка, морфологически очень близки и отличаются лишь размерами и небольшой разницей в густоте жилкования, а эпидермально отличаются очень сильно. Следовательно, есть все основания сомневаться в значимости срединного пучка жилок как родового признака и на этом основании упразднить роды *Petscheria* и *Evenkiella*, распределив включенные в них виды между *Zamiopteris* и кордаитами. Тем более нельзя положиться на этот признак при систематизации листьев типа *Pursongia* — *Tatarina* — *Tersiella*, у которых жилкование на отпечатках большей частью завуалировано вторичными складками и морщинами.

Спрашивается, как же тогда систематизировать листья, промежуточные между *Zamiopteris* и кордаитами? Решающую роль здесь безусловно должны сыграть эпидермальные исследования и детальное изучение морфологии листьев, в особенности их оснований. Если же возможность для этого отсутствует, лучше сопровождать родовые определения знаком вопроса, чем вводить плохо отграниченные, спорные роды и засорять таким образом номенклатуру. Если же в будущем все-таки возникнет необходимость родового разграничения форм с разной степенью отгиба жилок и с различной четкостью срединного пучка, то введение в номенклатуру таких последовательно сменяющих друг друга родов должно сопровождаться биометрическими исследованиями. Расплывчатые словесные формулировки, сопровождающие сейчас описания родов *Zamiopteris*, *Petscheria* и *Evenkiella*, только вносят путаницу.

Ложная средняя жилка как систематический признак пока не фигурировала в диагностике растений типа *Zamiopteris*, *Pursongia* и т. д. Возможно, что строение осевой зоны, установленное для *Tatarina*, свойственно нескольким позднепалеозойским и мезозойским родам, например *Chankanella*, *Tersiella* и др. Но пока не проведены соответствующие специальные исследования, судить о систематическом значении ложной средней жилки не приходится.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

Р О Д *TATARINA* S. MEYEN GEN. NOV.¹

Т и п о в о й в и д *T. olferievii* sp. nov., татарский ярус, вятский горизонт; Кировская область.

Д и а г н о з. Листья мелкие или среднего размера, цельнокрайние, от коротких обратнойцевидных до узколанцетных и даже линейных. Верхушка округлая, приостренная, притупленная или выемчатая. Основание оттянутое или округлое. Жилкование веерное с компактным пучком жилок, расположенных вдоль оси (ложная средняя жилка), по сторонам пучка жилки сильно расходятся и иногда отгибаются в стороны. Листья амфистомные. Эпидерма обеих сторон (кроме осевой части листа) имеет сходное строение. Устьица расположены достаточно отчетливыми устьичными полосами, а в пределах полос — или рядами различной длины, или беспорядочно. На верхней стороне листа вдоль оси над ложной средней жилкой проходит широкая полоса удлиненных клеток с редкими устьицами, под которой, видимо, располагалась полоса гиподермальной ткани. На нижней стороне в этом месте устьичные полосы становятся более редкими. Устьица гаплогейские, моноциклические, полно- или неполноциклические, редко неполнотрициклические. Побочные клетки (четыре — шесть, редко больше), часто снабжены проксимальными папиллами. Периклиналильные стенки покровных клеток часто несут папиллы.

Tatarina olferievii S. Meyen sp. nov.²

Табл. IV, 1—9

Г о л о т и п ГИН № 3765/93и-37, Кировская область, правобережье р. Вохмы (правый приток р. Ветлуги), в 20 км к северо-северо-западу от г. Вохмы, скв. 529, глубина 111,8 м; верхняя пермь, татарский ярус, вятский горизонт (табл. IV, 1—9).

О п и с а н и е. Вид основан на одном целом экземпляре (голотип) и нескольких фрагментах. Голотип (табл. IV, 1—2) представляет собой мелкий обратнойцевидный слабоасимметричный лист с полукруглой верхушкой и узким, слабооттянутым основанием. Линия отрыва листа не сохранилась. Поверхность отпечатка неровная, и жилки видны недостаточно четко. На отпечатке верхней стороны листа (табл. IV, 2) отчетливо видна ложная средняя жилка, которая на отпечатке нижней стороны (табл. IV, 1) заметна лишь в основании на протяжении примерно 5—6 мм. Боковые жилки сильно замаскированы складками и морщинами, но все же общее их направление хорошо видно: они сильно отгибаются в стороны. Анастомозы между ними не обнаружены. У самого края жилки слабо загибаются вверх. На отпечатке верхней стороны листа вдоль края проходит узкий валик. Фитолейма толстая, непрозрачная.

¹ Родовое название *Tatarina* образовано от названия татарского яруса.

² Вид назван в честь геолога А. Г. Олферьева, нашедшего образец, выбранный голотипом.

Верхней стороной рассматривается та, на которой проходит упомянутая в диагнозе рода осевая полоса из удлинённых покровных клеток, соответствующая ложной средней жилке (табл. IV, 4). Эти клетки образуют правильные ряды и имеют прямые боковые стенки и косые или прямые терминальные стенки. Устьица в этой полосе редкие. Остальная часть пластинки листа состоит из чередования узких полос костальных клеток и более широких устьичных полос (табл. IV, 5). И те, и другие выражены недостаточно четко, а иногда неразличимы вовсе. Строение устьиц и покровных клеток (табл. IV, 8—9) такое же, как и на нижней стороне листа (см. ниже), с единственным исключением: редкие устьица над ложной средней жилкой имеют слабо погруженные или вовсе непогруженные *Cl* (табл. IV, 8).

Нижняя сторона состоит из довольно правильного чередования устьичных и безустьичных полос, нарушаемого только под ложной средней жилкой (табл. IV, 3). Ширина первых 150—500 *мк*, а вторых около 100 *мк*. Устьица в полосе расположены короткими продольными рядами или беспорядочно. Иногда устьичная полоса прерывается поперечными или косо расположенными полосами клеток, таких же, как *N*. *R* всех клеток толстые, прямые или изогнутые, ровные или с небольшими пережимами. *P* большинства клеток, в том числе и *C*, лишены орнаментации, но в отдельных участках многие клетки имеют короткие гребни или слабо выраженные срединные папиллы. *A* кутиinizированы несколько сильнее покровных клеток. На *A* иногда видны короткие проксимальные папиллы, закрывающие устьичную ямку (табл. IV, 7). Поскольку проксимально *A* сильно кутиinizированы, а проксимальные папиллы короткие, последние часто заметны плохо, но возможно, что их присутствие на каждой *A* просто не обязательно. Устьица (табл. IV, 6—7), от моноциклических (большинство) до неполнотрициклических (единично), ориентированы неупорядоченно. Строение *Cl* можно видеть только у устьиц на верхней стороне над ложной средней жилкой. *Cl* полулунные с узким валикообразным утолщением у устьичной щели.

Местонахождение. То же, что и голотипа.

Измерения

Экз. 3765/93и—37е, голотип

Количество устьиц на 1 *мм*² 40—48
 Длина *Cl*, *мк* 50—70
 Ширина *Cl*, *мк* 10—20
 На нижней стороне 30% устьиц имеет 4*A*; 54%—5*A*; 12%—6*A*
 На верхней стороне 52% устьиц имеет 4*A*; 42%—5*A*; 6%—6*A*

	Нижняя сторона		Верхняя сторона	
	<i>N</i>	<i>IN+A</i>	<i>N+IN+A</i>	над ложной средней жилкой
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	13	11	9	12
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	9	10	10	5—6
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	40	50	40	50
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	100	100	150	230
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	25	25	20	20
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	50	50	80	50

Tatarina sp. N 1

Табл. V, 1—10

О п и с а н и е. К *Tatarina* sp. № 1 отнесен единственный фрагмент клиновидно суживающейся нижней части листа (табл. V, 1, 2). Длина фрагмента 21 мм. Расстояние от оси листа до края сверху 3,5 мм. Лист, видимо, был слабоизогнутым и суживался книзу постепенно. Вдоль оси листа на отпечатке верхней стороны проходит пучок тонких и резких ребрышек (ложная средняя жилка). На отпечатке нижней стороны листа вдоль оси заметна тонкая пологая бороздка, над которой проходила, скорее всего, осевая жилка, не являющаяся, однако, настоящей средней жилкой. Жилки по обеим сторонам от оси очень неясные, но все же видно, что они сильно изгибаются на половине расстояния от оси до края и подходят к последнему под углом около 35°. На 0,5 см края листа приходится около 8 окончаний жилок.

На табл. V, 3 показан препарат кутикулы с обеими сторонами листа. На нижней эпидерме (справа) хорошо видны изгибающиеся устьичные полосы и полосы *N* между ними. Ширина полос *N* в осевой части такова, что здесь просто нет места для сколько-нибудь толстой средней жилки. На верхней эпидерме (слева) хорошо видна полоса, соответствующая ложной средней жилке.

Устьичные полосы на обеих сторонах листа (табл. V, 6—7) однорядные и достаточно четкие, но не всегда выдерживаются по длине. Судя по густоте этих полос и густоте жилок, между жилками проходило не по одной полосе. Полосы *N*, таким образом, соответствуют не только жилкам, но, по-видимому, и междужильным тягам гиподермальной ткани. Поэтому наблюдающееся на кутикуле прерывание устьичных полос и слияние полос *N* совершенно не обязательно связывать с анастомозами.

Устьица расположены довольно правильными рядами, которые сбиваются по мере движения к краю листа. Сам край выстлан продольными рядами веретенovidных и вытянутых многоугольных клеток с толстыми *R*. *P* этих клеток снабжены вытянутыми папиллами или гребнями. Таковую же форму и орнаментацию имеют и клетки верхней поверхности над ложной средней жилкой (табл. V, 5).

Покровные клетки главным образом изометричные, неправильно многоугольные, с закругленными углами. *R* резкие, прямые или изогнутые, ровные, лишь изредка с легкими пережимами.

Устьица моноциклические (табл. V, 8—10), реже неполноциклические. *A* кутинизированы сильнее *C*, *N* и *IN*. На большинстве клеток, в том числе на многих *A*, есть округлые срединные папиллы. *A*, кроме того, проксимально сильно кутинизированы и имеют короткие проксимальные папиллы, нависающие над устьичной ямкой или немного отодвинутые в дистальном направлении. Очертание *A* и покровных клеток одинаковое, но *A* мельче. Строение *Cl* неизвестно. Над ложной средней жилкой на верхней эпидерме встречаются нефункционирующие устьица.

С р а в н е н и е. Свойственная роду структура листа выражена у *Tatarina* sp. № 1 настолько четко, что вполне могла бы служить эталоном, если бы только исходный экземпляр не был столь фрагментарным. От типового вида *Tatarina* sp. № 1 отличается большим количеством клеток с папиллами, значительно более правильными однорядными устьичными полосами, меньшим количеством *A* (преобладают устьица с 4*A*) и полным отсутствием устьиц с непогруженными *Cl*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Кировская область, правобережье р. Вохмы (правый приток р. Велуги), в 20 км к северо-северо-западу от г. Вохмы; скв. 529, глубина 111,8 м; верхняя пермь, татарский ярус, вятский горизонт.

Измерения

Ширина безустыичной полосы, *мк* . . . 100—150

Количество устьиц на 1 *мм*²:

в полосе над ложной средней жилкой . . . 10

на верхней стороне листа 30

на нижней стороне листа 60

На нижней стороне 4% устьиц имеет 3А; 70%—4А; 24%—5А; 2%—6А

На верхней стороне 2% устьиц имеет 3А; 74%—4А, 24%—5А

	Нижняя сторона		Верхняя сторона		
	<i>N</i>	<i>IN+A</i>	<i>N</i>	<i>IN+A</i>	над ложной средней жилкой
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> ширины листа	17	17	13	15	18
Количество клеток на 0,5 <i>мм</i> длины листа	12	16	10	14	8
Минимальная длина клеток, <i>мк</i>	20		30		40
Максимальная длина клеток, <i>мк</i>	80		100		100
Минимальная ширина клеток, <i>мк</i>	15		15		15
Максимальная ширина клеток, <i>мк</i>	50		50		50

Tatarina sp. № 2

Табл. IV, 10

О п и с а н и е. В коллекции есть большое количество экземпляров, на которых фитолейма в результате естественной мацерации стала достаточно прозрачной, чтобы рассмотреть жилкование. Последнее, как уже было сказано, на отпечатках не удастся рассмотреть в деталях. К *Tatarina* sp. № 2 отнесен именно такой экземпляр с прозрачной фитолеймой. Это обрывок продолговато-яйцевидного листа с оборванной верхушкой и поврежденным основанием. Длина обрывка около 20 *мм*, ширина 8 *мм*. Наиболее широкая часть листа находится на расстоянии примерно 7 *мм* от основания. От основания лист быстро расширяется, левый край его выпуклый почти на всем протяжении, правый край с волнообразными изгибами, т. е. лист был несколько асимметричен снизу.

На прозрачной фитолейме видна темная полоска, которая соответствует ложной средней жилке. Жилки, симметрично расположенные по обеим сторонам от нее, почти прямые, дихотомирующие два-три раза. На 0,5 *см* края приходится 8—9 окончаний жилок. Ложная средняя жилка в верхней трети обрывка становится незаметной. Но и в нижней части хорошо видно, что она составлена из пучка продольных волокон, среди которых нет более толстого осевого волокна. Принадлежность описываемого экземпляра к роду *Tatarina* подтверждается эпидермальными признаками, изучение которых производилось под люминесцентным микроскопом. По строению устьичных полос *Tatarina* sp. № 2 ближе к *T. olferievii*, чем к sp. № 1. Более того, без изготовления препаратов кутикулы трудно сказать, в чем отличие эпидермальной структуры *Tatarina* sp. № 2 и типового вида.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Оренбургская область, правый берег Вязовского оврага в 1,5 *км* от дер. Вязовки (в 51 *км* на восток-юго-восток от г. Оренбурга), обн. 67, слой 8 (сборы С. В. Мейена, 1965 г.); татарский ярус, верхняя пермь.

ЛИТЕРАТУРА

- Горелова С. Г., Радченко Г. П. 1962. Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области. В кн.: «Материалы к флито-стратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области». Л. (Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, 79).
- Залесский М. Д. 1912. О *Cordaites aequalis* Göppert sp. из Сибири и о тождестве его с *Noeggerathiopsis hislopi* Vunbury sp. флоры Гондваны.— Труды Геол. ком., вып. 86.

- Залесский М. Д. 1914. Гондванская флора бассейна р. Печоры.— Записки Уральского общества любителей естествозн., 31.
- Залесский М. Д. 1918. Палеозойская флора Ангарской серии.— Труды Геол. ком., вып. 174. Атлас.
- Залесский М. Д. 1930. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 9.
- Залесский М. Д. 1933. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 8.
- Залесский М. Д., Чиркова Е. Ф. 1938. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Мейен С. В. 1964. О морфологии, анатомии и номенклатуре листьев ангаро-гондванского рода *Noeggerathiopsis*. В кн.: «Гондвана». М., изд-во «Наука» (Международ. геол. конгресс. XVII сессия. Докл. сов. геол. Проблемы 9).
- Мейен С. В. 1966. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии.— Труды ГИН АН СССР, вып. 150.
- Нейбург М. Ф. 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. В кн.: «Палеонтология СССР», т. 12, ч. 3, вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Нейбург М. Ф. 1959. Палеонтологическое обоснование триасовых угленосных отложений Печорского бассейна.— Докл. АН СССР, 127, № 3.
- Нейбург М. Ф. 1960. Пермская флора Печорского бассейна, ч. 1. Плауновые и гинкговые.— Труды ГИН АН СССР, вып. 43.
- Нейбург М. Ф. 1965. Пермская флора Печорского бассейна, ч. 3. Кордаитовые, войновские и семена голосеменных.— Труды ГИН АН СССР, вып. 116.
- Радченко Г. П. 1961. О раннепермской флоре района г. Охотска.— Материалы по геол. и полезным ископ. Северо-Востока СССР, № 15.
- Радченко Г. П., Сребродольская И. Н. 1960. Новые виды голосеменных Сибири и Казахстана. В кн.: «Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР», ч. 1. М., Госгеолтехиздат.
- Радченко Г. П., Шведов Н. А. 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна р. Нижней Тунгуски.— Труды АНИИ, 157.
- Florin R. 1933. Zur Kenntnis der paläozoischen Pflanzenzengattungen *Lesleya* Lesquereux und *Megalopteris* Dawson.— *Arkiv bot.*, 25A, N 19.
- Florin R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. 2. Allgemeiner Teil.— *Palaeontographica*, 82, Abt. B, Lief. 6.
- Maithy P. K. 1964—65. Studies in the Glossopteris flora of India. 17. On the genus *Rubidgea* Tate.— *Palaeobotanist* 13, № 1.
- Pant D. D. 1958. The structure of some leaves and fructifications of the Glossopteris flora of Tanganyika.— *Bull. Brit. Museum (Natur. History). Geol.*, 3, N 4.
- Sahni B. 1926. Thirteenth Indian Science Congress. Presidential address (Section of geology). In: «Proceedings of the 13th Indian Science Congress». Delhi.
- Schmalhausen J. F. [Шмальгаузен И. Ф.]. 1879. Beiträge zur Jura-Flora Russlands.— *Записки АН, СПб.*, 7, серия 27, № 4.
- Surange K. R., Srivastava P. N. 1956. Studies in the Glossopteris flora of India. 5. Generic status of Glossopteris, Gangamopteris and Paléovittaria.— *Palaeobotanist*, 5, N 1.
- Zallessky M. D. [Залесский М. Д.]. 1934. Observations sur les végétaux permians du bassin de la Péchora. I.— *Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук*, № 2—3.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Zamiopteris neuburgiana sp. nov.

1. Голотип, $\times 1$; экз. 3090/227.

2. Голотип. Нижняя эпидерма с двумя устьичными полосами, $\times 100$; препарат 3090/227.

3. Голотип. Устьичная полоса, $\times 300$; препарат 3090/227.

4. Голотип. Верхняя эпидерма, $\times 100$; препарат 3090/227.

5. Основание листа, $\times 2$. Печорский бассейн, Большая Инта, шахта № 9, кровля пласта 10; пакет Н, интинская (верхневоркутская) свита, верхняя (?) пермь; экз. 3030/85.

Т а б л и ц а II

Zamiopteris neuburgiana sp. nov. Голотип.

1. Орнаментация периклиналильных стенок костальных клеток, $\times 300$ (фазовый контраст); препарат 3090/227.

2. Отдельные устьица, $\times 300$; препарат 3090/227.

Zamiopteris sp. № 1

3. Общий вид листа, $\times 1$. Печорский бассейн, Большая Инта, шахта № 9, кровля пласта 10; пакет Н, интинская (верхневоркутская) свита, верхняя (?) пермь; экз. 3757/84—1.
4. Средняя часть того же листа, $\times 2$.
5. Часть устьичной полосы того же листа, $\times 300$; препарат 3757/84—1а.
6. Устьичная полоса и костальные клетки по обеим сторонам от нее, $\times 300$; тот же препарат.
7. Верхняя эпидерма того же листа, $\times 150$; препарат 3757/84—1.

Т а б л и ц а III

Zamiopteris sp. № 2; экземпляр и препарат 3751/407—1.

1. Общий вид листа, $\times 1$. Печорский бассейн, скв. ВК-1071 к западу-северо-западу от г. Воркуты, глубина 158 м; низы печорской серии, верхняя пермь.
2. Верхняя часть того же листа, $\times 3$.
3. Нижняя часть того же листа, $\times 3$.
4. Нижняя эпидерма того же листа, видны три устьичные полосы, $\times 100$.
- 5, 6. Устьичные полосы того же листа, $\times 300$.
7. Верхняя эпидерма того же листа, $\times 300$.

Т а б л и ц а IV

Tatarina olferievii gen. et sp. nov. Голотип.

1. Общий вид листа, $\times 3$. Кировская обл., в 20 км к северо-северо-западу от г. Вохма, скв. 529, глубина 111,8 м; вятский горизонт, татарский ярус, верхняя пермь; экз. 3765/93и-7.
2. Противоотпечаток того же листа, $\times 3$; экз. 3765/93л-37.
3. Нижняя эпидерма под ложной средней жилкой, видны многочисленные устьица, $\times 50$; препарат 3765/93и-37е.
4. Верхняя эпидерма над ложной средней жилкой (левая часть фотографии) и в стороне от нее (справа), $\times 50$; препарат 3765/93и-37е.
5. Верхняя эпидерма между осью листа и краем; хорошо видно чередование устьичных и безустьичных полос, $\times 50$; препарат 3765/93и-37а.
6. Дициклическое устьице на нижней эпидерме, $\times 300$; препарат 3765/93и-37в.
7. Устьице на нижней эпидерме, видны проксимальные папиллы на побочных клетках, $\times 300$; препарат 3765/93и-37.
8. Устьице с непогруженными замыкающими клетками, расположенное на верхней эпидерме над ложной средней жилкой, $\times 300$; препарат 3765/93и-37е.
9. Устьице на верхней эпидерме, видны проксимальные папиллы на побочных клетках, $\times 300$; препарат 3765/93и-37б.

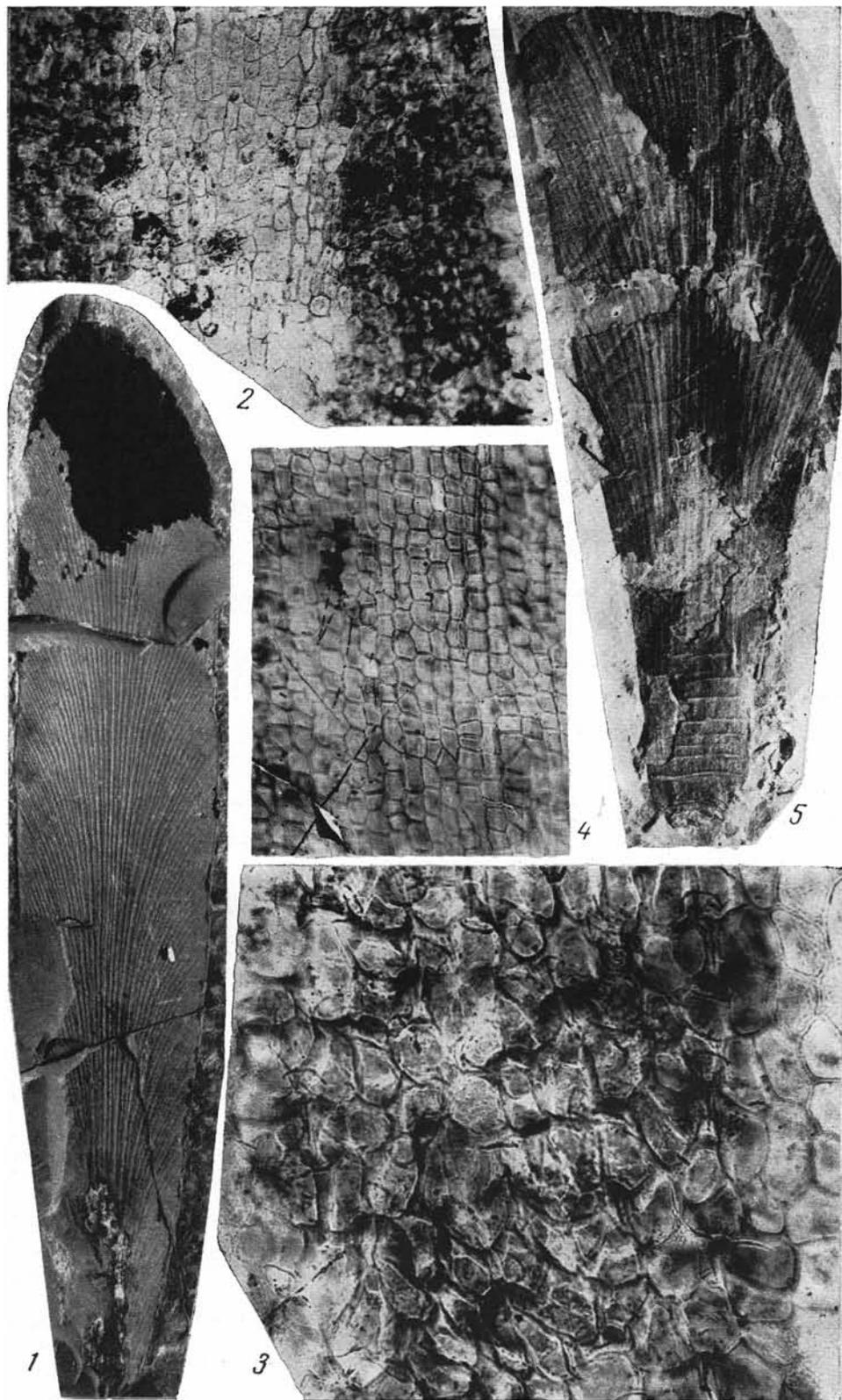
Tatarina sp. № 2

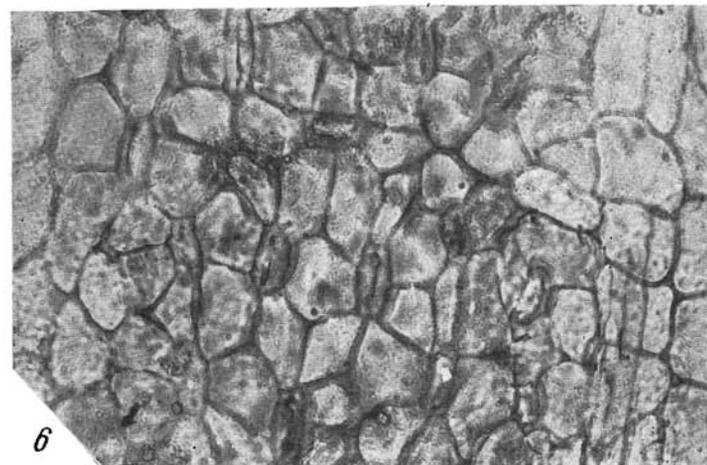
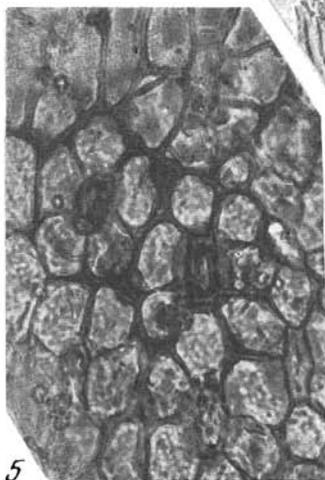
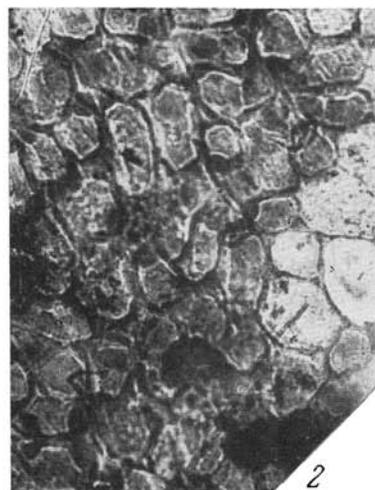
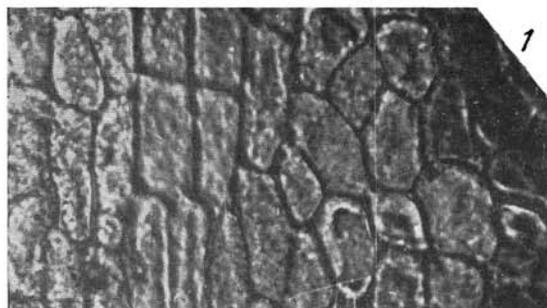
10. Общий вид прозрачной фитолеймы. Хорошо видна ложная средняя жилка и дихотомизирующие боковые жилки, $\times 3$. Правый берег Вязовского оврага в 1,5 км от дер. Вязовки (в 51 км на восток-юго-восток от Оренбурга); татарский ярус, верхняя пермь; экз. 3773/1648.

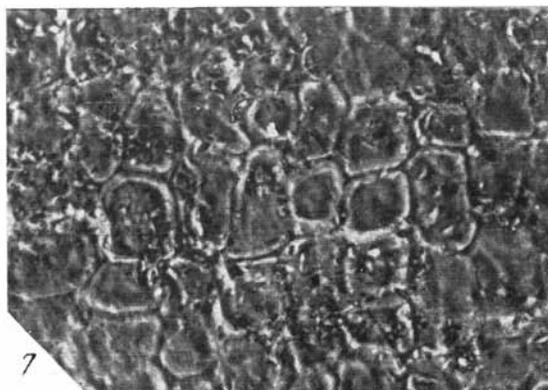
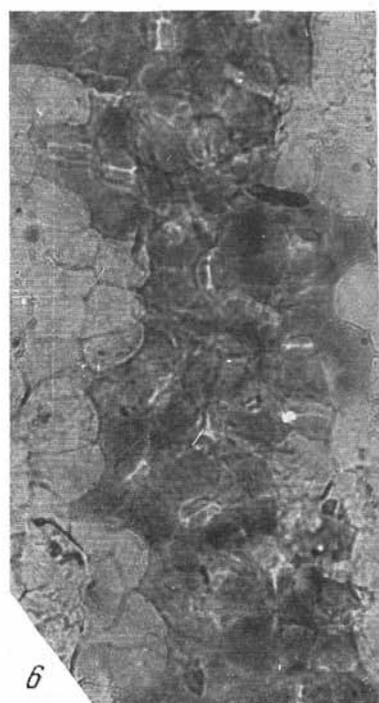
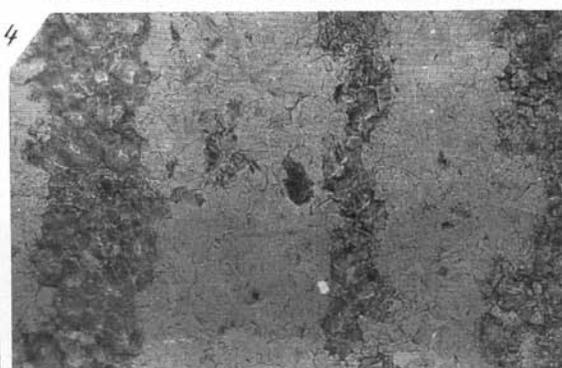
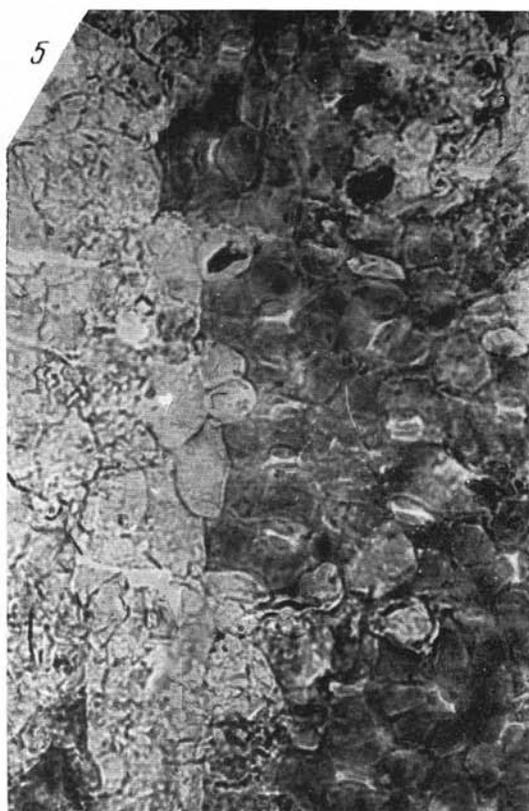
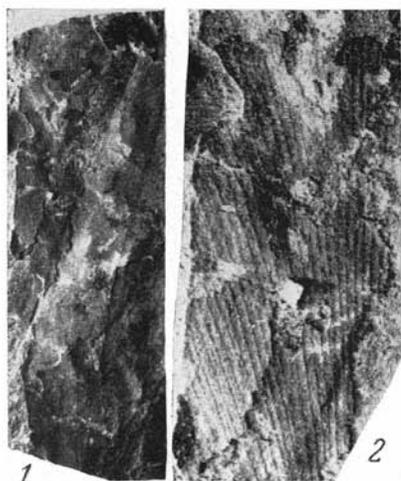
Т а б л и ц а V

Tatarina sp. № 1. Экземпляр и препарат 3765/93г-11.

1. Общий вид листа, $\times 3$. Кировская обл., в 20 км к северо-западу от г. Вохма, скв. 529, глубина 111,8 м; вятский горизонт, татарский ярус, верхняя пермь.
2. Противоотпечаток того же листа, $\times 3$.
3. Развертка кутикулы с обеими сторонами того же листа; слева верхняя сторона с полосой над ложной средней жилкой; справа нижняя сторона листа; $\times 5$.
4. Нижняя эпидерма под ложной средней жилкой, $\times 50$.
5. Верхняя эпидерма над ложной средней жилкой, $\times 50$.
6. Нижняя эпидерма между осью и краем листа, $\times 100$.
7. Верхняя эпидерма между осью и краем листа, $\times 100$.
8. Устьица на нижней стороне листа, из них нижнее с проксимальными папиллами на побочных клетках, $\times 300$.
9. Устьица на верхней стороне листа, видны проксимальные папиллы на побочных клетках, $\times 300$.
10. Устьица на нижней стороне листа, из них правое с тремя побочными клетками, $\times 300$.

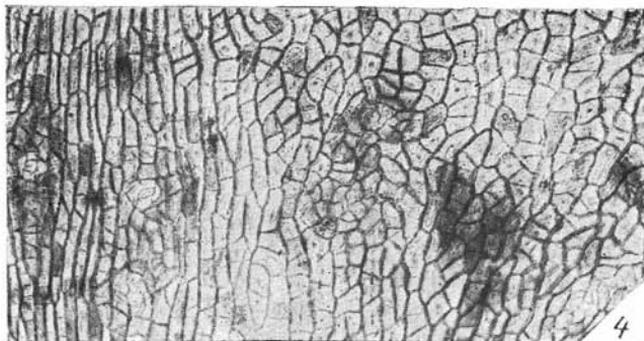








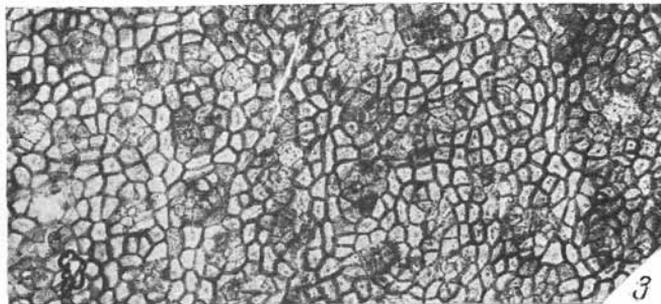
1



4

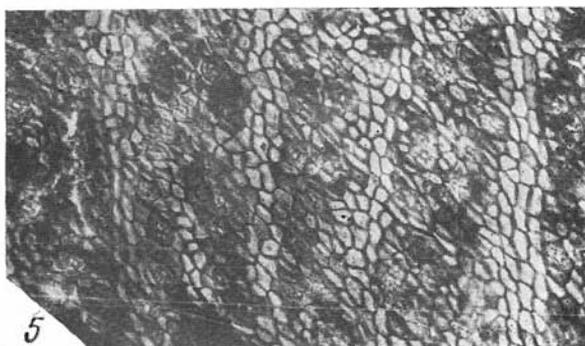


2



3

6



5



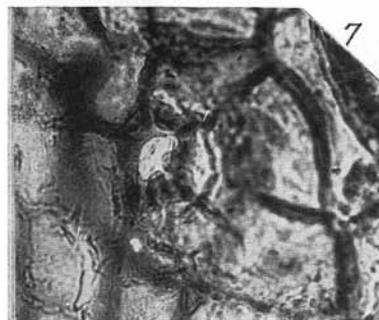
8



10

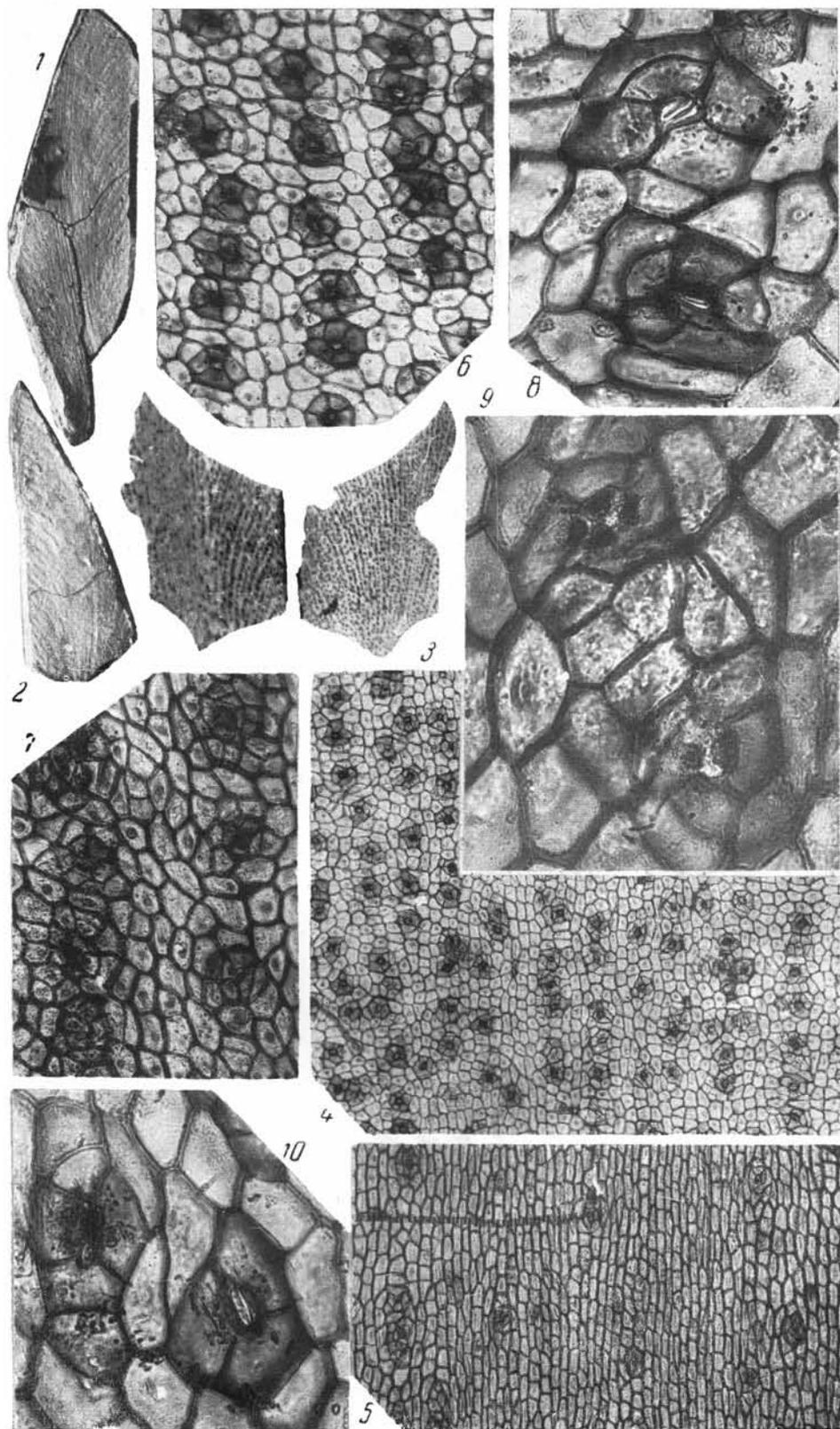


7



9





М. И. РАДЧЕНКО

НОВЫЙ РОД *NEUBURGIA*¹
В РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ
КАЗАХСТАНА

Раннекаменноугольные отложения Казахстана охарактеризованы в основном двумя флористическими комплексами: турне-визейским и визе-намюрским. Турне-визейская (имеется в виду раннее визе) флора представлена следующими видами: *Lepidodendropsis vandergrachtii* Jongm., Goth. et D., *Lepidodendropsis sigillarioides* Jongm., Goth. et D., *Lepidodendropsis* (?) *simorinii* sp. nov., *Lepidodendropsis bykovaе* sp. nov., *Lepidodendron volkmannianum* Sternb., *L. filiformis* sp. nov., *L. pseudokirghizicum*¹ sp. nov., *Caenodendron primaevum* Zal., *Porodendron olivieri* (Eichw.) Zal., *Dzungarodendron novikii* gen. et sp. nov., *Eolepidophloios* gen. et sp. nov., *Sphenophyllum tenerrimum* (Ett.) Stur; появляется *Asterocalamites scrobiculatus* (Schloth.) Zeill., реже представители родов *Cardiopteridium*, *Neurocardiopteris*, *Sphenopteridium*, *Rhodia* и *Neuburgia karatauensis* gen. et sp. nov. Этот комплекс флоры можно сопоставить с флорой кульма Мораво-Силезского кровельного сланца, о-ва Шпицбергена, слоев «Поконо» Северной Америки, низов карбона Китая и Испании, а также Урала, Подмосковного и Минусинского бассейнов, Галицийско-Волынской впадины, южной окраины Донецкого бассейна. Турне-визейская флора в Казахстане известна из отложений кетменской свиты Кетменского хребта, мукринской и карасайской свит Южной Джунгарии, кемельбекской свиты Северо-Восточного Прибалхашья, ашлярикской свиты Карагандинского бассейна и из Малого Каратау.

Визе-намюрский (позднее визе-намюр А) комплекс представлен: *Sublepidodendron obovatiformis* sp. nov., *Lepidodendron kirghizicum* Zal., *Caenodendron primaevum* Zal., *Lepidostrobus dzungaricum* sp. nov., *Belonophyllum kazakhstanicum* sp. nov., *Lepidostrobophyllum* sp., *Sphenophyllum tenerrimum* (Ett.) Stur, *Asterocalamites scrobiculata* (Schloth.) Zeill., *Mesocalamites cistiiformis* (Stur) Hirm., *M. bespalovii* sp. nov., *Sphenopteridium bifidum* L. et H., *Cardiopteris ligulaeformis* (Such.) Radtsch., *C. petiolaris* Radtsch., *Angaropteridium cardiopteroides* (Schm.) Zal., *Sphenopteris bermudensisformis* (Schloth.) Zeill., *Sph. fragilis* (Schloth.) Zeill., *Neuropteris antecedens* Stur, *N. pseudoheterophylla* Radtsch., *Cardioneura karagandensis* Zal., *C. microphylla* Radtsch., *Neurocardiopteris asiatica* Radtsch. и семенам птеридоспермов — *Hexagonocarpus*, *Holcospermum*, *Trigonocarpus*, *Samaropsis*. Вышеуказанный флористический комплекс сопоставляется с флорой визе-намюра А Западной Европы (Польши, Чехословакии,

¹ Род назван в честь М. Ф. Нейбург.

Бельгии, Голландии), Донецкого бассейна и, частично, с флорой острогской свиты Кузнецкого бассейна.

Визе-намюрский комплекс флоры известен из отложений карагандинской свиты Карагандинского бассейна, каркаралинской свиты Северо-Восточного Прибалхашья, алтынэмельской свиты Южной Джунгарии и Кетменского хребта.

Neuburgia karatauensis gen. et sp. nov. встречается в отложениях турне— раннего визе Малого Каратау Кетменского хребта вместе с *Porodendron olivieri* и *Belonophyllum* sp. В визе-намюрском флористическом комплексе *Neuburgia karatauensis* не встречена. По-видимому, этот род имеет узкое вертикальное распространение.

Как правило, в отложениях турне — раннего визе Казахстана ископаемые остатки папоротникообразных и птеридоспермов имеют очень плохую сохранность и в большинстве случаев вообще неопределимы, поэтому находка такого интересного растения, как *Neuburgia karatauensis*, очень важна.

Ниже приводится описание этого рода и вида.

РОД *NEUBURGIA* M. RADTSCHENKO, GEN. NOV.

Типовой вид. *Neuburgia karatauensis* sp. nov.¹

З а м е ч а н и е. Описываемое ископаемое растение представлено отпечатками основания вайи и фрагментов перьев первого, второго и третьего порядков с перышками различных контуров.

Все эти отпечатки относятся к одному роду по следующим причинам: 1) все фрагменты найдены в одном флористическом горизонте; 2) вайя, безусловно, сложноперистая, так как найдена ее дихотомирующая часть (табл. II, 6); 3) в общем контуре перышек улавливается постепенный переход от округлых нерассеченных перышек с зубчатыми краями через удлиненно-овальные перышки, рассеченные на лопасти, до линейно-рассеченных (табл. I, II). Систематическое положение рода остается пока неясным. Условно род *Neuburgia* относится к сем. Archaeopteridaceae.

Д и а г н о з. Вайя сложноперистая, вероятно, трехперистая. Рахис вайи толстый, продольно-бороздчатый, шириной до 12 мм,верху суживается до 4—5 мм. На некотором расстоянии от основания рахис дихотомирует. Перышки супротивные или почти супротивные, увеличиваются в размерах кверху. Контуров их различные в зависимости от того, к какой части вайи или пера они относятся. Чем ближе к верхушке, тем перышки более удлиняются и расширяются. Так, у основания вайи перышки округло-треугольные со слабозубчатыми краями, у перьев первого и второго порядков — удлиненно-овальные с зубчатыми краями и глубоко надрезанными лопастями, у перьев последнего порядка — глубоко надрезанные, до линейных сегментов. Перышки прикрепляются к рахису под острым углом при помощи черешковидного основания (4 мм длиной), избегающего на рахисе. Жилкование густое, веерное. Несколько жилок из черешка входят в перышко и, многократно дихотомируя (без срединной жилки), веерообразно расходятся к краям перышка, несколько отгибаясь. На 0,5 см края перышка приходится 18—20 окончаний жилок.

С р а в н е н и е. Род *Neuburgia* по строению вайи и морфологии перышек, вероятно, относится к древним папоротникам или птеридоспермам и полностью не похож ни на один из известных родов этих групп. Если же сравнивать отдельные части растения, то основание вайи *Neuburgia* несколько напоминает род *Anisopteris* Oberste-Brink, перья первого порядка похожи на некоторых представителей рода *Rhacopteris* Schimper, особенно *Rhacopteris asplenites* f. *elegans* Schimper в работе Потонье (Potonie, 1903),

¹ Видовое название от хр. Каратау.

перья предпоследнего порядка сходны с *Rhacopteris asplenites* f. *Busseana* (Gutbier) Schimper, наконец, перья последнего порядка напоминают представителей рода *Rhodea* Goepfert.

В понимании родов *Anisopteris* и *Rhacopteris* существует большая путаница. Название *Rhacopteris* Шимпер (Schimper, 1869) предложил для форм с разрезными симметричными перышками типа *Rhacopteris elegans* — *asplenites* Gutbier, довольно редко встречающихся в среднекаменноугольных отложениях. Штур (Stur, 1875) присоединил к этому роду нижнекаменноугольные формы, встречающиеся в большом количестве, отличие которых заключается в отчетливой асимметрии листовой пластинки (развита только верхняя половина) и меньшей изрезанности их краев. Особенную путаницу вносит отнесение к *Rhacopteris* нижнекаменноугольных форм с сильно изрезанными краями перышек, как, например, *Rhacopteris transitionis* (Ett.) Stur. Оберсте-Бринк (Oberste-Brink, 1914) выделил из рода *Rhacopteris* все эти нижнекаменноугольные формы, назвав их *Anisopteris*.

Род *Neuburgia* отличается от *Anisopteris* симметричными или почти симметричными перышками и сложноперистой вайей, а от *Rhacopteris* — веерным жилкованием при отсутствии срединной жилки и округлым, а не граненым рахисом.

Neuburgia karatauensis M. Radtschenko sp. nov.

Табл. I, II

Г о л о т и п. ИГН АН Каз. ССР, № 1057/134; Казахстан, хр. Малый Каратау, горы Улькун-Бурултау; турнейские отложения.

О п и с а н и е. В коллекции имеются многочисленные отпечатки и противоотпечатки фрагментов различных частей вайи и отдельных перышек, отнесенных автором к одному роду и виду. Таблицы I и II показывают фрагменты основания вайи и перьев первого, предпоследнего и последнего порядков.

На табл. I, 1, 2, изображено основание вайи с толстым продольно-штриховатым, расширяющимся книзу рахисом, толщина которого от 6 до 8 мм вверху и от 10 до 12 мм внизу.

Супротивные или почти супротивные перышки прикрепляются к рахису при помощи черешковидного основания (4 мм в длину и ширину).

Перышки почти симметричные или симметричные, от треугольно-округлых до почти округлых. Длина перышек варьирует от 10 до 30 мм, ширина от 7 до 22 мм, причем нижние перышки короче и шире. По направлению кверху размеры перышек увеличиваются. Края перышек слегка зазубрены. Жилкование веерное: несколько (две-три) толстых жилок выходят одновременно из черешка, а затем, отклоняясь к краям перышка и дихотомируя много раз, веерообразно расходятся. На 5 мм края перышка приходится 15—18 окончаний жилок.

На табл. I, 3, 4 и табл. II, 1, 2 изображены фрагменты перьев первого порядка. Расположение и прикрепление перышек остается то же, что и для основания вайи, но контуры перышек и их размеры меняются. Перышки становятся длиннее, края надрезаются глубже, переходя в лопасти (табл. II, 1), которые, в свою очередь, также имеют зубчатые края.

Размеры перышек следующие: длина 30—37 мм, ширина 15—30 мм. Жилкование несколько усложняется: от главных жилок ответвляются жилки в лопасти, которые затем дихотомируют в зубчатые края перышка.

Ширина рахиса перьев первого порядка от 3 до 5 мм.

На табл. II, 3 изображен фрагмент пера предпоследнего порядка с длинными перышками, очень глубоко надрезанными на три-четыре пары лопастей, которые, в свою очередь, еще разделены на два-три сегмента с зубчатыми краями. Это перо показывает переход от глубоко надрезанных лопастей

ных удлинненно-овальных перышек к узким линейным перышкам типа *Rhodea* (табл. II, 4, 5). Контуры перышек удлиняются, ширина их уменьшается (длина 35—42 мм, ширина 12—15 мм).

У перьев последнего порядка (табл. II, 4, 5) узкие, почти линейные перышки рассечены на три — пять пар клиновидных сегментов, в свою очередь еще дихотомирующих.

С р а в н е н и е. То же, что и для рода.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Турнейские и ранневизейские отложения Южного Казахстана.

М а т е р и а л: 235 фрагментов отпечатков и противоотпечатков основания вайи и перьев хорошей сохранности; горы Улькун-Бурултау, в районе угольных копей (сборы А. П. Солониновой и М. И. Радченко); хр. Кетмень (сборы Н. О. Чабдарова и В. Г. Севастьянова).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Н о в и к Е. О. 1952. Каменноугольная флора европейской части СССР. В кн.: «Палеонтология СССР», новая серия, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Р а д ч е н к о М. И. 1954. Нижнекаменноугольная флора карагандинской свиты Карагандинского бассейна. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР.
- Р а д ч е н к о М. И. 1956. Флора долиńskiej и тентской свит Карагандинского бассейна. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР.
- Р а д ч е н к о М. И. 1959. Палеофитологическое обоснование стратиграфии карбона Казахстана.—Изв. АН Каз. ССР, серия геол., вып. 4 (37).
- G o t h a n W. 1949. Die Unterkarbon-Flora der Dobrilugker Tiefbohrungen. Berlin, Akademie-Verlag.
- O b e r s t e - B r i n k K. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Farne und farnähnlichen Gewächse des Culms von Europa.—Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Berlin, 35, Teil I, H. 1.
- P o t o n i e H. 1903. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen-Reste. Lief. I. Berlin.
- S c h i m p e r W. Ph. 1869. Traité de paléontologie végétale, ou la flore du monde primitif T. I. Paris.
- S t u r g D. 1875. Die Culm-flora des mährisch-schlesischen Dachschieferes. Abhandl. geol. Reichsanstalt, Wien, 8, H. 1.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

1—4. *Neuburgia karatauensis* sp. nov.; Южный Казахстан, хр. Малый Каратау, горы Улькун-Бурултау, турнейские отложения.

1 — голотип № 1057/134, отпечаток фрагмента основания вайи с клиновидно-округлыми перышками; 2 — отпечаток фрагмента основания вайи с крупными округлыми перышками; экз. 1057/24; 3, 4 — отпечатки фрагментов перьев первого порядка с удлинненно-овальными перышками, с зубчатыми и лопастными краями; экз. 1057/21, 1057/2.

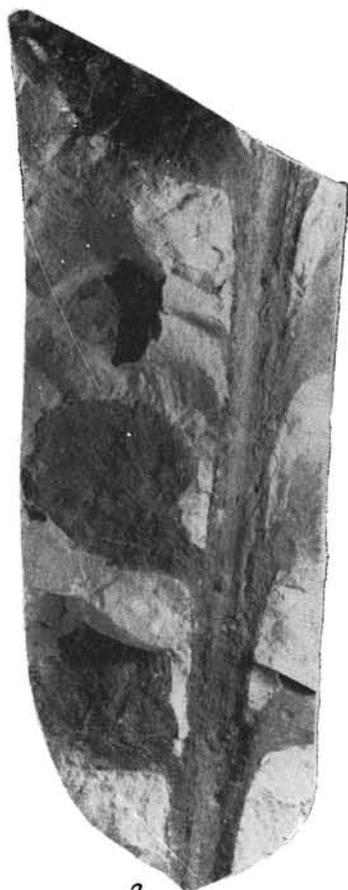
Т а б л и ц а II

1—6. *Neuburgia karatauensis* sp. nov.; Южный Казахстан, хр. Малый Каратау, горы Улькун-Бурултау; турнейские отложения.

1, 2. Отпечатки фрагментов перьев первого порядка с лопастными перышками; экз. 1057/24; 1057/25; 3 — отпечаток фрагментов перьев предпоследнего порядка с длинными, глубоко расщепленными перышками; экз. 1057/4; 4, 5 — отпечатки фрагментов перьев последнего порядка с линейными перышками; экз. 1057/5, 1057/9; 6 — отпечаток дихотомирующего рахиса; экз. 1057/29.



1



2



3



4



СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
С. В. Мейен. О некоторых проблемах в изучении птеридоспермов	7
М. П. Долуденко. О соотношении родов <i>Pachypteris</i> и <i>Thinnfeldia</i>	14
И. А. Добрускина. Род <i>Scytophyllum</i> (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение)	35
С. В. Мейен, А. В. Мигдисова. Эпидермальное исследование ангарских <i>Callipteris</i> и <i>Compsopteris</i>	59
С. В. Мейен. О роде <i>Zamiopteris</i> Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами	85
М. И. Радченко. Новый род <i>Neuburgia</i> в раннекаменноугольных отложениях Казахстана	105

CONTENTS

Foreword	5
S. V. Meyen. On some problems in Pteridosperms investigations	7
M. P. Doludenko. On the relation of genera <i>Pachypteris</i> and <i>Thinnfeldia</i>	14
I. A. Dobruskina. Genus <i>Scytophyllum</i> (morphology, epidermal structure and systematical position)	35
S. V. Meyen, A. V. Migdisova. Epidermal studies of Angara <i>Callipteris</i> and <i>Compsopteris</i>	59
S. V. Meyen. On the genus <i>Zamiopteris</i> Schmalhausen and its relation to some adjacent genera	85
M. I. Radtschenko. The new genus <i>Neuburgia</i> in the Lower Carboniferous of the Kazakhstan	105

Коллектив авторов

Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя

Труды ГИН, вып. 190

Утверждено к печати

*Ордена Трудового Красного Знамени
Геологическим институтом
АН СССР*

Редактор издательства *И. Ю. Долгушин*
Технические редакторы *И. Н. Жмуркина, Ф. М. Хенох*

Сдано в набор 8/XII 1969 г. Подписано к печати 27/VIII
1969 г. Формат 70×108^{1/16}. Бумага № 2 Усл. печ. л. 13,15.
Уч.-изд. л. 12,3 Тираж 800 экз. Т-10569. Тип. зак. 1833.

Цена 1 р. 23 к.

Издательство «Наука»

Москва К-62, Подсосенский пер., д. 21

2-я типография издательства «Наука»
Москва Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЕ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
18	7 св.	(рис. 1—3) <i>P. lanceolata</i> (Thomas, 1954)	<i>P. lanceolata</i> (Thomas, 1954, рис. 1—3)

