

# Морфология и систематическое положение стробилов *Pholidophyllum ornatum* Zalessky из кунгура Среднего Приуралья

И.А. Игнатьев

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7  
ignatievia@ginras.ru

Рассмотрены строение и систематическое положение дисперсных стробилов *Pholidophyllum ornatum* Zalessky из кунгурских отложений Среднего Приуралья. Они состояли из уплощенного пучка семяножек и фуникулодиев (стерильных придатков, морфологически сходных с семяножками), отходивших от расширенного, желваковидного основания, которое, по всей видимости, прикреплялось к несущей оси. На верхней (абаксиальной) стороне пучка располагались неветвящиеся семяножки, несшие по 1 семени, прикреплявшемуся субапикально к их нижней поверхности. На адаксиальной стороне пучка располагались фуникулодии. Сходство со стробилами *Gaussia* Neuburg позволяет сближать *P. ornatum* с ангарскими кордаитовыми растениями из семейств Vojnovskyaceae и Ruffliaceae.

## Введение

Род *Pholidophyllum* с единственным видом *P. ornatum* установлен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937, с. 81, рис. 47] по единственному отпечатку из кунгурских отложений Среднего Приуралья. Правильно распознав, что перед ним остатки фруктификации, М.Д. Залесский ошибочно интерпретировал ее морфологию (рис. 1).

Он дал следующий диагноз *P. ornatum* (в пер. с франц.): «Отпечаток чешуевидного листа округленного спереди и клиновидно сужающегося к основанию, длиной 23 мм и шириной 21 мм в средней части, с неправильно зазубренным или зубчатым передним краем и овальной выемкой в клиновидном основании, которая заставляет предполагать, что оставлена скрытой в породе осью побега, которая несла этот чешуевидный лист. По отпечатку листа проходят частые, отделенные друг от друга промежутками жилки, веерообразно расходящиеся от выемки и дихотомизирующие 2 или 3 раза; между последними отпечаток несет местами на передней половине листовой пластинки округлые углубления в породе, достигающие диаметра 1 мм и соответствующие, вероятно, местам, где к листу прикреплялись репродуктивные органы (микроспорангии). Что касается их характера, отпечаток об этом не дает, однако, никаких указаний».

Систематическое положение *P. ornatum* М.Д. Залесский определял как *incertae sedis*.

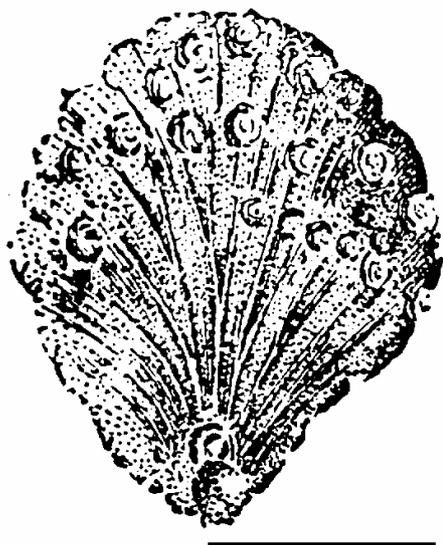
Три десятилетия спустя С.В. Мейен [1982a; Meyen, 1982], изучив основные типы мужских и женских фруктификаций ангарских кордаитовых растений, в том числе *Gaussia* Neuburg, пришел к выводу, что *P. ornatum* являются дисперсными стробилами с опавшими семенами, у которых, в отличие от *Gaussia*, семяножки развивались преимущественно с одной стороны фруктификации, образуя асимметричную зонтиковидную структуру. На основании сходства с *Gaussia* С.В. Мейен отнес *P. ornatum* к выделенному им порядку Cordaitanthales [Мейен, 1987]. Эта точка зрения на морфологию и систематическое положение *P. ornatum* нашла отражение в статье [Ignatiev, Meyen, 1989, p. 322]. Безвременная кончина помешала С.В. Мейену заново описать эти интересные фруктификации, как он планировал. По выраженному им незадолго до кончины желанию автор исполняет это.

## Материал и методика изучения

Остатки *P. ornatum* известны из двух географически и стратиграфически сближенных местонахождений, которым для сокращения последующих ссылок присвоены условные названия (рис. 2).

1. «Красная Глинка» – Среднее Приуралье, правый берег р. Барда, в 1,3 км выше моста у д. Матвеево (типовой материал М.Д. Залесского).

2. «Чекарда» – там же, левый берег р. Сылва, непосредственно ниже устья р. Чекарда (матери-



**Рис. 1.** *Pholidophyllum ornatum* Zalesky, голотип; местонахождение «Красная Глинка»; длина линейки 1 см (по [Zalesky, 1937])

ал из коллекций С.В. Мейена; собран в 1959–1960 годах палеознтологом А.Г. Шаровым).

Стратиграфическое положение местонахождений рассмотрено в работе [Meуen, 1997, р. 356–358, fig. 2]. «Красная Глинка» относится к верхней части лекской свиты филипповского горизонта кунгурского яруса, а «Чекарда» приурочена к вышележащей кошелевской свите иренского горизонта кунгура [Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала..., 1980].

Материал представлен двумя отпечатками стробиллов хорошей сохранности с опавшими семенами, на которых местами сохранилась углестая фитолейма. Они были изучены под микроскопом МБС-9.

Мацерация фитолеймы проводилась по стандартной методике в смеси Шульце. Полученная кутикула изучалась под световым микроскопом Amplival.

Рисунки изготовлены с помощью окуляра с сеткой.

Оригиналы к настоящей статье хранятся в Геологическом институте РАН (далее – ГИН), колл. №3737.

### Терминология

Ниже при описании *P. ornatum* используется морфологическая терминология, предложенная для фруктификаций голосеменных растений С.В. Мейеном [1982а, б, 1987; Meуen, 1982, 1984, 1997]. Любая семяносная структура называется *полиспермом* (традиционные синонимы – жен-

ская шишка, мегастробил). Подобно цветкам и соцветиям покрытосеменных растений, полиспермы бывают *простые* и *сложные* (объединяющие простые полиспермы в более сложно устроенную репродуктивную структуру).

Отдельное семя с семяножкой носит название *моносперм* (соответствует «семенной чешуе» или «мегаспорофиллу» в терминах Р.Флорина [Florin, 1938, 1951]). Если семяножка редуцирована, семена называются *сидячими*.

Морфологически сходные с семяножками стерильные придатки, которые могут нести недоразвитый семенной рубец, по аналогии со стаминодиями цветковых растений называются *фуникулодиями* [Meуen, 1997, р. 363].

### Описание

#### Род *Pholidophyllum* Zalesky, 1937, emend. nov.

**Типовой вид** – *P. ornatum* Zalesky.

**Измененный диагноз.** Простые полиспермы, состоящие из дорсовентрально уплощенного пучка семяножек и фуникулодиев, которые отходят от укороченного основания. В плане пучок округлого или обратнойцевидного очертания, длиной 20–25 мм и шириной 18,6–21 мм в наиболее широкой части. Придатки числом от 50 до 70 расположены по низкой спирали друг над другом. Их длина уменьшается к нижней (вентральной) стороне полисперма. В верхней (дорзальной) части пучка располагаются семяножки, а в нижней (вентральной) – фуникулодии. Семяножки уплощенные, слабо расширяющиеся к верхушке, шириной 1,5–2,5 мм в наиболее широкой части. Концы семяножек закругленные или расширенные с закругленным дистальным краем и треугольными боковыми выростами. Семенной рубец отчетливый, тангентальновытянутый или более изометричного очертания располагается на нижней (абаксиальной) стороне у дистального края верхушки семяножки. Семяножки дуговидно изогнуты к краям полисперма. Фуникулодии уплощенные, прямые или слабо изогнутые к краям полисперма, имеют стержневидное очертание или слегка расширяются к закругленной верхушке. На абаксиальной стороне фуникулодиев у их дистального края порой наблюдается недоразвитый семенной рубец. На семенных рубцах иногда просматривается рубчик проводящего пучка. Поверхность семяножек и фуникулодиев покрыта тонкими продольными складками.

**Emended diagnosis.** Simple polysperms consisting of dorsoventrally flattened cluster of seed-stalks and funiculodia, spreading from shortened base. The

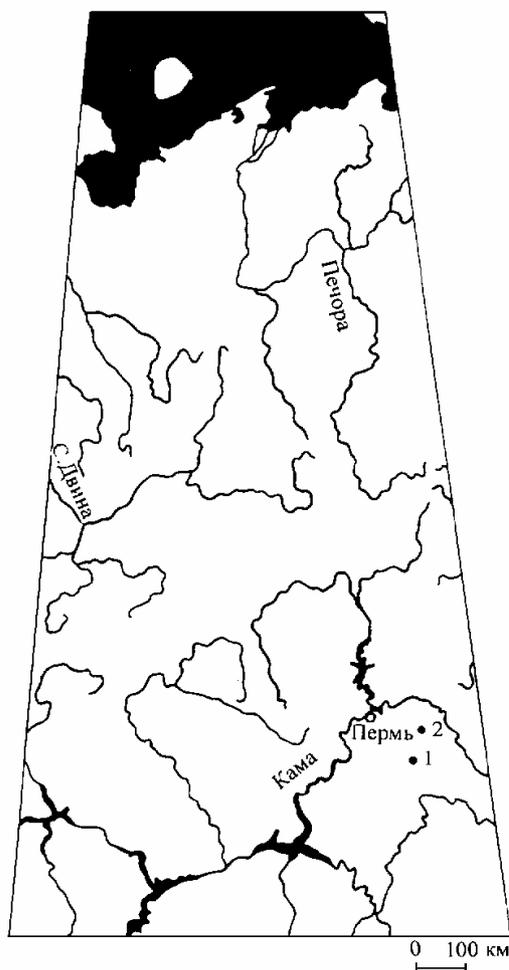


Рис. 2. Географическое положение местонахождений *Pholidophyllum ornatum* Zalessky: 1 – «Чекарда», 2 – «Красная Глинка»

cluster rounded or obovate in outline, 20–25 mm length and 18.6–21 mm width in the largest part. The 50–70 appendages are disposed in low spiral one above another. Their length decreases toward the lower (ventral) side of polysperm. In the upper (dorsal) part of polysperm the seed-stalks are disposed, in the lower (ventral) one funiculodia. Seed-stalks flattened, slightly enlarged to the apex, 1.5–2.5 mm wide in the largest part. The seed-stalk apices rounded or enlarged with rounded distal border and triangle lateral projections. Seed-scar distinct, tangentially elongated or more isometric in outline, situated on the lower (abaxial) side near distal edge of seed-stalk apex. Seed-stalks bend to the polysperm margins. Funiculodia flattened, straight or slightly curved to the polysperm border. They are rachis-like in outline or gently enlarge to the rounded apex. Funiculodium distal edge sometimes bears reduced seed-scar. On the seed-scar, a rib of vascular bundle may be observed. Seed-stalks and funiculodia surface is covered by fine longitudinal wrinkles.

**Замечания.** А.Б. Доуэльд и С.В. Наугольных [2002; Doweld, Naugolnykh, 2002] ввели новое

родовое название *Scirostrobis* Doweld et Naugolnykh, замещающее *Pholidophyllum* Zalessky, на том основании, что последнее является поздним омонимом родового названия современного цветкового растения из семейства бромелиевых. В то же время Международный кодекс ботанической номенклатуры, на который они ссылаются, является не юридическим законом, а лишь широкой конвенцией исследователей с целью обеспечения стабильности в наименовании таксономических групп. Кодекс лишь средство для поддержания такой стабильности, которая должна рассматриваться как цель и как таковая обладать приматом над средством. Номенклатурная стабильность определяет необходимость и границы применения Кодекса, а не наоборот. Соответственно, если последовательное применение Кодекса ведет к дестабилизации номенклатуры, в зависимости от обстоятельств, можно исходить не из буквы Кодекса, а из номенклатурной целесообразности. В случае с *Pholidophyllum* существование двух омонимов, очевидно, не ведет к ошибкам или неясностям, не вносит путаницы. Соответственно в настоящей статье в целях обеспечения стабильности палеоботанической номенклатуры для описываемых остатков использовано традиционное название *Pholidophyllum* Zalessky, 1937.

***Pholidophyllum ornatum* Zalessky, 1937, emend. nov.**

Табл. 1, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1, 2

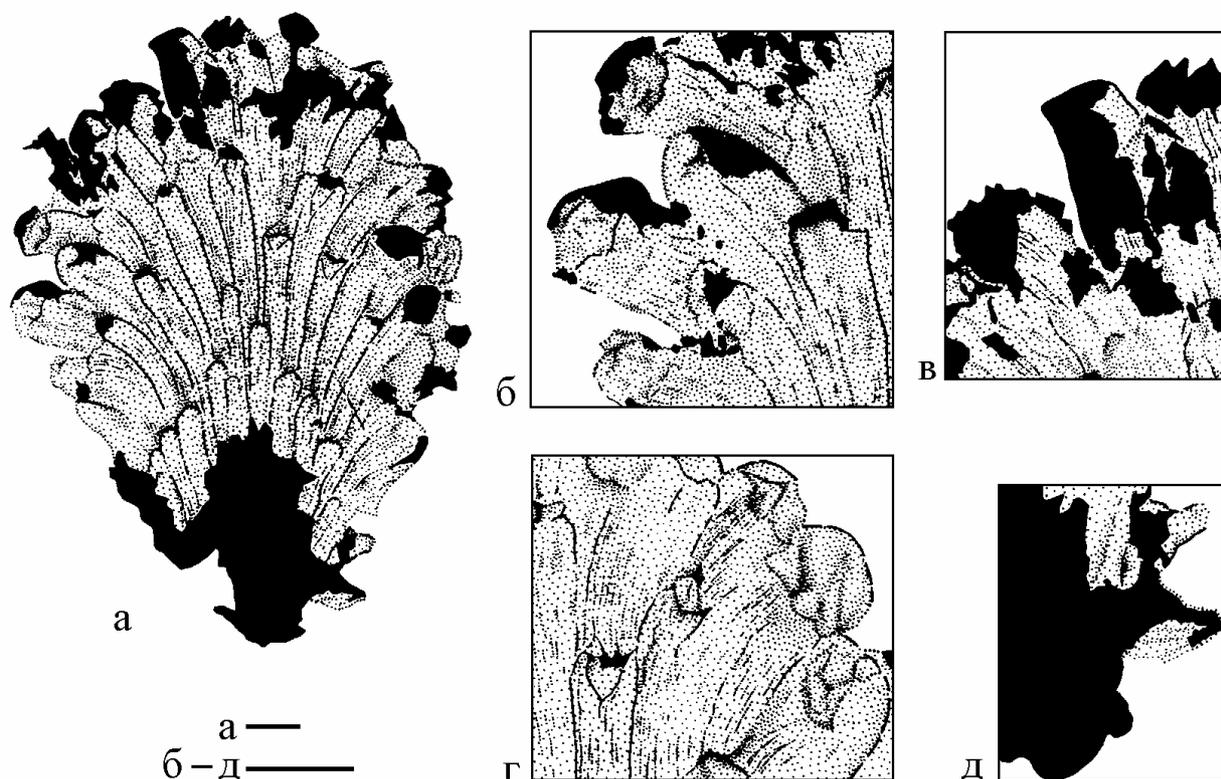
*Pholidophyllum ornatum*: Zalessky, 1937, с. 81, рис. 47; Игнатьев, Мейен, 1986, с. 17; Игнатьев, 1988, с. 1–20, табл. 1, 1–5; рис. 1–4; Наугольных, 1998, с. 119–120, рис. 73.

**Неотип** – Геологический институт РАН, экз. №3737/57 (табл. 1, фиг. 1; рис. 3); местонахождение «Чекарда».

**Neotype** – Geological Institute of RAS, spec. №3737/57 (pl. 1, figs. 1; text-fig. 3); Middle Fore-Urals, left bank of the Sylva river directly downstream the mouth of Chekarada river; Koshelevskaya suite, Iren'sky Horizon, Kungurian stage, Lower Permian.

**Измененный диагноз.** Как для рода.

**Описание.** Оба изученных экземпляра имеют сходное строение, легко идентифицируемое с изображением типового материала *P. ornatum*, описанного М.Д. Залесским, что дает основание отнести их к этому роду и виду (табл. 1, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1–2; рис. 3–4). Они представлены отпечатком уплощенного, округлого или обратнойцевидного очертания в плане пучка удлиненных придатков, отходящих от утолщенного,



**Рис. 3.** *Pholidophyllum ornatum* Zalessky, неопин №3737/57: а – общий вид отпечатка нижней (вентральной) стороны полисперма с опавшими семенами; видна уходящая в породу углистая фитолейма его расширенного основания; более длинные семяножки на верхней (дорсальной) стороне фруктификации отпечатались лишь апикальными частями; б–г – концы семяножек с семенными рубцами; д – фуникулодии в основании полисперма; местонахождение «Чекарда»; длина линейки 2 мм

желвакообразного основания и располагающихся в несколько слоев друг над другом.

На основании морфологического сходства с боковыми придатками полиспермов *Gaussia* более длинные придатки *P. ornatum* интерпретированы как семяножки, а более короткие – как фуникулодии.

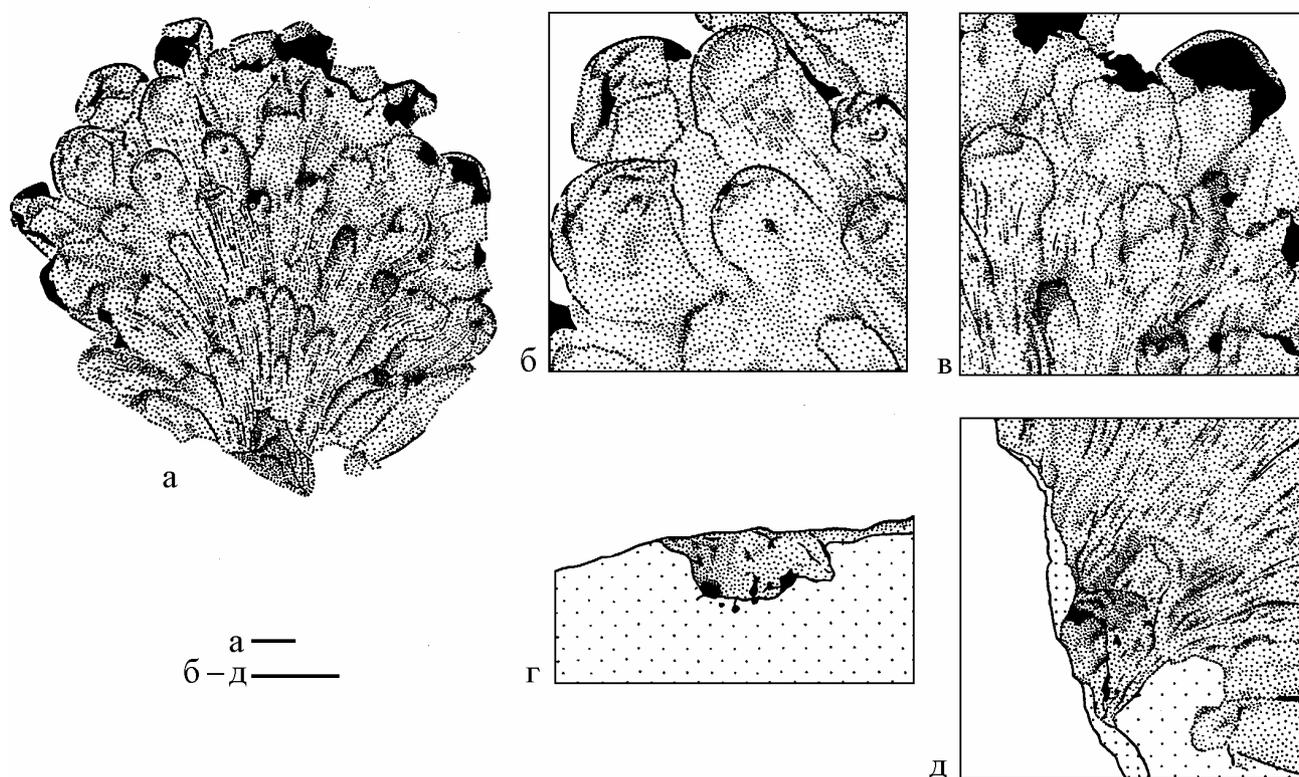
На гомологизации с *Gaussia* основывается и определение сторон полиспермов *P. ornatum*. Сторона пучка, на которой находятся семенные рубцы, сопоставляется с нижней стороной «зонтика» *Gaussia*, на которой также располагаются рубцы от опавших семян, и считается нижней (вентральной). Соответственно та сторона семяножек *P. ornatum*, на которой расположен семенной рубец, называется *адаксиальной*, а противоположная ей сторона – *абаксиальной*.

Семяножки *P. ornatum* располагаются на дорсальной стороне в самых верхних 3–4 слоях. Они отпечатались апикальными частями на тем большем протяжении, чем более верхнее положение занимают. В плане семяножки дуговидно изогнуты к краям полисперма. Фуникулодии в 2–3 раза короче семяножек. Таким образом, семена развива-

лись преимущественно по краю фруктификации, образовав имеющую в плане подковообразное очертание семяносную зону. Внутри этой зоны более компактное расположение семян наблюдается по краю полисперма (табл. 1, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1; рис. 3, а; 4, а). Гребни, разделяющие отпечатки соседних семяножек и фуникулодиев, были ошибочно интерпретированы М.Д. Залесским как дихотомизирующие жилки (ср. рис. 1 и 3, а; 4, а).

В расположении придатков просматриваются ряды располагающихся друг над другом семяножек и фуникулодиев, соответствующие ортостихам форм типа *Krylovia* Chachlov или *Gaussia*, характеризующихся спиральным расположением придатков (табл. 1, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1; рис. 3, а; 4, а). Слабая выраженность этих рядов у *P. ornatum*, вероятно, связана с редукцией оси полисперма и односторонним развитием придатков, что привело к нарушению эквидистантности в расположении последних. Отчасти она может быть обусловлена и взаимным смещением придатков при захоронении.

Семяножки уплощенные, слабо расширяющиеся к верхушке. Концы семяножек закруглен-



**Рис. 4.** *Pholidophyllum ornatum* Zalessky, экз. №3737/39: а – общий вид отпечатка нижней (вентральной) стороны полисперма с опавшими семенами; б–в – концы семяножек с семенными рубцами, на которых иногда просматривается рубчик проводящего пучка (б); г–д – основание полисперма, вид со стороны несущего побега (г) и в плане (д); фитолейма основания сколота и выкрошена; видно, что придатки отходят от его верхней части уплощенным пучком; местонахождение «Чекарда»; длина линейки 2 мм

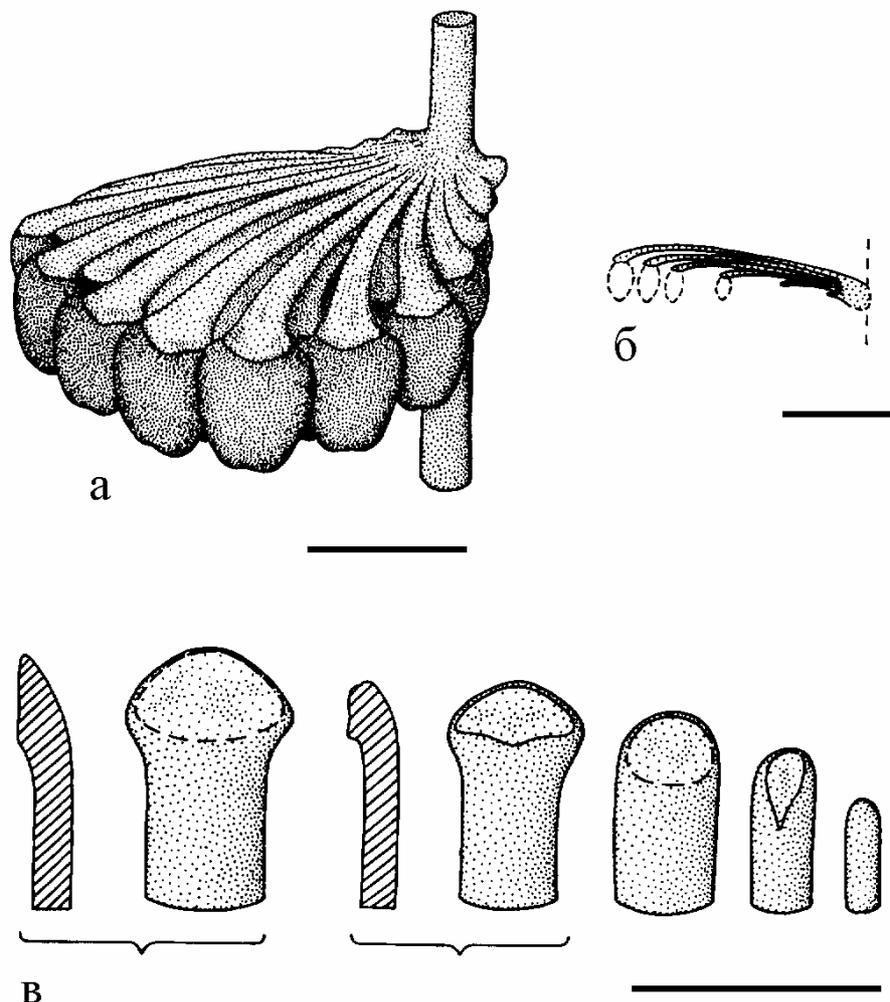
ные (рис. 3, б, г; 4, б) или расширенные с округлым дистальным краем и треугольными боковыми выростами (рис. 3, б, в; 4, б, в). Семенной рубец располагается, на уплощенной абаксиальной поверхности семяножек. Его отчетливый дистальный край почти совпадает с краем верхушки семяножки (рис. 3, б, г; 4, б) или отделен от нее узким ободком (рис. 4, б). Проксимальный край семенного рубца ясно выраженный (рис. 3, б, г), либо поверхность рубца плавно переходит в поверхность семяножки (рис. 4, б, в). Поверхность семенного рубца покрыта грубыми, разноориентированными складками (рис. 3, г; 4, б). У экземпляра, изображенного на рис. 4, на некоторых семенных рубцах наблюдается мелкое (диаметром 0,2–0,3 мм) вздутие с точечным углублением в центре (табл. 2, фиг. 1; рис. 4, а, б), которое, вероятно, соответствует рубчику проводящего пучка. Отсутствие этого признака у остальных семяножек указанного полисперма, а также на другом изученном экземпляре (рис. 3) связано, вероятно, с сохранностью.

Смещение семенного рубца на абаксиальную сторону семяножек у *P. ornatum* связано, скорее

всего, с уплощением последних, а не является результатом более глубокого морфологического преобразования, приводящего к смене апикального прикрепления семян на абаксиальное – процесса, известного в эволюции позднепалеозойских хвойных [Meuен, 1997].

Фуникулодии уплощенные, стержневидного очертания или слабо расширяющиеся к закругленной верхушке, на которой иногда наблюдается недоразвитый семенной рубец (табл. 1, фиг. 1; рис. 3, а; 4, а). В плане они прямые или слабо изогнуты к краям полисперма.

Очертания концов семяножек и семенных рубцов меняются при переходе ко все более вентрально расположенным семяножкам и далее к фуникулодиям (рис. 5, в). У наиболее длинных семяножек, расположенных на дорсальной стороне *P. ornatum*, семенные рубцы тангентально вытянутые, а концы с треугольными боковыми выростами (рис. 3, б; 4, б; 5, в, первая и вторая фигуры слева). Семенные рубцы более вентрально расположенных семяножек изометричнее, иногда немного вытянутые радиально; концы этих семяножек закругленные, без боковых выростов (рис. 3, г; 5, в, третья фигура



**Рис. 5.** *Pholidophyllum ornatum* Zalessky: а – реконструкция полисперма в прикреплении к несущему побегу; б – схематический продольный срез полисперма и части оси несущего побега; срастание полисперма с побегом и семена в прикреплении показаны условно; в – изменчивость строения верхушки боковых придатков в ряду от наиболее развитых семяножек на верхней (дорсальной) стороне полисперма к фуникулодиям на его нижней (вентральной) стороне (слева направо); придатки показаны с абаксальной стороны, отчетливо выраженный край семенного рубца (рубцы покрыты менее густой точкой) показан сплошной линией, постепенно переходящий в поверхность семяножки – пунктирной, продольные сечения семяножек (первая и вторая фигуры слева) заштрихованы; длина линейки 1 см (а, б), 5 мм (в)

слева). Размеры семенных рубцов постепенно уменьшаются к вентральной стороне фруктификации, вплоть до полного исчезновения рубца (рис. 5, в). Если верно, что величина семенных рубцов соответствует размерам и степени зрелости опавших семян, можно заключить, что у *P. ornatum* наиболее крупные и зрелые семена располагались по краю полисперма, а во внутренней части семяночной зоны находились менее развитые и abortивные семена (рис. 5, в).

Вопрос о наличии у *P. ornatum* не срастающейся с несущим побегом оси, как предполагалось ранее [Ignatiev, Meyen, 1989, p. 322], остается открытым. Чтобы утверждать это, необхо-

димо, по крайней мере, убедиться в том, что проксимальная поверхность утолщения, от которого отходят семяножки и фуникулодии, не является поверхностью отрыва, образовавшейся при травматическом отделении полисперма от несущего побега. Последнее можно было бы считать доказанным, если бы на указанной поверхности удалось обнаружить хотя бы редуцированные боковые придатки. У экземпляра, изображенного на рис. 4, фитолейма утолщения выкрошилась и видно, что боковые придатки сконцентрированы в его верхней части (рис. 4, г, д), а проксимальная часть утолщения не сохранилась. У другого экземпляра (рис. 3, а, д) препарирование не вы-

явило на обращенной к несущему побегу стороне утолщения каких-либо придатков. Не следует забывать и об описанной М.Д. Залесским [Zallessky, 1937, с. 81] «овальной выемке в клиновидном основании, которая заставляет предполагать, что она оставлена скрытой в породе осью побега, которая несла этот чешуевидный лист». У изображенного в протологе экземпляра *P. ornatum* [Zallessky, 1937, рис. 47] с «овальной выемкой» (рис. 1, а), о которой упоминает М.Д. Залесский, соединяется еще одна выемка, расположенная дистальнее (рис. 1, б). Нельзя исключить, что последняя находится на месте выкрошившейся фитолеймы утолщения, от которого отходят придатки, как у экземпляра, изображенного на рис. 4, г, д, а «овальная выемка» М.Д. Залесского действительно оставлена «скрытой в породе осью побега», то есть осью сложного полисперма или иного несущего побега.

На рис. 5, а изображена реконструкция *P. ornatum* с семенами в прикреплении. Семена условно показаны ориентированными главной плоскостью тангентально по отношению к предполагаемой оси побега, несшего фруктификацию. Основанием к этому послужила тангентальная вытянутость семенных рубцов у семяножек *P. ornatum* по отношению к указанной оси.

Семена *P. ornatum* достоверно неизвестны, потому на реконструкции они изображены условно. С.В. Наугольных [1998, рис. 71, А, С] изобразил мелкое окрыленное семя типа *Sylvella* Zallessky, которое, по его мнению, могло находиться в прикреплении к полисперму *Pholidophyllum*, но не обосновал своего предположения.

Кутикула семяножек *P. ornatum* тонкая, границы клеток практически неразличимы. После удаления аммиаком продуктов окисления фитолеймы семяножек в смеси Шульце остается не отделимая от кутикулы масса довольно толстых клеточных стенок, принадлежавших, вероятно, субэпидермальной механической ткани. На месте семенного рубца кутикула отсутствует, что подтверждает принятую интерпретацию морфологической природы этого образования. По краю рубца наблюдается кутикулярное утолщение (табл. 2, фиг. 2, показано стрелкой).

С.В. Наугольных [1998, табл. XXVIII, фиг. 5–6] привел без описания и указания местоположения фотографии двух участков мацерата фитолеймы *P. ornatum*, на которых видны изометричного очертания клетки с утолщенными стенками; местами эти клетки образуют ряды. Вполне вероятно, однако, что клетки эти принадлежат указанной выше субэпидермальной механической ткани семяножек.

**Типификация.** Типовой материал *P. ornatum* утрачен и, вероятно, навсегда: многие коллекции М.Д. Залесского погибли во время Второй мировой войны [Криштофович, 1949]. Среди образцов, переданных в ГИН родственниками М.Д. Залесского после его кончины, остатков *P. ornatum* не оказалось. В соответствии со статьями 9.6 и 9.11 Международного кодекса ботанической номенклатуры [2001], в качестве неотипа *P. ornatum* предлагается экз. №3737/57 (табл. 1, фиг. 1; рис. 3).

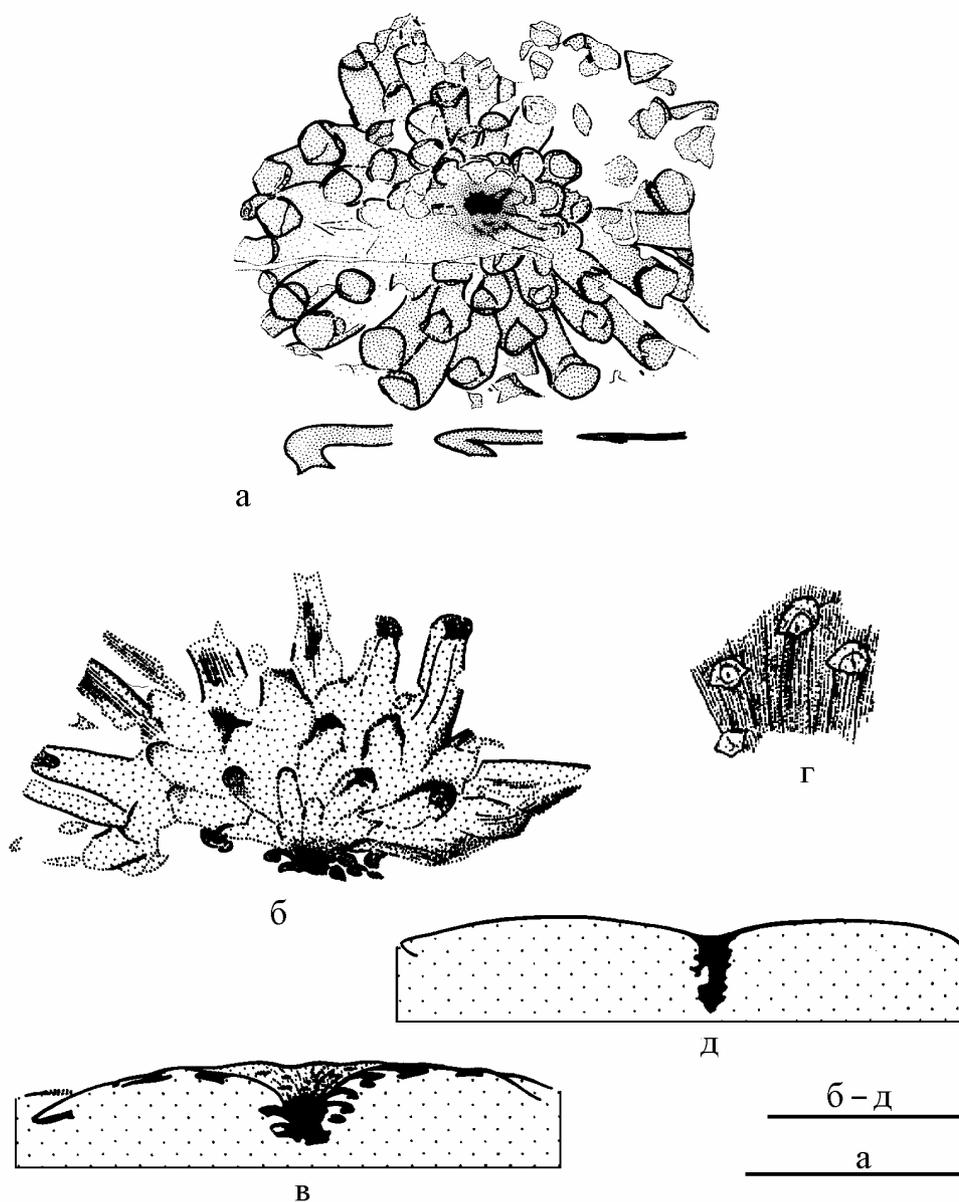
**Сравнение.** От всех описанных родов женских фруктификаций ангарских кордаитовых *Pholidophyllum* отличается билатерально-симметричным расположением придатков и редуцированной осью полисперма.

Полиспермы *Krylovia*, *Vojnovskya* Neuburg, *Pukhontella* Ignatiev [Игнатъев, 1988], *Suchoviella* Ignatiev et S.Meyen [Игнатъев, Мейен, 1986; Ignatiev, Meyen, 1989] и полиспермы с семенами *Bardocarpus depressus* (Neuburg) Neuburg [Мейен, 1982а, б] имели, в отличие от *P. ornatum*, удлиненную ось и короткие семяножки, а *Suchoviella* еще и обертку из стерильных чешуй типа *Leprophyllum* Zallessky в основании оси. Наличие такой обертки предполагается и у полиспермов с семенами *B. depressus* [Мейен, 1987, рис. 59, з].

У *Vojnovskya* на верхушке полисперма имелся пучок удлиненных стерильных чешуй и крыловидный стерильный придаток в основании его оси [Мейен, 1982а, б; Meyen, 1982], отсутствующие у *P. ornatum*.

Описываемый род наиболее сходен с родом *Gaussia* из средне-верхнекаменноугольных и пермских отложений Ангариды. Основные отличия касаются строения оси и характера расположения придатков.

Простые кистевидные полиспермы *Gaussia* состояли из укороченной, обратноконической оси, на которой по спирали располагались удлиненные семяножки и укороченные фуникулодии. Ось полисперма прикреплялась основанием к несущему побегу. Длина придатков увеличивалась к верхушке полисперма. У *G. cristata* Neuburg это увеличение происходило постепенно, короткие семяножки в основании полисперма иногда несли abortивные семена (рис. 6, а–в). У типового вида *G. scutellata* Neuburg удлиненные семяножки сконцентрированы на верхушке полисперма, остальная часть оси покрыта короткими выростами (рис. 6, д). Семяножки отгибались к основанию полисперма и несли на конце отчетливый семенной рубец (рис. 6, а–б, д). В отличие от этого, у *P. ornatum* семяножки и фуникулодии отходили уплощенным пучком от желвакообразного утолщения, возможно, сраставше-



**Рис. 6.** Полиспермы *Gaussia cristata* Neuburg (а–в) и *G. scutellata* Neuburg (г–д): а – экз. №2496/208-1, вид с нижней (вентральной) стороны полисперма, апикальные семенные рубцы в разной степени перекрыты адаксиальной поверхностью загнутых концов семяножек (рисунок сделан с трансфер-препарата); внизу схематически показано сплющивание семяножек в процессе захоронения; верхний карбон Минусинского бассейна; б – голотип №2349/493, отпечаток верхней (дорсальной) стороны полисперма, внизу видна его уходящая в породу ось; в – то же, вид сбоку на сколе, прошедшем вдоль оси полисперма; средний–верхний карбон, алыкаевский горизонт; Кузнецкий бассейн, местонахождение у д. Черемичкина; г – голотип №2492/652, участок поверхности отпечатка верхней (дорсальной) стороны полисперма; видны углубления на местах, уходящих в породу загнутых концов семяножек; наружный край углублений соответствует сечению семяножки в месте перегиба, на дне углублений просматривается край семенного рубца; нижняя пермь, верхнебалахонская подсерия; Кузнецкий бассейн, местонахождение Кумзас; д – экз. №2492/214а, вид полисперма сбоку на сколе, прошедшем вдоль оси; фитолейма удлиненных апикальных семяножек частично разрушена, ниже на оси видны короткие выросты (фуникулодии ?); нижняя пермь, верхнебалахонская подсерия; Кузнецкий бассейн, г. Прокопьевск, шахта №2, кровля угольного пласта Прокопьевский; длина линейки 1 см (а – по [Меуер, 1988]; б–д – по [Мейен, 1982а])

гося проксимальной стороной с несущим побегом.

У обоих сравниваемых родов придатки представлены семяножками и фуникулодиями, чешуевидные стерильные придатки отсутствуют. Строение семяножек сходно, но у *P. ornatum* они уплощенные, с семенным рубцом, смещенным на абаксиальную сторону (рис. 3, б; 4, б; 5, б, в), тогда как у *Gaussia* семенной рубец апикальный (рис. 6, а, снизу). Вследствие этого на фитолеймах семяножек *Gaussia* семенной рубец нередко в большей или меньшей степени скрыт под адаксиальной поверхностью загибающихся к основанию полисперма концов семяножек, подвергшихся сплющиванию в процессе захоронения (рис. 6, а, г).

У *P. ornatum*, как и у *Gaussia*, длина боковых придатков увеличивалась к верхней (дорсальной) стороне полисперма. Постепенным увеличением размеров придатков при переходе от фуникулодиев в основании полисперма ко все более дорсально расположенным семяножкам *P. ornatum* сходен с *G. cristata* (рис. 6, а–в).

**Замечания.** С.В. Наугольных [1998, с. 119, табл. XXVIII, фиг. 4; рис. 70–72] описал по единственному экземпляру из местонахождения «Чекарда» еще один вид *Pholidophyllum* – *P. pterocerum* Naugolnykh. В качестве диагностического отличия от *P. ornatum* С.В. Наугольных указал «крыловидные выросты краев зонтика» [там же, с. 119]. В то же время наличие «стерильных крыльев, выступающих вокруг основания полисперма, почти облегая его» [там же] с достоверностью не показано. Придатки, которые С.В. Наугольных описывает как стерильные, могут быть и семяножками. Из приведенных им изображений *P. pterocerum* не следует с очевидностью, что края вырезки в основании пучка боковых придатков, соответствующей базальному утолщению *P. ornatum*, являются естественными, а не оборванными. Интерпретации, предложенной С.В. Наугольных, противоречит и приводимый им в той же работе рис. 71, А, С, на котором как раз в области «стерильного крыла» изображено мелкое семя типа *Sylvella*, по его словам, в прикреплении. Иными словами, самостоятельность вида *P. pterocerum* весьма сомнительна.

## Заключение

Сходство с *Gaussia* дает основание сблизить *Pholidophyllum ornatum* с ангарскими представителями порядка Cordaitanthales в понимании С.В. Мейена [1982а, 1987; Meyen, 1984]. Ортостихи в расположении семяножек и фуникулодиев при общей билатеральной симметрии *P. ornatum*, вероятно, являются отражением радиального расположения придатков, свойственного всем известным в настоящее время полиспермам ангарских кордаитовых растений, в той числе наиболее древним (средне–позднекарбоновым), относящимся к родам *Gaussia* и *Krylovia*. Можно предположить, что билатерально-симметричные полиспермы *P. ornatum* связаны с указанным общим типом эволюционным преобразованием, заключавшимся в односторонней редукции боковых придатков. При этом ось полисперма редуцировалась и срасталась лишенной придатков стороной с несущим побегом.

На возможность такого преобразования указывают, в частности, полиспермы *Gaussia imbricata* Naugolnykh с асимметричным строением «зонтика» из-за одностороннего укорачивания семяножек, описанные из кунгурских отложений Среднего Приуралья [Наугольных, 1998, с. 116–119, табл. XXVIII, фиг. 3; рис. 69, 70].

К какому из выделяемых в настоящее время семейств ангарских кордаитовых растений – *Vojnovskyaceae* Neuburg emend. S.Meyen или *Rufloriaceae* Ledran emend. S.Meyen [Мейен, 1982а, 1987; Meyen, 1984; Ignatiev, Meyen, 1989] – следует отнести *P. ornatum*, неясно. Принадлежность к этим семействам в современном их понимании в значительной мере определяется тем, листья какого типа – *Cordaites* Unger или *Ruflovia* S.Meyen – были у растений с полиспермами *P. ornatum*. Однако связать известные в настоящее время экземпляры *P. ornatum* с одним из этих типов листьев не удается.

## Благодарности

Автор признателен А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) и Ю.В. Мосейчик (Геологический институт РАН, Москва) за обсуждение статьи на разных этапах ее подготовки.

## Литература

- Доульд А.Б., Наугольных С.В. *Scirostrobos* – новое родовое название, заменяющее *Pholidophyllum* Zalessky, 1937 (Vojnovskyales–Pinophyta) // Палеонтол. журн. – 2002. – №1. – С. 96.
- Игнатьев И.А. *Pukhontella* – новый род руфлориевых из перми Ангарида // Палеонтол. журн. – 1988. – №1. – С. 83–91.
- Игнатьев И.А., Мейен С.В. Морфология и систематическое положение *Pholidophyllum ornatum* Zal. (кунгур Приуралья). – М., 1988. – 26 с. (Деп. в ВИНТИ. №5791-B88).
- Игнатьев И.А., Мейен С.В. *Suchoviella* – новый род руфлориевых из перми Западной Ангарида и основные вопросы систематики и филогении кордаитантовых. – М., 1986. – 57 с. (Деп. в ВИНТИ. №5632-B86).
- Криштофович А.Н. Памяти М.Д. Залесского (1877–1946) // Ботан. журн. 1949. – Т. 34. – №1. – С. 106–107.
- Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангарида // Палеонтол. журн. – 1982а. – №2. – С. 109–120.
- Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. – 1982б. – Т. 45. – №3. – С. 303–323.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый XVI Международным ботаническим конгрессом. Сент-Луис, Миссури, июль–август 1999 г. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 2001. – 210 с.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. – М.: ГЕОС, 1998. – 201 с.
- Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала. Приняты III Уральским межведомственным стратиграфическим совещанием 8 апреля 1977 г. и утверждены Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 января 1978 г. Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Мат-лы и решения III Уральского межведомственного стратиграфического совещания. Свердловск, 1977 г. Рассмотрено и утверждено Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 января 1978 г. – Свердловск, 1980. – 287 с.
- Doweld A.B., Naugolnykh S.V. *Scirostrobos* – a new replacement name for *Pholidophyllum* Zalessky, 1937 (Vojnovskyales, Pinophyta) // Palaeontol. J. – 2002. – Vol. 36. – P. 322.
- Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica. – 1938. – Abt. B. – Bd 85. – S. 1–62.
- Florin R. Evolution in Cordaites and Conifers // Acta Horti Bergiani. – 1951. – Vol. 15. – P. 285–388.
- Ignatiev I.A., Meyen S.V. *Suchoviella* – gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1989. – Vol. 57. – P. 313–339.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. – 1982. – Vol. 7. – №1. – P. 1–109.
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. – 1984. – V. 50. – №1. – P. 1–111.
- Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora // C.B. Beck (ed.). Origin and evolution of gymnosperms. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. – P. 338–381.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – P. 351–447.
- Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Пробл. палеонтол. – 1937. – Т. 2/3. – С. 37–101.

## Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

**Фиг. 1.** *Pholidophyllum ornatum* Zalessky, неотип №3737/57, отпечаток нижней (вентральной) стороны полисперма с опавшими семенами; местонахождение «Чекарда»; длина линейки 0,5 см.

Таблица 2

**Фиг. 1.** *Pholidophyllum ornatum* Zalessky, экз. №3737/39, отпечаток нижней (вентральной) стороны полисперма с опавшими семенами; местонахождение «Чекарда»; длина линейки 0,5 см.

**Фиг. 2.** Тот же экземпляр, преп. №3737/39-1В, п. 1; кутикула верхушки семяножки, вид со стороны семенного рубца; кутикула на рубце отсутствует, по его краю заметно утолщение (показано стрелкой); длина линейки 100 мкм.

## Morphology and systematic position of *Pholidophyllum ornatum* Zalessky strobili from the Kungurian of the Middle Fore-Urals

I.A. Ignatiev

Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per., 7, 119017 Moscow, Russia

A new interpretation of structure and the systematic position of dispersal strobili *Pholidophyllum ornatum* Zalessky from the Kungurian of the Middle Fore-Urals is given. These strobili consist of the dorsoventrally flattened cluster of seed-stalks and funiculodia (sterile appendages, in their gross-morphology similar to the seed-stalks), diverged from the expanded base. On the upper (dorsal) side of cluster the non-forked seed-stalks bearing a single seed on the adaxial surface near their apices were situated. The lower (ventral) side of the cluster consisted of the funiculodia. The similarity to *Gaussia* Neuburg permits to affiliate *P. ornatum* with the order Cordaitanthales.

