

# О фруктификациях хвойных из Каргалинских рудников (казанский ярус Южного Приуралья)

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,  
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2  
gomankov@mail.ru

По отпечаткам описываются женские (*Sashinia antiqua* Gomankov) и мужские (*Cargalostrobus demetrii* gen. et sp. nov.) фруктификации хвойных из семейства Sashiniaceae. Для *S. antiqua* доказано предполагавшееся ранее полное отсутствие стерильных чешуй в основании простых полиспермов. Это заставляет рассматривать данный вид как эволюционно более продвинутый по сравнению с другими, более поздними видами рода и порождает серьезную проблему в реконструкции эволюции семейства Sashiniaceae. *S. demetrii* характеризуется сидячими спорангиями, прикреплявшимися к адаксиальной стороне ножки пельтатного микроспорофилла. Морфологически этот вид близок к микростробилам, которые связываются с древним семейством Euprociaceae. Однако, поскольку в эволюции мужских фруктификаций у ранних хвойных пока невозможно наметить какие-либо общие тенденции, данное сходство трудно использовать для прояснения положения описываемых таксонов в филогении рассматриваемой группы.

## Введение

Каргалинские рудники – большая группа горных выработок, расположенных примерно в 60 км к северу-северо-западу от Оренбурга, где, начиная еще с бронзового века, в качестве руды на медь разрабатывались так называемые медистые песчаники [Каргалы, 2002]. Эти песчаники, формировавшиеся в конце перми в результате сноса обломочного материала с горных сооружений Палеоурала в Предуральский краевой прогиб, содержат обильные остатки ископаемых животных и растений и служат важным источником сведений о позднепермской биоте Субангариды. К сожалению, эксплуатация Каргалинских рудников полностью прекратилась в начале XX века и в настоящее время они представляют собой сложный лабиринт чрезвычайно узких и неосвещенных подземных ходов, фактически не пригодных для поисков и сбора в них палеонтологических остатков. Однако эти остатки часто встречаются и легко доступны в отвалах рудников, во множестве разбросанных в виде небольших холмиков на территории Октябрьского и Переволоцкого районов Оренбургской области (см. рис. 1, 2 на вклейке).

И.А. Ефремов и Б.П. Вьюшков [1955] на основании находок фауны позвоночных и общих представлений об эволюции этой группы оценивали возраст медистых песчаников как казанский. Согласно более новой зональной стратиграфической шкале по позвоночным [Ивахненко и др., 1997], этот возраст считается уржумским, хотя привязка данной шкалы к стандартной шкале пермских отложений Восточно-Европейской платформы, основанной на стратотипах, остается весьма проблематичной. И.И. Молоствовская (Саратовский государственный университет) определяла возраст остракодового комплекса из отложений, перекрывающих толщу медистых песчаников, как позднеуржумский [Миних и др., 1992; Gomankov, 1995].

По флоре медистые песчаники могут быть сопоставлены с переходной казанско-уржумской пачкой, представленной в ряде обнажений в бассейне р. Кама [Gomankov, 2020]. Однако, после того как ранг уржумского горизонта был повышен до яруса, а стратотип его нижней границы перенесен с р. Вятки в Южное Приуралье и установлен на более высоком стратиграфическом

уровне [Постановление..., 2006; Молостовская, 2009], эта пачка должна заведомо относиться к казанскому ярусу. В виду всего вышесказанного, возраст медистых песчаников в настоящей работе рассматривается как позднеказанский.

Во флоре медистых песчаников можно различить три комплекса, вероятно, сменяющих друг друга при следовании снизу вверх по разрезу [Гоманьков, 2018; Gomankov, 2020]. Средний из этих комплексов характеризуется доминированием хвойных, и, по-видимому, к нему относятся остатки растений, которые составляют коллекцию, собранную в 1938 году О. Мартыновой и П. Свиридовым и ныне хранящуюся в Ботаническом институте РАН. По материалам этой коллекции из Каргалинских рудников были описаны остатки хвойных: вегетативные побеги *Quadrocladus antiquus* Gomankov и женские фруктификации *Sashinia antiqua* Gomankov [Гоманьков, 2010a]. Ввиду доминирования остатков *Q. antiquus* в захоронениях, а также установленной ранее органической связи побегов *Quadrocladus* Mädlер с женскими фруктификациями *Sashinia* S. Meyen из вятских отложений Восточно-Европейской платформы [Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, Хорошавина, 1999] предполагалось, что *Q. antiquus* и *S. antiqua* суть органы, при жизни принадлежавшие одним и тем же растениям.

В 2013 году силами лаборатории артропод Палеонтологического института РАН была ор-

ганизована экспедиция на Каргалинские рудники, в которой принял участие и автор настоящей статьи. В отвалах рудников нам удалось собрать богатую коллекцию растительных остатков, содержащую многочисленные отпечатки не только вегетативных побегов хвойных, но также их женских и мужских генеративных органов (табл. I, фиг. 1, 2). Изучение этой коллекции позволило уточнить морфологию женских фруктификаций *S. antiqua* (в частности, подтвердить высказанную прежде гипотезу об отсутствии стерильных чешуй в проксимальных частях их простых полиспермов), а также исследовать мужские шишки тех же растений, описываемые ниже как *Cargalostrobis demetrii* gen. et sp. nov.

Все образцы, описываемые в настоящей работе, происходят из отвалов Кузьминовского рудника, находящихся на южном склоне холма Паника (водораздел оврага Паника и р. Каргалка) примерно в 100 м от его вершины и в 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово. Местонахождение относится к участку III блока А, согласно книге [Каргалы, 2002], и имеет координаты 52,343641° с.ш., 54,757532° в.д.

При описании растительных остатков используется терминология, предложенная С.В. Мейеном [1982] для фруктификаций голосеменных. Оригиналы к статье хранятся в Ботаническом институте РАН (БИН РАН).

## Систематическое описание

### Класс Gymnospermae

### Подкласс Pinopsida

### Порядок Pinales

### Семейство Sashiniaceae Gomankov, 2010

### Род *Sashinia* S. Meyen, 1978

### *Sashinia antiqua* Gomankov, 2010, emend. nov.

Табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1–3; рис. 3

*Sashinia antiqua*: Гоманьков, 2010а, с. 10–12, табл. I, фиг. 1–3.

**Голотип** – экз. № 359/32 и № 359/32а из коллекции БИН РАН, отпечаток и противоотпечаток простого полисперма; Оренбургская область, отвалы Кузьминовского рудника на водоразделе р. Каргалка и оврага Паника, в 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово.

**Holotype** – spec. No. 359/32 and No. 359/32a from the collection of BIN RAS, impression of poly-

sperm (part and counterpart); Orenburg Region, Kuzminovsky pile of Kargala Mines at the watershed of Kargalka River and Panika Ravine, 7.5 km north-west of the village of Komissarovo.

**Исправленный диагноз.** Брактии овальные 4–5 мм в длину и 2–3 мм в ширину. Простые полиспермы длиной 12–17 мм, полностью лишены стерильных чешуй. Каждый простой полисперм несет 8–10 моноспермов шириной 1–1,5 мм (в районе капюшона).

**Emended diagnosis.** Bracts oval, 4–5 mm long and 2–3 mm wide. Simple polysperms 12–17 mm long, totally devoid of sterile scales. Each simple polysperm bears 8–10 monosperms 1–1.5 mm wide (near the hood).

**Описание.** Материал представлен отпечатками простых и сложных полиспермов. Сложные полиспермы имеют в длину не менее 27 мм. Главная ось сложного полисперма достигает 1,7 мм в толщину и несет тонкую продольную

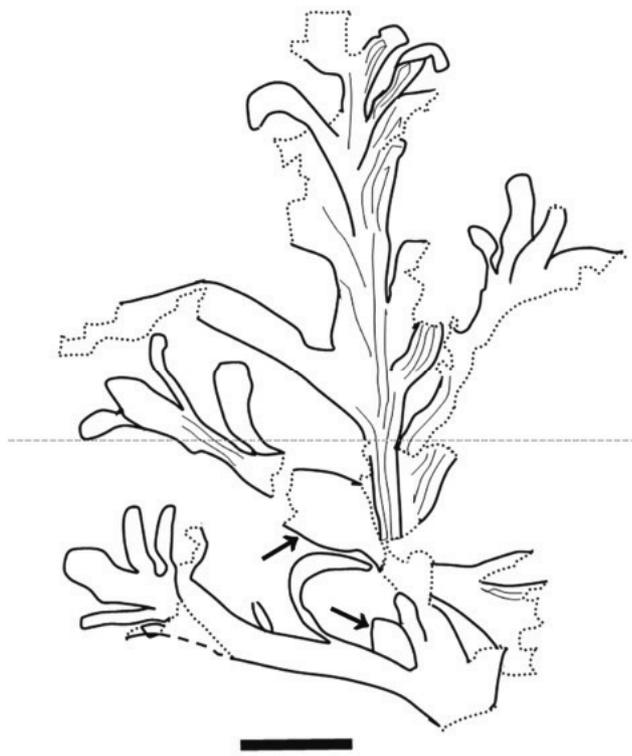
*К статье А.В. Гоманькова*



**Рис. 1.** Отвалы Каргалинских рудников (фото Д.Е. Щербакова, 2013 г.)



**Рис. 2.** Сборы остатков ископаемой фауны и флоры на отвалах Кузьминовского рудника (фото Д.Е. Щербакова, 2013 г.)



**Рис. 3.** *Sashinia antiqua* Gomankov, отпечаток сложного полисперма. Рисунок сделан по экземплярам № 1859/203 (см. табл. II, фиг. 1) и № 1859/203А (см. табл. II, фиг. 2). Стрелками показаны брактеи. Длина линейки 4 мм

штриховку (табл. II, фиг. 3; рис. 3). На главной оси по рыхлой спирали на расстоянии примерно 2,5 мм друг от друга сидят гладкие овальные брактеи, достигающие 4–5 мм в длину и 2–3 мм в ширину (табл. II, фиг. 3). В пазухе каждой брактеи (но не срастаясь с ней) располагается простой полисперм длиной 12–17 мм. Ось простого полисперма толщиной около 1 мм покрыта такой же штриховкой, как и главная ось, и отходит от нее под углом 30–65 градусов (табл. II, фиг. 3; рис. 3). Главная ось сложного полисперма венчается простым полиспермом, аналогичным боковым (табл. II, фиг. 1, 2; рис. 3).

Семеножи длиной от 3 до 5,5 мм (их длина уменьшается по мере приближения к верхушке простого полисперма), уплощенные, выгнуты в сторону верхушки простого полисперма. Зостренная верхушка каждой семеножки отогнута на абаксиальную сторону, образуя своеобразный «капюшон», который, как считается, прикрывал снизу семезачаток, прикреплявшийся к абаксиальной стороне семеножки, хотя ни одного семезачатка в прикреплении к семеножке в моем ма-

териале обнаружено не было. Ширина семеножки изменяется от 0,5 мм в основании до 1,5 мм в районе «капюшона». Семеножи по спирали прикрепляются к оси простого полисперма, но лишь в ее дистальной части, тогда как проксимальная часть оси, составляющая примерно половину ее длины, остается совершенно голой.

**Сравнение.** От описанных ранее видов рода *Sashinia* – *S. aristovens* S. Meyen и *S. borealis* S. Meyen [Meyen, 1976–1978; Гоманьков, Мейен, 1986] – *S. antiqua* надежно отличается отсутствием стерильных чешуй в проксимальных частях простых полиспермов. От *S. borealis* описываемый вид отличается, кроме того, более широкими и короткими брактеями: у *S. borealis* они имеют длину 6–7 мм при ширине 1–1,2 мм, тогда как у *S. aristovens* брактеи вообще не известны.

**Замечания.** Материал, на котором было основано первоописание вида *S. antiqua*, был представлен исключительно отпечатками простых полиспермов [Гоманьков, 2010a]. Поэтому, хотя стерильные чешуи на простых полиспермах нигде не наблюдались, их реальное отсутствие могло лишь предполагаться, так как характер соединения простых полиспермов с осью сложного полисперма не был доподлинно известен. Обнаружение отпечатков сложных полиспермов в описываемом материале позволило подтвердить эту первоначальную гипотезу и тем самым дать новый исправленный диагноз виду *S. antiqua*, поскольку наличие/отсутствие стерильных чешуй на простых полиспермах представляется важнейшим признаком для видовой систематики рода *Sashinia*.

**Материал.** 12 отпечатков (5 из них с противоотпечатками) простых полиспермов и 2 отпечатка с противоотпечатками сложных полиспермов из отвалов Кузьминовского рудника.

### Род *Cargalostrobus* Gomankov, gen. nov.

**Родовое название** образовано от названия Каргалинских рудников и лат. *strob*us – шишка.

**Типовой вид** – *Cargalostrobus demetrii* sp. nov., казанский ярус Восточно-Европейской платформы.

**Type species** – *Cargalostrobus demetrii* sp. nov., the Kazanian of the East-European Platform.

**Диагноз.** Микростробилы длиной 2–3,5 см, располагаются на концах облиственных веток, несущих листья типа *Quadrocladus*. Микроспорофиллы пельтатные: состоят из ножки и дистального щитка ромбовидной формы. Спорангии

сидячие, прикрепляются к адаксиальной стороне ножки микроспорофилла.

**Diagnosis.** Male cones 2 to 3.5 cm in length, attached to the ends of leafy twigs bearing vegetative leaves of *Quadrocladus* type. Microsporophylls peltate, consisting of stalk and rhomboid distal lamina. Sporangia sessile, attached to the adaxial side of the stalk of the microsporophyll.

**Сравнение.** Единственный род мужских шишек, описанный к настоящему времени в составе семейства Sashiniaceae, – это род *Dvinostrobus* Goman'kov et S. Meyen [Гоманьков, Мейен, 1986]. *Cargalostrobus* отличается от него, прежде всего, формой микроспорофиллов: у шишек *Dvinostrobus* дистальные щитки треугольные и прикрепляются к ножке своим проксимальным краем. Кроме того, спорангии *Cargalostrobus* прикрепляются к микроспорофиллу непосредственно своим основанием, а у *Dvinostrobus* они сидят на дихотомирующих спорангиофорах – дополнительных тонких ответвлениях ножки микроспорофилла. Спорангии *Cargalostrobus* прикрепляются только к верхней стороне ножки, тогда как у *Dvinostrobus* они, скорее всего, прикреплялись вокруг всей ножки, хотя полной уверенности в этом нет.

**Замечания.** После классических работ Р. Флорина [Florin, 1938–1945] долгое время считалось, что мужские фруктификации ранних хвойных были, в общем, однообразными и мало отличались от мужских фруктификаций современных сосен (то есть не претерпели существенной эволюции с карбона по настоящее время). Они описывались как простые микростробилы с пельтатными микроспорофиллами, несущими небольшое количество (обычно 2) микроспорангиев, которые прикреплялись к пятке щитка и, возможно также, к абаксиальной стороне ножки. Считалось, что такие мужские шишки были присущи многим родам ранних хвойных, известным, главным образом, по женским фруктификациям: *Ortiseia* Florin, *Ernestiodendron* Florin, *Otovicia* Kerp, Poort, Swinkels et Verwer (?), *Ullmannia* Göppert, *Voltzia* Ad. Brongniart (?), *Aethophyllum* Ad. Brongniart, *Cycadocarpidium* Nathorst и др.

Однако в конце XX и начале XXI веков было описано большое количество позднепалеозойских и мезозойских мужских фруктификаций хвойных, благодаря чему выявилось их значительное разнообразие. Многие виды этих фруктификаций из перми и триаса были недавно проанализированы и сопоставлены Г. Пациной с со-

авторами [Расуна et al., 2017]. Хотя список таксонов, приводимый в данной работе, нельзя считать полным, из его рассмотрения становится понятным, что диагностика таксонов, установленных для микростробиллов пермских и мезозойских хвойных, должна основываться на следующих 5 признаках (см. также [Мейен, 2010]):

1. *Расположение шишек.* Шишки могут прикрепляться к концу облиственной ветки или иметь боковое расположение в пазухах листьев.

2. *Размер шишек.* Шишки могут очень сильно отличаться по своим размерам, но в целом группируются в два кластера («большие» и «маленькие»), граница между которыми примерно соответствует длине микростробила в 12,5 мм.

3. *Форма микроспорофиллов.* Микроспорофиллы, как правило, состоят из проксимальной ножки и дистального щитка, но ножка может прикрепляться к краю щитка, а может – к его середине. В последнем случае микроспорофилл приобретает пельтатную форму.

4. *Характер прикрепления спорангиев к микроспорофиллу.* Спорангии могут сидеть непосредственно на микроспорофилле, но в некоторых случаях они сидят на дополнительных тонких, как правило, разветвленных спорангиофорах. Иногда микростробилы с такими спорангиофорами рассматриваются как сложные, хотя их организация гораздо ближе к простым шишкам с сидячими спорангиями, чем к действительно сложным, характерным для каменноугольных хвойных семейства Thucydiaceae [Hernandez-Castillo et al., 2001].

5. *Место прикрепления спорангиев к микроспорофиллу.* Спорангии могут прикрепляться к пятке щитка микроспорофилла (иногда при этом они прикрепляются еще и к абаксиальной стороне ножки), в месте перехода от щитка к ножке на адаксиальной стороне, к адаксиальной стороне ножки, к абаксиальной стороне ножки и вокруг всей ножки.

Кроме того, несомненно важным таксономическим признаком является также тип пыльцы, содержащейся в спорангиях, но этот признак удается наблюдать сравнительно редко из-за недостаточной сохранности материала. Он, в частности, не установлен для остатков описываемого рода и поэтому не может быть использован для сравнения его с другими известными родами.

В табл. 1 показано распределение значений 5 вышеозначенных признаков в известных видах микростробиллов пермских и мезозойских хвой-

Таблица 1

Сравнение мужских шишек пермских и мезозойских хвойных

Виды	Публикации	Возраст	Признаки				
			1	2	3	4	5
<i>Cargalostrobus demetrii</i> sp. nov.	Настоящая статья	P <sub>2</sub>	+	+	+	+	+
<i>Amydrostrobus groenlandicus</i> Harris	Harris, 1935	T <sub>3</sub>	?	+	+	+	@
<i>Classostrobus crosii</i> Rothwell, Mapes, Hilton et Hollingworth	Rothwell et al., 2007	J <sub>2</sub>	?	+	+	+	–
<i>Classostrobus eliotii</i> Hieger, Serbet, Harper, T. Taylor, E. Taylor et Gulbranson	Hieger et al., 2015	T <sub>1</sub>	?	–	+	+	–
<i>Compsostrobus neotericus</i> Delevoryas et Hope	Delevoryas, Hope, 1973	T <sub>3</sub>	+	+?	+	+	@
<i>Darneya peltata</i> Schaarschmidt et Maubeuge	Grauvogel-Stamm, 1978	T <sub>1</sub>	+	+	+	–	+
<i>Darneya mougeotii</i> (Grauvogel-Stamm) Grauvogel-Stamm	Grauvogel-Stamm, 1978	T <sub>1</sub>	+	+	+	–	+
<i>Darneya dentata</i> Grauvogel-Stamm	Grauvogel-Stamm, 1978	T <sub>1</sub>	+	+	+	+	&
<i>Dvinostrobus sagittalis</i> Gomankov et S. Meyen	Гоманьков, Мейен, 1986	P <sub>2</sub>	?	+	–	–	*?
<i>Hercynostrobus digitatus</i> Arndt	Arndt, 2002	T <sub>2</sub>	+?	+	–	+	+
<i>Hirmeriella muensteri</i> (Schenk) Jung	Barbacka et al., 2007	J <sub>1</sub>	+	–	+	+?	*
<i>Kobalostrobus olmosensis</i> Serlin, Delevoryas et Weber	Serlin et al., 1980	K <sub>2</sub>	?	+	+	+	*
<i>Kungurodendron sharovii</i> S. Meyen	Мейен, 2010	P <sub>1</sub>	?	+	–	?	?
<i>Leastrobus fallae</i> Hermsen, T. Taylor et E. Taylor	Hermsen et al., 2007	T <sub>2</sub>	?	–	+	+?	@
<i>Masculostrobus zeilleri</i> Seward	Miller, 1977	T–K	–	+	+	+	@
<i>Millerostrobus pekinensis</i> T. Taylor, Delevoryas et Hope	Taylor et al., 1987	T <sub>3</sub>	+	–	+	+	–
<i>Patokaea silesiaca</i> Pacyna, Barbacka et Zdebska	Pacyna et al., 2017	T <sub>3</sub>	+	–	+	+	*
<i>Pityanthus scalbiensis</i> van Konijnenburg-van Zittert	Harris, 1979	J <sub>2</sub>	+?	–	+	+	–
<i>Ruechleostachys</i> (= <i>Willsiostrobus</i> ) spp.	Hermsen et al., 2007	T <sub>1-3</sub>	+	+	+	+	@
<i>Sertostrobus laxis</i> Grauvogel-Stamm	Grauvogel-Stamm, 1978	T <sub>1</sub>	+	+	+	–	+
<i>Tomaxellia biforme</i> Archangelsky	Archangelsky, 1968	K <sub>1</sub>	±	–	–?	?	?
<i>Uralostrobus voltzioides</i> Naugolnykh	Naugolnykh, 2014	P <sub>1</sub>	–	+	+	+	@

Объяснения к таблице

Признаки и их значения:

1 – расположение микростробилов: «+» – на концах побегов, «–» – боковое, в пазухах листьев;

2 – длина микростробилов: «+» – больше 12,5 мм, «–» – меньше 12,5 мм;

3 – форма микроспорофиллов: «+» – пельтатная, «–» – не пельтатная;

4 – характер прикрепления спорангиев к микроспорофиллу: «+» – спорангии сидячие, «–» – спорангии на спорангиофорах;

5 – место прикрепления спорангиев: «@» – спорангии прикрепляются к пятке щитка микроспорофилла, «&» – спорангии прикрепляются на границе ножки и щитка на адаксиальной стороне микроспорофилла, «+» – спорангии прикрепляются к ножке микроспорофилла адаксиально, «–» – спорангии прикрепляются к ножке микроспорофилла абаксиально, «\*» – спорангии прикрепляются вокруг ножки микроспорофилла.

Ячейки, содержащие значения признаков, по которым *C. demetrii* отличается от данного вида, закрашены серым цветом.

ных, которое позволяет сравнить с ними описываемый род *Cargalostobus* и обосновать его самостоятельность.

Значительное сходство новый род обнаруживает с микростробилами, которые были описаны без родового и видового названия из верхнего карбона штата Канзас Дж. Мейпс и Г. Ротуэллом [Mapes, Rothwell, 1998] и которые, вероятно, можно связать с примитивными женскими фруктификациями *Emporia lockardii* Mapes et Rothwell. Эти микростробилы так же, как и микростробилы *Cargalostobus*, обладали пельтатными микроспорофиллами с сидячими спорангиями, прикрепленными к адаксиальной стороне ножки. Однако, в отличие от микростробилов, описываемых в настоящей работе, их щитки имели сильно оттянутый вверх заостренный носик и несли по краю микроскопические зубчики. Возможно, их следует рассматривать как отдельный вид рода *Cargalostobus*.

**Видовой состав.** Типовой вид.

***Cargalostobus demetrii* Gomankov, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 1–5; табл. II, фиг. 4–6; рис. 4, 5

**Видовой эпитет** дан в честь палеоэнтомолога Дмитрия Евгеньевича Щербакова, возглавлявшего экспедицию ПИН РАН на Каргалинские рудники в 2013 году.

**Голотип** – экз. № 1859/49-1 и № 1859/49А-1 из коллекции БИН РАН, отпечаток и противоотпечаток мужской шишки; Оренбургская область, отвалы Кузьминовского рудника на южном склоне холма Паника (водораздел оврага Паника и р. Каргалка) примерно в 100 м от его вершины и в 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово (табл. I, фиг. 1–4; рис. 4, 5).

**Holotype** – spec. No. 1859/49-1 and No. 1859/49A-1 from the collection of BIN RAS, impression of polysperm (part and counterpart); Orenburg Region, Kuzminovsky pile of Kargala Mines at the southern slope of Panika Hill (watershed of Kargalka River and Panika Ravine) about 100 m from its top and 7.5 km north-west of the village of Komissarovo (pl. I, figs. 1–4; text-figs. 4, 5).

**Диагноз.** Такой же, как для рода.

**Diagnosis.** The same as for the genus.

**Описание.** Материал представлен отпечатками компактных микростробилов и (реже) изолированных микроспорофиллов. Некоторые из отпечатков сохранили фитолейму, но ее сохранность не позволяет изучить микроструктуру ос-



**Рис. 4.** *Cargalostobus demetrii* Gomankov, отпечаток простого микростробила, голотип № 1859/49-1 (см. табл. I, фиг. 1). Спорангии показаны серой заливкой. Длина линейки 5 мм

татков, в том числе и морфологию пыльцы, производившейся описываемыми растениями.

Простые микростробилы прикрепляются к концам веток, несущих вегетативные листья, которые можно отнести к виду *Quadrocladus antiquus*. Микростробилы имеют овальную форму, длину 20–35 мм и толщину 10–17 мм (табл. I, фиг. 1, 2, 5; табл. II, фиг. 4). Ось микростробила достигает толщины 2 мм.

Микроспорофиллы пельтатные, состоят из горизонтальной ножки и вертикального уплощенного щитка. Ножка микроспорофилла, видимо,



**Рис. 5.** *Cargalostrobus demetrii*, отпечаток простого микростробила, голотип № 1859/49А-1 (см. табл. I, фиг. 2). Спорангии показаны серой заливкой. Длина линейки 5 мм

уплощена в горизонтальной плоскости, имеет ширину 1–2 мм, расширяется в месте прикрепления к щитку. Щиток имеет ромбическую форму, его боковые углы могут быть оттянуты в форме своеобразных «хвостов», отгибающихся книзу

(табл. II, фиг. 5). Эти «хвосты», однако, бывают видны лишь в исключительных случаях: как правило, они закрыты соседними щитками или, возможно, оборваны. Высота щитков достигает 7 мм, ширина (без «хвостов») – 6 мм. Ближе к основанию микростробила щитки уменьшаются в размерах и становятся похожими на вегетативные листья, так что переход от несущей ветки к микростробилу выглядит постепенным.

Ножка прикрепляется к щитку в нижней части его внутренней поверхности, так что высота «пятки» (части щитка, расположенной ниже места прикрепления ножки) составляет всего около 2 мм. На отпечатках микростробилов «пятки» щитков, как правило, не видны: они закрыты нижележащими щитками. Ось микростробила, а также ножки микроспорофиллов покрыты тонкой продольной штриховкой. Такая же штриховка присутствует и на внутренней поверхности щитков, расходясь радиально от места прикрепления ножки (табл. I, фиг. 4), тогда как внешняя поверхность щитков остается совершенно гладкой.

Спорангии веретеновидной формы, длиной 5–7 мм и шириной около 2 мм, имеют морщинистую поверхность (табл. II, фиг. 6) и прикрепляются непосредственно к верхней стороне ножки микроспорофилла (табл. I, фиг. 3). Судя по отпечатку, представленному на табл. II, фиг. 6, они были собраны в кластеры, но сколько таких кластеров находилось на каждом микроспорофилле, сказать невозможно.

**Замечания.** Микростробилы описываемого вида были встречены в органической связи с вегетативными побегами *Quadrocladus antiquus*. Отпечатки таких же побегов, а также полиспермов *Sashinia antiqua*, прежде связывавшихся с этими побегами [Гоманьков, 2010а], во множестве встречаются в типовом местонахождении *C. demetrii* (иногда на одних и тех же штуфах – см. табл. I, фиг. 1, 2). Все это говорит о том, что полиспермы *S. antiqua*, микростробилы *C. demetrii* и вегетативные побеги *Q. antiquus* при жизни принадлежали одним и тем же растениям.

**Материал.** 12 отпечатков (6 из них с противоотпечатками) из типового местонахождения.

### Обсуждение

Хвойные, обладавшие полиспермами рода *Sashinia*, микростробилами рода *Dvinostrobus* и вегетативными побегами рода *Quadrocladus*, прежде были подробно описаны из так называемой

татариновой флоры, которая населяла территорию Восточно-Европейской платформы в вишкильское и вятское время [Гоманьков, Мейен, 1986]. Эти хвойные, которые позже были выде-

лены в семейство Sashiniaceae, эндемичное для Субангариды, составляли одну из основных доминант татариновой флоры и, вероятно, были представлены в ней несколькими видами.

Положение сашиниевых в филогении ранних хвойных, реконструированной на основании сравнительной морфологии женских фруктификаций, определялось достаточно четко: сашиниевые выводились из позднекаменноугольного семейства Bartheliaceae (в качестве промежуточной формы рассматривался раннепермский вид *Thuringiostrobus florinii* Kerp et Clement-Westerhof) и представляли собой тупиковую эволюционную ветвь, сестринскую по отношению к семейству Majonicaceae [Гоманьков, 2010а, б].

При этом вегетативные листья, покрывавшие ось простого полисперма у видов *S. aristovenssis* и *S. borealis* из татариновой флоры, рассматривались как гомологи стерильных чешуй, присутствовавших на полиспермах других древних хвойных (сем. Emporiaceae, Bartheliaceae, Utrechtiaceae и др.). А поскольку стерильные чешуи у этих хвойных морфологически отличались от обычных вегетативных листьев, то С.В. Мейену [Гоманьков, Мейен, 1986] приходилось допускать деспециализацию стерильных чешуй в ходе эволюционного возникновения сашиниевых – процесс, кажущийся маловероятным в свете того, что мы вообще знаем об эволюции высших растений.

Сашиниевые из Каргалинских рудников (растения с женскими фруктификациями *Sashinia antiqua*, мужскими фруктификациями *Cargalostrobus demetrii* и вегетативными побегами *Quadrocladus antiquus*), имеющие более древний возраст, чем сашиниевые из татариновой флоры, должны, по-видимому, рассматриваться как их эволюционные предшественники. Однако в свете общих представлений о развитии данной эволюционной ветви женские фруктификации сашиниевых из татариновой флоры выглядят гораздо более примитивными, чем *Sashinia antiqua*. Для того, чтобы «облиственные» простые полиспермы *S. aristovenssis* и *S. borealis* вывести из «голых» полиспермов *S. antiqua*, приходится считать, что сначала специализированные стерильные чешуи в основании простых полиспермов были полностью утрачены, а потом они снова восстановились, но уже в виде органов, неотличимых от обыкновенных вегетативных листьев.

Такой ход эволюции кажется очень мало вероятным. Скорее можно предположить, что

хвойные с «облиственными» простыми полиспермами появились раньше, чем с «голыми», но поначалу они были малочисленными и в силу этого не попадали в захоронения. И лишь после исчезновения их потомков, характеризовавшихся «голыми» полиспермами, эти растения вышли на первый план в фитоценозах Восточно-Европейской платформы и стали одной из доминирующих групп в составе татариновой флоры.

Что касается мужских фруктификаций ранних хвойных, то наметить какие-либо эволюционные тенденции в этой сфере очень трудно. Хотя, как уже отмечалось, эти органы демонстрируют достаточно высокое разнообразие, но из табл. 1 видно, что распределение во времени основных диагностических признаков микростробилов носит достаточно хаотичный характер, и их изменения, по-видимому, часто были обратимыми.

Таким образом, здесь можно говорить скорее о «транзитивном полиморфизме» по С.В. Мейену [2009], чем о каких-то определенных эволюционных трендах, позволяющих выстроить связную филогенетическую схему. Возможным указанием на эволюционную примитивность микростробилов *Cargalostrobus demetrii* является их сходство с микростробилами, которые связываются с *Emporia lockardii* [Mapes, Rothwell, 1998]. Но при этом следует иметь в виду, что микростробилы других древнейших хвойных (сем. Bartheliaceae, Utrechtiaceae, Thucyidiaceae) имели совершенно иную организацию.

Микростробилы *Cargalostrobus demetrii*, в общем, сходны с *Dvinostrobus sagittalis* из татариновой флоры. Наиболее разительное отличие между двумя таксонами составляет форма микроспорофиллов: у *C. demetrii* они пельтатные с ромбическими щитками, тогда как у *D. sagittalis* ножка прикрепляется к краю щитка, имеющего треугольную форму. Однако малые размеры «пяточки» и оттянутые в виде «хвостов» боковые углы щитков *C. demetrii* делают их похожими на щитки *D. sagittalis*.

Эволюционное преобразование одних микроспорофиллов в другие легко себе представить, хотя при отсутствии четких общеэволюционных трендов остается неясным, в какую именно сторону шло данное преобразование. Таким образом, морфология мужских фруктификаций ничего не может сказать об относительном времени появления сашиниевых, известных из каргалинских рудников, с одной стороны, и из татариновой флоры – с другой.

## Благодарности

Автор выражает свою глубокую признательность сотрудникам лаборатории членистоногих ПИН РАН А.С. Башкуеву, Д.В. Василенко, Д.С. Копылову и Д.Е. Щербакову за предоставленную возможность посетить Каргалинские рудники и помощь в сборе ископаемых растений на этом местонахождении, а также сотрудникам лаборатории палеоботаники БИН РАН Н.В. Носовой и А.В. Хвалю за помощь в подборе литературы к настоящей статье. Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119021190031-8 БИН РАН на оборудовании Центра коллективного пользования БИН РАН.

## Литература

- Гоманьков А.В. Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. – 2010а. – Т. 1. – С. 5–21.
- Гоманьков А.В. Филогения ранних хвойных: методы и результаты // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: материалы (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010б. – С. 45–48.
- Гоманьков А.В. Новый вид рода *Ruffloria* S.Meyen (Cordaitanthales, Ruffloriaceae) и его значение для стратиграфии пермских отложений Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2018. – Т. 16. – С. 23–32.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401.)
- Гоманьков А.В., Хорошавина А.С. Новые данные о морфологии и географическом распространении сашиний (хвойные) из верхней перми Русской плиты // Бюл. МОИП. Отд. геол. – 1999. – Т. 74. – № 2. – С. 49–53.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 185 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. XLVI).
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. – М.: ГЕОС, 1997. – 215 с.
- Каргалы. Т. I. Геолого-географические характеристики. История открытий, эксплуатации и исследований. Археологические памятники. – М.: Языки славянской культуры, 2002. – 110 с.
- Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43. – № 3. – С. 303–323.
- Мейен С.В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]). – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2010. – Т. 3. – С. 29–94.
- Миних А.В., Миних М.Г., Погуца Т.И., Гоманьков А.В. Тафономические исследования местонахождения Кичкас в позднепермских медистых песчаниках // Материалы по методам тафономических исследований. Межвузовский научный сборник. – Саратов: СГУ, 1992. – С. 108–120.
- Молостовская И.И. Уржумский ярус и его лимитотип // Недра Поволжья и Прикаспия. – 2009. – Вып. 59. – С. 40–45.
- Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы Общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – 2006. – Вып. 36. – С. 14–16.
- Archangelsky S. On the genus *Tomaxellia* (Coniferae) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina) and its male and female cones // *Bot. J. Linnean Soc.* – 1968. – Vol. 61. – P. 153–165.
- Arndt S. Morphologie und systematik ausgewählter Mesozoischer koniferen // *Palaeontographica*. Abt. B. – 2002. – Bd. 262. – S. 1–23.
- Barbacka M., Ziaja J., Wcisło-Luranc E., Reymanówna M. *Hirmeriella muensteri* (Schenk) Jung from Odrowąż (Poland), with female and male cones, and in situ *Classopolis* pollen grains // *Acta Palaeobotanica*. – 2007. – Vol. 47. – P. 339–357.
- Delevoryas T., Hope R.C. Fertile coniferophyte remains from the Late Triassic Deep River Basin, North Carolina // *Amer. J. Botany*. – 1973. – Vol. 60. – No. 8. – P. 810–818.
- Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1938–1945. – Bd. 85. – S. 1–729.
- Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // *Paleontol. J.* – 1995. – Vol. 29. – No. 2A. – P. 81–104.
- Gomankov A.V. Flora of the Kazanian–Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // *Palaeoworld*. – 2020. – Vol. 29. – P. 257–269.
- Grauvogel-Stamm L. La flore du Grés a Voltzia (Buntsandstein Supérieur) des Voges du Nord (France): morphologie, anatomie, interpretations phylogénique et paléogéographique. – Strasbourg, 1978. – 225 p. (Institut de Géologie, Université Louis Pasteur de Strasbourg. Mémoire No. 50.)

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications // Meddelelser om Grønland. – 1935. – Bd. 112. – No. 1. – P. 1–206.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic Flora. V. Coniferales. – L.: British Museum (Natural History), 1979. – 166 p.

Hermsen E.J., Taylor T.N., Taylor E.L. A voltzialean pollen cone from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2007. – Vol. 144. – P. 113–122.

Hernandez-Castillo G.R., Rothwell G.W., Mapes G. Thucydiaceae fam. nov., with a review and reevaluation of Paleozoic walchian conifers // Intern. J. Plant Sci. – 2001. – Vol. 162. – No. 5. – P. 1155–1185.

Hieger T.J., Serbet R., Harper C.J., Taylor T.N., Taylor E.L., Gulbranson E.L. Cheirolepidiaceae diversity: an anatomically preserved pollen cone from the Lower Jurassic of southern Victoria Land, Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2015. – Vol. 220. – P. 78–87.

Mapes G., Rothwell G.W. Primitive pollen cone structure in Upper Pennsylvanian (Stephanian) walchian conifers // J. Paleontol. – 1998. – Vol. 72. – No. 3. – P. 571–576.

Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // Palaeobotanist. – 1976–1978. – Vol. 25. – P. 298–313.

Miller C.N. Mesozoic conifers // Bot. Rev. – 1977. – Vol. 43. – P. 217–280.

Naugolnykh S.V. A new genus of male cones of voltzialean affinity, *Uralostrobus voltzioides* nov. gen., nov. sp., from the Lower Permian of the Urals (Russia) // Geobios. – 2014. – Vol. 47. – P. 315–324.

Pacyna G., Barbacka M., Zdebska D., Ziaja J., Fijałkowska-Mader A., Bóka K., Sulej T. A new conifer from the Upper Triassic of southern Poland linking the advanced voltzialean type of ovuliferous scale with *Brachyphyllum-Pagiophyllum*-like leaves // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2017. – Vol. 245. – P. 28–54.

Rothwell G.W., Mapes G., Hilton J., Hollingworth, N.T. Pollen cone anatomy of *Classostrobus crossii* sp. nov. (Cheirolepidiaceae) // Intern. J. Coal Geol. – 2007. – Vol. 69. – P. 55–67.

Serlin B.S., Delevoryas T., Weber R. A new conifer pollen cone from the Upper Cretaceous of Coahuila, Mexico // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1980. – Vol. 31. – P. 241–248.

Taylor T.N., Delevoryas T., Hope R.C. Pollen cones from the Late Triassic of North America and implications on conifer evolution // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1987. – Vol. 53. – P. 141–149.

## Объяснения к фототаблицам

Все изображенные образцы происходят из отвалов Кузьминовского рудника, расположенных на южном склоне холма Паника примерно в 100 м от его вершины и в 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово Октябрьского р-на Оренбургской обл. (верхнеказанский подъярус верхней перми).

### Таблица I

**Фиг. 1, 2.** Обр. № 1859/49 и № 1859/49А (отпечаток и противоотпечаток): вегетативный побег *Quadrocladus antiquus* Goman'kov (a), голотип мужской фруктификации *Cargalostrobus demetrii* Goman'kov (b) и женская фруктификация *Sashinia antiqua* Goman'kov (c) на одной поверхности напластования; длина линейки 5 мм.

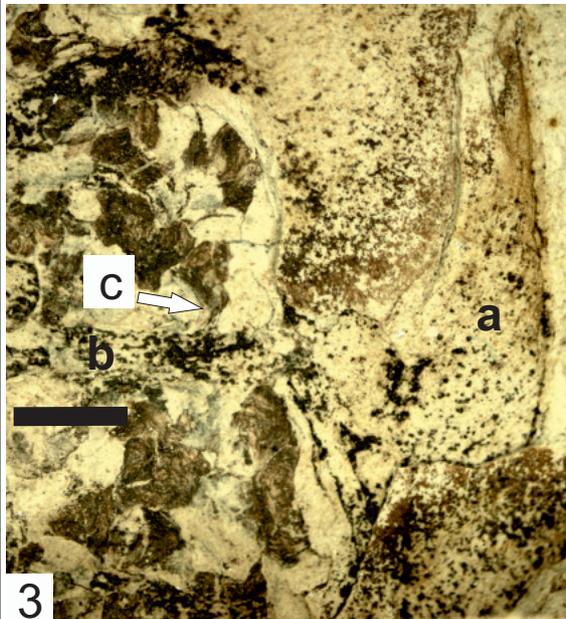
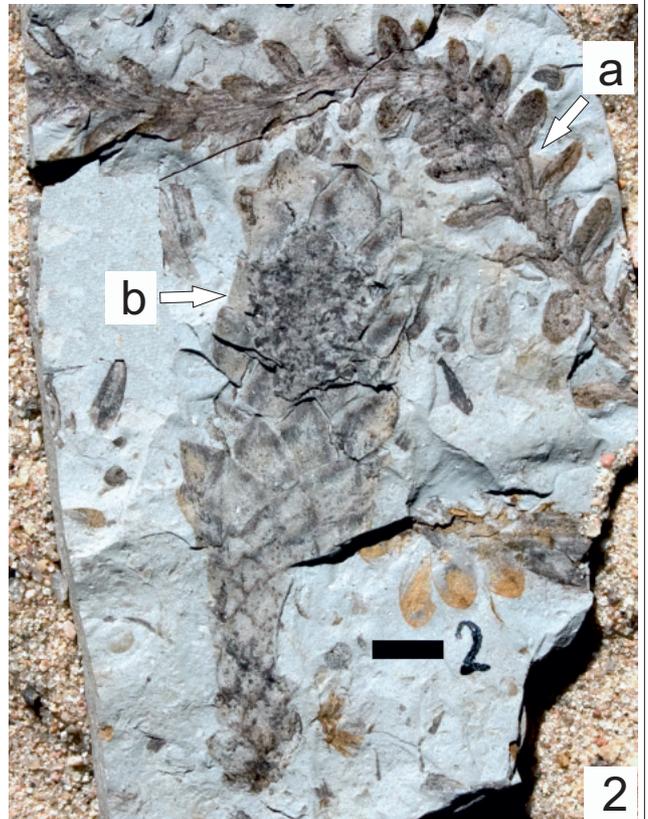
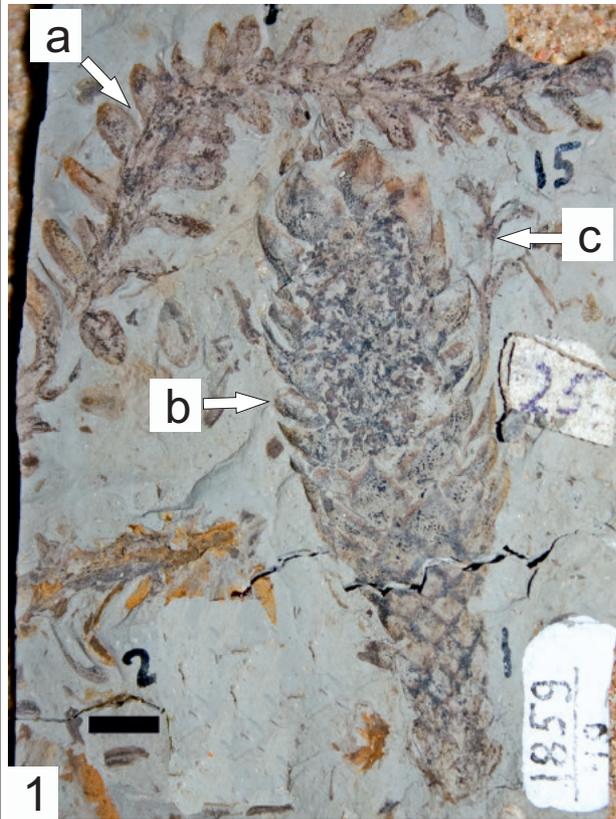
**Фиг. 3, 4.** *Cargalostrobus demetrii* Goman'kov, голотип № 1859/49-1; длина линейки 1 мм: 3 – микроспорофилл с прикрепленным к нему спорангием (a – щиток микроспорофилла, b – ножка микроспорофилла, c – спорангий); 4 – отпечаток внутренней поверхности щитка с рубцом от прикрепления ножки.

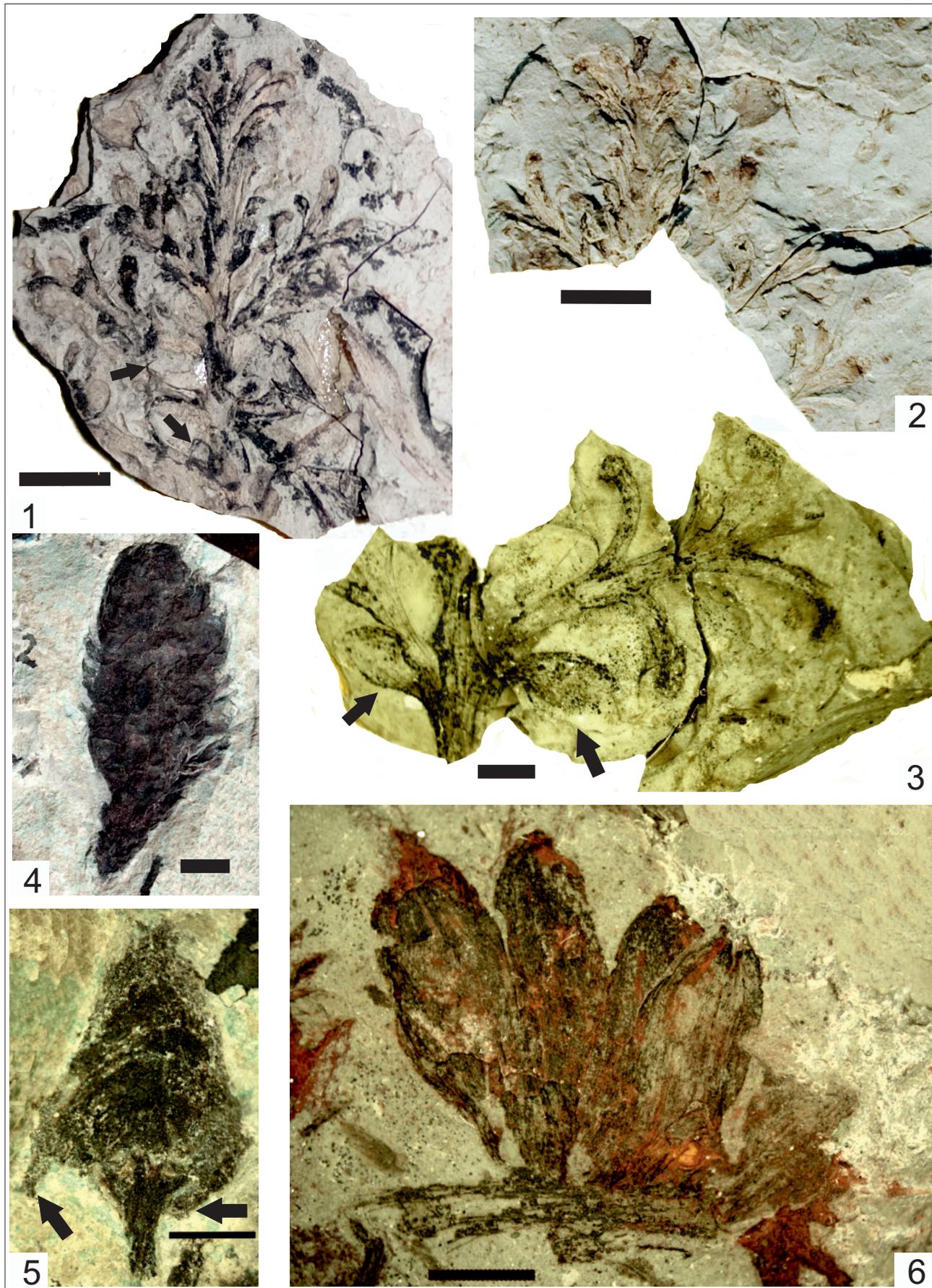
**Фиг. 5.** *Cargalostrobus demetrii* Goman'kov, отпечаток микростробила, экз. № 1859/190-1; длина линейки 5 мм.

### Таблица II

**Фиг. 1–3.** *Sashinia antiqua* Goman'kov, отпечатки сложных полиспермов, стрелками показаны брактеи: 1 – экз. № 1859/203; длина линейки 5 мм; 2 – экз. № 1859/203А, противоотпечаток экземпляра, показанного на фиг. 1; длина линейки 5 мм; 3 – экз. № 1859/50-3; длина линейки 2 мм.

**Фиг. 4–6.** *Cargalostrobus demetrii* Goman'kov: 4 – отпечаток микростробила с фитолеймой, экз. № 1859/283-1; длина линейки 5 мм; 5 – отпечаток терминальной части микроспорофилла (щиток и дистальная часть ножки) с фитолеймой, экз. № 1859/283-2, стрелками показаны «хвосты» на боковых углах щитка; длина линейки 2 мм; 6 – спорангии в прикреплении к ножке микроспорофилла, экз. № 1859/195-1; длина линейки 2 мм.





## **On conifer fructifications from the Cargala Mines (the Kazanian of the Southern Fore-Urals)**

*A.V. Gomankov*

*Komarov Botanical Institute of RAS, Professora Popova st. 2, 197376 St.-Petersburg, Russia*

Impressions of female (*Sashinia antiqua* Gomankov) and male (*Cargalostrobus demetrii* gen. et sp. nov.) conifer cones of Sashiniaceae are described. The previously suggested total absence of sterile scales at the base of simple polysperm is proved for *S. antiqua*. This forces us to consider this species as evolutionary more advanced in comparison with other, later species of the genus and gives rise to a serious problem in the reconstruction of the evolution of the Sashiniaceae. *C. demetrii* is characterized by sessile sporangia attached to the adaxial side of the peltate microsporophyll stalk. Morphologically this species is close to male cones associated with the ancient family of Emporiaceae. However, since it is impossible to outline any general trends in the evolution of male cones of early conifers, it is difficult to use this similarity to clarify the position of the described taxa in the phylogeny of the group under consideration.