

Эпидермальные исследования растительных остатков из Дубенского карьера (кунгурский ярус Оренбургской области)

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197022 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2
gomankov@mail.ru

Описывается эпидермальная структура пяти видов голосеменных растений из Дубенского карьера: *Ginkgo-phyllum cuneifolium*, *Steirophyllum* cf. *gomankovii*, *Dubenskia insolita*, *Entsovia kungurica* и *Taxodiella bardaeana*. Новый род и вид *D. insolita* характеризуется дихотомирующими дорзальными желобками – признаком, уникальным для палеозойских пиносид. Растения с дорзальными желобками (роды *Steirophyllum*, *Dubenskia* и *Entsovia*), образующие морфологически компактную группу, которая условно сближается с порядком *Dicranophyllales*, весьма многочисленны и разнообразны в Дубенском карьере, что, вероятно, связано со специфическими климатическими условиями, существовавшими в южном Приуралье в пермское время.

Дубенский (Дубиновский) гипсовый карьер расположен на территории Беляевского района Оренбургской области в 9 км юго-западнее станции Кондуровка железной дороги Оренбург – Орск (координаты: 51,447400° с. ш., 56,645024° в. д.). Добыча гипса в карьере началась в 1930-х годах и продолжается до настоящего времени (см. рис. 1 на вклейке). Согласно геологической карте масштаба 1 : 200 000 (лист М–40–III), карьер находится в поле развития нижней галогенно-карбонатной свиты кунгурского яруса (см. рис. 2 на вклейке). «Верхняя красноцветная уфимская свита кунгурского яруса», выделяемая на территории листа, согласно современной Общей стратиграфической шкале [Стратиграфический кодекс..., 2006] должна, по-видимому, относиться к уфимскому ярусу. До последнего времени никаких органических остатков из галогенно-карбонатной свиты известно не было и ее возраст устанавливался на основании литологического сходства с кунгурскими отложениями соседних листов [Геологическая карта..., 1950].

Впервые растительные остатки в отвалах Дубенского карьера были найдены в 2019 году сотрудниками лаборатории артропод Палеонтологического института РАН. В 2021 году сотрудники того же полевого отряда вновь посетили данное местонахождение вместе с автором настоящей статьи. В результате была собрана кол-

лекция из 64 штучек с разнообразными остатками ископаемых растений хорошей сохранности. В коллекции были определены следующие таксоны (некоторые из них представлены на табл. I): *Viatscheslavia* sp., *Paracalamites* sp., *Ginkgophyllum cuneifolium* (Kutorga) comb. nov., *Mauerites* (?) sp., *Cordaites* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *deržavinii* (Neuburg) S. Meyen, *R. (A.)* aff. *deržavinii*, *Samaropsis* sp., *Steirophyllum* cf. *gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov, *Dubenskia insolita* gen. et sp. nov., *Entsovia kungurica* S. Meyen, *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S. Meyen.

Кунгурская флора Восточно-Европейской платформы известна и изучается еще с середины XIX века и часто представлена отпечатками с прекрасно сохранившейся морфологией. Однако фитолейма на этих отпечатках сохраняется, как правило, плохо, и сведения об эпидермальном строении кунгурских растений Приуралья остаются до сих пор довольно скудными [Мейен, 1969, 2010; Naugolnykh, Kerp, 1996; Наугольных, 1998, 2007; Гоманьков, 2011]. В отличие от многих других местонахождений на образцах из Дубенского карьера часто присутствуют хорошо сохранившиеся фитолеймы, которые позволяют исследовать эпидермальную структуру растений с необходимой детальностью. Настоящая статья посвящена описанию эпидермального строения некоторых голосеменных из Дубенского карьера.

Материал и методы

Как правило, растительные остатки из Дубенского карьера представлены отпечатками листьев или облиственных побегов. Часто на них сохраняется фитолейма. Иногда встречаются поверхности напластования, сплошь усыпанные бесформенными фрагментами растений (см. рис. 3 на вклейке). Такие штуфы подвергались объемной мацерации: сначала для растворения карбонатов выдерживались в соляной кислоте до прекращения выделения углекислого газа, а затем в течение нескольких суток – в плавиковой кислоте для удаления силикатов. Для макроскопического изучения и фотографирования отпечатков и фитолейм, выделенных в результате объемной мацерации, использовался бинокляр Stemi-2000-CS (Carl Zeiss).

Внешне изучавшиеся фитолеймы кажутся весьма перспективными для эпидермального анализа, но при применении стандартной процедуры мацерации (окисление в смеси Шульце с последующей промывкой водным раствором аммиака) выделить чистые кутикулы удается очень редко: кутикулы верхней и нижней стороны листа не отделяются и остаются плотно прижатыми друг к другу, в результате чего клеточную структуру каждой из сторон листа не удается рассмотреть с необходимой детальностью.

Однако фитолеймы из Дубенского карьера интенсивно флюоресцируют при облучении их ультрафиолетовым светом, что позволяет изучить все необходимые детали эпидермального строения в люминесцентном микроскопе. Для этой цели использовался люминесцентный микроскоп Zeiss Axio Imager.A1. Подготовка фитолейм к изучению в люминесцентном микроскопе не требует никакой предварительной обработки: фитолейма просто зажимается между двумя покровными стеклами с помощью двустороннего скотча, после чего ее можно рассматривать в микроскопе с обеих сторон.

Иногда (как на поверхности штуфов, так и при их объемной мацерации) встречаются естественно отмацерированные однослойные прозрачные дисперсные кутикулы. Такие кутикулы без какой-либо химической обработки заделывались в обычные препараты на глицерин-желатине и изучались в световом микроскопе Amplival Carl Zeiss, оснащенном видеокамерой Tourcam.

Все изученные образцы хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), коллекция № 1864.

Систематическая часть

Класс *Gymnospermae* Подкласс *Ginkgoopsida*

Сателлитные роды порядка *Peltaspemales*

Род *Ginkgophyllum* Saporta, 1875

Ginkgophyllum cuneifolium (Kutorga) Gomankov, comb. nov.

Табл. II, фиг. 3–6; табл. III, фиг. 1–4; рис. 4

Sphenopteris cuneifolia: Kutorga, 1838, Taf. VII, Fig. 3.

Noeggerathia cuneifolia: Brongniart, 1845, p. 1, 9, pl. A, fig. 3; Эйхвальд, 1854, с. 168; Eichwald, 1860, pl. XII, fig. 16.

Psygmophyllum cuneifolium: Schimper, 1870–1872, p. 192; Залесский, 1918, табл. VII, фиг. 1–3; 1927, табл. VIII, фиг. 3–4, табл. IX, фиг. 2–3, табл. XII, фиг. 1, табл. XIV, фиг. 5, табл. XVI, фиг. 6; Zalessky, 1937, с. 64, фиг. 27; Наугольных, 1998, с. 81–84, табл. XVII, фиг. 4, рис. 37–39; 2007, с. 136–137, табл. XXVIII, фиг. 4, табл. XXXI, фиг. 1, 3, 7, табл. XXXII, фиг. 3, рис. 60.

Sphenopteris santagulensis: Залесский, 1927, табл. XXXIV, фиг. 3.

Голотип – ЦНИГРМузей, экз. № 2/3785, отпечаток листа; изображен С.С. Куторгой [Kutorga, 1838] на табл. VII, фиг. 3; пермь Приуралья.

Описание. В коллекции имеется несколько отпечатков с фитолеймами и дисперсных фитолейм, выделенных при объемной мацерации породы. Остатки, которые сохранили какие-то морфологические признаки (табл. II, фиг. 6, рис. 4), представлены конечными сегментами листьев. Часто они напоминают перышки, отходящие от рахиса перистого листа (рис. 4б, в), но тот факт, что эти «перышки» располагаются только с одной стороны «рахиса», указывает, что мы имеем дело в данном случае с сегментами дихотомизирующего листа, а не с перышками перистого. Конечные сегменты, как правило, линейные, имеют ширину около 3 мм и длину около 7 мм, расходятся под углом 30–70°, верхушки их закругленные. Очертания сегментов часто бывают неправильными, вероятно, из-за того, что при

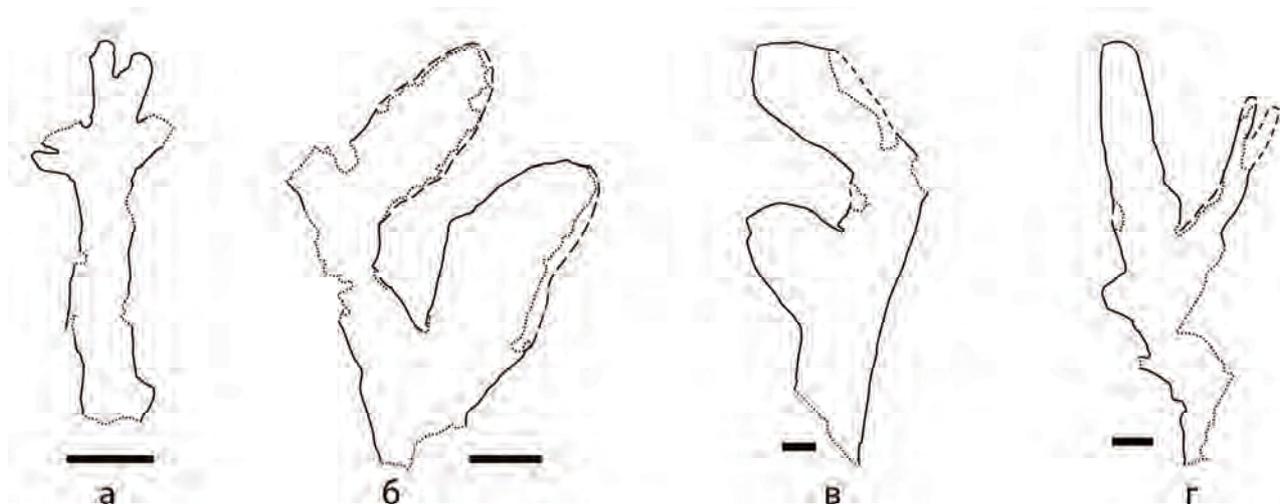


Рис. 4. Очертания фрагментов листьев *Ginkgophyllum cuneifolium* (Kutorga) comb. nov. из Дубенского карьера: *а* – экз. № 1864/14В-5, длина линейки 5 мм; *б* – экз. № 1864/37, длина линейки 3 мм; *в* – экз. № 1864/42, длина линейки 1 мм; *г* – экз. № 1864/2-1, длина линейки 3 мм

жизни они были довольно толстыми (их толщина была соизмерима с шириной) и при захоронении сминались в складки. Это подтверждается и некоторыми дисперсными фитолеймами сегментов, демонстрирующими крупные продольные складки (табл. II, фиг. 5). Некоторые длинные сегменты имеют булавовидную форму: их ширина и толщина может увеличиваться к верхушке до такой степени, что при захоронении сегмент сплющивается в плоскости, перпендикулярной к его длинной оси (табл. II, фиг. 3, 4). Жилкование сегментов на отпечатках и фитолеймах не прослеживается.

Эпидермальное строение обеих сторон листа одинаковое. Дифференциация эпидермы на костальные и интеркостальные зоны может быть выражена в разной степени (по-видимому, в зависимости от ширины сегмента и близости к его верхушке): от сильной (табл. III, фиг. 1) до почти незаметной (табл. III, фиг. 2). Костальные клетки, как правило, более вытянуты, чем интеркостальные, и образуют более или менее правильные, иногда изгибающиеся ряды. Покровные клетки имеют размеры примерно 60×30 мкм. Они 4–7-угольные, их радиальные стенки ровные, прямые или слегка изогнутые, периклиналильные стенки гладкие. Устьица сосредоточены в интеркостальных зонах, где они расположены без видимого порядка. Устьица (табл. III, фиг. 3, 4) погруженные, актиноцитные, моноциклические или неполноциклические. Побочных клеток обычно 7–10. Как правило, с одной стороны от

устьичной ямки они крупнее, чем с другой. Более крупные побочные или венечные клетки часто пятиугольные, причем их наименьшая сторона обращена к устьичной ямке, благодаря чему весь устьичный аппарат приобретает характерный актиноцитный облик. Периклиналильные стенки у побочных клеток кутинизированы так же, как у покровных, и только проксимальные радиальные стенки могут быть губообразно утолщены или нести небольшую папиллу. Замыкающие клетки не сохраняются. На 1 мм^2 поверхности листа приходится примерно 30 устьиц.

Сравнение и замечания. В последние десятилетия описываемый вид обычно относился к роду *Psygmoephyllum* Schimper. До работ В.И. Бураго [1982] и М.В. Дуранте [1990] этот род имел очень широкие и нечеткие границы, но в настоящее время всеми исследователями он понимается более или менее единообразно: к нему относятся сложные листья с перисто-дихотомическим делением пластинки и обязательной парой базальных перьев, расположенных ниже первой дихотомии главного рахиса, благодаря чему весь лист имеет характерную «четырёхраздельную» форму. Благодаря такой «четырёхраздельности» листьев к роду *Psygmoephyllum* относился также и вид, описываемый здесь как *Ginkgophyllum cuneifolium*, хотя базальные перья у этого вида отходят не ниже, а выше первой дихотомии главного рахиса и это обстоятельство позволяет считать деление всего листа в целом не перисто-дихотомическим, а просто дихотомическим.

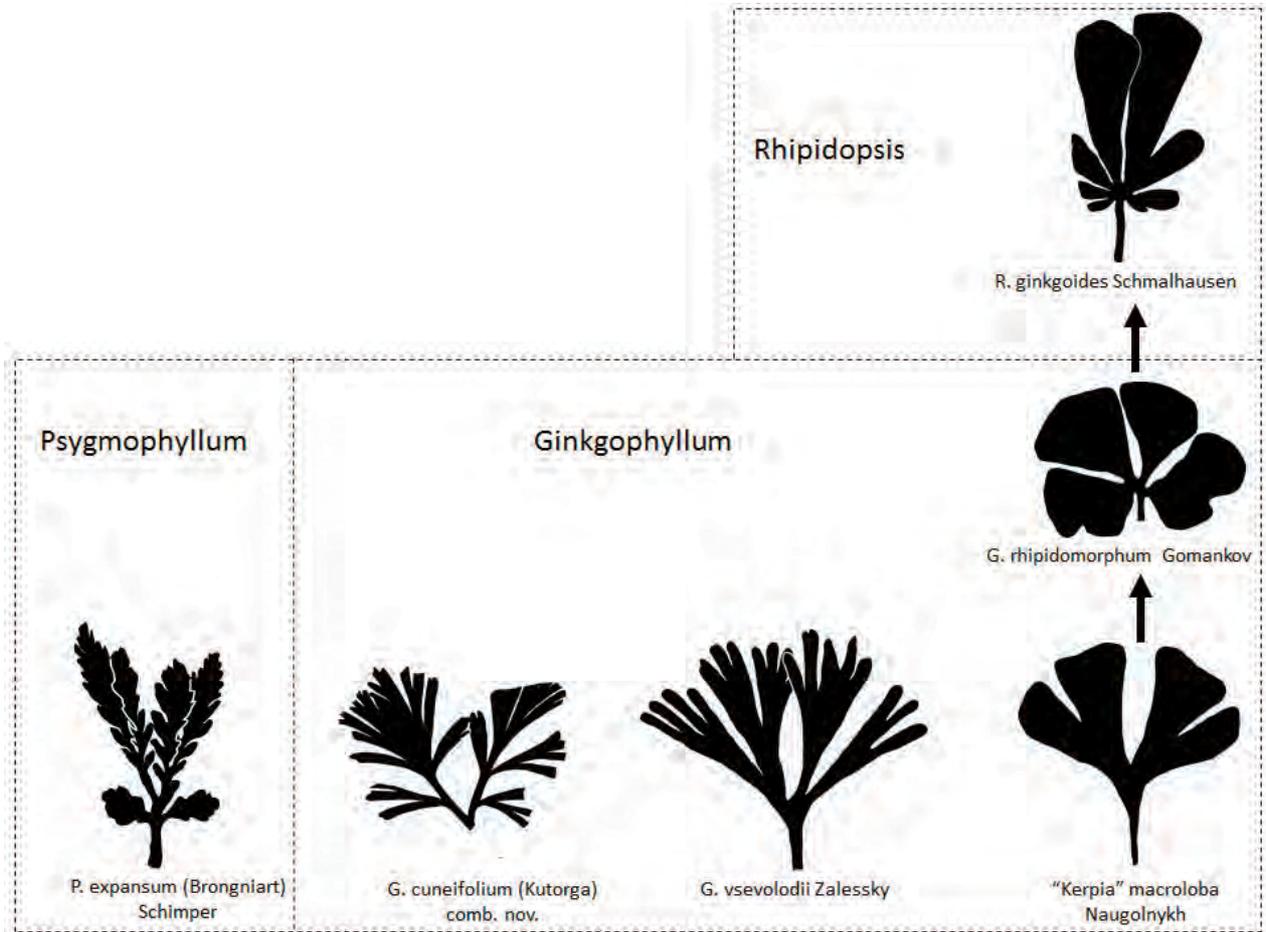


Рис. 5. Ряд изменчивости перисто-дихотомических, дихотомических и пальчатых листьев, встречающихся в кунгурских и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы

ческим. Такие листья могут рассматриваться как промежуточные формы между перисто-дихотомическими и строго дихотомическими листьями и занимают вполне определенное положение в ряду изменчивости, идущем от перисто-дихотомических листьев типа *Psymgophyllum expansum* (Ad. Brongniart) Schimper к пальчатым листьям типа *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen (рис. 5). Такой ряд изменчивости можно наблюдать в листьях, известных из кунгурских – верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы, и возможно, что он отражает реальный эволюционный процесс, приведший к образованию кейтониевых из пельтаспермовых [Гоманков, 2018a]. Разделение этого достаточно непрерывного ряда изменчивости на дискретные роды всегда будет носить условный характер, и в процитированной выше статье я предлагал основывать такое деление на общем характере расчленения листовой пластинки: пальчаторассеченные листья относить к роду *Rhipidopsis*, дихотомиче-

ски рассеченные – к роду *Ginkgophyllum*, а листья, в которых дихотомическое расчленение комбинируется с перистым, – к роду *Psymgophyllum*. При таком подходе вид «*Psymgophyllum*» *cuneifolium* должен быть перенесен в род *Ginkgophyllum*, и в силу этого здесь предлагается новая комбинация *Ginkgophyllum cuneifolium* (Kutorga) comb. nov.

То, что описываемый здесь вид не должен относиться к роду *Psymgophyllum*, подтверждается и его эпидермальной структурой, сильно отличающейся от структуры, известной у *Psymgophyllum expansum* (Ad. Brongniart) Schimper – типового вида рода *Psymgophyllum*. У этого вида устьичные полосы шире и выражены обычно гораздо лучше, чем у *G. cuneifolium* (табл. III, фиг. 5), а устьица всегда строго моноциклические и папиллоцитные (табл. III, фиг. 6).

От видов *Ginkgophyllum grassertii* Saporta (пермь Франции) [Saporta, 1884], *G. vsevolodii* Zalessky (верхний карбон – нижняя пермь Кузбас-

са) [Нейбург, 1948] и *G. primaevum* Rasskazova (верхний карбон Тунгусского и Кузнецкого бассейнов) [Рассказова, 1962] описываемый здесь вид *G. cuneifolium* отличается гораздо большими углами расхождения сегментов при дихотомии (особенно в случае второй дихотомии – см. рис. 5), что сближает его с представителями рода *Psygmothymum*, которые характеризуются перисто-дихотомическим делением листовой пластинки. О близости видов *G. cuneifolium* и *G. vsevolodii* свидетельствует тот факт, что М.Д. Залесский [1918, табл. LI, фиг. 12, табл. LIII, фиг. 10] относил к виду *Psygmothymum cuneifolium* отпечаток дихотомирующего листа из верхнепермских отложений Кузбасса, который в дальнейшем был помещен М.Ф. Нейбург [1948] в синониму вида *G. vsevolodii*. От вида *G. rhipidomorpha* Gomankov, известного из казанских отложений Приуралья [Гоманьков, 2018а], описываемый вид отличается большими расстояниями между последовательными делениями листовой пластинки, а также линейными конечными сегментами с закругленными верхушками.

Узкие линейные конечные сегменты характерны также для листьев рода *Mauerites* Zalessky из кунгурских отложений Приуралья [Zalessky, 1933], отличающихся неправильным и очень хаотичным перисто-дихотомическим делением пластинки. Но у *G. cuneifolium* при такой же ширине конечные сегменты гораздо более короткие и расположены более тесно, то есть угол последней дихотомии существенно меньше, чем у листьев *Mauerites*.

Эпидермальная структура у дихотомирующих листьев из пермских отложений Восточно-Европейской платформы была описана для родов *Doliostomia* S. Meyen и *Sphenarion* Harris et Miller [Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2005, 2011]. Для рода *Doliostomia* характерно полное отсутствие дифференциации эпидермы на костальные и интеркостальные зоны, тогда как у рода *Sphenarion*, напротив, эта дифференциация выражена всегда очень резко. Кроме того, от обоих указанных родов *G. cuneifolium* отличается своими актиноцитными устьицами с большим количеством побочных клеток: у *Doliostomia* устьица югатоцитные, а у *Sphenarion* – папиллоцитные.

Материал. 5 отпечатков с фитолеймами и 9 дисперсных фитолейм. Эпидермальная структура изучалась только в люминесцентном микроскопе.

Подкласс Pinopsida

Сателлитные роды порядка Dicranophyllales

Род *Steirophyllum* Eichwald, 1854

Steirophyllum cf. *gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov

Табл. V

? *Mostotchkia gomankovii*: Meyen, Smoller, 1986, p. 209–215, text-figs 1 (o), 3, 4, pl. II, figs 4–8, pl. III, figs 1–6.

? *Steirophyllum gomankovii*: Гоманьков, 2013, с. 4–5, табл. 1, фиг. 1–5, табл. 2, фиг. 1–6, табл. 3, фиг. 1–4, табл. 4, фиг. 1–2, табл. 5, фиг. 1–2.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № 4577/115, отпечаток облиственного побега с фитолеймой; изображен С.В. Мейеном и Г.Г. Смоллер [Meyen, Smoller, 1986] на рис. 3а–е и табл. II, фиг. 4–8, табл. III, фиг. 2; местонахождение Вымь: Республика Коми, правый берег р. Вымь напротив устья р. Коин, верхняя пермь, нижний подъярус казанского яруса.

Описание основывается на нескольких дисперсных кутикулах, выделенных при объемной мацерации породы. Наиболее характерной чертой кутикул описываемого вида является «двойная» кутинизация: вероятно, кутин выделялся не только внешними периклинальными стенками эпидермальных клеток, но также радиальными и даже внутренними периклинальными стенками и заходил в промежутки между клетками гиподермы. Благодаря этому на кутикулах часто просматриваются две системы клеток, наложенные друг на друга и соответствующие эпидерме и гиподерме [Гоманьков, 2013]. Эта особенность кутикул *S. gomankovii* прослеживается и на материале из Дубенского карьера.

Листья, по-видимому, линейные, шириной около 5 мм. Эпидермальные клетки на нижней стороне листа вне дорзальных желобков выглядят примерно так же, как и на верхней стороне. Они 4–6-угольные, имеют размеры порядка 35 мкм, собраны в продольные ряды, которые, однако, не всегда хорошо выражены (на верхней стороне листа лучше, чем на нижней). Сами клетки изометричные или могут быть вытянуты (иногда очень сильно – см. табл. V, фиг. 1, 2) поперек клеточного ряда, что, в общем, не характерно для палеозойских голосеменных и тоже может рассматриваться как оригинальная черта описываемого вида. Внешние периклинальные стенки клеток, как правило, гладкие, но изредка на верхней стороне листа встречаются участки,

где некоторые периклиналильные стенки клеток несут очень крупные папиллы (табл. V, фиг. 2). Радиальные стенки клеток очень толстые (за счет дополнительного отложения кутина), прямые.

На нижней стороне листа вблизи от его краев располагаются два дорзальных желобка шириной около 270 мкм (табл. V, фиг. 3). Обычно дорзальный желобок с одной или с обеих сторон обрамлен толстыми складками. Эпидерма в пределах дорзальных желобков изогональная, сложена обычно 5–6-угольными клетками размером около 15 мкм с прямыми или дуговидно изогнутыми радиальными стенками (табл. V, фиг. 4). Периклиналильные стенки многих покровных клеток несут высокие папиллы. Особенно высокие папиллы, приближающиеся по форме к одноклеточным волоскам и нависающие над дорзальным желобком, располагаются по его краю (табл. V, фиг. 5, 6). Устьица, по-видимому, непогруженные, моноциклические, расположены плотно: часто два соседних устьица имеют общие побочные клетки. Побочные клетки ничем не отличаются от покровных за исключением очень высоких папилл, нависающих над замыкающими клетками и часто полностью их закрывающих (табл. V, фиг. 7, 8). Проксимальные радиальные стенки побочных клеток образуют правильный округлый или овальный контур. Замыкающие клетки имеют бобовидную форму и размеры ~50×25 мкм. Иногда их периклиналильные стенки несут утолщения в виде узких валиков вдоль устьичной щели. Устьичная щель ориентирована, как правило, вдоль листа, реже – косо. Около дорзального желобка эпидермальные клетки становятся более вытянутыми в продольном направлении, их радиальные стенки становятся тоньше, а на периклиналильных стенках появляются мелкие папиллы (табл. V, фиг. 6).

Клетки гиподермы с очень тонкими радиальными стенками, 4–5-угольные, вытянуты вдоль листа и образуют очень правильные продольные ряды (табл. V, фиг. 1).

Сравнение. По всем признакам, доступным для наблюдения (в том числе и по такому редкому признаку, как «двойная» кутинизация), изученные кутикулы сходны с описанными экземплярами вида *Steirophyllum gomankovii* [Meyen, Smoller, 1986; Гоманьков, 2013]. Единственный признак, не отмечавшийся прежде у *S. gomankovii*, но наблюдавшийся на кутикулах из Дубенского карьера, – это папиллозные участки на верхней стороне листа. У экземпляров из типового местонахождения отмечались краевые зуб-

чики, по форме и размерам сходные с описанными папиллами, но они располагались по краю листа, а не в середине его верхней стороны. Вместе с тем подобные папиллозные участки встречаются на листьях описываемого вида чрезвычайно редко, и в силу этого, будучи признаком индивидуальной внутривидовой изменчивости, они могли не попасть в материал, описанный из других местонахождений.

Следует, однако, иметь в виду, что *S. gomankovii* – единственный вид рода *Steirophyllum*, у которого была изучена эпидермальная структура, и его отличия от других видов рода – *S. lanceolatum* Eichwald и *S. biarmicum* (Eichwald) Gomankov – основаны на макроморфологических признаках, таких как размеры и форма листьев. Поскольку эти признаки недоступны для изучения на моем материале, а эпидермальная структура *S. lanceolatum* и *S. biarmicum* остается неизвестной, у меня нет абсолютной уверенности в том, что описанные дисперсные кутикулы действительно принадлежат *S. gomankovii*. В силу этого я отношу их к данному виду со знаком «cf.».

Замечания. Наличие поперечно вытянутых клеток с очень толстыми радиальными стенками, а также общий характер эпидермы в дорзальных желобках (ср. табл. V, фиг. 4 в настоящей статье и табл. XIV, фиг. 5 в статье Мейена [1969]) сближают описываемый вид с видом *Entsovia rarisulcata* S. Meyen из уфимских и казанских отложений Приуралья [Мейен, 1969]. Возможно, что это сходство на эпидермальном уровне свидетельствует о близком таксономическом родстве *Steirophyllum* и *Entsovia* S. Meyen, хотя значительные различия в макроморфологии (широкие листья с множественными парными дорзальными желобками у рода *Entsovia*), несомненно, указывают на то, что это два разных самостоятельных рода.

Материал. 10 дисперсных кутикул, полученных в результате объемной мацерации породы и изученных в световом микроскопе.

Род *Dubenskia* Gomankov, gen. nov.

Родовое название образовано от названия Дубенского карьера.

Типовой вид – *Dubenskia insolita* sp. nov., кунгурский ярус южного Приуралья.

Type species – *Dubenskia insolita* sp. nov., the Kungurian of the Southern Fore-Urals.

Диагноз. Простые линейные цельнокрайние листья, располагающиеся на побеге спирально. Многочисленные дорзальные желобки равно-

мерно распределены по абаксиальной поверхности листа. По мере расширения листовой пластинки новые дорзальные желобки образуются как за счет вставления, так и за счет дихотомии.

Diagnosis. Simple linear entire leaves spirally attached to the shoot. Numerous dorsal furrows evenly arranged on the abaxial surface of the leaf. New dorsal furrows are formed during the leaf blade expansion both by insertion and by dichotomy.

Сравнение. От всех известных родов голосеменных, так или иначе связывающихся с порядком Dicranophyllales (*Dicranophyllum* Grand'Eury, *Mostotchkia* Chachlov, *Steirophyllum*, *Entsovia*, *Slivkovia* S. Meyen), а также от рода *Rufhoria* S. Meyen, относящегося к кордаитам, описываемый род отличается дихотомирующими дорзальными желобками.

Видовой состав. Типовой вид.

***Dubenskia insolita* Gomankov, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 1, 2; табл. IV, фиг. 1–5; табл. VI, фиг. 1–3

Видовой эпитет от лат. *insolita* – необычная.

Голотип – Ботанический институт РАН, экз. № 1864/16, отпечаток облиственного побега с фитолеймой; Беляевский район Оренбургской области, отвалы Дубенского гипсового карьера (в 9 км юго-западнее железнодорожной станции Кондуровка); нижняя пермь, кунгурский ярус (табл. II, фиг. 2, табл. IV, фиг. 2).

Holotype – Botanical Institute of RAS, specimen No. 1864/16, impression and compression of leafy shoot; Beliaevka District of the Orenburg Region, dumps of the Dubensky Gypsum Quarry (9 km southwest of the railway station Kondurovka); the Lower Permian, the Kungurian (pl. II, fig. 2, pl. IV, fig. 2).

Диагноз. Такой же, как для рода.

Diagnosis. The same as for the genus.

Описание. К описываемому виду отнесены отпечатки облиственных побегов и изолированных листьев с фитолеймой, а также дисперсные фитолеймы, выделенные при объемной мацерации породы. Наиболее полно сохранился отпечаток, выбранный голотипом (табл. II, фиг. 2). На нем виден фрагмент прямой оси длиной 48 мм и толщиной 2 мм, к которой по низкой спирали прикрепляются линейные листья. Ширина каждого листа составляет 2–3 мм, хотя на других экземплярах она может достигать 9 мм. Максимальная наблюдавшаяся длина листа составляет 22 мм. Верхушки листьев ни в одном случае не наблюдались. Жилкование листьев ни на отпечатках, ни на фитолеймах не просматривается.

Абаксиальная поверхность листьев несет дорзальные желобки, ширина которых может очень сильно меняться (по-видимому, в зависимости от расстояния до начала желобка) – от 45 до 250 мкм. Первый дорзальный желобок появляется в середине листа непосредственно у его основания. Возможно, это указывает на то, что в основание каждого листа входили две жилки, как это имеет место у кордаитов. В дальнейшем по мере расширения пластинки листа число дорзальных желобков увеличивается как путем дихотомии, так и путем вставления (табл. II, фиг. 1, табл. IV, фиг. 5), причем дихотомируют центральные дорзальные желобки, а вставляются боковые. На 0,5 см ширины листа приходится 4–5 дорзальных желобков.

Эпидерма оси побега (табл. IV, фиг. 2) сложена в основном 4–6-угольными клетками размером ~40×15 мкм, собранными в довольно правильные ряды, которые отгибаются от середины оси к местам отхождения листьев. Эпидерма верхней стороны листа (табл. IV, фиг. 1, табл. VI, фиг. 1) сложена в основном 4–6-угольными клетками, образующими более или менее отчетливые продольные ряды. Наблюдается слабо выраженная дифференциация на костальные и интеркостальные зоны. В костальных зонах клетки более вытянутые и клеточные ряды выражены лучше, чем в интеркостальных. Максимальный размер клеток составляет ~65×45 мкм. Периклиальные стенки клеток гладкие, радиальные – прямые или слабо изогнутые. Изредка наблюдается мелкая извилистость радиальных стенок. Эпидерма нижней стороны листа вне дорзальных желобков выглядит примерно так же, как эпидерма верхней стороны (табл. IV, фиг. 4). По краям дорзальных желобков наблюдаются папиллы, которые, однако, имеют гораздо меньшие размеры и расположены реже, чем у *S. gomankovii*. Кутикула в пределах дорзальных желобков сохраняется плохо (табл. IV, фиг. 5). По-видимому, эпидерма в пределах дорзального желобка была сложена изометричными клетками меньших размеров, чем вне желобков. Некоторые покровные клетки, особенно около края желобка, несут мелкие папиллы. Форму и расположение устьиц рассмотреть трудно. Возможно, побочные клетки были также снабжены папиллами, нависавшими над замыкающими клетками (табл. VI, фиг. 2).

Материал. 3 отпечатка с фитолеймами и 16 дисперсных фитолейм. Эпидермальная структура изучалась как в световом, так и в люминесцентном микроскопе.

Род *Entsovia* S. Meyen, 1969

***Entsovia kungurica* S. Meyen**

Табл. VI, фиг. 4–7

Entsovia kungurica: Мейен, 1969, с. 96–97, табл. XIV, фиг. 7–11.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. №№ 3773/574ж-6, 3773/574з-6, 3774/574и-6 (отпечаток и два фрагмента противотпечатка с фитолеммой); изображен в протологе [Мейен, 1969] на рис. 4в и на табл. XIV, фиг. 7–10; местонахождение Чекарда-1: Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылва непосредственно ниже устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита.

Описание. К описываемому виду было отнесено несколько дисперсных кутикул, выделенных при объемной мацерации породы. В основном они соответствуют участкам нижней эпидермы, заключенным между двумя дорзальными желобками, но иногда встречаются и более крупные фрагменты. Эпидермальные клетки на нижней стороне листа вне дорзальных желобков в основном 5–7-угольные, имеют размеры ~110×45 мкм, вытянуты вдоль листа и собраны в правильные продольные ряды. Радиальные стенки клеток часто мелкоизвилистые или неправильно четковидные (табл. VI, фиг. 4). Периклиальные стенки, как правило, несут папиллы, контуры которых более отчетливые вблизи дорзальных желобков и становятся более расплывчатыми по мере удаления от них. По краю дорзального желобка папиллы приобретают характер одноклеточных волосков и почти полностью перекрывают желобок, нависая над ним (табл. VI, фиг. 5). Иногда края дорзальных желобков осложнены складками, которые могут смыкаться друг с другом, полностью перекрывая желобок. Дорзальные желобки имеют ширину около 55 мкм и расположены парами. Расстояние между дорзальными желобками внутри пары – 0,5 мм, расстояние между парами желобков – 1,3 мм. Эпидермальную структуру внутри дорзальных желобков рассмотреть трудно. Клетки здесь, по видимому, изометричные и многие из них несут мелкие папиллы. Возможно, что устьица маскируются папиллами на побочных клетках, нависающими над замыкающими клетками (табл. VI, фиг. 6). Эпидермальная структура верхней стороны листа (табл. VI, фиг. 7) сходна с эпидермальной структурой нижней стороны между дорзальными желобками с той только разницей, что

папиллы на верхней стороне выражены хуже, чем на нижней, вплоть до полного их отсутствия.

Сравнение. По всем основным признакам описываемые кутикулы идентичны с типовой серией *Entsovia kungurica* [Мейен, 1969]. От другого известного вида рода *Entsovia* – *E. rariculata* – описываемый вид отличается более узкими дорзальными желобками, однотипностью клеточных рядов на верхней стороне листа и присутствием папилл на периклиальных стенках клеток.

Замечания. Благодаря наличию папилл, *E. kungurica* обнаруживает сходство с некоторыми видами рода *Rufloria*: *R. meyenii* Gluchova, *R. subangusta* (Zalessky) S. Meyen, *R. papillosa* Gluchova, *R. poryvaica* Gluchova, *R. verrucosa* Gluchova [Глухова, 2009]. Некоторые из этих видов встречаются в тех же местонахождениях, что и *E. kungurica*. Однако от всех этих видов *E. kungurica* отличается неравномерным распределением дорзальных желобков по нижней поверхности листа: у всех представителей рода *Entsovia* желобки располагаются парами, так что расстояние между ними внутри пары оказывается существенно меньше, чем между желобками, относящимися к разным парам. Этот признак можно наблюдать и на дисперсных кутикулах из Дубенского карьера.

Материал. 18 дисперсных кутикул, выделенных в результате объемной мацерации породы. Кутикулы изучались в световом микроскопе.

Сателлитный род порядка Pinales

Род *Taxodiella* Zalessky, 1939

***Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S. Meyen**

Табл. I, фиг. 2; табл. II, фиг. 7; табл. IV, фиг. 6

Walchia bardaeana: Zalessky, 1937, с. 75, фиг. 39.

Walchia peremiana: Zalessky, 1937, с. 73, фиг. 40.

Walchia uralica: Zalessky, 1937, с. 71, фиг. 36.

Taxodiella bardaeana: Мейен, 2010, с. 60–62, табл. 7, фиг. 80–82, рис. 18.

Голотип – экземпляр, изображенный М.Д. Заlessким [Zalessky, 1937, фиг. 39]; местонахождение Красная Глинка: Пермский край, Лысьвенский район, правый берег р. Барда, в 1,3 км выше моста в д. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лёсская свита.

Описание. В коллекции имеются отпечатки двух облиственных побегов предпоследнего порядка, принадлежавших, скорее всего, одному растению (табл. I, фиг. 2), и одного побега по-

следнего порядка, а также фитолейма изолированного листа, выделенная при объемной мацерации породы (табл. II, фиг. 7). Побег последнего порядка длиной 12 мм отходит от побега предпоследнего порядка под углом $\sim 30^\circ$. Все побеги плотно покрыты спирально расположенными простыми листьями ланцетной формы с заостренными верхушками длиной 4 мм и шириной 1,5 мм. На одном из побегов предпоследнего порядка листья очень плотно прижаты к оси, в других случаях они отходят от оси под углом $\sim 45^\circ$. В каждом листе, по-видимому, присутствует единственная жилка толщиной $\sim 0,1$ мм, доходящая до самой верхушки листа.

Листья, вероятно, были унифациальными, так как они имеют одинаковую эпидермальную структуру на обеих сторонах, а край листа никакими особенностями эпидермальной структуры не отмечен («сильно корродированные зубчики», которые отмечались С.В. Мейеном [2010, с. 61] по краю листа, вероятно, представляют собой папиллы, наблюдаемые в профиль). Эпидермальные клетки в основном прямоугольные, размером $\sim 15 \times 20$ мкм, собраны в довольно правильные продольные ряды. Их радиальные стенки ровные, прямые или слегка изогнутые, периклиналильные стенки, как правило, несут папиллу, размер и очертания которой могут сильно варьировать – от маленькой точки до пологого бугорка с нечетким контуром, занимающего почти всю периклиналильную стенку клетки. Погруженные моноциклические устьица плохо различимы и распределены равномерно по всей поверхности листа. На 1 мм^2 поверхности листа приходится около 70 устьиц. Побочные клетки, вероятно, мельче покровных, имеют многоугольную форму и несут папиллы, которые, как правило, не нависают над устьичной ямкой, а располагаются в середине периклиналильной стенки каждой побочной клетки.

Сравнение. Морфологически описанные побеги вполне укладываются в диагноз вида *Taxodiella bardaeana*, приводимый С.В. Мейеном [2010], и хотя по некоторым деталям эпидермального строения они и отличаются от листьев, описанных указанным автором, эти отличия могут быть результатом не вполне точных наблюдений (как моих, так и Мейена), обусловленных плохой сохранностью материала. Так Мейен отмечает для *T. bardaeana* наличие «сильно корродированных зубчиков» по краю листа, но эти «зубчики» в действительности могут быть крупными папиллами, видимыми в

профиль. Мейен предполагал, что устьица у *T. bardaeana* собраны в полосы, но такое впечатление может складываться от того, что устьица у этого вида довольно редки и могут вообще не попадать в препарат при большой фрагментированности кутикулы. Побочные клетки, согласно Мейену, несут проксимальные папиллы, хотя на его же фотографии [Мейен, 2010, табл. 7, фиг. 82] видны устьица, где папиллы на побочных клетках располагаются в середине периклиналильных стенок. Возможно, что у описываемого вида имелись устьица как с тем, так и с другим расположением папилл, но из-за фрагментарности материала и трудности различения устьичных аппаратов в разных случаях «бросаются в глаза» разные типы устьиц.

Замечания. Помимо *Taxodiella* С.В. Мейеном [2010] в кунгурской флоре Приуралья было описано еще несколько родов хвойных с близкой морфологией вегетативных побегов. Родовое название *Cyparissidium* Nees было предложено употреблять для облиственных побегов с плотно прижатыми листьями и неизвестной или недостаточной эпидермальной характеристикой. В моем материале сходную морфологию имеет левый побег, представленный на образце № 1864/29 (табл. I, фиг. 2), но правый побег на том же образце, относящийся, скорее всего, к тому же растению, несет листья, сильно отклоняющиеся от оси. Кроме того, на основании ассоциации в одном местонахождении к тому же виду отнесен лист (экз. № 1864/39-6), эпидермальная характеристика которого известна и описана выше. Сходную с описываемым видом морфологию имеют вегетативные побеги рода *Kungurodendron* S. Meyen, но эпидермальное строение листьев у растений этого рода совсем другое: по краю листа располагаются сравнительно крупные и хорошо выраженные краевые зубчики, устьица на верхней стороне образуют две отчетливые устьичные полосы, а на нижней стороне устьица очень малочисленны и сосредоточены лишь в основании листа. Эти отличия кажутся более значительными, чем отмеченные выше в разделе «Сравнение» отличия описываемой эпидермы от эпидермы вида *T. bardaeana*, описанной Мейеном, которые, к тому же, могут быть обусловлены сохранностью материала. В силу этого я отношу описываемые здесь растительные остатки к виду *T. bardaeana*.

Материал. Один отпечаток двух облиственных побегов предпоследнего порядка и один отпечаток облиственного побега последнего по-

рядка с фитолеймой, сохранившейся в виде угольной крошки; одна фитолейма листа, выделенная при объемной мацерации породы. Эпи-

дермальная структура листа была изучена на этой фитолейме с помощью люминесцентного микроскопа.

Обсуждение

В результате проведенных исследований эпидермальной структуры растений из Дубенского карьера был описан новый род *Dubenskia*, отличающийся очень необычным признаком – дихотомирующими дорзальными желобками. Кроме того, впервые была получена эпидермальная характеристика вида *Ginkgophyllum cuneifolium*, широко распространенного в кунгурских отложениях Приуралья. Показано, что по своей эпидермальной структуре этот вид существенно отличается от рода *Psugmophyllum*, к которому его прежде относили. Также впервые изучены устьица у вида *Steirophyllum gomankovii* и показано, что они очень похожи на устьица *Entsovia rarinervis*.

В настоящей работе описывается эпидермальная структура только тех растительных остатков, которые можно привязать к системе, основанной на макроморфологических признаках. Кроме них при объемной мацерации породы было выделено большое количество дисперсных кутикул, которые не удается привязать к этой системе. Данные остатки демонстрируют высокое разнообразие, и среди них можно выделить по крайней мере 7 различных эпидермальных типов, но их описание должно составить содержание отдельной статьи.

По своему составу комплекс растительных макрофоссилий из Дубенского карьера вполне соответствует флоре кунгурского яруса Восточно-Европейской платформы и может служить подтверждением кунгурского возраста вмещающей толщи, разрабатываемой в карьере в целях добычи гипса. В частности, в комплексе присутствуют такие типично кунгурские растения как *Ginkgophyllum cuneifolium*, *Entsovia kungurica*, *Ruflovia deržavinii*, *Taxodiella bardaeana*. Необычно для кунгурского яруса присутствие таких таксонов, как род *Viatscheslavia* (до сих пор он был достоверно известен лишь из уфимских отложений) и вид *Steirophyllum gomankovii*, наиболее древние находки которого относились к нижнеказанскому подъярусу. Присутствие этих таксонов в Дубенском карьере позволяет расширить интервалы их стратиграфического распространения вплоть до кунгурского яруса.

Обращает на себя внимание обилие и разнообразие в рассматриваемом фитоориктоценозе

листьев с дорзальными желобками, условно сближаемых с порядком *Dicranophyllales* (роды *Steirophyllum*, *Dubenskia*, *Entsovia*). Эти листья обнаруживают большое морфологическое и анатомическое сходство друг с другом и, скорее всего, действительно принадлежали близкородственным растениям. Но сведения о фруктификациях этих растений отсутствуют, и данное обстоятельство делает весьма проблематичным их родство с евразийским родом *Dicranophyllum*, обладавшим дихотомирующими листьями с парой дорзальных желобков в каждой доле. В силу этого указанные роды рассматриваются лишь как сателлитные для порядка *Dicranophyllales*. Данная группа голосеменных, вероятно, была процветающей и доминирующей в Южном Приуралье в кунгурском веке, а затем на протяжении поздней перми ее представители постепенно вымирали (разные на разных уровнях).

Наличие дорзальных желобков часто трактуется как приспособление к аридному климату. Но следует помнить, что дорзальными желобками обладали также листья рода *Ruflovia*, присутствующего в дубенском фитоориктоценозе. Этот род был одним из углеобразователей в позднем палеозое Кузнецкого, Тунгусского и Печорского бассейнов и, следовательно, произрастал в достаточно увлажненных условиях. При отступлении кордаитов с Восточно-Европейской платформы во второй половине перми они (в том числе и руфлории) дольше всего сохранялись именно в южном Приуралье [Гоманьков, 2018б], что может служить указанием на более влажные (а не более сухие) условия в этом районе по сравнению с другими территориями платформы. Конечно, наличие залежей гипса является сильным аргументом в пользу аридности климата на рассматриваемой территории в рассматриваемое время. Однако и в условиях такого климата могли существовать локально увлажненные места обитания, которые служили основным источником растительных остатков, находимых в соответствующих отложениях, а наличие дорзальных желобков (как у руфлорий, так и у сателлитных родов порядка *Dicranophyllales*) может быть свидетельством физиологической сухости.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам лаборатории артропод Палеонтологического института РАН А.С. Башкуеву, Д.В. Василенко, Д.С. Копылову и Д.Е. Щербакову за возможность посещения Дубенского карьера и помощь в сборе растительных остатков в этом местонахождении. Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119021190031-8 БИН РАН.

Литература

- Бураго В.И. К морфологии листа рода *Psygtophyllum* // Палеонт. журн. – 1982. – № 2. – С. 128–136.
- Геологическая карта СССР. Масштаб 1 : 200 000. Объяснительная записка к листу М–40–III. Западный склон Южного Урала и Приуралья. – Гостоптехиздат, 1950. – 32 с.
- Глухова Л.В. Систематика, микроструктура, стратиграфическое распространение руфлорий (Обзор) // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2009. – Т. 1. – С. 15–50.
- Гоманьков А.В. О представителях рода *Doliostomia* (Cardioleridaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Южного Приуралья // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 947–956.
- Гоманьков А.В. Об эпидермальной структуре некоторых голосеменных из кунгурских отложений Приуралья // Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 7. – СПб.: Марафон, 2011. – С. 22–36.
- Гоманьков А.В. *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2013. – Т. 8. – С. 1–8.
- Гоманьков А.В. *Rhipidopsis*-подобные листья в верхней перми Восточно-Европейской платформы и некоторые тенденции в эволюции гинкгоопсид // Палеобот. временник. Прилож. к журн. «*Lethaea rossica*». – 2018а. – Вып. 3. – С. 41–49.
- Гоманьков А.В. Новый вид рода *Ruflorea* S. Meyen (Cordaitanthales, Ruflogiaceae) и его значение для стратиграфии пермских отложений Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2018б. – 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.)
- Дуранте М.В. Проблемы систематики, стратиграфического и географического распространения *Psygtophyllum*-подобных листьев // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. Вып. 2. – М., 1990. – С. 26–43.
- Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. – Пгд, 1918. – 76 с. (Тр. Геол. Комитета. Нов. сер. Вып. 174.)
- Залесский М.Д. Пермская флора уральских пределов Ангариды. – Л.: Геолком, 1927. – 52 с.
- Мейен С.В. Новые роды *Entsovia* и *Slivkovia* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. – 1969. – № 4. – С. 93–100.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2010. – Т. 3. – С. 29–94.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. – М.: ГЕОС, 1998. – 200 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 509.)
- Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. – М.: ГЕОС, 2007. – 319 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 524.)
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2.)
- Рассказова Е.С. Ископаемая флора катской свиты Тунгусского бассейна. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 56 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 67.)
- Стратиграфический кодекс России. Изд. 3-е. – СПб.: 2006. – 95 с.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горноизвестковой и медистосланцевой формаций России. – СПб., 1854. – 243 с.
- Brongniart Ad. Végétaux (du système Permien) // *R.I. Murchison et al. Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural. Vol. II. Paléontologie.* – London; Paris: John Murray, 1845. – P. 1–13.
- Eichwald E. *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Atlas. Ancienne période, première partie.* – 1860. – 21 pls.
- Kutorga S. Beitrag zur Kenntniss der organischen Überreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals // *Verhandlungen der Kaiserlich-Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg.* – 1838. – S. 24–34.
- Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostotchkia* Chachlov (Upper Palaeozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order Dicranophyllales (Pinopsida) // *Rev. Palaeob. Palynol.* – 1986. – Vol. 47. – No. 3–4. – P. 205–223.
- Naugolnykh S.V., Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1996. – Vol. 91. – No. 1–4. – P. 35–62.
- Saporta G. *Paléontologie Française. Plantes Jurassiques.* Т. III. – Paris, 1884. – 672 p.
- Schimper W.P. *Traité de paléontologie végétale ou La flore du monde primitive.* Т. 2. – Paris: Baillere et fils, 1870–1872. – 968 p.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. I // Изв. АН СССР. Отд. матем. естест. наук. – 1933. – № 2. – С. 283–298.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Ural et sur sa flore fossile // Проблемы палеонтологии. – 1937. – Т. II–III. – С. 37–101.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Отпечатки растений из Дубенского карьера

Фиг. 1. *Viatcheslavia* sp., отпечаток коры с листовыми подушками, экз. № 1864/29А-4, длина линейки 5 мм.

Фиг. 2. *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S. Meyen, отпечаток облиственных побегов, экз. № 1864/29-1, длина линейки 5 мм.

Фиг. 3. *Samaropsis* sp., отпечаток семени, экз. № 1864/27, длина линейки 5 мм.

Фиг. 4. *Paracalamites* sp., отпечаток внутренней поверхности сердцевинной полости стебля, экз. № 1864/28А-7, длина линейки 5 мм.

Фиг. 5. *Rufloia deržavinii* (Neuburg) S. Meyen, отпечатки двух облиственных побегов, экз. № 1864/30С-6, длина линейки 1 см.

Таблица II

Растительные остатки из Дубенского карьера

Фиг. 1, 2. *Dubenskia insolita* gen. et sp. nov.: 1 – экз. № 1864/23-2, дисперсная фитолейма, полученная в результате объемной мацерации породы, хорошо видны как дихотомирующие, так и вставляющиеся дорзальные желобки, длина линейки 1 мм; 2 – голотип № 1864/16, отпечаток облиственного побега с фрагментами фитолеймы, длина линейки 5 мм.

Фиг. 3–6. *Ginkgophyllum cuneifolium* (Kutorga) comb. nov.: 3 – экз. № 1864/39-4, дисперсная фитолейма, полученная в результате объемной мацерации породы, верхушка сегмента дихотомирующего листа, сплюснутая при захоронении, длина линейки 2 мм; 4 – тот же экземпляр с противоположной стороны, длина линейки 2 мм; 5 – экз. № 1864/34-1, дисперсная фитолейма, полученная в результате объемной мацерации породы, сегмент дихотомирующего листа с раздвоенной верхушкой, длина линейки 2 мм; 6 – экз. № 1864/14В-5, отпечаток фрагмента листа с фитолеймой, длина линейки 5 мм.

Фиг. 7. *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S. Meyen, фитолейма изолированного листа, полученная в результате объемной мацерации породы, экз. № 1864/39-6, длина линейки 1 мм.

Таблица III

Эпидермальные структуры сателлитных родов порядка Peltaspermales из кунгурских отложений Приуралья в люминесцентном микроскопе

Фиг. 1–4. *Ginkgophyllum cuneifolium* (Kutorga) comb. nov., Дубенский карьер: 1 – экз. № 1864/14В-5,

длина линейки 100 мкм; 2 – экз. № 1864/33, длина линейки 100 мкм; 3 – устьице, экз. № 1864/2-1, длина линейки 50 мкм; 4 – два устьица, экз. № 1864/14В-5, длина линейки 50 мкм.

Фиг. 5, 6. *Psygtophyllum expansum* (Ad. Brongniart) Schimper, экз. № 3773/368, местонахождение Крутая Катущка (Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барда в 2 км выше моста в д. Матвеево, нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лёкская свита): 5 – длина линейки 100 мкм; 6 – длина линейки 50 мкм.

Таблица IV

Эпидермальные структуры пинопсид из Дубенского карьера в люминесцентном микроскопе

Фиг. 1–5. *Dubenskia insolita* gen. et sp. nov.: 1 – эпидерма верхней стороны листа, экз. № 1864/1-1, длина линейки 100 мкм; 2 – эпидерма оси побега, голотип № 1864/16, длина линейки 100 мкм; 3 – дорзальный желобок, экз. № 1864/1-1, длина линейки 50 мкм; 4 – два дорзальных желобка, экз. № 1864/1-1, длина линейки 100 мкм; 5 – дихотомирующий дорзальный желобок, экз. № 1864/1-1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 6. *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S. Meyen, экз. № 1864/39-6, длина линейки 50 мкм.

Таблица V

Эпидермальная структура листьев *Steirophyllum* cf. *gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov из Дубенского карьера в световом микроскопе

Фиг. 1. Верхняя (?) сторона листа, видны тонкие радиальные стенки гиподермальных клеток, образующих правильные продольные ряды, и толстые радиальные стенки эпидермальных клеток, вытянутых поперек рядов, преп. № 1864/21-3, т. 1, длина линейки 50 мкм.

Фиг. 2. Участок верхней эпидермы листа с папиллами, преп. № 1864/20-3, т. 1, длина линейки 50 мкм.

Фиг. 3. Дорзальный желобок, преп. № 1864/18-6, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 4. Эпидермальная структура внутри дорзального желобка, преп. № 1864/18-2, т. 5, длина линейки 50 мкм.

Фиг. 5. Папиллы по краю дорзального желобка, преп. № 1864/18-2, т. 2, длина линейки 20 мкм.

Фиг. 6. Край дорзального желобка с папиллами, преп. № 1864/18-2, т. 4, длина линейки 50 мкм.

Фиг. 7, 8. Устьице на дне дорзального желобка, преп. № 1864/18-2, т. 3, длина линейки 20 мкм: 7 – фокус на папиллах, закрывающих замыкающие клетки; 8 – фокус на устьичной щели.

Таблица VI

Эпидермальные структуры сателлитных родов порядка Dicranophyllales из Дубенского карьера в световом микроскопе

Фиг. 1–3. *Dubenskia insolita* gen. et sp. nov.: 1 – верхняя эпидерма листа, преп. № 1864/23-12, т. 1, длина линейки 100 мкм; 2 – устьице с папиллами по

краю устьичной ямки, преп. № 1864/23-2, т. 1, длина линейки 20 мкм; 3 – нижняя эпидерма листа с двумя дорзальными желобками, преп. № 1864/23-12, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 4–7. *Entsovia kungurica* S. Meyen: 4 – извилистость радиальных стенок на нижней эпидерме листа, преп. № 1864/20-6, т. 1, длина линейки 20 мкм; 5 – нижняя эпидерма листа с тремя дорзальными желобками, преп. № 1864/20-6, т. 2, длина линейки 100 мкм; 6 – эпидермальная структура дорзального желобка, три устьица (?) показаны стрелками, преп. № 1864/23-3, т. 1, длина линейки 20 мкм; 7 – верхняя эпидерма листа, преп. № 1864/20-6, т. 3, длина линейки 50 мкм.

Epidermal study of the fossil plant remains from the Dubensky Quarry (the Kungurian of the Orenburg Region)

A.V. Gomankov

Komarov Botanical Institute of RAS, Professora Popova st. 2, 197022 St.-Petersburg, Russia

The epidermal structure of five species of gymnosperms from the Dubensky Quarry is described: *Ginkgophyllum cuneifolium*, *Steirophyllum* cf. *gomankovii*, *Dubenskia insolita*, *Entsovia kungurica*, and *Taxodiella bardaeana*. The new genus and species *D. insolita* is characterized by dichotomizing dorsal furrows, a feature unique to the Palaeozoic pinopsids. Plants with dorsal furrows (*Steirophyllum*, *Dubenskia*, and *Entsovia*) forming a morphologically compact group conditionally attached to Dicranophyllales are very abundant and diverse in the Dubensky Quarry, which is probably due to the specific climatic conditions that existed in the Southern Fore-Urals in the Permian.

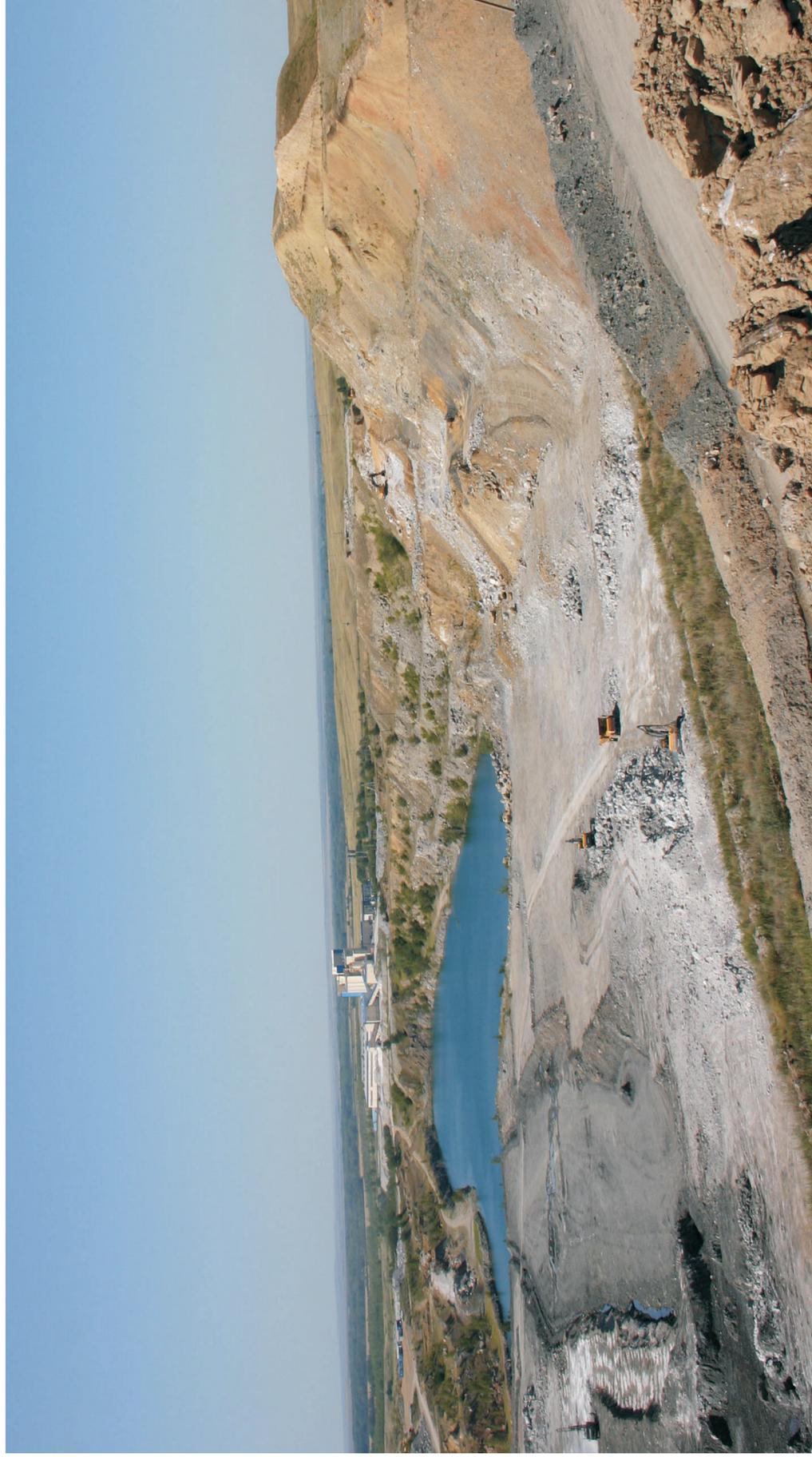


Рис. 1. Дубенский карьер

К статье А.В. Гоманькова

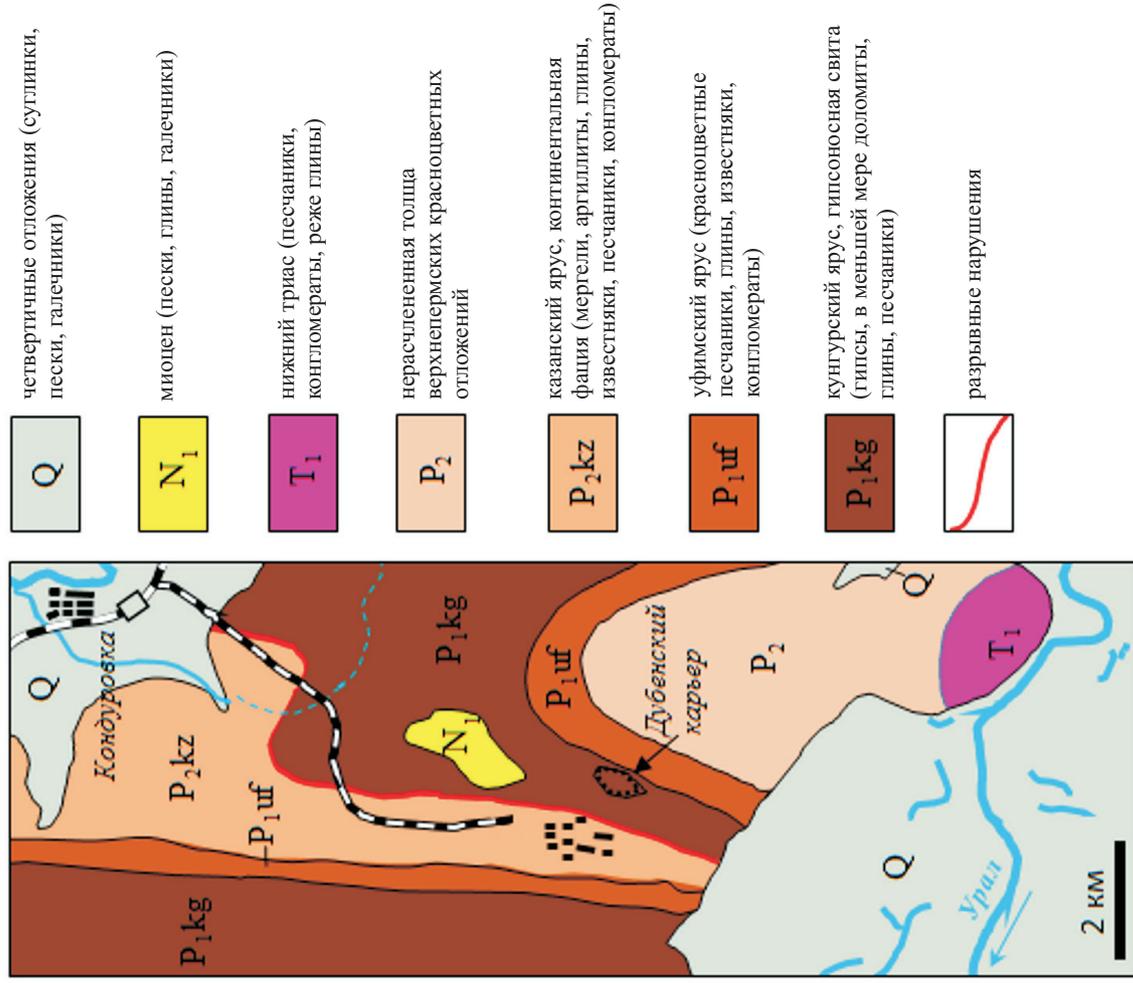


Рис. 2. Выкопировка с листа М-40-III геологической карты масштаба 1 : 200 000 с положением Дубенского карьера



Рис. 3. Поверхность напластования с большим количеством дисперсных фитолейм (отвалы Дубенского карьера)

