

# ***Rhipidopsis*-подобные листья в верхней перми Восточно-Европейской платформы и некоторые тенденции в эволюции гинкгоопсид**

А.В. Гоманьков

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

Род *Rhipidopsis* Schmalhausen был описан И.Ф. Шмальгаузеном [Schmalhausen, 1879] из пермских отложений Печорского Приуралья (сам Шмальгаузен считал эти отложения юрскими). В составе рода был выделен единственный (типовий) вид *R. ginkgooides* Schmalhausen. Позднее многочисленные виды этого рода были описаны из того же Печорского Приуралья [Zalesky, 1934; Нейбург, 1960], Кузнецкого и Тунгусского бассейнов [Залесский, 1933; Нейбург, 1948; Сребродольская, 1960; Могучева, 1973; Садовников, 1987], а также из Китая [Halle, 1927; Huang, 1977, 1980; Yang et al., 2006] и Индии [Feistmantel, 1880, 1881; Seward, 1919].

В сравнительно хорошо изученной верхнепермской флоре Восточно-Европейской плат-

формы остатки, сколько-нибудь напоминающие род *Rhipidopsis*, до недавнего времени не отмечались. В 1988–2013 годах автору удалось собрать в нескольких местонахождениях казанского и вятского возраста остатки, как несомненно относящиеся к роду *Rhipidopsis*, так и близкие к нему, хотя и принадлежащие, по-видимому, к другому роду. Настоящая статья посвящена описанию этих остатков и обсуждению их морфологических, таксономических и филогенетических отношений друг с другом, с родом *Rhipidopsis* и другими близкими к нему родами.

Оригиналы к статье хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

## **Местонахождения**

Остатки листьев, которые можно уверенно отнести к роду *Rhipidopsis* и даже к типовому виду этого рода – *R. ginkgooides*, были собраны мною в двух местонахождениях, относящихся к вятскому горизонту: Аристово II и Каликино.

*Местонахождение Аристово II* расположено на правом берегу р. Малая Северная Двина примерно в 3,8 км ниже устья р. Юг и в 1 км выше пристани у д. Аристово (Вологодская обл.). Судя по гипсометрическому положению флороносного слоя, оно находится на том же стратиграфическом уровне, что и известное местонахождение Аристово I, которое неоднократно описывалось в литературе [Гоманьков, Мейен, 1986; Татарские отложения..., 2001]. Местонахождение Аристово II, таким образом, может быть уверенно отнесено к середине вятского горизонта. Его ориктоценоз представляет собой массовое скопление отпечат-

ков листьев *R. ginkgooides* фактически без участия каких-либо других растительных остатков.

*Местонахождение Каликино* расположено на правом берегу р. Сухоны примерно в 300 м ниже устья ручья Марковки напротив д. Большое Каликино (Вологодская обл.). Песчаная линза, к которой оно приурочено, должна рассматриваться как базальная линза вятского горизонта [Гоманьков, 2002]. Растительные остатки в этом местонахождении довольно редки и помимо *R. ginkgooides* представлены отпечатками листьев пельтаспермовых *Pursongia angustifolia* Zalesky и стеблей членистостебельных типа *Equisetites* – *Neocalamites*.

Сходные с *Rhipidopsis* остатки листьев (первоначально они определялись мною как *Rhipidopsis* sp., но в настоящей работе они описываются как новый вид рода *Ginkgophyllum* Saporta)

были найдены также в местонахождениях Чепаниха и Кузьминовский рудник I.

*Местонахождение Чепаниха* находится в республике Удмуртия, на правобережье р. Кама, в верховьях оврага, впадающего слева в долину р. Россоха у д. Чепаниха. На основании литологических признаков толщи, к которой приурочено это местонахождение, можно трассировать в район д. Шихово-Чирки на р. Вятке [Гоманьков, 2012], являющийся стратотипическим для границы казанского яруса и уржумского горизонта, и считать относящейся к самым верхам казанского яруса.

*Местонахождение Кузьминовский рудник I* находится в Оренбургской области, на водоразделе оврага Паника и р. Каргалка, примерно в 100 м южнее вершины холма Паника и в 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово. Оно приурочено к отвалам Кузьминовского рудника из группы Каргалинских рудников, где разрабатывалась

толща меденосных песчаников, возраст которых оценивается как казанско-уржумский [Каргалы, 2002; Мейен, 2010].

Чепаниха и Кузьминовский рудник I – местонахождения весьма богатые в отношении как обилия растительных остатков, так и их разнообразия. Они относятся к группе местонахождений, приуроченных к пограничным казанско-уржумским отложениям, которые охарактеризованы так называемым костоватовским флористическим комплексом [Гоманьков, 2012]. Этот комплекс, характеризующийся доминированием пельтаспермовых из семейств Peltaspermacaeae и Cardiolepidaceae (а в Южном Приуралье – еще и хвойных), в целом близок к хорошо изученной казанской флоре Прикамья [Есаулова, 1986, 1996], однако содержит некоторые таксоны, тяготеющие к более молодой татариновой флоре [Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков и др., 2017].

## Систематическая часть

### Род *Rhipidopsis* Schmalhausen 1879

#### *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen 1879

Табл. I, фиг. 1–3; рис. 1, 2

*Rhipidopsis ginkgoides* (partim): Schmalhausen, 1879, S. 50–52, Taf. VI, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 3–8 (non Taf. VIII, Fig. 9–12); Zalessky, 1934, p. 278–282, fig. 55–59, 62–66 (non fig. 60, 61); Нейбург, 1960, с. 38–41, табл. XXV, фиг. 1, табл. XXVI, фиг. 1–2 (non табл. XXIV, фиг. 5).

? *Rhipidopsis triassica*: Сребродольская, 1960, с. 107–108, табл. 20, фиг. 4, 5а, 5б.

**Голотип** – экземпляр, изображенный И.Ф. Шмальгаузеном [Schmalhausen, 1879] на табл. VIII, фиг. 3; происходит из верхней части отложений печорской серии (верхняя пермь) обнаружившихся в низовьях р. Большой Аранец (правый приток р. Печоры, Республика Коми).

**Описание.** В коллекции имеется большое количество фрагментарных отпечатков листьев, лишенных фитолеймы (их точное число не поддается определению, так как в местонахождении Аристово II они образуют массовое скопление типа листовой кровли). Листья пальчато рассеченные, состоят из 3–8 сегментов ширококлиновидной формы с прямыми боковыми краями и слегка выпуклыми верхушками (табл. I, фиг. 3). Длина листа (без черешка) колеблется от 4 до 12,5 см, ширина – от 3 до 6,5 см. Сегменты расходятся вееровидно от точки прикрепления

черешка, при этом боковые сегменты значительно короче средних, благодаря чему лист в целом имеет овальную форму. Самые крайние сегменты часто несут маленькую дополнительную лопасть, которая располагается на боковом крае сегмента, обращенном к черешку. Жилкование сегментов веерное. Жилки прямые, многократно делятся дихотомически, выходят в верхушку сегмента и никогда (насколько можно судить по имеющемуся материалу) не выходят в его края. На 0,5 см ширины сегмента приходится 10–16 жилок. Черешки листьев сохраняются редко. Их толщина составляет 3–5 мм. Максимальная наблюдавшаяся (неполная) длина черешка составляет 54 мм. Черешки покрыты продольной штриховкой, возможно, указывающей на присутствие в каждом черешке нескольких проводящих пучков.

**Сравнение.** По своим основным признакам наш материал вполне соответствует виду *R. ginkgoides*, как он описан в работе М.Ф. Нейбург [1960]. Из других видов рода *Rhipidopsis* к *R. ginkgoides* близок вид *R. triassica* Srebrodolskaja, описанный из пермо-триасовых отложений Кузнецкого и Тунгусского бассейнов [Сребродольская, 1960]. Отличия *R. triassica* от *R. ginkgoides*, по Н.Н. Сребродольской, заключаются в меньших размерах листьев и большем количестве сегментов у «триасового» вида. В описании *R. triassica* у нее указывается 12 сегментов, хотя на

обоих изображенных экземплярах их не больше 10 (как у *R. ginkgooides*).

Что касается размеров, то М.Ф. Нейбург [1960] наряду с изображениями действительно

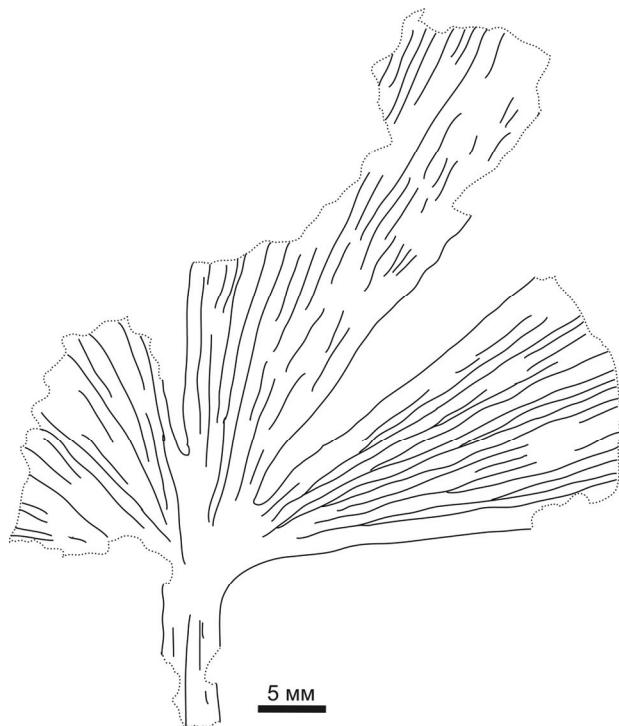


**Рис. 1.** *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalhausen, отпечаток листа, экз. № 1855/33 (см. табл. I, фиг. 1); Аристово II

крупных листьев *R. ginkgooides* приводит и изображения весьма мелких листьев: без черешка – 1,5–2 см в длину [там же, табл. XXVI, фиг. 2], тогда как длина экземпляров *R. triassica*, изображенных Н.Н. Сребродольской, составляет без черешка 2,5–3 см. В нашем материале величина листьев так же варьирует от 12,5 до 4 см. Так что маленькие размеры, указывавшиеся для *R. triassica*, могут являться следствием недостаточной представительности материала, на основании которого был выделен этот вид, и таким образом он вполне может быть младшим синонимом *R. ginkgooides*.

Другие виды рода *Rhipidopsis* отличаются от *R. ginkgooides* тем, что сегменты их листьев по форме приближаются к линейным и имеют сильно выпуклую (хотя иногда и рассеченную на двое) верхушку. Это относится и к тем экземплярам, которые были описаны Н.К. Могучевой [1973] под названием *R. triassica* и которые, по нашему мнению, должны быть исключены из данного вида даже в том случае, если его рассматривать как независимый от *R. ginkgooides*.

**Материал.** Около 60 экземпляров из местонахождения Аристово II и 6 экземпляров из местонахождения Каликино.



**Рис. 2.** *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalhausen, отпечаток листа, экз. № 1855/21 (см. табл. I, фиг. 2); Аристово II

**Род *Ginkgophyllum* Saporta 1875*****Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov,  
sp. nov.**

Табл. I, фиг. 4–7; рис. 3, 4

*Rhipidopsis ginkgooides* (partim): Zalessky, 1934, p. 278–282, fig. 60, 61 (non fig. 55–59, 62–66); Нейбург, 1960, с. 38–41, табл. XXIV, фиг. 5 (non табл. XXV, фиг. 1, табл. XXVI, фиг. 1–2).

**Видовой эпитет от гр. ῥιπίς, -ίδος – опахало и морφή – образ (по сходству с родом *Rhipidopsis*).**

**Голотип** – Ботанический институт РАН, экз. № 1859/238 и № 1859/238A (отпечаток и противоотпечаток листа; табл. I, фиг. 6, 7; рис. 3); местонахождение Кузьминовский рудник I.

**Holotype** – Botanical Institute of RAS, specimen No. 1859/238 and No. 1859/238A (part and counterpart; pl. I, figs 6, 7; text-fig. 3); locality Kuzminovsky Mine I.

**Диагноз.** Листья округлые или овальные, вытянуты продольно или поперечно. Основание листа выемчатое. Пластиинка листа разделена сильно сближенными дихотомиями на 4–6 широко-клиновидных лопастей. Верхушки лопастей слабо выпуклые, иногда осложнены неглубокими синусами.

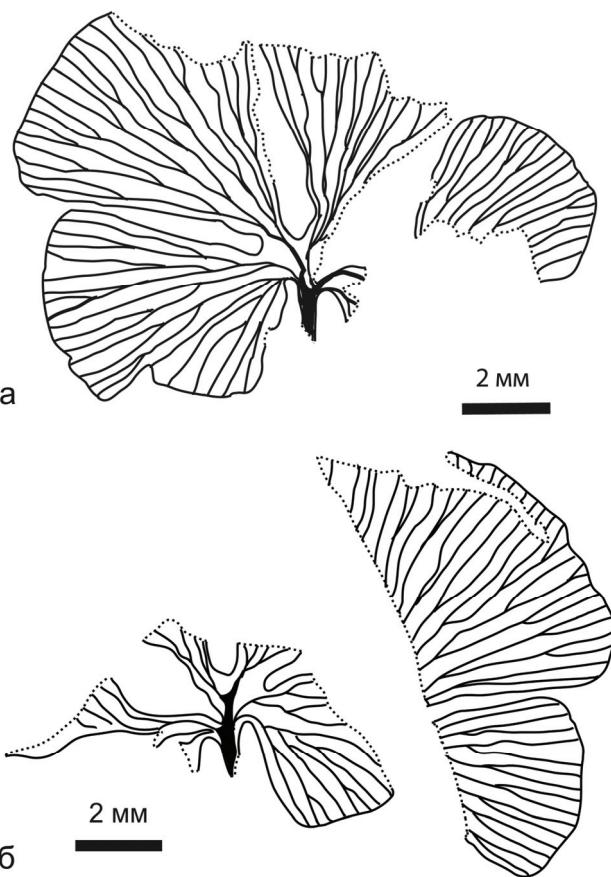
**Diagnosis.** Leaves orbiculate or oval, elongated or spread. Leaf base sinuate. Leaf blade divided by very connivent dichotomies into 4–6 wide wedge-shaped lobes. Apices of lobes slightly convex, sometimes with shallow sinuses.

**Описание.** Голотипом выбран отпечаток овального листа, вытянутого поперек оси черешка. Двумя сближенными дихотомиями пластиинка листа делится на 4 широко-клиновидные лопасти со слабо выпуклыми верхушками. Верхушка по крайней мере одной из боковых лопастей осложнена асимметрично расположенным синусом, благодаря чему на ней можно различить дополнительную лопасть более высокого порядка, обращенную в сторону черешка. Длина лопастей составляет около 7 мм, а максимальная ширина – около 6 мм. Общая ширина листа – 13 мм. Жилки прямые или слегка изогнутые, многократно дихотомически ветвящиеся. На 0,5 см ширины лопасти приходится примерно 17 жилок. Черешок толщиной около 0,5 мм сохранился на протяжении чуть больше 1 мм.

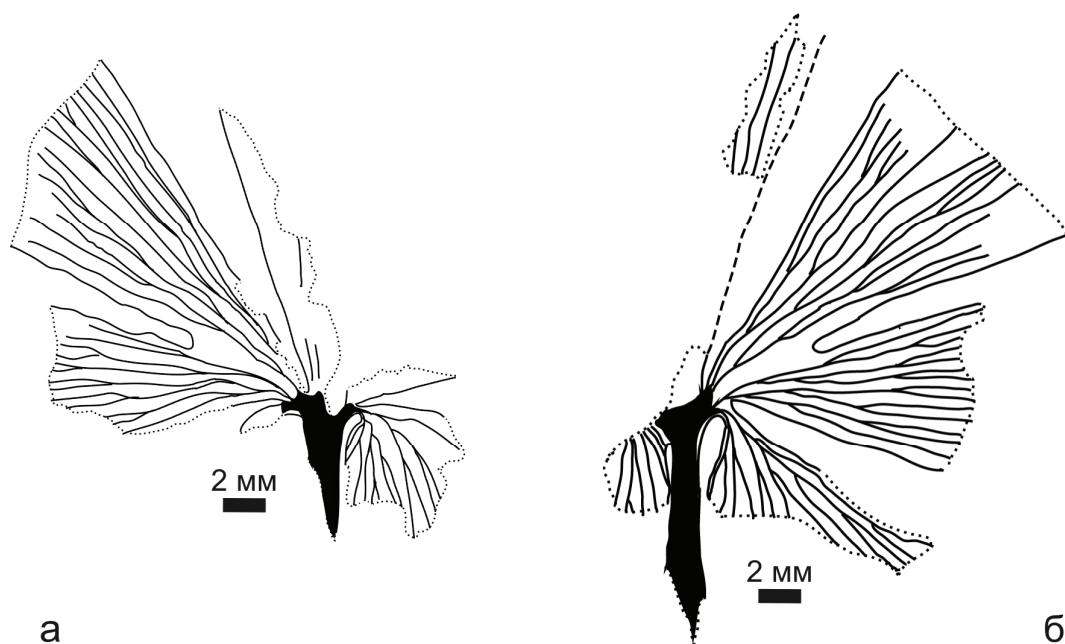
Второй экземпляр, отнесенный к описываемому виду, представляет собой отпечаток более крупного, но хуже сохранившегося листа. Он состоит по крайней мере из 5 лопастей, которые образуются за счет нескольких сближенных ди-

хотомий пластинки. Крайние лопасти отогнуты вниз (в сторону черешка), благодаря чему весь лист имел, по-видимому, округлую форму. Верхушка ни одной из лопастей не сохранилась, но в целом лопасти кажутся более узкими, чем у голотипа. Неполная длина лучше всего сохранившейся лопасти составляет 17 мм, а неполная ширина – 11 мм. Жилкование такое же, как у голотипа, но менее густое: на 0,5 см ширины лопасти приходится около 10 жилок. Черешок толщиной примерно 1,5 мм сохранился на протяжении 11 мм.

**Сравнение.** От всех других видов рода *Ginkgophyllum* описываемый вид отличается сильной сближенностью дихотомий, делящих листовую пластинку на лопасти, благодаря чему весь лист приобретает облик пальчато, а не дихотомически рассеченного. Характерным для вида является также то, что крайние лопасти листа (или по крайней мере их внешние края) направлены вниз, под острым углом к черешку. Основание листа, таким образом, оказывается выемчатым, и



**Рис. 3.** *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, sp. nov., голотип (отпечаток и противоотпечаток); Кузьминовский рудник I: а – экз. № 1859/238 (см. табл. I, фиг. 6); б – экз. № 1859/238A (см. табл. I, фиг. 7)



**Рис. 4.** *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, sp. nov., отпечаток и противоотпечаток листа; Чепаниха: а – экз. № 1853/242 (см. табл. I, фиг. 5); б – экз. № 1853/242А (см. табл. I, фиг. 4)

черешок прикрепляется к пластинке в вершине этой базальной выемки, тогда как у всех других видов рода основание листа более или менее оттянуто и переходит в черешок постепенно.

**Замечания.** По своему общему облику листья описываемого вида очень близки к листьям *Rhipidopsis ginkgooides*. Дополнительной чертой сходства обоих видов является также частое присутствие добавочной лопасти на внешнем крае боковых сегментов, обращенном в сторону черешка, что сближает эти виды с родом *Psygmophyllum* Schimper. Однако для рода *Rhipidopsis* характерно пальчатое, а не дихотомическое деление листовой пластинки, и я полагаю, что пальчато и дихотомически делающиеся листья стоит относить к разным родам. В силу этого описываемые листья не могут быть отнесены к роду *Rhipidopsis*, а должны относиться к роду *Ginkgophyllum*, для которого характерно именно дихотомическое деление листовой пластинки. В составе этого рода

они, несомненно, заслуживают выделения в новый вид.

М.Д. Залесский, описывая листья *R. ginkgooides* из верхней перми Печорского Приуралья, отнес к данному виду также два экземпляра, характеризующиеся дихотомическим делением листовой пластинки [Zalessky, 1934, fig. 60, 61]. Один из них в составе того же вида был воспроизведен М.Ф. Нейбург [1960, табл. XXIV, фиг. 5]. Я полагаю, что эти экземпляры не должны относиться к *R. ginkgooides* и могут быть включены в состав нового вида *G. rhipidomorphum*.

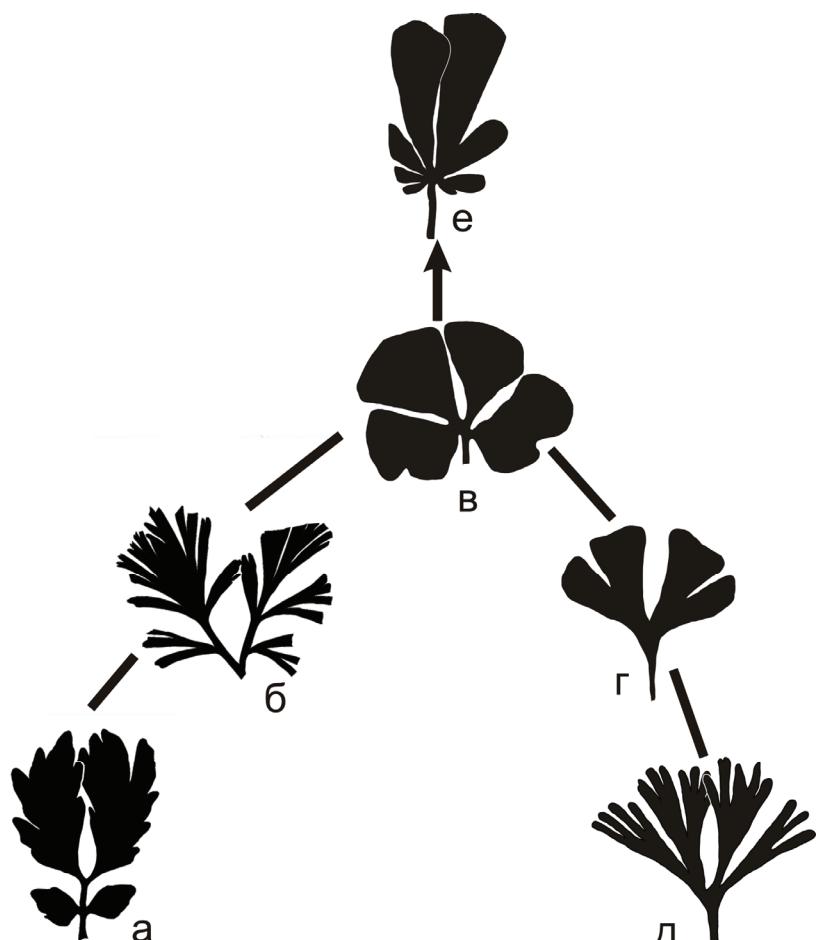
Учитывая, что *G. rhipidomorphum* распространен в более древних отложениях, чем *R. ginkgooides*, а также морфологическую и географическую близость обоих видов, можно предположить, что первый из них является эволюционным предшественником второго.

**Материал.** Помимо голотипа к новому виду отнесен еще один экземпляр из местонахождения Чепаниха.

## Обсуждение

Листья с тенденцией к дихотомическому делению листовой пластинки широко распространены в кунгурской флоре Восточно-Европейской платформы – более древней, чем те флоры, из которых происходят описанные выше виды. Первым среди таких форм может быть назван

род *Psygmophyllum*. После того, как этот род был установлен в середине XIX века, к нему относились большое число очень разнообразных видов, что постепенно привело к сильному размытию его диагноза и границ и, соответственно, к различному пониманию этого рода разными исследо-



**Рис. 5.** Ряд изменчивости пальчатых, дихотомических и перистодихотомических листьев, встречающихся в кунгурских и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы (не в масштабе): а – *Psygmophyllum expansum* (Ad. Brongniart) Schimper (по [Наугольных, 2007]); б – «*Psygmophyllum*» *cuneifolium* (Kutorga) Schimper (по [Наугольных, 1998]); в – *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, sp. nov.; г – «*Kerpia*» *macroloba* Naugolnykh (по [Наугольных, 2007]); д – *Ginkgophyllum vsevolodii* Zalessky (по [Нейбург, 1948]); е – *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalhausen (по [Нейбург, 1960])

дователями. Ревизия рода была проведена В.И. Бураго [1982], а позднее М.В. Дуранте [1990] сделала еще ряд уточнений, следствием чего стало четкое и единообразное понимание морфологии рода. Согласно этой концепции, принимаемой в настоящее время большинством авторов, к роду *Psygmophyllum* относятся перисто-дихотомические листья с характерной парой базальных перьев, расположенных ниже первой дихотомии главного рахиса и направленных перпендикулярно к нему или даже в сторону основания вайи. Другими словами, первое деление вайи у рода *Psygmophyllum* всегда является отчетливо перистым с противопоставленными перьями, второе – строго дихотомическим, а по-

следующие могут быть перистыми, дихотомическими или иметь промежуточный характер (в виде неравной дихотомии или при направлении боковых перьев в сторону верхушки пера более низкого порядка).

В то же время, к роду *Psygmophyllum* относится вид *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, у которого базальные перья располагаются чуть выше первой дихотомии главного рахиса. Формально этот вид не должен относиться к роду *Psygmophyllum*, но условно объединяется с другими видами рода благодаря сходству с ними в общих очертаниях вайи. *P. cuneifolium* может рассматриваться как промежуточная форма между типичными представителями рода *Psygmophyllum* и видом *Ginkgophyllum vsevolodii* Zalessky, для которого характерно строго дихотомическое деление листовой пластинки [Нейбург, 1948].

*G. vsevolodii* происходит из алыкаевского, промежуточного и ишановского горизонтов (верхний карбон – нижняя пермь) Кузбасса\* и до сих пор не отмечался в кунгурской флоре Приуралья. Однако в более молодых (вероятно, вишсильских) отложениях, представленных в разрезе Бекачево в южном Башкортостане, мною

были найдены остатки дихотомирующих листьев, морфологически чрезвычайно близких к *G. vsevolodii* [Гоманьков, 2002]. Сходную морфологию имеют и листья рода *Doliostomia* S. Meyen, выделяемого на основании эпидермальных признаков и известного в казанских и татарских отложениях Восточно-Европейской платформы [Гоманьков, 2005].

С.В. Наугольных [1995] описал из кунгурских отложений Приуралья род *Kerpia* Naugolnykh,

\* Принадлежность к данному виду экземпляра из Печорского Приуралья, описанного и изображенного М.Д. Залесским [Zalessky, 1934, p. 283–284, fig. 69], сомнительна. М.Ф. Нейбург [1948] не включает этот экземпляр в синонимику *G. vsevolodii*.

также характеризующийся дихотомическим делением листвой пластинки, но с более широкими лопастями, чем у *G. vsevolodii*. Отличия рода *Kerpia* от рода *Ginkgophyllum* неясны, и следовательно, самостоятельность рода *Kerpia* представляется сомнительной.

Описанный выше вид *G. rhipidomorphum* занимает вполне определенное положение в ряду изменчивости, связывающем типичных представителей родов *Psygmophyllum* и *Ginkgophyllum* (рис. 5). Дополнительные лопасти на боковых сегментах *G. rhipidomorphum* могут рассматриваться как гомологи базальных перьев, характерных для рода *Psygmophyllum*, и через вид *P. cuneifolium*, характеризующийся дихотомическим делением листа, *G. rhipidomorphum* может связываться с типичными представителями рода *Psygmophyllum*. С другой стороны, благодаря широко-клиновидным лопастям этот вид через формы, описанные как *Kerpia macroloba* Naugolnykh, может связываться с типичными представителями рода *Ginkgophyllum*. Имеет ли данный морфологический ряд изменчивости какую-либо эволюционную направленность, остается неясным, поскольку вид *G. rhipidomorphum*, занимающий в нем центральное положение, является более молодым, чем все остальные члены ряда. Однако, как уже отмечалось, представляется весьма вероятной эволюционная связь *G. rhipidomorphum* с *R. ginkgooides* – видом, более молодым, чем *G. rhipidomorphum*, и весьма близким ему по морфологии, но не принадлежащим к ряду изменчивости *Psygmophyllum* – *Ginkgophyllum* из-за пальчаторого характера расчленения листовой пластинки.

Для рассмотренной картины изменчивости листьев наиболее рациональным представляется такое таксономическое описание, при котором в основу различия родов кладется общий характер расчленения листовой пластинки: пальчаторесеенные листья относятся к роду *Rhipidopsis*, дихотомически рассеянные (в том числе *Kerpia*, *P. cuneifolium* и описанный выше новый вид) должны относиться к роду *Ginkgophyllum*, а листья, в которых дихотомическое расчленение комбинируется с перистым, – к роду *Psygmophyllum*.

## Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам лаборатории членистоногих ПИН РАН (Москва) А.С. Башкуеву, Д.В. Василенко, Д.С. Копылову и Д.Е. Щербакову, а также Е.М. Фок (ИЭФБ РАН, Санкт-Петербург) за большую помощь в сборах материала, положенного в основу настоящей работы.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0126-2014-0019 Ботанического института РАН и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-05-07528).

Таким образом, можно говорить, что в кунгурско-казанско время на Восточно-Европейской платформе существовала группа близкородственных растений с листвой типа *Psygmophyllum*–*Ginkgophyllum*. Ее таксономический статус трудно определить в настоящее время из-за отсутствия сведений о присущих ей фруктификациях. Предками ее были, вероятно, представители семейства Peltaspermataceae, листья которых относятся к роду *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) Керп (этот род объединяет сложноперистые листья, обладающие определенным сходством с родом *Psygmophyllum* и так же широко распространенные в кунгурских отложениях Приураля) [Гоманьков, 2010]. В татарском веке от этой группы (представителей, обладавших листьями *G. rhipidomorphum*), по-видимому, произошли растения с листьями *R. ginkgooides*. Эти растения, женские фруктификации которых были описаны как *Sporophyllites petschorensis* Fefilova, а пыльца – как *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilsson, могут рассматриваться как предки кейтониевых [Meyen, 1988]. Кейтониевые также продуцировали пыльцу типа *V. pallidus*, их листья так же, как *Rhipidopsis*, были пальчаторесеенными, а женские фруктификации кейтониевых можно легко вывести из *S. petchoensis*, если допустить редукцию половинки билатерально симметричного кладосперма.

С.В. Наугольных [2007] на основании сходства листьев «*Kerpia*» с современным *Ginkgo* L. делал вывод о прямой филогенетической связи данных родов. Однако, как было показано С.В. Мейеном [Meyen, 1984], гинкговые s. s. (порядок Ginkgoales) возникли не раньше позднего триаса и их непосредственными предками были растения из семейства Peltaspermataceae, обладавшие листьями типа *Kirjamkenia* Prunada, которые, в свою очередь, были производными эволюционной линии *Rhachiphyllum* – *Odontopteridium* – *Ustyugia* – *Tatarina* [Гоманьков, 2008]. Если же говорить о дальнейшей эволюции той группы, к которой относились растения с листьями «*Kerpia*», то, как было показано выше, из нее, скорее всего, развились не Ginkgoales, а Caytoniales.

## Литература

- Бураго В.И.* К морфологии листа рода *Psygtophyllum* // Палеонт. журн. – 1982. – № 2. – С. 128–136.
- Гоманьков А.В.* Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы: автореф. дисс. ... докт. геол.-мин. наук. – М., 2002. – 48 с.
- Гоманьков А.В.* О представителях рода *Doliostomia* (Cardiolepidaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Южного Приуралья // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 947–956.
- Гоманьков А.В.* Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Л.Ю. Буданцев (ред.) Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений. – СПб., 2008. – С. 42–60 (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6).
- Гоманьков А.В.* О женских фруктификациях пельтаспермовых в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы // *Lethaea rossica*. – 2010. – Т. 2. – С. 28–44.
- Гоманьков А.В.* Костоватовский флористический комплекс и проблема казанско-уржумской границы на Восточно-Европейской платформе // Палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. Матер. III Всерос. совещ. 24–28 сентября 2012 г. ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2012. – С. 70–72.
- Гоманьков А.В., Кюнцель М.К., Мейен С.В.* Новые данные о растительных остатках из верхней перми и нижнего триаса Русской платформы // *Lethaea rossica*. – 2017. – Т. 14. – С. 28–63.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Дурант М.В.* Проблемы систематики, стратиграфического и географического распространения *Psygtophyllum*-подобных листьев // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. Вып. 2. – М., 1990. – С. 26–43.
- Есаулова Н.К.* Флора казанского яруса Прикамья. – Казань: КГУ, 1986. – 175 с.
- Есаулова Н.К.* Макрофлора // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. – Казань: Экоцентр, 1996. – С. 303–333.
- Залесский М.Д.* О подразделении и возрасте антра-колитовой системы Кузнецкого бассейна на основании ископаемой флоры // Изв. АН СССР. – 1933. – № 4. – С. 547–630.
- Каргала. Т. 1. Геолого-географические характеристики. История открытий, эксплуатации и исследований. Археологические памятники / Е.Н. Черных, Е.Ю. Лебедева, С.В. Кузьминых и др. – М.: Языки славянской культуры, 2002. – 110 с.
- Мейен С.В.* Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. – 2010. – Т. 3. – С. 29–94.
- Могучева Н.К.* Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. – М.: Наука, 1973. – 158 с. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 154).
- Наугольных С.В.* Новый род гинкгоподобных листьев из кунгура Приуралья // Палеонт. журн. – 1995. – № 3. – С. 106–116.
- 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. – 321 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).
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. I. Плауновые и гинкговые (Lycopodiales et Ginkgoales). – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 3–64 (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 43).
- Садовников Г.Н.* К стратиграфии перво-триасовых отложений Тунгусского бассейна // Сов. геология. – 1987. – № 2. – С. 84–89.
- Сребродольская Н.Н.* Новый раннетриасовый сибирский рипидопсис // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. I. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 107–108.
- Татарские отложения реки Сухоны. – Саратов: Научная книга, 2001. – 204 с.
- Feistmantel O.* The flora of the Damuda and the Panchet division. 1<sup>st</sup> part // Mem. Geol. Surv. India. Paleontologia Indica. Ser. II, XI, XII. – 1880. – Vol. III. – P. 1–77.
- Feistmantel O.* The flora of the Damuda and Panchet division. 2<sup>nd</sup> part // Mem. Geol. Surv. India. Paleontologia Indica. Ser. II, XI, XII. – 1881. – Vol. III. – P. 78–149.
- Halle T.* Palaeozoic plants from Central Shansi // Paleontologica Sinica. Ser. A. – 1927. – Vol. II. – Fasc. I. – P. 1–316.
- Huang Benhong.* Permian flora from the Southeastern part of the Xiao Hinggan Liu, Northeastern China. – Peiping: Geological Publishing House, 1977. – 79 p. (in Chinese).
- Huang Benhong.* The Vegetable Kingdom // Paleontological Atlas of Northeast China. Paleozoic volume. – Beijing: Geological Publishing House, 1980. – P. 525–573.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. – 1984. – Vol. 50. – No. 1. – P. 1–111.
- Meyen S.V.* Gymnosperms of the Angara Flora // C.B. Beck (ed.). Origin and Evolution of Gymnosperms. – N. Y.: Columbia University Press, 1988. – P. 338–381.
- Seward A.C.* Fossil plants. A text-book for students of botany and geology. Vol. IV. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. – Cambridge: University Press, 1919. – 543 p.

Schmalhausen I. Beiträge zur Jura-Flora Russlands // Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. VII Sér. – 1879. – T. XXVII. – No. 4. – P. 1–96.

Yang Guanxiu, Wang Hongshan et al. The Permian Cathaysian flora in Western Henan Province, China –

Yuzhou flora. – Beijing: Geological Publishing House, 2006. – 361 p. (in Chinese).

Zalessky M.D. Obsevations sur les végétaux permiens du Bassin de la Petchora. I // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук. – 1934. – № 2–3. – С. 241–290.

## Объяснения к фототаблице

### Таблица I

**Фиг. 1–3.** *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalhausen; Аристово II: 1 – экз. № 1855/33 (см. рис. 1), длина линейки 1 см; 2 – экз. № 1855/21 (см. рис. 2), длина линейки 5 мм; 3 – экз. № 1855/15, верхушка сегмента, длина линейки 5 мм.

**Фиг. 4–5.** *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Goman-

kov, sp. nov. (отпечаток и противоотпечаток); Чепаниха; длина линейки 2 мм: 4 – экз. № 1853/242A (см. рис. 4б); 5 – экз. № 1853/242 (см. рис. 4а).

**Фиг. 6–7.** *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, sp. nov., голотип (отпечаток и противоотпечаток); Кузьминовский рудник I; длина линейки 2 мм: 6 – экз. № 1859/238 (см. рис. 3а); 7 – экз. № 1859/238A (см. рис. 3б).

## ***Rhipidopsis*-like leaves in the Upper Permian of the Russian Platform and some evolutionary lineages in Ginkgoopsida**

*A.V. Gomankov*

*V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,  
Professora Popova str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia*

Impressions of leaves are described as *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalhausen and *Ginkgophyllum rhipidomorphum* sp. nov. The new species is very similar to *R. ginkgooides*, but differs from it by the dichotomous division of the leaf blade. Such leaves fit well the picture of variability observed in the plant remains from the Kungurian of the Cis-Urals. This group of plants (so called «*Psygymophyllum*–*Ginkgophyllum* group») seems to originate from the Peltaspermaceae which possess leaves of *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) type. The evolution of this group leads (through *G. rhipidomorphum*) to the plants with leaves of *Rhipidopsis* type and through them to the Caytoniales.

