

# *Steirophyllum gomankovii* (S.Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона

А.В. Гоманьков

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

Интерпретация рода *Steirophyllum* как «хвойноподобных» растений с дорзальными желобками на листьях порождает необходимость перенести в него вид, первоначально описанный как *Mostotchkia gomankovii*. Описываются представители данного вида из уржумских отложений р. Сухона. Удивительной особенностью этих растений является всесторонняя кутинизация их эпидермальных клеток и проникновение кутина в межклеточные промежутки гиподермы, благодаря чему кутикула несет на себе отпечатки не только эпидермальных, но также и гиподермальных клеток. Обсуждаются различные взгляды на таксономическое положение рода *Steirophyllum* и других родов, установленных для «хвойноподобных» листьев с дорзальными желобками, в контексте их связи с определенными женскими фруктификациями.

Род *Steirophyllum* Eichwald был впервые описан Э.И. Эйхвальдом [1854] с единственным (типовым) видом *S. lanceolatum*. Материал, послуживший для выделения нового рода и вида, происходил из Каргалинских рудников<sup>1</sup> и был представлен отпечатками облиственных побегов. Э.И. Эйхвальд относил эти отпечатки к хвойным и сближал род *Steirophyllum* с родом *Ullmannia* Goerpert, известным из перми Западной Европы, хотя и отмечал некоторые морфологические отличия между данными родами. Однако последующие авторы [Goerpert, 1864–1865; Шмальгаузен, 1887; Залесский, 1927] единодушно признавали эти отличия не имеющими таксономического значения и рассматривали *Steirophyllum* как младший синоним рода *Ullmannia*.

В 1957 году К.Мэдлер [Mädler, 1957], изучив эпидермальное строение западноевропейских представителей рода *Ullmannia*, пришел к выводу о том, что под этим названием объединяются растения с двумя принципиально разными типами эпидермальной структуры, заслуживающими рассмотрения в качестве самостоятельных родов. Побег с иной по сравнению с типовым видом *Ullmannia bronni* Goerpert эпидермальной структурой были выделены им в новый род *Quadro-*

*cladus* Mädler. Род *Steirophyllum* при этом не упоминался, а поскольку эпидермальная структура оригиналов Э.И. Эйхвальда не была известна, то соотношение родов *Steirophyllum* и *Quadrocladus* оставалось неопределенным.

О роде *Steirophyllum* «вспомнил» лишь С.В. Мейен в 1985 году [Мейен, 1986<sup>2</sup>]. Типовой материал рода был к этому времени утрачен; в ЦНИГР музее им. Ф.Н. Чернышева и в музее геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета сохранилось лишь несколько образцов из коллекции Э.И. Эйхвальда с его определениями, но они были лишены фитолеймы, и выяснить, какой эпидермальной структурой обладали соответствующие растения, было невозможно. Однако С.В. Мейен предпринял эпидермальное исследование некоторых топотипов рода *Steirophyllum*, т.е. образцов, происходивших из Каргалинских рудников и (как казалось С.В. Мейену) по своей морфологии удовлетворявших диагнозу, данному Э.И. Эйхвальдом. С.В. Мейен установил, что по своей эпидермальной структуре (а также, очевидно, по

<sup>1</sup> Каргалинские рудники – большая группа подземных выработок, расположенных примерно в 60 км к северу и северо-западу от Оренбурга. Начиная с бронзового века и до начала XX столетия в них в качестве руды на медь разрабатывались медистые песчаники казанско-уржумского возраста [Каргалы, 2002; Гоманьков, 2010].

<sup>2</sup> Рукопись данной обширной и фундаментальной работы С.В. Мейена, завершённой им в 1985 году, была депонирована в ВИНТИ в 1986 году; одновременно ее английский перевод был сдан в печать в журнал «Palaeontographica». Однако из-за смерти автора опубликован он был лишь 11 лет спустя в журнале «Review of Palaeobotany and Palynology» [Meyen, 1997]. Публикация русского варианта статьи, предварявшаяся подробным описанием ее во многом драматичной истории, была осуществлена в 2010 году [Мейен, 2010; От редакции, 2010].



**Рисунок.** Местонахождения родов *Steirophyllum* (1–4) и *Mostotchkia* (5, 6) на территории России: 1 – Каргалинские рудники (Оренбургская обл., в 60 км к северу-северо-западу от Оренбурга), 2 – Вострое (Вологодская обл., левый берег р. Сухона, напротив д. Вострое), 3 – Усть-Коин (Республика Коми, правый берег р. Вымь, напротив устья р. Коин), 4 – Возей (Республика Коми, левый берег р. Колва, скв. 111-Возей, гл. 1522,7–1531,9 м), 5 – Мосточки (Кемеровская обл., правый берег р. Томь, у д. Старая Балахонка), 6 – Юраба (Красноярский кр., левый берег р. Чуя, в 7 км к югу от устья р. Юраба)

макроморфологии) эти растения идентичны роду *Quadrocladus* в понимании К.Мэдлера. Тем самым, поскольку род *Steirophyllum* имел очевидный приоритет перед *Quadrocladus*, правильность употребления названия *Quadrocladus* была поставлена под сомнение. Стремясь сохранить название *Quadrocladus*, которое к этому времени уже очень широко использовалось в палеоботанической литературе (тогда как род *Steirophyllum* фактически не упоминался со времен работы М.Д. Залесского 1927 года), С.В. Мейен предложил обречь род *Steirophyllum* на монотипию, т.е. относить к нему лишь топотипы, а все остальные растения с соответствующей морфологией и эпидермальной структурой относить к роду *Quadrocladus*. Один вид из Северного Приуралья (бассейна р. Вычегда) был описан им под названием *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Мейен.

Принципиально новая концепция рода *Steirophyllum* была предложена автором настоящей

статьи [Gomankov, 1995]. Изучая флору Каргалинских рудников, я обратил внимание на присутствовавшие в ней растения, которые внешне напоминали вид *Ullmannia biarmica* (Eichwald) Eichwald, но обладали двумя дорзальными желобками на нижних сторонах листьев (листья растений, относимых как к роду *Ullmannia*, так и к роду *Quadrocladus*, были амфистомными; их устьица не были собраны в дорзальные желобки, а были более или менее равномерно распределены по обеим поверхностям листа). Просмотр образцов из коллекции Э.И. Эйхвальда, хранящихся в ЦНИГР музее и в музее СПбГУ, показал, что такие же дорзальные желобки присутствуют у экземпляров, которые Э.И. Эйхвальд определял как *U. biarmica* и как *S. lanceolatum*. Кроме того, оригинальный диагноз *S. lanceolatum* содержит указания на признаки, которые могут интерпретироваться как дорзальные желобки: «<...> Средний нерв их тонкий, на нижней поверхности

листов; на верхней же два параллельных между собою нерва, в виде углублений, по бокам среднего нерва» [Эйхвальд, 1854, с. 183]. На основании этого было предложено к роду *Steirophyllum* относить «хвойноподобные» растения с дорзальными желобками, сохранив родовое название *Quadrocladus* за теми растениями, у которых устьица равномерно распределены по обеим поверхностям листа. Была предложена также новая комбинация *Steirophyllum biarmicum* (Eichwald) Gomanov. Некоторые дополнительные экземпляры этого вида, также происходящие из Каргалинских рудников, были описаны и изображены мной в более поздней работе [Гоманков, 2010]. В этой же статье был описан новый вид *Quadrocladus antiquus* Gomanov, к которому были отнесены хвойные из каргалинской флоры с равномерным распределением устьиц на обеих сторонах листа, в том числе и экземпляры, изученные С.В. Мейеном и описанные им под названием *Steirophyllum lanceolatum*.

В связи с интерпретацией рода *Steirophyllum* как хвойноподобных растений с дорзальными желобками на листьях возникает вопрос о его соотношении с родом *Mostotchkia* Chachlov, описанным из верхнего карбона Кузбасса [Хахлов, 1939]. К типовому виду *Mostotchkia longifolia* Chachlov были отнесены отпечатки простых плоских линейных листьев длиной более 5 см и шириной 1,5–2,5 мм с заостренной верхушкой и двумя широкими дорзальными желобками. Характер их прикрепления к побегу неизвестен. Позже С.В. Мейен и Г.Г. Смоллер [Meyen, Smoller, 1986] по отпечаткам с фитолеймами из казанских отложений Печорского Приуралья и юго-западного Притиманья описали еще один вид рода *Mostotchkia* – *M. gomankovii* S.Meyen et Smoller. У этого вида листья, как правило, находятся в прикреплении к побегу (прикрепляются спирально). Они толстые, мясистые, с закругленной верхушкой и не превышают в длину 4 см (как правило, не больше 2 см) при ширине около 2 мм. В целом побеги *M. gomankovii* оказываются очень похожими на побеги рода *Steirophyllum* (и особенно вида *S. biarmicum*), если принимать предложенную мной интерпретацию этого рода

(т.е. как рода «хвойноподобных» растений с дорзальными желобками). Хотя типовые виды *Mostotchkia* и *Steirophyllum* демонстрируют достаточно различные типы листы, так что объединение этих родов вряд ли целесообразно, виды *M. gomankovii* и *S. biarmicum* оказываются как бы промежуточными формами между *M. longifolia* и *S. lanceolatum*. При этом по общим пропорциям листьев *M. gomankovii* кажется стоящей гораздо ближе к *S. biarmicum*, чем к *M. longifolia*. Эта морфологическая близость коррелирует с географическим и стратиграфическим распространением рассматриваемых видов: *M. gomankovii* (так же как виды рода *Steirophyllum*) распространена в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской равнины, тогда как *M. longifolia* – в верхнекаменноугольных отложениях Сибири (рисунок). На основании всего вышеизложенного я предлагаю исключить вид *M. gomankovii* из рода *Mostotchkia* и перевести его в род *Steirophyllum*. Соответствующая новая комбинация *Steirophyllum gomankovii* (S.Meyen et Smoller) comb. nov. формально вводится ниже.

Помимо остатков, описанных как *M. gomankovii*, С.В. Мейен относил к роду *Mostotchkia* также остатки, собранные в 1971 году М.Г. Минихом (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете) в уржумских отложениях р. Сухона<sup>3</sup>. Детальное изучение этих остатков показало их идентичность первоначальному материалу «*M.*» *gomankovii* не только на родовом, но даже на видовом уровне. Вместе с тем это исследование выявило новые анатомические особенности данного вида, заслуживающие специального описания.

Распространение вида *Steirophyllum gomankovii* в уржумских отложениях р. Сухона (географически также «промежуточное» между местонахождениями *S. lanceolatum* и *S. biarmicum*, с одной стороны, и «классическими» местонахождениями «*M.*» *gomankovii* – с другой) показывает, что род *Steirophyllum* был довольно широко распространен в казанско-уржумских отложениях Восточно-Европейской платформы и Приуралья и может считаться характерным таксоном для этих отложений.

## Материал и методы

Материалом для настоящей статьи послужила коллекция растительных остатков, которая была собрана в 1971 году М.Г. Минихом в местонахождении Вострое, расположенном на левом берегу р. Сухона напротив д. Вострое (Вологодская обл.), и ныне хранится в Москве, в Геологическом институте РАН (колл. №4100). Флоронос-

ный слой в местонахождении Вострое выступает в средней части бечевника р. Сухона. Он сло-

<sup>3</sup> Первоначально С.В. Мейен определял эти остатки как *Slivkovia* sp., но после изучения и описания «*M.*» *gomankovii* стал определять их как *Mostotchkia* sp. Под обоими названиями данные остатки упоминаются в книге «Татарские отложения реки Сухоны» [2001].

жен светло-серыми известковистыми алевролитами и относится к нижеустьинской свите, имеющей уржумский возраст [Татарские отложения..., 2001]<sup>4</sup>.

Описываемые ниже остатки *S. gomankovii* из местонахождения Вострое представляют собой отпечатки и фитолеймы сильно фрагментированных листьев, находящихся вне связи с несущими их осями. Вместе с ними встречена одна фитолейма пельтоида (женской фруктификации пельтаспермовых), определенная как *Peltaspermopsis* sp., а также одна дисперсная кутикула, принадлежащая, по-видимому, облиственному побегу хвойных и определенная как *Quadrocladus* (?) sp.

Для очистки от прилипших минеральных частиц фитолеймы после отделения от породы в течение суток выдерживались в концентрированной соляной, а затем столько же в плавиковой кислоте. После этого они подвергались стан-

дартной мацерации в смеси Шульце (концентрированная азотная кислота и бертолетова соль) в течение 2–3 часов с последующей промывкой водным раствором аммиака. Не растворившиеся остатки мезофилла максимально тщательно (насколько это можно было сделать, не порвав кутикулу) удалялись с кутикулы иголкой, после чего она либо заделывалась в постоянный препарат на глицерин-желатине для светового микроскопа, либо монтировалась на столик для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) с помощью двустороннего скотча. Изучение и фотографирование материала проводилось с помощью бинокюляра «Stemi Carl Zeiss», светового микроскопа «Amplival Carl Zeiss» и СЭМ JSM-35С.

Всего изучено 79 отпечатков листьев (из них 75 – с фитолеймами) из местонахождения Вострое. Препараты кутикулы были приготовлены с 13 экземпляров.

### Систематическая часть

#### *Steirophyllum gomankovii* (S.Meyen et Smoller) comb. nov.

Табл. 1–2; табл. 3, фиг. 1–4; табл. 4, 5

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

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. №4577/115 [Meyen, Smoller, 1986, pl. II, figs 4–8; pl. III, fig. 2; text-fig. 3]; местонахождение Усть-Коин (Республика Коми, правый берег р. Вымь, напротив устья р. Коин); нижний подъярус казанского яруса (гвадалупий).

**Описание.** Материал представлен фрагментами линейных листьев, сохраняющихся, большей частью, на всю свою ширину, но никогда не на полную длину. Максимальная длина фрагмента составляет 44 мм. Ширина листьев равна 2–6 мм (в среднем – 3,1 мм). Их прикрепление к побегу ни на одном экземпляре не наблюдалось. Верхушка листьев закругленная (табл. 1, фиг. 1) или слегка приостренная (табл. 1, фиг. 2). Каждый лист несет два дорзальных желобка шириной ~0,2–0,4 мм, расположенных на абаксиальной (?) стороне или по бокам листа и прослеживающихся на всю его видимую длину (табл. 1, фиг. 3, 4). К верхушке дорзальные желобки сходятся (табл. 1, фиг. 2). Как правило, они осложнены одной или двумя складками, которые, однако, скорее всего, не были прижизненными, а возникли при захоронении. Листья, по-

видимому, были очень толстыми (в поперечном сечении ромбовидными или почти круглыми) и часто захоронялись в боковом положении, так что на каждой стороне фитолеймы видно по одному дорзальному желобку (табл. 1, фиг. 4). Жилки ни на отпечатках, ни на фитолеймах не просматриваются. На некоторых фитолеймах видны многочисленные параллельные желобки (как правило, забитые породой) гораздо меньшей ширины, чем дорзальные (табл. 1, фиг. 4, 5). Возможно, что они соответствуют промежуткам между жилками, и тогда можно утверждать, что в каждом листе было 5–10 параллельных жилок. Однако, скорее всего, эти «тонкие желобки» представляют собой просто продольные трещины в кутикуле, возникшие уже посмертно (табл. 2, фиг. 1).

Наиболее удивительной особенностью описываемых листьев является то, что за пределами дорзальных желобков их кутикула обнаруживает следы двух систем клеток, соответствующих, скорее всего, эпидерме и гиподерме (табл. 2, фиг. 2; табл. 4, фиг. 1). По-видимому, кутинизации подвергались не только верхние периклиальные стенки эпидермальных клеток, но также их радиальные и нижние периклиальные стенки. При этом кутин, выделявшийся нижними периклиальными стенками, проникал и в промежутки между гиподермальными клетками, благодаря чему кутикула сохраняла также следы гиподермальной клеточной структуры. Описываемые растения могли «позволить себе» столь мощную кутинизацию, т.к. их устьица (органы, обеспечи-

<sup>4</sup> Местонахождение Вострое в этой книге описано как обнажение 213.

вающие газообмен через кутикулу) были сосредоточены в дорзальных желобках, где кутикула, видимо, была гораздо тоньше (она легко разрывается при попытке отделить ее от мезофилла, а может быть, даже вообще отсутствует).

Строение как эпидермы, так и гиподермы одинаковое на обеих сторонах листа. Эпидермальные клетки изометричные, 30–50 мкм в диаметре, четырех-шестиугольные, собраны в довольно правильные продольные ряды (табл. 4, фиг. 1; табл. 5, фиг. 1). Их радиальные стенки толстые (около 10 мкм толщиной), ровные, прямые или изогнутые. Наружные периклиальные стенки (табл. 2, фиг. 7) гладкие (наблюдающаяся нерегулярная пористость есть, по-видимому, результат коррозии кутикулы). Внутренние периклиальные стенки также обычно гладкие, но иногда на них наблюдается продольная струйчатость. Кроме того, они могут нести утолщения полусферической формы («внутренние папиллы») по несколько штук на каждой клетке (табл. 3, фиг. 2–4).

Клетки гиподермы сохраняются лишь в виде своих радиальных стенок (точнее, кутиновых ребер, располагавшихся над радиальными стенками). Обычно гиподермальные клетки четырехугольные, прямоугольной или трапециевидной формы, вытянуты вдоль листа и образуют очень правильные продольные ряды, т.е. их продольные радиальные стенки являются продолжениями друг друга, благодаря чему на внутренней поверхности кутикулы наблюдаются четкие «продольные ребра» (табл. 2, фиг. 5, 6; табл. 5, фиг. 2). Ширина этих клеточных рядов составляет обычно 10–20 мкм, но может уменьшаться до 5 мкм вблизи дорзальных желобков (табл. 4, фиг. 2). Поперечные радиальные стенки клеток выражены плохо, и их удается наблюдать лишь в исключительных случаях. Они могут быть ориентированы как перпендикулярно, так и косо по отношению к направлению клеточных рядов (табл. 3, фиг. 1). И продольные, и поперечные радиальные стенки тонкие (не более 4 мкм тол-

щиной), ровные, как правило, прямые. Иногда в углах клеток наблюдаются кутиновые шипы (табл. 2, фиг. 3, 4).

Дорзальные желобки подстилаются плотными тяжами гиподермальной ткани, которые не удается отделить от кутикулы (табл. 2, фиг. 8; табл. 4, фиг. 2). Поэтому эпидермальная структура в пределах дорзальных желобков (и, в частности, строение и расположение устьиц) остается неизвестной. Можно лишь предположить, что она была такой же, как и у остатков, послуживших первоначальным материалом вида.

**Сравнение.** По всем доступным для наблюдения признакам (как макроскопическим, так и микроструктурным) описываемый материал сходен с первоначальным материалом вида «*Mostotchkia*» *gomankovii* и может быть признан консpezifичным ему. У «*M.*» *gomankovii* не наблюдались клетки гиподермы за пределами дорзальных желобков, но это может быть связано с местными условиями среды обитания. Сухонские представители вида жили, вероятно, в более аридном климате и продуцировали более мощную кутикулу, «охватывавшую» эпидермальные клетки целиком и даже проникавшую в зазоры между клетками гиподермы, тогда как у печорских и тиманских представителей кутикула (как у большинства высших растений) выделялась эпидермой только наружу.

У «южных» видов рода *Steirophyllum* – *S. lanceolatum* и *S. biarmicum* – эпидермальное строение остается неизвестным. На макроморфологическом уровне *S. gomankovii* отличается от этих видов более крупными (как по длине, так и по ширине) листьями: у «южных» видов длина листьев не превосходит 15 мм при ширине около 1 мм. Кроме того, листья этих видов были, видимо, сравнительно сильно уплощенными, так что дорзальные желобки у них всегда располагались на абаксиальной стороне, тогда как листья *S. gomankovii* были почти круглыми в сечении, а дорзальные желобки часто располагались по бокам листа.

## Обсуждение

Описывая вид «*Mostotchkia*» *gomankovii* С.В. Мейен и Г.Г. Смоллер отнесли его к порядку *Dicranophyllales*, установленному Ф.Немейцем [Němejc, 1959], но в течение почти трех десятилетий фактически не упоминавшемуся в палеоботанических работах. В интерпретации С.В. Мейена [1987] этот порядок относится к классу *Pinopsida* и представляет собой особую группу растений, которые сочетают признаки кордаитов и хвойных, возможно, родственную обоим этим

порядкам. Помимо собственно рода *Dicranophyllum* Grand'Eury С.В. Мейен относил к дикранофилловым также роды *Mostotchkia*, *Slivkovia* S.Meyen и *Entsovia* S.Meyen. Все эти три рода имеют дорзальные желобки на недихотомирующих листьях, тогда как у *Dicranophyllum* листья дихотомирующие, но дорзальные желобки присутствуют не всегда. Женские фруктификации *Dicranophyllum* интерпретируются как простые полиспермы, прикрепленные к обычной облист-

венной оси вперемешку с вегетативными листьями. Каждый такой полисперм состоит из оси, дихотомирующей на верхушке (один раз), вокруг которой (по спирали?) располагаются семена на коротких семеножках. Стерильные боковые придатки на простых полиспермах отсутствуют<sup>5</sup>.

С.В. Мейен и Г.Г. Смоллер [Meуen, Smoller, 1986] предполагали, что субангарские дикранофилловые (т.е. растения с листьями типа *Mostotchkia*, *Slivkovia* и *Entsovia*) обладали женскими фруктификациями, подобными тем, которые данные авторы изобразили без латинских названий в своей статье на рис. 5 (фотография одной из них приведена на табл. 3, фиг. 6 настоящей работы). Это кистевидные простые полиспермы с длинными и слегка изогнутыми семеножками, спирально прикрепляющимися к более толстой главной оси и несущими семена на конце. Происходят они из местонахождений Чепаниха (Удмуртская респ., верховья оврага, впадающего слева в р. Россоха у д. Чепаниха; пограничные казанско-уржумские отложения) и Белебей (Республика Башкортостан, левый берег р. Белебейка в г. Белебей; нижнеказанский подъярус). Позднее автор настоящей статьи [Gomankov, 1995] обратил внимание на сходство этих фруктификаций с родом *Krylovia* Chachlov, который интерпретируется как женские фруктификации семейства *Rufloiriaceae* (пор. *Cordaitanthales*). Из Каргалинских рудников вместе с остатками *Steirophyllum biarmicum* мною также был описан побег, названный *Krylovia* sp. AVG-1. На основании этого, а также присутствия дорзальных желобков на листьях рода *Rufloiria* был сделан вывод о том, что фрук-

тификации, изображенные С.В. Мейеном и Г.Г. Смоллер, тоже должны относиться к роду *Krylovia*, а все соответствующие «листовые» роды (*Steirophyllum*, *Mostotchkia*, *Entsovia*, и *Slivkovia*) – к семейству *Rufloiriaceae*. В дальнейшем, однако, благодаря изучению дополнительного материала из Каргалинских рудников удалось выяснить, что образец, описанный как *Krylovia* sp. AVG-1, на самом деле является вегетативным побегом рода *Quadrocladus* [Гоманьков, 2010].

Верхушки на обоих экземплярах фруктификаций, изображенных С.В. Мейеном и Г.Г. Смоллер, оборваны, так что неизвестно, были ли они «стерильными», как у рода *Dicranophyllum*, или же эти полиспермы были «полностью фертильными» побегами, как фруктификации рода *Krylovia*. В Чепанихе мною был найден также отпечаток *Krylovia*-подобной фруктификации, верхушка которой, скорее всего, была «фертильной» (табл. 3, фиг. 5). Какие-либо листья с дорзальными желобками в этом местонахождении отсутствуют, но зато присутствуют (в довольно большом количестве) другие фруктификации «руфлориевого» типа, которые можно отнести к роду *Gaussia* Neuburg. Из «пинопсидных» листьев присутствуют очень немногочисленные *Cordaites* sp. плохой сохранности [Гоманьков, 2006]. В Белебее «пинопсидные» листья отсутствуют полностью, но рядом, в Оренбургской области и на севере Самарской в казанских отложениях известны *Rufloiria* sp. и *Cordaites* sp.

Таким образом, из всего вышеизложенного можно сделать вывод о том, что «*Krylovia*-подобные» фруктификации из пермских отложений Восточно-Европейской платформы принадлежали, скорее всего, растениям с «нормальной» кордаитовой листвой (типа *Rufloiria* или даже *Cordaites*, а совсем не *Steirophyllum–Entsovia–Slivkovia*). Они действительно должны определяться как *Krylovia* и рассматриваться как женские фруктификации руфлориевых (т.е. кордаитов). О том, какими были женские фруктификации растений, обладавших «хвойноподобными» листьями с дорзальными желобками, в настоящее время ничего не известно. Соответственно, остается неизвестным и таксономическое положение этих растений. Они могли относиться к дикранофилловым (как предполагали С.В. Мейен и Г.Г. Смоллер), к кордаитам (как предполагал автор настоящей статьи) или даже к хвойным. Не исключено также, что разные упомянутые выше «листовые» роды должны связываться с разными фруктификациями и, соответственно, имеют разное таксономическое положение.

<sup>5</sup> Концепция дикранофилловых как группы, родственной хвойным и кордаитам, была существенно подорвана С.М. Архангельским и Р.Кунео [Archangelsky, Cúneo, 1990]. Из нижнепермских отложений Аргентины они описали род *Polyspermophyllum*, характеризующийся вегетативными листьями типа *Dicranophyllum* (дихотомирующими и с дорзальными желобками) и полиспермами, которые находятся в одном филлотаксисе с листьями, так же дихотомически ветвятся и несут семена на концах конечных долей, загибающихся над семенами в виде своеобразных «капюшонов». Относя род *Polyspermophyllum* к дикранофилловым, С.М. Архангельский и Р.Кунео предлагали вернуться в интерпретации этого порядка к первоначальной точке зрения Ф.Немейца, сближавшего его с трихопитиевыми и, следовательно, – с птеридоспермами (согласно классификации С.В. Мейена семейство *Tuochoriaceae* относится к порядку *Peltaspermales*). Главная ось простого полисперма рода *Dicranophyllum* (дихотомирующая на конце) должна при такой интерпретации трактоваться как орган листовой, а не стеблевой природы, а сам простой полисперм – как кладосперм.

## Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность сотрудникам Геологического института РАН И.А. Игнатьеву и Ю.В. Мосейчик за предоставленную возможность изучить образцы, хранящиеся в ГИН РАН. Я благодарен также Л.А. Карцевой (БИН РАН) за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом. Работа выполнена на оборудовании ЦКП БИН РАН.

## Литература

- Гоманьков А.В. О распространении кордаитов в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы // Топорковские чтения (международная научная конференция). Вып. VII. Т. 1. – Рудный, 2006. – С. 389–401.
- Гоманьков А.В. Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. – 2010. – Т. 1. – С. 5–21.
- Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды // Тр. Геолком. Нов. сер. – 1927. – Вып. 176. – С. 1–52.
- Каргалы. Т. I. 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. – М., 1986. – 140 с. (Деп. в ВИНТИ. №3405-В86).
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2010. – Т. 3. – С. 29–94.
- От редакции // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2010. – Т. 3. – С. 27, 28.
- Татарские отложения реки Сухоны. – Саратов: Научная книга, 2001. – 203 с.
- Хахлов В.А. Ископаемые растения балахонской свиты Кемеровского района Кузбасса // Тр. Том. ун-та. – 1939. – Т. 96 – С. 1–20.
- Шмальгаузен И.Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений. – СПб, 1887. – 42 с. (Тр. Геолком. Т. II. № 4).
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горноизвестковой и мергельно-сланцевой формаций России. – СПб, 1854. – 243 с.
- Archangelsky S., Cúneo R. *Polyspermophyllum*, a new Permian gymnosperm from Argentina with Considerations about the Dicranophyllales // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1990. – Vol. 63. – P. 117–135.
- Eichwald E. *Lethaea Rossica, ou paleontologie de la Russie*. Atlas. Ancienne période, premié partie. – Stuttgart: E.Schweizerbart, 1860. – Pls I–XXI.
- Goepfert H.R. Die fossile Flora der permischen Formation // Palaeontographica. – 1864–1865. – Bd12. – S. 1–224.
- Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // Paleontol. J. – 1995. – Vol.29. – No.2A. – P. 81–104.
- Mädler K. *Ullmannia*-Blätter und andere Koniferenreste aus dem Zechstein der Bohrung Friedrich Heinrich 57 // Geol. Jb. – 1957. – Bd 73. – S. 75–90.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – P. 351–447.
- 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. Palaeobot. Palynol. – 1986. – Vol. 47. – P. 205–223.
- Němejc F. Notes on the evolution and taxonomy of the stachyospermous gymnosperms // Preslia. – 1959. – R. 31. – P. 251–272.

## Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

Фиг. 1–5. *Steirophyllum gomankovii*, Вострое: 1 – верхушка листа; экз. №4100/96-2; длина линейки 2 мм; 2 – верхушка листа; экз. №4100/104-3; длина линейки 1 мм; 3 – дорзальный желобок на отмацерованной кутикуле, забитый породой и осложненный двумя складками; экз. №4100/97-5; длина линейки 200 мкм; 4 – фитолейма, сдвинутая с отпечатка, справа – дорзальный желобок, слева – многочисленные «тонкие желобки»; экз. №4100/85; длина линейки 1 мм; 5 – фитолейма с многочисленными «тонкими желобками» (дорзальный желобок слева, прикрыт складкой); экз. №4100/97-7; длина линейки 200 мкм.

Таблица 2

Фиг. 1–8. *Steirophyllum gonankovii*, Вострое, СЭМ: 1 – внутренний вид кутикулы с продольной трещиной; экз. №4100/81-1; длина линейки 50 мкм; 2 – кутикула с внутренней стороны, «продольные ребра», наложенные на клетки эпидермы; экз. №4100/97-5;

длина линейки 50 мкм; 3, 4 – кутикула с внутренней стороны, кутиновые шипы в углах клеток гиподермы; экз. №4100/81-1; длина линейки 50 мкм; 5 – кутикула с внутренней стороны, «продольные ребра»; экз. №4100/85; длина линейки 20 мкм; 6 – кутикула с внутренней стороны, «продольные ребра»; экз. №4100/81-1; длина линейки 500 мкм; 7 – кутикула с внешней стороны; экз. №4100/76-2; длина линейки 20 мкм; 8 – кутикула с внутренней стороны и гиподермальный тяж над дорзальным желобком; экз. №4100/97-5; длина линейки 1 мм.

Таблица 3

Фиг. 1–4. *Steirophyllum gomankovii*, Вострое, СЭМ, внутренний вид кутикулы: 1 – поперечные радиальные стенки гиподермальных клеток; экз. №4100/81-1; длина линейки 20 мкм; 2 – струйчатость кутикулы; экз. №4100/97-5; длина линейки 10 мкм; 3 – струйчатость кутикулы; экз. №4100/97-5; длина линейки 20 мкм; 4 – «скульптура» внутренних периклиальных стенок эпидермальных клеток: струйчатость, «внут-

ренные папиллы»; экз. №4100/81-1; длина линейки 10 мкм.

Фиг. 5–6. *Krylovia* sp., Чепаниха; длина линейки 1 мм: 5 – экз. №1853/116; 6 – экз. №4036/81 (см. [Meyen, Smoller, 1986, text-fig. 5a]).

#### Таблица 4

Фиг. 1–2. *Steirophyllum gomankovii*, Вострое, препараты кутикулы в световом микроскопе: 1 – две системы клеточных стенок (эпидерма и гиподерма); преп.

№4100/93, точка 1; длина линейки 20 мкм; 2 – дорзальный желобок (вверху) и клетки гиподермы (внизу); преп. №4100/77, точка 1; длина линейки 50 мкм.

#### Таблица 5

Фиг. 1–2. *Steirophyllum gomankovii*, Вострое, препараты кутикулы в световом микроскопе: 1 – эпидермальные клетки; преп. №4100/97а-2, точка 1; длина линейки 20 мкм; 2 – гиподермальные клетки; преп. №4100/77, точка 2; длина линейки 50 мкм.

## ***Steirophyllum gomankovii* (S.Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) from the Urzhumian of Sukhona River**

A. V. Gomankov

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

The interpretation of *Steirophyllum* as conifer-like plants with leaves bearing dorsal furrows implies the necessity for the genus to include previously described *Mostotchkia gomankovii*. The representatives of this species from the Urzhumian of Sukhona River are described. Surprisingly their epidermal cells were cutinized from every surface with cutin penetrating into hypoderma. As a result both epidermal and hypodermal cells can be observed by the examination of the cuticle. Different views on the taxonomic position of *Steirophyllum* and the other genera established for the conifer-like leaves with dorsal furrows are discussed in the light of their connection of the certain female fructifications.













