

УДК 56:581(470):551.736.3

НОВЫЕ ДИСПЕРСНЫЕ КУТИКУЛЫ И ХВОЙНЫЕ ИЗ ВЕРХНЕКАЗАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ УДМУРТИИ

© 2025 г. Т. С. Форapoнова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: t.forapona@gmail.com

Поступила в редакцию 10.06.2024 г.

После доработки 10.12.2024 г.

Принята к публикации 10.12.2024 г.

В статье описываются остатки ископаемых растений, впервые обнаруженные в позднеказанских местонахождениях Удмуртии Чепаниха и Костоваты: *Sashinia antiqua* Gomankov, *Geinitzia* sp. и *Taenimacutis gomankovii* gen. et sp. nov. Новые находки позволяют точнее сопоставить позднеказанскую флору Удмуртского Прикамья с близковозрастными флорами Южного Приуралья и расширяют характеристику костоватского флористического комплекса, характеризующего позднеказанские отложения Восточно-Европейской платформы.

Ключевые слова: средняя пермь, казанский ярус, ископаемая флора, Pinales, Sashiniaceae, дисперсные кутикулы

DOI: 10.31857/S0031031X25030107 EDN: ERKGHU

ВВЕДЕНИЕ

Статья посвящена ископаемым растениям из позднеказанских местонахождений Удмуртии: Костоваты и Чепаниха. Они были обнаружены в 1970-е гг. Е.И. Улановым и изначально были отнесены к нижнему подъярису татарского яруса (Гоманьков, 2002).

Несмотря на то, что местонахождения известны более 50 лет, до 2000-х гг. было опубликовано лишь одно сообщение об ископаемых растениях из этих местонахождений: рисунок женской фруктификации в статье С.В. Мейена и Г.Г. Смоллер (Me yen, Smoller, 1986, рис. 5a). Эта фруктификация предположительно связывалась с листьями типа *Dicranophyllum Grand'Eury*, *Mostotchkia Chachlov*, *Slivkovia* S. Me yen и *Entsovia* S. Me yen, несущими дорсальные желобки.

Дальнейшее изучение флоры Чепанихи и Костоват неразрывно связано с именем А.В. Гоманькова. В начале 2000-х гг. появились первые сведения о комплексе ископаемых растений из Чепанихи. В работе Гоманькова (2002) было упомянуто несколько видов ископаемых растений, но, к сожалению, для большей части из них описания и изображения в дальнейшем не были опубликованы. Женские

фруктификации, ранее описанные Мейеном и Смоллер (Me yen, Smoller, 1986), были отнесены к роду *Samarospadix* (Neuburg) Doweld (= *Krylovia Chachlov*). Ориктоценоз из Чепанихи и Костоват, с некоторыми оговорками, был отнесен к востринскому флористическому комплексу, который характеризовал уржумский горизонт нижнетатарского подъяруса.

Накопленные к 2012 г. данные (Гоманьков, 2006, 2008) позволили отнести Костоваты и Чепаниху к Башкирскому флористическому округу на основании находки листьев *Cordaites Unger* и сформулировать существенно измененные представления о флористическом комплексе этих местонахождений и его возрасте. Ориктоценозы из Чепанихи и Костоват, а также некоторых других, были выделены в самостоятельный костоватский флористический комплекс (КФК), характеризующийся частой встречаемостью листьев *Phylladoderma* subg. *Phylladoderma* и присутствием пельтаспермовых родов *Odontopteridium* Gomankov и *Ustyugia* Gomankov (Гоманьков, 2012). Для Костоват и Чепанихи также было характерно присутствие пельтаспермовых рода *Compsopteris* (Zalessky) Naugolnykh, папоротников *Pecopteris* (Brongniart) Sternberg и кордаитов (Гоманьков, 2012). Кроме Костоват и Чепанихи, в КФК были

включены ориктоценозы из Шихово-Чирков и Донаурово на р. Вятке и из Каргалинских рудников в Южном Приуралье (Гоманьков, 2012). Для Каргалинских рудников характерно присутствие хвойных рода *Quadrocladus* Mädlер и побегов рода *Steirophyllum* (Eichwald) Gomankov (Gomankov, 1995; Гоманьков, 2012). В КФК отсутствует большинство таксонов, типичных для казанской флоры стратотипического региона (Есаулова, 1986), но растения, характерные для КФК (*Phylladoderma* subg. *Phylladoderma*, *Odontopteridium wangenheimii* (Fisher) Gomankov, *Ustyugia udmurtica* Gomankov, *Steirophyllum*) известны из некоторых более древних казанских местонахождений (напр., нижеказанские местонахождения Новый Кувак, Сентяк и Вымь) и, таким образом, унаследованы из казанской флоры, хотя и не играли в ней значительной роли (Meyen, Smoller, 1986; Есаулова, 1986; Гоманьков, 2013; Бухман и др., 2014).

Гоманьков (2012) показал, что Костоваты и Чепаниху можно сопоставить с местонахождением Донаурово, возраст которого считался уржумским, а местонахождение Донаурово литостратиграфически можно сопоставить с местонахождением ископаемых растений в Шихово-Чирках, которое расположено ниже стратотипа границы казанского и татарского ярусов и, таким образом, имеет позднеказанский возраст. В Костоватах также был обнаружен казанский комплекс остракод (Гоманьков, 2008). В результате отложения, к которым относятся эти местонахождения, стали рассматриваться не как уржумские, а как казанско–уржумские (Гоманьков, 2012) в соответствии со шкалой пермской системы, утвержденной в 1988 г. (Решение ..., 1990), а позднее были отнесены к верхней части казанского яруса (Gomankov, 2020) в связи с переопределением и поднятием нижней границы уржумского яруса в модернизированной шкале пермской системы, принятой в 2005 г. (Постановления ..., 2006).

На следующем этапе изучения Чепанихи и Костоват продолжили поступать данные о новых растениях из этих местонахождений (Карасев, 2017; Гоманьков, 2018б, 2022; Форапонова, Карасев, 2021). В 2020 г. была представлена расширенная характеристика комплекса ископаемых растений Чепанихи и Костоват (Gomankov, 2020). Для него свойственно доминирование пельтаспермовых семейств *Angaropeltaceae* (= *Cardiolepidaceae*) и *Peltaspermaceae*. Сем. *Peltaspermaceae* представлено листьями видов *Ustyugia udmurtica* и *Compsopteris* sp., а также

сближаемыми с ними синангиями *Permotheca* sp. Сем. *Angaropeltaceae* представлено листьями *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *meridionalis* S. Meyen, семеносными капсулами *Angaropeltis* sp. (= *Cardiolepis* sp.), семенами *Nucicarpus piniformis* Neuburg и пыльцевыми органами *Permotheca vesicasporoides* S. Meyen, Esaulova et Gomankov. Членистостебельные включают в себя *Paracalamites* sp. Изредка встречаются перистые листья *Pecopteris* sp., предположительно относящиеся к папоротникам, листья *Ginkgoopsida* *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov и женские фруктификации *Samarospadix* sp., вероятно, принадлежащие кордаитантовым (Gomankov, 2020). Листья *Cordaites*, включавшиеся ранее в таксономический список Чепанихи и Костоват (Гоманьков, 2006), оказались листьями *Phylladoderma* *Zalessky* и, таким образом, в настоящее время нет веских оснований относить эти местонахождения к Башкирскому округу (Гоманьков, личн. сообщ.).

В список близковозрастных местонахождений Южного Приуралья, кроме Каргалинских рудников, были включены нижняя часть разреза Бекечево и скважина, пробуренная в окрестностях пос. Дубенский (Gomankov, 2020). Гоманьков выделил в этих местонахождениях три флоры, последовательно сменяющие друг друга в разрезе (Гоманьков, 2018а; Gomankov, 2020), и показал, что комплекс растительных остатков из Чепанихи и Костоват может сопоставляться со средней или наиболее молодой из них (Gomankov, 2020).

Одной из основных проблем на данный момент является сложность сопоставления флоры Чепанихи и Костоват с флорами Южного Приуралья. Актуальный таксономический список ископаемых растений из Чепанихи и Костоват включает в себя: остатки членистостебельных *Paracalamites* sp., вайи папоротников *Pecopteris* sp., *Peltaspermaceae* *Odontopteridium wangenheimii*, *Ustyugia udmurtica*, *Compsopteris* sp., *Angaropeltaceae* *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *meridionalis*, *Angaropeltis* sp., *Permotheca vesicasporoides*, *Nucicarpus piniformis*, полиспермы *Trichopityaceae* *Biarmopteris pulchra* Zalessky, листья *Ginkgoopsida* *Ginkgophyllum rhipidomorphum*, цикадовые *Taeniopteris* sp. и *Dioonitocarpidium rossicum* Gomankov, ангарские кордаиты *Paravojnovskya* Doweld (= *Gaussia* Neuburg) и *Samarospadix* sp., пыльцевые органы *Pinophyta* inc. sed. *Permotheca sardyensis* Zalessky, *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh и *P. (?) musaformis* Foraponova et Karasev (Гоманьков,

2006, 2008, 2010, 2012, 2018б, 2022; Карасев, 2017; Форапонова, Карасев, 2021; Gomankov, 2020). Доминантами этого комплекса являются пельтаспермовые сем. *Peltaspermateae* (*U. udmurtica*) и сем. *Cardiolepidaceae* (*P. meridionalis*). При этом средняя флора Южного Приуралья характеризуется доминированием хвойных сем. *Sashiniaceae* [*Quadrocladus antiquus* Gomankov и *Sashinia antiqua* (Gomankov) Gomankov], которые не были обнаружены ни в Чепанихе, ни в Костоватах, а наиболее молодая флора Южного Приуралья состоит почти исключительно из пельтаспермовых *Odontopteridium wangenheimii* и *U. udmurtica* и, в отличие от Чепанихи и Костоват, характеризуется бедным таксономическим составом.

Цель настоящей работы заключается в более точном сопоставлении флоры Чепанихи и Костоват с флорами Южного Приуралья и в коррекции характеристики КФК. В коллекциях из Чепанихи и Костоват, хранящихся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), были впервые обнаружены остатки вегетативных побегов хвойных *Geinitzia* sp. и полиспермов хвойных сем. *Sashiniaceae* *Sashinia antiqua*, что позволяет более обоснованно сопоставлять флору Чепанихи и Костоват с близковозрастными флорами Южного Приуралья, а также найдены ранее неизвестные дисперсные кутикулы, отнесенные к новому роду и виду *Taenimacutis gomankovii* gen. et sp. nov.

МАТЕРИАЛ

Сборы материала проводились в 2016 г. группой сотрудников ПИН РАН под руководством Д.Е. Щербакова и в 2021 г. полевым отрядом ПИН РАН под руководством Е.В. Карасева. Остатки растений представлены отпечатками и фитолеймами; присутствуют листья, семена и генеративные структуры. Коллекции хранятся в ПИН РАН, лаб. палеоботаники, колл. №№ 5563 (Костоваты, изучено 289 обр.) и 5564 (Чепаниха, изучено 239 обр.).

Костоваты. Удмуртия, Воткинский р-н, прав. берег Воткинского водохранилища в 1.5 км северо-восточнее д. Костоваты (56.9N, 54.1E; рис. 1, а). Растительные остатки обнаружены в слое алевролитов, который залегает на алевропесчаниках и перекрыт песчаниками (рис. 1, б). Кроме растений встречаются насекомые, остракоды, конхостраки и двустворчатые моллюски. И.И. Молостовская определяла казанский комплекс остракод (Гоманьков, 2008, 2012). А.В. Гоманьков любезно предоставил таксономический список остракод из Костоват,

переданный ему Молостовской: *Paleodarwinula alexandrinae* (Belousova), *P. fainae* (Belousova), *P. tuimazensis* (Kotchetkova), *P. cf. cuneata* (Kotchetkova), *P. inornatinaeformis* (Belousova), *P. cf. teodorovichii* (Belousova), *Kalisula* sp., *Prasuchonella onega* (Belousova), *Placidea* sp. Возраст местонахождения достоверно определяется как казанский и предполагается позднеказанский (Gomankov, 2020).

Чепаниха. Удмуртия, Завьяловский р-н, лев. берег р. Россоха, в овраге в 1 км к северо-востоку от д. Чепаниха (56.7N, 53.6E; рис. 1, а). Растительные остатки обнаружены в слое алевролитов, заключенных в песчаники (рис. 1, в). Кроме растений, встречаются насекомые, конхостраки и остатки рыб. Листостратиграфически местонахождение Чепаниха может соответствовать местонахождению Костоваты и обычно рассматривается с ним как одновозрастное, что подтверждается палеоботаническими (напр., Gomankov, 2020) и палеоэнтомологическими (напр., Аристов, 2019) данными.

МЕТОДЫ

Образцы были изучены под биноклями Leica M165c с камерой Leica DFC420 и Olympus SZX7 с камерой Olympus DP23. Фитолеймы подвергались мацерации по стандартной методике: фрагменты фитолейм выдерживались 15 минут в HCl, два часа – в HF, 30 минут – в HNO₃ (с повторной обработкой при необходимости) и в растворе КОН под биноклем для контроля процесса удаления продуктов окисления. После каждого этапа проводилась промывка водой. Из обработанного материала были изготовлены временные глицериновые препараты, которые были изучены под микроскопом Zeiss AXIOPLAN-2 с цифровой камерой Zeiss AxioCam 105 color (CM). Снимки со сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) сделаны с помощью TESCAN-Vega в ПИН РАН с помощью детекторов SE и BSE, без наклона столиков и с наклоном на 60°.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Для описания генеративных органов голосеменных используются термины, предложенные С.В. Мейеном (1987). Термины для описания побегов *Geinitzia* sp. – из работ Гоманькова и Мейена (1986) и Мейена (1987); для описания эпидермально-кутикулярного строения листьев – из работ Мейена (1965), В.А. Красиловой (1968) и Гоманькова и Мейена (1986). В статье используются систематика голосеменных,

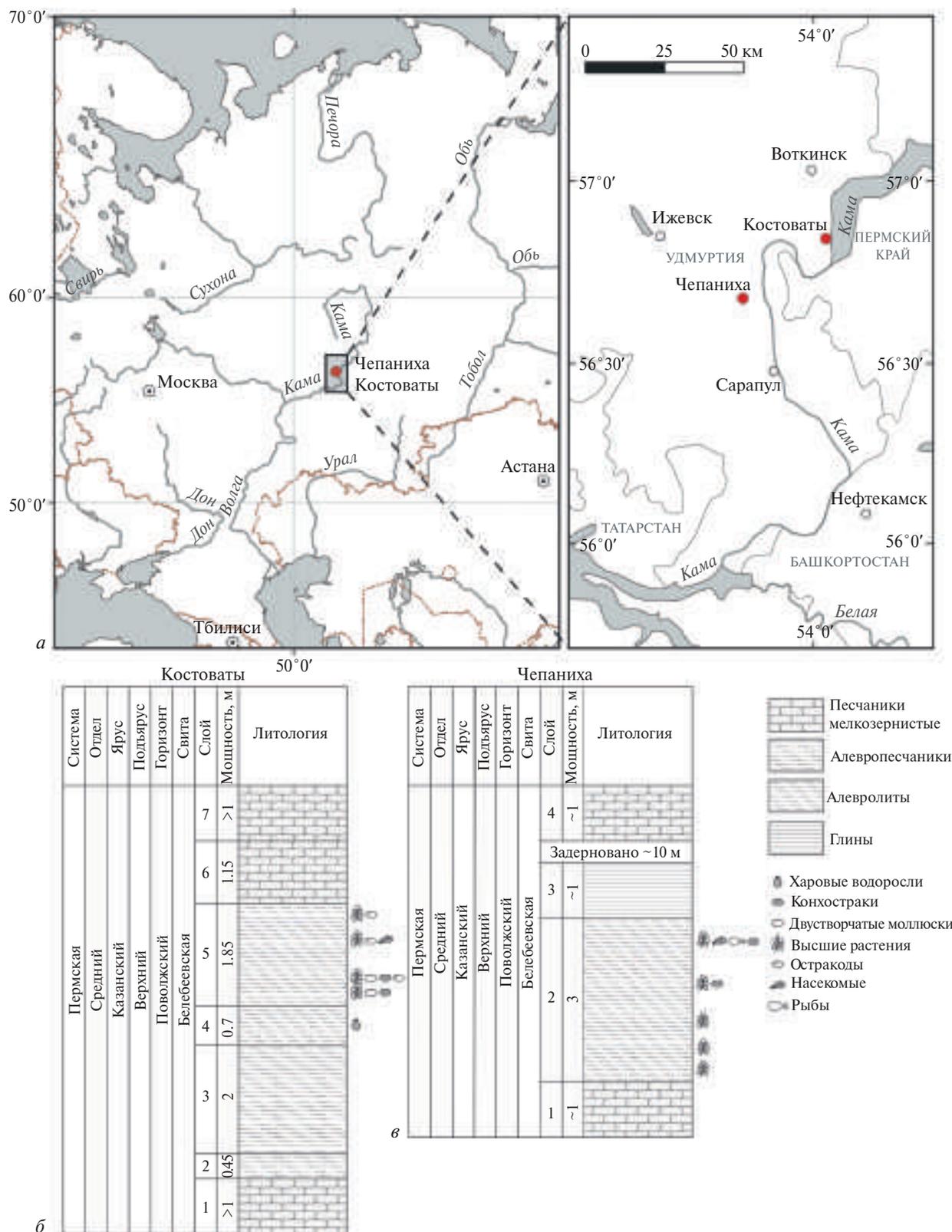


Рис. 1. Географическое положение местонахождений Чепаниха и Костоваты и литологическое строение разрезов: *а* – положение местонахождений Чепаниха и Костоваты на территории европейской части России и на территории Удмуртии; *б* – схема строения разреза местонахождения Костоваты; *в* – схема строения разреза местонахождения Чепаниха.

предложенная Мейеном (1987), и классификация дисперсных кутикул, разработанная Г. Розельтом и В. Шнайдером (Roselt, Schneider, 1969).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТДЕЛ PINOPHYTA

КЛАСС PINOPSIDA

ПОРЯДОК PINALES

СЕМЕЙСТВО SASHINIACEAE GOMANKOV, 2010

Род *Sashinia* S. Meyen, 1978

Sashinia antiqua Gomankov, 2010 emend. Gomankov, 2021

Табл. XII, фиг. 1–6

Sashinia antiqua: Гоманьков, 2010, с. 10–12, табл. I, фиг. 1–3; 2021, с. 22–23, табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1–3; рис. 3.

Голотип – Ботанический ин-т РАН (БИН РАН), обр. № 359/32 и 359/32а; отпечаток и противоотпечаток простого полисперма; Оренбургская обл., Октябрьский р-н, Кузьминовские отвалы Каргалинских рудников, 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово, водораздел р. Каргалка и овра. Паника, 100 м южнее холма Паника; средняя пермь, верхнеказанский подъярус; Гоманьков, 2010, табл. I, фиг. 1–3.

Описание. Простые полиспермы 12–16 мм длиной (табл. XII, фиг. 1–3); представляют собой ось, от которой по спирали отходят 8–15 уплощенных, билатерально-симметричных, расширяющихся к верхушке моноспермов (табл. XII, фиг. 2), образующих пучок в верхней части полисперма. Моноспермы в среднем 4.0–4.5 мм (от 2.8 до 5.5 мм) длиной и 1 мм (от 0.8 до 1.3) шириной. Верхушки моноспермов загибаются на абаксиальную сторону (табл. XII, фиг. 3). Семена инвертированные, около 2.8 мм длиной и 1.6 мм шириной, прикрепляются к моносперму субапикально абаксиально (табл. XII, фиг. 1, 4). Верхушка моносперма загибается абаксиально и прикрывает семена, образуя “капюшон” (табл. XII, фиг. 3, 4). Стерильные чешуи в основании полисперма отсутствуют.

Кутикула тонкая, почти прозрачная. На поверхности встречаются редкие папиллы заостренно-овальной формы (табл. XII, фиг. 5). Устьичный комплекс прямоугольный в очертаниях, моноциклический, с двумя полярными побочными клетками и двумя–четырьмя латеральными, параллельными устьичной щели (табл. XII, фиг. 6).

Сравнение. От *S. aristovens* S. Meyen отличается отсутствием стерильных чешуй в основании простого полисперма и более узкими

моноспермами. От *S. borealis* S. Meyen отличается отсутствием стерильных чешуй и большим числом моноспермов.

Замечания. Из Чепанихи известны также внешне сходные остатки *Samarospadix* sp., которые отличаются радиально-симметричными моноспермами и терминальным прикреплением семян.

Предполагается, что полиспермы *Sashinia antiqua* и побеги *Quadrocladus antiquus* могли относиться к одному растению (Гоманьков, 2010, 2021). На данный момент единственными остатками хвойных, которые представлены в Чепанихе и могут претендовать на связь с *S. antiqua*, являются побеги *Geinitzia* sp. Сходные, но не идентичные побеги *Geinitzia* sp. встречаются совместно с *S. antiqua* в Каргалинских рудниках (Гоманьков, 2010).

Распространение. Верхнеказанский подъярус Южного Приуралья и Прикамья.

Материал. Шесть отпечатков хорошей сохранности с частично сохранившимися фитолеймами из Чепанихи.

ФОРМ-РОДЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ КЛАССА PINOPSIDA

Род *Geinitzia* Endlicher sensu Harris, 1969

Geinitzia sp.

Табл. XII, фиг. 7, 8

Описание. Листья расположены на побегах первого и второго порядка. Листорасположение предположительно спиральное. Листья крепятся к оси под углом около 60°, у основания сразу изгибаются к верхушке побега, сливаются с подушкой без сужения (табл. XII, фиг. 7, 8). Листья до 4.5 см длиной, ширина листьев составляет около 1 мм. Листья нерасчлененные, сужаются только у верхушки, в сечении предположительно округлые или ромбические. Центральная жилка отсутствует.

Сравнение. Среди других форм-родов вегетативных побегов хвойных *Geinitzia* близка к роду *Elatocladus* Halle sensu Harris, от которого отличается округлыми или ромбическими в сечении листьями без жилки.

Замечания. Род *Geinitzia* здесь принимается в трактовке форм-рода, предложенной Т. Гаррисом (Harris, 1969) и поддержанной Мейеном (1987). Существует независимая трактовка рода *Geinitzia* как естественного рода мелтретичных хвойных семейства *Geinitziaceae* (Kunzmann, 1999; Zijlstra et al., 2010).

Распространение. Поздний палеозой–мезозой Европы.

Материал. Два образца фрагмента побега (отпечаток и противоотпечаток) и 14 обр. отдельных листьев и их фрагментов из Чепанихи.

CUTICULAE DISPERSAE

AN TETURMA CELLAREATAE ROSELT ET SCHNEIDER, 1969

TURMA ENCYCLORIMATAE ROSELT ET SCHNEIDER, 1969

SUBTURMA TAENENCYCLORAE ROSELT ET SCHNEIDER, 1969

Род *Taenimacutis* gen. nov.

Название рода: от *taenia* лат. — лента, от *immersus* лат. — погруженный, от *accessorius* лат. — побочный (побочные клетки некоторыми авторами обозначаются как “А”) и от *cuticula* лат. — кутикула.

Типовой вид — *Taenimacutis gomankovii* sp. nov.

Diagnosis. Stomata arranged in stomatal bands within which organized in one or two stomatal rows. Epidermal cells in non-stomatal bands polygonal, from isodiametric to longitudinally elongated, organized in rows. Epidermal cells within stomatal bands polygonal, isodiametric, randomly arranged. Stomata encyclocytic, actinocytic, monocyclic or incomplete dicyclic. Stomatal pits of barrel-like form. Guard and subsidiary cells sunken. Stomata apertures randomly oriented.

Видовой состав. *Taenimacutis gomankovii* sp. nov. (верхнеказанский подъярус Удмуртского Прикамья).

Сравнение. От других родов дисперсных кутикул, сравнимых по топографии устьиц и их строению, таких как *Imstrihastomia* S. Meyen, *Imhastomia* S. Meyen, *Enormicutis* Schneider или *Sciadopitycutis* Schneider, отличается погруженными побочными клетками. От рода *Cryptokerpia* Blumenkemper, Abu Namad et Vomfleug отличается отсутствием папилл внутри устьичной ямки и ее бочонковидной формой.

Taenimacutis gomankovii sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1–9

Phylladoderma (*Aequistomia*) *aequalis* (?): Форапонова, 2024, с. 43–45, табл. XI, фиг. а–е.

Название вида в честь палеоботаника А.В. Гоманькова.

Голотип — ПИН РАН, обр. № 5563/350; фрагмент кутикулы листа; Удмуртия, Воткинский р-н, прав. берег Воткинского водохранилища в 1.5 км северо-восточнее д. Костоваты; средняя пермь, верхнеказанский подъярус; обозначен здесь: табл. XIII, фиг. 1–9; рис. 2, а–в.

Diagnosis. The same as for the genus.

Описание (рис. 2). Устьица собраны в полосы, в которых организованы в один или два ряда (табл. XIII, фиг. 1, 2, 6). В безустьичных полосах клетки полигональные, от изодиаметрических до продольно вытянутых, организованы в ряды (табл. XIII, фиг. 2). В устьичных полосах эпидермальные клетки полигональные, изодиаметрические, расположены неупорядоченно (табл. XIII, фиг. 2). Эпидермальные клетки около 25 мкм шириной и 20–40 мкм длиной. На периклиальных стенках эпидермальных клеток изредка встречаются папиллы (табл. XIII, фиг. 5).

Устьичные аппараты энциклоцитные, актиноцитные, от моно- до дициклических (табл. XIII, фиг. 8, 9; рис. 2, а–в). Наружные отверстия устьиц от округлых до овальных, диаметром 15–25 мкм, окружены кутиновым кольцевым утолщением (табл. XIII, фиг. 3, 7). Устьичные ямки бочонковидные, замыкающие клетки погружены, как и, по-видимому, побочные клетки (табл. XIII, фиг. 4, 8, 9). Побочных клеток семь или восемь (табл. XIII, фиг. 4, 8, 9). Замыкающие клетки слабо кутинизированы (табл. XIII, фиг. 8, 9), изредка сохраняется кутинизация полярных концов в виде отдельных “рожек” (табл. XIII, фиг. 8) или Т-образной кутинизации (табл. XIII, фиг. 9). Устьичные апертуры ориентированы параллельно или косо по отношению к устьичным полосам (табл. XIII, фиг. 6).

Изменчивость. В строении устьичного аппарата *T. gomankovii* gen. et sp. nov. наблюдается значительная изменчивость. Т.к. устьичные ямки у этого вида при захоронении ложатся набок, строение устьица можно изучить лишь с одной стороны устьица. Исходя из этих наблюдений, можно сказать, что у *T. gomankovii* gen. et sp. nov. встречаются моноциклические (табл. XIII, фиг. 8; рис. 2, а), неполно-дициклические (рис. 2, б) и дициклические (рис. 2, в) устьица. Также значительно варьирует степень погружения побочных клеток. У моноциклических устьиц побочные клетки могут быть полностью погруженными (табл. XIII, фиг. 8) или выходить на поверхность кутикулы (рис. 2, а), аналогично варьирует степень погружения венечных клеток у неполнодициклических (рис. 2, б) и дициклических

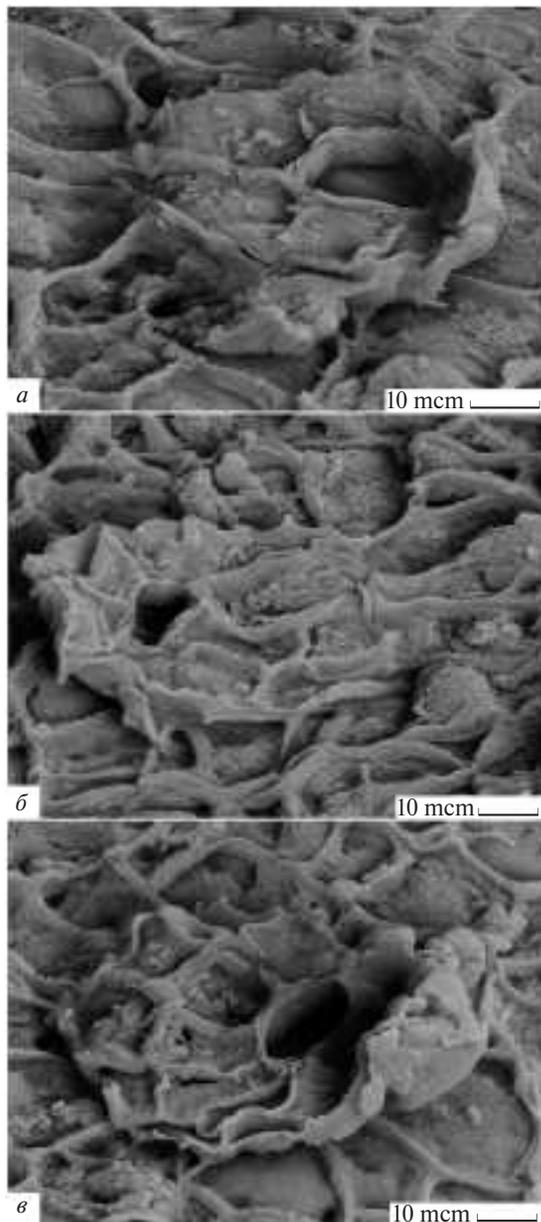


Рис. 2. Изменчивость в строении устьичного аппарата *Taenimacutis gomankovii* gen. et sp. nov., СЭМ, детектор BSE, голотип ПИН РАН, № 5563/350: *а* – моноциклическое устье, побочные клетки выходят на поверхность листа; *б* – неполно-дициклическое устье, побочные клетки погружены; *в* – дициклическое устье, побочные и вечночные клетки погружены.

устьиц (рис. 2, *в*). Для оценки изменчивости было изучено строение 100 устьиц голотипа: из них 21 моноциклическое, видимые побочные клетки выходят на поверхность кутикулы (рис. 2, *а*); 51 моноциклическое, видимые побочные клетки погружены (табл. XIII, фиг. 8); 27 неполно-дициклические (рис. 2, *б*) и одно дициклическое (рис. 2, *в*).

Сравнение. Монотипный род.

Замечания. На кутикуле наблюдаются области, в которых нарушается порядок расположения устьиц (табл. XIII, фиг. 1): в этих областях отсутствуют устьичные и безустьичные полосы, устьица расположены равномерно, эпидермальные клетки полигональные, изодиаметрические, расположены неупорядоченно. Такие фрагменты кутикул могут быть отнесены к субтурме *Disencyclogae*.

Биологическая принадлежность *T. gomankovii* gen. et sp. nov. достоверно не установлена. В среднепермских отложениях Восточно-Европейской платформы листья с подобным эпидермально-кутикулярным строением неизвестны. По топографии устьиц *T. gomankovii* gen. et sp. nov. имеет сходство с рядом родов ангарских кордаитов (*Europhyllites* Gluchova, *Angophyllites* Gluchova, *Sparsistomites* (S. Meyen) Gluchova), для которых характерно распределение устьиц в более или менее компактных полосах, в пределах которых устьица могут располагаться рядами (Глухова, 2011). Однако для этих родов не свойственно погружение побочных клеток, а покровные клетки часто несут папиллы или волоски. Кутикулы *T. gomankovii* gen. et sp. nov. также сходны с некоторыми экземплярами, описанными из верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы как хвойные *Ullmannia bronni* Göppert: у них погружены побочные клетки, но устьица расположены неупорядоченно, а устьичную ямку перекрывают проксимальные папиллы побочных клеток (Карасев, 2009). Близкое эпидермально-кутикулярное строение известно у хвойного (предположительно из сем. *Cheirolepidiaceae*) *Brachyphyllum punctatum* Michael из нижнего мела Германии, Англии и, возможно, Аргентины (младшие синонимы: *Brachyphyllum castatum* Watson, Fisher et Hall и, возможно, *Tarphyderma glabra* Archangelsky et Taylor; Archangelsky, Taylor, 1986; Watson et al., 1987, 1988). *T. gomankovii* gen. et sp. nov. отличается от *B. punctatum* бочонковидными, более короткими устьичными ямками, отсутствием внутри них кутикулярных выростов и меньшей изменчивостью глубины устьичных ямок. Также, как было указано выше, род *Taenimacutis* gen. nov. имеет сходство с дисперсными кутикулами *Cryptokerpia* из верхней перми Иордании, которые предположительно относятся к хвойным (Blomenkemper et al., 2019). Исходя из этого, наиболее вероятно, что *T. gomankovii* gen. et sp. nov. относится к ранним хвойным.

Распространение. Верхнеказанский подъярус Удмуртского Прикамья.

Материал. Три образца кутикулы из Чепанихи (экз. №№ 5564/051, 5564/258 и 5564/259) и два образца кутикулы из Костоват (экз. №№ 5563/350 и 5563/351).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление комплекса ископаемых растений Чепанихи и Костоват с близковозрастными флорами Южного Приуралья

Гоманьков (Gomankov, 2020) выделяет в Южном Приуралье три флоры, последовательно сменяющие друг друга в разрезе. Первая, наиболее древняя, характеризуется доминированием кордаитантовых с листьями *Ruffloria glabra* Gomankov и низкой встречаемостью побегов хвойных *Geinitzia* sp. Во второй, средней флоре, доминируют хвойные с побегами *Quadrocladus antiquus*, которые связываются с полиспермами *Sashinia antiqua* и пыльцевыми органами *Cargalostrobos demetrii* Gomankov (Гоманьков, 2021). В этой палеофлоре обильны остатки листьев *Angaropeltaceae Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *arberi* Zalessky, побегов хвойных *Geinitzia* sp., хвойно-подобных побегов с дорсальными желобками на листьях *Steirophyllum* и пыльцевых органов *Permotheca* (Zalessky) Foraponova et Karasev. Третья флора, наиболее молодая, характеризуется доминированием листьев *Odontopteridium* и *Ustyugia*. Гоманьков (Gomankov, 2020) показал, что флора из Чепанихи и Костоват может соотноситься со второй (средней) флорой Южного Приуралья за счет доминирования в комплексе остатков *Phylladoderma*, или с третьей (самой молодой) за счет присутствия остатков *Ustyugia* (Gomankov, 2020).

Обнаружение остатков *Sashinia* и *Geinitzia* в Чепанихе указывает на большую близость флоры из Чепанихи и Костоват ко второй (средней) флоре Южного Приуралья. В фитоориктоценозе Чепанихи эти растения не относятся к доминантам, как, например, в Каргалинских рудниках (Gomankov, 2020), но это отличие, вероятнее всего, объясняется тафономическими причинами.

Несмотря на высокое сходство со второй (средней) флорой Южного Приуралья, в Чепанихе и Костоватах обильны *Ustyugia* и изредка встречаются *Odontopteridium*, более характерные для третьей (самой молодой) флоры (Gomankov, 2020). Совместная встречаемость *Sashiniaceae*, *Odontopteridium* и *Ustyugia* в

Чепанихе и Костоватах может указывать либо на постепенный переход от второй флоры к третьей, либо на то, что различия между второй и третьей флорами обусловлены тафономическими причинами (напр., сменой фациальных обстановок осадконакопления), а не сменой таксономического состава. Автор данной статьи склоняется в пользу второго объяснения, поскольку в Костоватах и Чепанихе совместно обнаруживаются три основные группы растений, доминирующих в близковозрастных местонахождениях: *Angaropeltaceae* (*Phylladoderma* subg. *Phylladoderma*), *Sashiniaceae* (*Sashinia antiqua*) и *Peltaspermeae* (*Odontopteridium wangenheimii* и *Ustyugia udmurtica*), что доказывает их одновременное сосуществование, возможно, в разных звеньях позднеказанской катены.

Расширение характеристики костоватского флористического комплекса

Обнаружение *Sashiniaceae* в Чепанихе также позволяет изменить характеристику КФК. Прежде считалось, что *Sashiniaceae* характеризуют лишь ориктоценозы Каргалинских рудников (Гоманьков, 2012; Gomankov, 2020). Теперь же обнаружено их более широкое географическое распространение, что позволяет использовать их как один из основных признаков, определяющих КФК, наряду с *Phylladoderma* subg. *Phylladoderma*, *Odontopteridium* и *Ustyugia*. То же относится и к остаткам *Geinitzia* sp.

Открытие нового вида *Taenimacutis gomnankovii* gen. et sp. nov. представляет существенный интерес в качестве возможного стратиграфического маркера, т.к. кутикулы с погруженными побочными клетками впервые обнаружены в среднепермских отложениях европейской части России. Поскольку этот вид описывает дисперсные кутикулы, потенциально он может использоваться для корреляции отложений, в которых растительные остатки представлены исключительно комплексами дисперсных кутикул, но т.к. кутикулы *T. gomnankovii* gen. et sp. nov. были встречены и в Костоватах, и в Чепанихе в качестве редких элементов, говорить о роли этих растений в КФК пока преждевременно.

Суммируя вышесказанное, можно несколько изменить характеристику КФК. Комплекс характеризуется частой встречаемостью листьев *Phylladoderma* subg. *Phylladoderma*, и присутствием пельтаспермовых родов *Odontopteridium* и *Ustyugia* и хвойных сем. *Sashiniaceae* и рода *Geinitzia*. В Костоватах и Чепанихе к этим таксонам добавляются папоротники *Pecopteris* sp.,

а в Каргалинских рудниках — хвойноподобные растения с дорсальными желобками на листьях *Steirophyllum*.

* * *

Автор выражает благодарность коллегам из ПИН РАН: Е.В. Карасеву, Н.Е. Завьяловой и Н.П. Масловой за советы при подготовке работы; Д.Е. Щербакову, Д.В. Василенко, А.С. Башкуеву, А.С. Фелькер, М.М. Тарасенковой, участвовавшим в сборе материала в 2016 г.; А.С. Бакаеву (ПИН РАН) и Н.И. Устинову за помощь в сборе материала в 2021 г.; А.В. Гоманькову (БИН РАН) за подробные разъяснения некоторых теоретических и практических вопросов, рецензирование данной статьи и плодотворную дискуссию; В.К. Голубеву (ПИН РАН) за помощь со стратиграфическими вопросами, а также анонимному рецензенту за ценные замечания и предложения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данное исследование финансировалось за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-00198.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С.* Новые насекомые (Insecta: Eoblattida, Reculida) из средней перми России // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 72–75.
- Бухман Л.М., Бухман Н.С., Гоманьков А.В.* О листьях пельтаспермовых из Ново-Кувакского местонахождения пермской флоры (казанский ярус, Самарская область) // Ботан. журн. 2014. Т. 99. № 12. С. 1344–1353.
- Глухова Л.В.* Систематика и микроструктура кордаитовых листьев без дорсальных желобков из верхнего палеозоя Северной Евразии (Обзор) // *Lethaea rossica*. 2011. Т. 4. С. 1–39.
- Гоманьков А.В.* Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы. Дисс. ... докт. геол.-мин. наук. М., 2002. 342 с.
- Гоманьков А.В.* О распространении кордаитов в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы // Топорковские чтения (Международная научная конференция). Вып. VII. Рудный, 2006. С. 389–401.
- Гоманьков А.В.* Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6). СПб.: БИН РАН, 2008. С. 42–60.
- Гоманьков А.В.* Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. 2010. Т. 1. С. 5–21.
- Гоманьков А.В.* Костоватовский флористический комплекс и проблема казанско-уржумской границы на Восточно-Европейской платформе // Матер. III Всеросс. совещ. “Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия” (24–28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2012. С. 70–72.
- Гоманьков А.В.* *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона // *Lethaea rossica*. 2013. Т. 8. С. 1–8.
- Гоманьков А.В.* Новый вид рода *Ruffloria* S. Meyen (Cordaitanthales, Ruffloriaceae) и его значение для стратиграфии пермских отложений Ангариды // *Lethaea rossica*. 2018a. Т. 16. С. 23–32.
- Гоманьков А.В.* Rhipidopsis-подобные листья в верхней перми Восточно-Европейской платформы и некоторые тенденции в эволюции гинкгоопсид // Палеоботанический временник. Приложение к журн. “*Lethaea rossica*”. 2018б. № 3. С. 41–49.
- Гоманьков А.В.* О фруктификациях хвойных из Каргалинских рудников (казанский ярус Южного Приуралья) // *Lethaea rossica*. 2021. Т. 23. С. 21–31.
- Гоманьков А.В.* Цикадовые в перми Ангариды // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 83–91.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 401).
- Есаулова Н.К.* Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во КГУ, 1986. 176 с.
- Карасев Е.В.* Смена палеофлористических комплексов в переходном стратиграфическом интервале на рубеже перми и триаса Московской синеклизы. Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 130 с.
- Карасев Е.В.* О находке представителей рода *Viarmoropteris* из среднепермского местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Междунар. стратиграфическая конф. Головкинского – 2017 и Четвертая Всеросс. конф. “Верхний палеозой России”. Казань: КФУ, 2017. С. 85–86.
- Красилов В.А.* О классификации устьичных аппаратов // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 102–109.
- Мейен С.В.* О классификации дисперсных кутикул // Палеонтол. журн. 1965. № 4. С. 75.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. 63 с.

Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Ленинград, 1988 г. Пермская система. Л.: ВСЕГЕИ, 1990. 48 с.

Форапонова Т.С. Ископаемые растения из отложений пограничного казанско-уржумского интервала Прикамья. Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2024. 171 с.

Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Проблемы систематики пыльцевых органов рода *Permotheca* Zalesky из перми Субангариды // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 104–117.

Archangelsky S., Taylor T.N. Ultrastructural studies of fossil plant cuticles. II. *Tarphyderma* gen. n., a Cretaceous conifer from Argentina // Amer. J. Bot. 1986. V. 73. № 11. P. 1577–1587.

Blomenkemper P., Abu Hamad A., Bomfleur B. *Cryptokerpia sarlaccophora* gen. et sp. nov., an enigmatic plant fossil from the Late Permian Umm Irna Formation of Jordan // Paläontol. Z. 2019. V. 93. P. 479–485.

Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 2A. P. 81–104.

Gomankov A.V. Flora of the Kazanian-Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // PalaeoWorld. 2020. V. 29. № 2. P. 257–269.

Harris T.M. Naming a fossil conifer // J. Sen Memorial Volume. Calcutta, India: Botanical Society of Bengal, 1969. P. 243–252.

Kunzmann L. Koniferen der Oberkreide und ihre Relikte im Tertiär Europas: Ein Beitrag zur Kenntnis ausgestorbener *Taxodiaceae* und *Geinitziaceae* fam. nov. Dresden: Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie, 1999. 190 s.

Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostotchkia* Chachlov (Upper Paleozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order *Dicranophyllales* (Pinopsida) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. V. 47. № 3–4. P. 205–223.

Roselt G., Schneider W. Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation // Paläontol. Abh. 1969. V. 1. S. 1–128.

Watson J., Fisher H.L., Hall N.A. A new species of *Brachyphyllum* from the English Wealden and its probable female cone // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. V. 51. P. 169–187.

Watson J., Fisher H.L., Hall N.A. The holotype of the Wealden conifer *Brachyphyllum punctatum* Michael // Palaeontology. 1988. V. 31. Pt 4. P. 1029–1031.

Zijlstra G., Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., Kunzmann L. et al. Proposal to conserve the name *Geinitzia* with a conserved type (fossil *Coniferophyta*) // Taxon. 2010. V. 59. № 1. P. 301–302.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–6. Морфологическое и эпидермально-кутикулярное строение *Sashinia antiqua* (Gomankov) Gomankov: 1 – полисперм с семенами в прикреплении, экз. ПИН РАН, № 5564/47; 2 – полисперм без семян, верхушечные моноспермы билатерально-симметричные, экз. ПИН РАН, № 5564/44; 3 – полисперм без семян, семяножки на концах загибаются абаксиально, образуя “капюшон”, экз. ПИН РАН, № 5564/45; 4 – семя, прикрепленное к семяножке субапикально абаксиально, экз. ПИН РАН, № 5564/47; 5 – фрагмент кутикулы, на периклиальной стенке представлена папилла заостренно-овальной формы (стрелка), СМ, экз. ПИН РАН, № 5564/47; 6 – моноциклический устьичный комплекс с двумя полярными побочными клетками и четырьмя латеральными, СМ, экз. ПИН РАН, № 5564/47; Россия, Удмуртия, Чепаниха; средняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Фиг. 7, 8. Отпечаток и противоотпечаток фрагмента побега *Geinitzia* sp., экз. ПИН РАН № 5564/238; Россия, Удмуртия, Чепаниха; средняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–9. Эпидермально-кутикулярное строение дисперсных кутикул *Taenimacutis gomankovii* gen. et sp. nov., голотип ПИН РАН, № 5563/350: 1 – распределение устьиц на поверхности листа: выделяются устьичные и безустьичные полосы, в пределах устьичной полосы устьица выстроены в один–два ряда; в правой части снимка наблюдается нарушение порядка расположения устьиц на поверхности листа, СМ; 2 – характер эпидермальных клеток и порядок расположения устьиц в устьичных и безустьичных полосах: в устьичной полосе эпидермальные клетки изодиаметрические, неупорядоченно расположенные, в безустьичной полосе эпидермальные клетки от изодиаметрических до вытянутых, организованы в ряды, СМ; 3 – устьице, фокус на наружное отверстие устьичной ямки и окружающее его кутиновое кольцо, СМ; 4 – устьице, фокус на погруженных побочных клетках устьица, СМ; 5 – папилла на периклиальной стенке эпидермальной клетки, СМ; 6 – внутренняя поверхность кутикулы, устьица расположены рядами, ориентированы неупорядоченно, побочные и замыкающие клетки погружены, СЭМ, детектор SE; 7 – наружное отверстие устьичной ямки и окружающее его кутиновое кольцо, СЭМ, детектор SE; 8 – погруженные замыкающие и побочные клетки устьица, замыкающие клетки слабо кутинизированы, полярные концы сохранились в виде “рожек”, СЭМ, детектор SE; 9 – погруженные замыкающие и побочные клетки устьица, замыкающие клетки слабо кутинизированы, полярные концы Т-образно кутинизированы, СЭМ, детектор SE; Россия, Удмуртия, Костоваты; средняя пермь, верхнеказанский подъярус.

New Dispersed Cuticles and Conifers from the Upper Kazanian Sediments of Udmurtia**T. S. Foraponova***Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The article describes remains of fossil plants first discovered in the Late Kazanian localities Chepanikha and Kostovaty in Udmurtia: *Sashinia antiqua*, *Geinitzia* sp. and *Taenimacutis gomankovii* gen. et sp. nov. The new finds allowed to compare the Late Kazanian flora of the Udmurtia Kama region with the close in age floras of the Southern Urals more accurately and to extend the characteristics of the Kostovaty floristic assemblage, which characterizes the Late Kazanian sediments of the East European Platform.

Keywords: Middle Permian, Kazanian Stage, fossil flora, Pinales, Sashiniaceae, dispersed cuticles

