

УДК 561.43:551.736.3(470.314)

## ПОЗДНЕПЕРМСКИЕ ФИЛЛОКЛАДИИ НОВОГО РОДА PERMOPHYLLOCLADUS И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ПЕЛЬТАСПЕРМОВ

© 2007 г. Е. В. Карасев, В. А. Красилов

Палеонтологический институт РАН

Палеонтологический институт РАН, Хайфинский университет

e-mail: vkras@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.05.2006 г.

Принята к печати 19.05.2006 г.

К новому роду *Permophyllocladus* (*Peltaspermales?*) отнесены филлокладии из верхнепермских (татарских) отложений местонахождения Соковка Владимирской области, демонстрирующие последовательные стадии преобразования уплощенного чешуелистного побега в перистый листовидный орган. Филлокладии обнаруживают отчетливую дорсовентральную дифференциацию: чешуевидные листья и ихrudименты выражены на нижней и лишь намечены сутурными линиями на кутикуле противоположной стороны. По эпидермально кутикулярным признакам филлокладии сходны с листьями пельтаспермовых из отложений того же возраста. Предполагается, что листья пельтаспермовых имеют кладодийную природу и образовались в результате срастания элементов конифероидного чешуелистного побега, сходного с побегами мезозойских *Hirmerellaceae* (*Cheirolepidiaceae*), у которых также наблюдается тенденция к образованию филлокладиев.

### ВВЕДЕНИЕ

В позднепермской субангарской флоре Русской платформы и Приуралья доминируют голосеменные с мелкими чешуевидными и крупными перистыми листьями, традиционно относимыми к хвойным и пельтаспермовым. По обилию листовых остатков группы *Pursongia*–*Tatarina*, сближаемых с пельтаспермовыми, эта флора названа татариновой (Гоманьков, Мейен, 1986). Тем не менее, систематика субангарских пельтаспермовых недостаточно разработана. Остаются неясными их филогенетические связи как с более древними европейскими каллиптеридами, так и с более молодой группой *Lepidopteris*–*Scytophyllum*, получившей широкое распространение в самом конце перми и в триасе. Некоторые, пока не нашедшие объяснения особенности морфологии (стержневые чешуйки у *Lepidopteris*), наводят на мысль о кладодийной природе листа пельтаспермовых и, возможно, птеридоспермов в целом. С.В. Мейен (Meyen, 1987) высказал предположение о возможном родстве с пельтаспермовыми некоторых пермских чешуелистных голосеменных конифероидного облика. Новая находка филлокладиев из местонахождения Соковка имеет отношение к этим актуальным проблемам систематики и эволюционной морфологии пермских голосеменных.

Авторы признательны Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) за предоставленный материал.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местонахождение Соковка расположено на северо-западной окраине г. Вязники (Владимирская область), в овраге между городом и карье-

ром, расположенным напротив пос. Соковка. В 1841 г. экспедицией во главе с Р.И. Мурчисоном в глинах окрестностей г. Вязники впервые были найдены пермские остракоды и двустворки. В 1951, 1952, 1955 и 1956 гг. экспедициями Палеонтологического института АН СССР под руководством Б.П. Вьюшкова была собрана коллекция рыб, амфибий и рептилий. В 1999–2003 г. А.Г. Сениковым, В.К. Голубевым, и В.В. Булановым заново открыты два местонахождения, названные “Быковка” и “Соковка”, соответствующие местонахождению “Вязники II” (Ефремов, Вьюшков, 1955), где были найдены растительные макроостатки, споры и пыльца, двустворки и остракоды. В 2005 г. были произведены дополнительные сборы палеоэнтомологической группой во главе с Д.Е. Щербаковым. В исследовании вязниковской флоры принимали участие С.А. Афонин и С.В. Наугольных (Afonin, 2005; Naugolnykh, 2005).

В вязниковской фауне двустворчатые моллюски, конхостраки и рыбы представлены позднетатарскими формами. Комплексы насекомых, тетрапод и растений занимают промежуточное положение между типичными пермскими и триасовыми комплексами. Ассоциация остракод имеет триасовый облик с присутствием пермских элементов (Голубев и др., 2005; Sennikov, Golubev, 2005).

Растительные остатки сохранились в виде отпечатков с фрагментами фитолейм. Последние были отделены от породы и изучены с помощью электронного сканирующего микроскопа (СЭМ) CAMSCAN. Просветленные и мацерированные фитолеймы и кутикулы также изучались в световых микроскопах (СМ) МБС-10 и Axioplan 2, фо-

тографии выполнены с помощью цифровой камеры Nicon Coolpix 4500.

Расчет устьичного индекса (SI) проводился по формулам:  $E = I + SC$ ;  $SI = [SD / (E + SD)] \times 100$ ; где  $SD$  – число устьичных аппаратов на  $\text{мм}^2$ ;  $SI$  – устьичный индекс;  $E$  – число эпидермальных клеток на  $\text{мм}^2$ ;  $I$  – количество покровных клеток на  $\text{мм}^2$ ;  $SC$  – число замыкающих клеток на  $\text{мм}^2$  (Woodward, 1987).

В настоящей статье использован материал из сборов С.А. Афонина, 2004 г., Д.Е. Щербакова, А.С. Башкуева, 2005 г., часть материала любезно предоставлена для изучения Щербаковым. Коллекция № 5139 хранится в Палеонтологическом институте РАН.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ПОРЯДОК PELTASPERMALES?

### Род *Permophyllocladus* Karasev et Krassilov, gen. nov.

**Название рода от пермского периода и *phyllocladus* греч. – филлокладий.**

**Типовой вид – *P. polymorphus* sp. nov.**

**Диагноз.** Уплощенные ветвящиеся чешуелистные побеги, переходящие вследствие прогрессирующего срастания листьев в непарноперистые филлокладии. Чешуевидные листья выражены на абаксиальной стороне, редуцированы до сросшихся листовых подушек, в предельном случае лишь намечены сутурными линиями на адаксиальной стороне. Боковые ветви попарно-сближенные или супротивные, отходящие под открытым углом, низбегающие, преобразованные в перья или лопастные перышки филлокладиев. Конечные веточки короткие, эллиптические, обратнояйцевидные, с поперечными сутурами сросшихся листьев и листовидной закругленной или выемчатой верхушкой, в предельном случае преобразованные в перышки филлокладия. Филлокладии кутинизированные, амфистомные. Устьица распределены равномерно, на абаксиальной стороне более многочисленные, беспорядочно ориентированные, моноциклические. Побочные клетки числом 4–7(6), радиальные, с крупной проксимальной папиллой. Кольцо Флорина отчетливое. Замыкающие клетки мелкие, погруженные.

**Diagnosis.** Planate branching shoots of variously connate scale leaves, gradually transformed into imparipinnate phylloclades by extensive leaf cohesion. Leaves typically distinct on lower (abaxial) side, but reduced to coalescent leaf cushions or marked by suture lines alone on the opposite (adaxial) side. Lateral branches opposite or subopposite spreading at open angle, decurrent, forming pinnae or lobed pinnules of pinnate phylloclades. Ultimate units short elliptical or obovate branchlets with transverse sutures of adherent leaf pairs, distally leaf-like, rounded or notched at the apex, reduced to phylloclade pinnules. Phylloclades strongly cutinized, amphistomatic, papillate. Stomata scattered, more numerous abaxially, irregularly oriented, mono-

cyclic. Subsidiary cells, 4–7(6), radial, with proximal papillae. Florin ring distinct. Guard cells small, sunken.

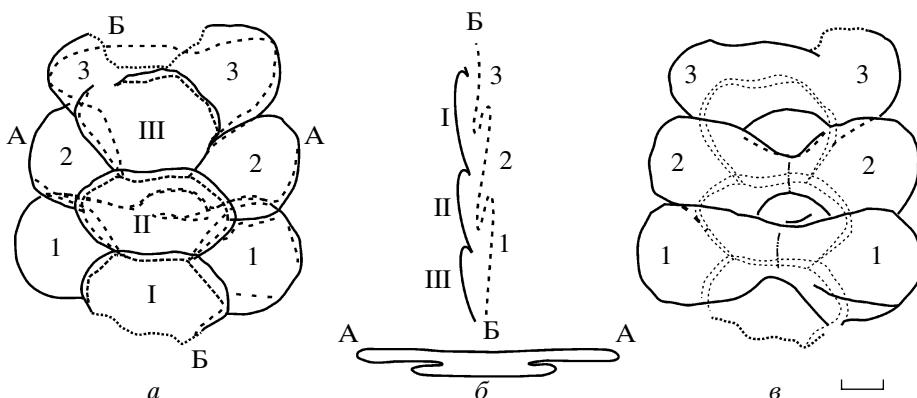
**Видовой состав. Типовой вид.**

**Сравнение и замечания.** Филлокладии современных голосеменных известны в семействах Cupressaceae, Phyllocladaceae, Sciadopityaceae и у мезозойских Hirmerelliaceae (Cheirolepidiaceae). Среди последних встречаются формы с дорсовентрально дифференцированными побегами, у которых фациальный лист развит только на одной стороне (Watson, 1988). Образование перистого филлокладия на основе уплощенного чешуелистного побега подробно описано у мелового рода *Androvettia* Hollick et Jeffrey, относимого к кипарисовым или хейролепидиевым (Hueber, Watson, 1988). При некотором общем сходстве с описанным в настоящей статье *Permophyllocladus* gen. nov. наблюдаются существенные различия, связанные с разной направленностью морфогенетических процессов, формирующих филлокладии. В то время как у пермского рода слияние листьев наиболее полное на конечных ветвях ограниченного роста, завершающихся непарной листовидной верхушкой, у *Androvettia* конечные веточки и верхушки ветвей предпоследнего порядка нередко сохраняют спиральное листорасположение и выглядят как побеги неограниченного роста. У современного рода *Phyllocladus* L.C. et A. Rich, по-видимому, сочетаются оба модуса формирования филлокладиев с ветвями ограниченного и неограниченного роста соответственно (Hueber, Watson, 1988).

У пермских голосеменных филлокладии до сих пор не были обнаружены (или не были распознаны). Наиболее листовидные варианты полиморфных филлокладиев нового рода сходны с перистыми листьями пельтаспермовых, имеющими цельные или лопастные алетоптероидные перышки. Пермские листья этого типа традиционно относили к роду *Callipteris* Brongniart, однако это родовое название оказалось преоккупированным и до сих пор не было сохранено согласно правилам ботанической номенклатуры.

В последнее время к классификации листьев пермских пельтаспермовых применен подход, согласно которому родовые названия, типизированные репродуктивными органами (*Autunia* F. Krasser, *Peltaspernum* T. Harris, *Autuniopsis* Poort et Kerp), могут применяться к совместно найденным листовым органам ("Callipteris", *Lepidopteris* Schimper, *Meyenopteris* Poort et Kerp соответственно), которые в таких случаях рассматриваются как принадлежащие естественному роду. Этот подход в настоящей работе не поддерживается, поскольку роды по репродуктивным органам, как и роды по листьям, относятся к морфотаксонам различной степени естественности и различаются по морфологическим признакам, а не по предполагаемой таксономической принадлежности.

У триасовых *Lepidopteris* и *Meyenopteris*, имеющих дваждыперистые листья с промежуточными



**Рис. 1.** *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5139/1: *a* – абаксиальная сторона боковой веточки; *б* – то же, схематические разрезы по линиям А–А и Б–Б; *в* – адаксиальная сторона боковой веточки. I, II, III – фациальный ряд листовых подушек; 1, 2, 3 – боковые лопасти, соответствующие редуцированным конечным веточкам со сросшимися листьями. Длина масштабной линейки 500 мкм.

перышками, отмечаются пристерновые чешуйки или вздутия неясной морфологической природы (Harris, 1932; Poort et Kerp, 1990). Сравнение с новым родом *Permophyllocladus* позволяет предположить, что этоrudименты чешуевидных листьев исходного филлокладия. Особенного внимания в этой связи заслуживают каллиптероидные пермские листья *Lepidopteris* ("Peltasperatum") *martinsii* (Germar) Poort et Kerp, которые описаны как дважды- или триждыперистые, с вильчатым рахисом. Перышки алетоптероидные, попарно-сближенные или очередные, низбегающие, в верхней части листа мелкозубчатые. Жилкование перистое, средняя жилка относительно тонкая (или не выражена), низбегающая, боковые жилки редкие, широко расставленные, простые или вильчатые. Этот вид характеризуется значительным полиморфизмом листьев, некоторые из которых имеют хорошо выраженные "пузыри" ("blisters") на стержнях первого и второго порядков (Poort, Kerp, 1990). Возможность их филлокладийной интерпретации не отмечена. На сегментах последнего порядка, в отличие от *Permophyllocladus*, чешуи утрачены и дорсовентральная дифференциация проявляется лишь в толщине кутикулы и частоте устьиц.

Описанный из местонахождения "Быковка" возле г. Вязники cf. *Lepidopteris* (al. *Callipteris*) *martinsii* Townrow (Naugolnykh, 2005) не имеет чешуй на рахисе, длина перышек увеличивается в направлении верхушки листа, базальные перышки имеют треугольную форму с острой верхушкой. Материал из Быковки, таким образом, существенно отличается от *Permophyllocladus polymorphus* sp. nov., хотя кутикулярные признаки, в основном, совпадают.

#### *Permophyllocladus polymorphus Karasev et Krassilov, sp. nov.*

Табл. X, фиг. 1–8; табл. XI, фиг. 1–6 (см. вклейку)

**Название вида** от *polymorphous* греч. – полиморфный.

**Голотип** – ПИН, № 5139/1, средняя часть филлокардия с боковыми веточками; Владимир-

ская обл., Вязниковский район, правый берег р. Клязьма, овраг между г. Вязники и Быковским карьером, местонахождение Соковка; верхняя пермь, татарский ярус (табл. X, фиг. 4–6; табл. XI, фиг. 1–2; рис. 1, рис. 2, б–в).

#### D i a g n o s i s. As for the genus.

**Описание** (рис. 1–4). Филлокладий состоит из уплощенной оси шириной 4–4.5 мм и боковых ветвей. Наиболее полно сохранившийся экземпляр представляет собой побег длиной 50 мм (табл. X, фиг. 4). Ось покрыта чешуевидными листьями, которые частично принадлежат приросшим низбегающим основаниям боковых ветвей. Листья, поддерживающие боковые ветви, относительно крупные, в различной степени сросшиеся, эллиптические, шириной 1.4–1.6 мм, расположены спирально, шаг спирали около 1 мм.

На фитолейме различима дорсовентральная дифференциация побега: предположительно нижняя (абаксиальная) сторона с более высоким устьичным индексом и еще различимыми листьями, противоположная (верхняя, адаксиальная) сильнее уплощена, со слившимися листьями.

Боковые ветви располагаются на главной оси побега с интервалом 5–7 мм, под углом, близким к 90°. Они попарно-сближенные, уплощенно-цилиндрические, на верхушке закругленные, прямые или отогнутые книзу, в средней части побега имеют длину около 12 мм, ширину 2–3 мм, быстро убывают по направлению к верхушке. Листья обратно-яйцевидные, низбегающие, в различной степени сросшиеся и редуцированные. Срастание листьев прогрессирует от основания ветви к верхушке и на уплощенной адаксиальной стороне более полное. Абаксиальные листья, попарно сросшиеся у основания (табл. X, фиг. 6; рис. 1, а) или вдоль всей длины, образуют фациальный ряд слегка выпуклых, поперечно вытянутых листовых подушек эллиптической, трапециевидной или полигональной формы, шириной 1.5 мм, придающих ветви членистый вид (табл. X, фиг. 8). На уплощенной стороне этим вариантам соответствуют поперечные листовые подушки (рис. 1, б)

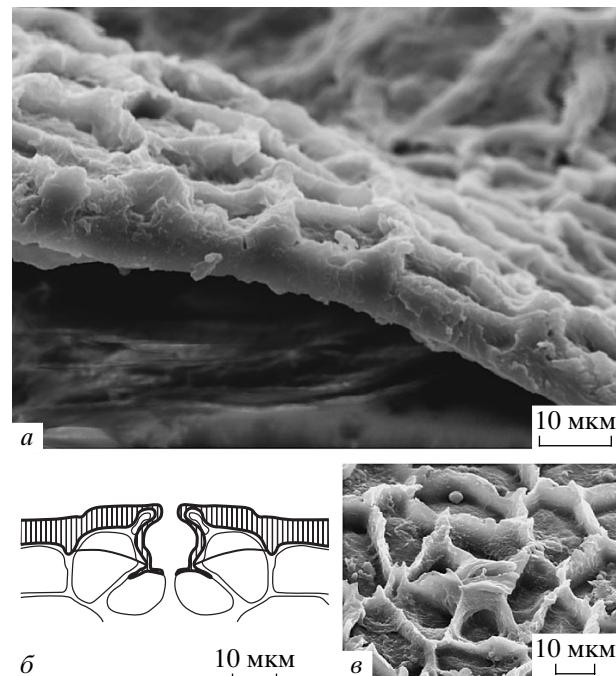
и поперечные сутурные швы, которые в предельном случае различимы лишь на кутикуле (табл. X, фиг. 5, 7).

Веточки последнего порядка пазушные, приросшие к поддерживающим листьям, большей частью редуцированные до округло-эллиптических или полусферических лопастевидных выростов, которые выглядят как латеральные листья, непосредственно сросшиеся между собой (соединены вогнутой сутурной линией) на уплощенной листо-видной стороне побега (рис. 1, в).

Филлокладий амфистомный, кутикула толстая (6–8 мкм), устойчивая к мацерации. Кутикулы нижнего и верхнего эпидермиса примерно одинаковой толщины (рис. 2, а). Покровные клетки пяти-семиугольные, с прямыми ровными антиклинальными стенками, 15–30 мкм в поперечнике (табл. XI, фиг. 1). В основании листа их размеры несколько увеличиваются, а кутилизация стенок уменьшается. Периклинальная стенка несет срединную папиллу, диаметром основания 7–8 мкм, высотой до 3 мкм. Папиллы наиболее крупные в краевых частях листа, в центральных частях не всегда развиты (табл. XI, фиг. 3, 5). Плотность устьиц на противоположных сторонах листа различная, на стороне с более оформленными листовыми чешуями (абаксиальной) в среднем в два раза более частые (табл. 1), по площади распределены равномерно, рядов не образуют. Апертуры устьиц ориентированы беспорядочно.

Устьичные аппараты моноциклические, энциклоцитные, реже актиноцитные. Побочных клеток обычно 6, реже 4, 5 или 7, вокруг устьица они располагаются радиально, их дистальные стенки образуют кольцо или неправильный контур 38–56 мкм в поперечнике. Проксимимальные стенки сильно кутилизированы, с папиллами, которые могут быть полыми, апикально утолщенные, реже плотными. Диаметр основания папиллы 5–8 мкм, высота до 6 мкм (табл. XI, фиг. 6). Замыкающие клетки погружены на 5–10 мкм ниже поверхности листа, их длина 10–13 мкм, ширина 3.8–5.5 мкм (табл. XI, фиг. 2; рис. 2, б, в).

Филлокладии также могут иметь менее сросшиеся листья на оси предпоследнего порядка, нередко формирующие широкую обратноклиновидную двупастную чешую, конечные веточки более развиты, с оформленными чешуевидными листьями (табл. X, фиг. 1–3). На абаксиальной стороне оси предпоследнего порядка фациальные листья каплевидные или обратнояйцевидные, 1.0–1.8 × 1.2–1.7 мм. На адаксиальной стороне они редуцированы до складок кутикулы (рис. 3, а, б). Веточки последнего порядка продолговатые или конические, длиной до 2 мм, с одной-двумя парами проксимальных листьев и полусферической листовидной верхушкой (рис. 3, в, г). Листья прижатые, сросшиеся по всей длине, ограниченные поперечной складкой или имеющие свободные окончания треугольной формы. Срастание базальных листьев с поддерживающим листом об-



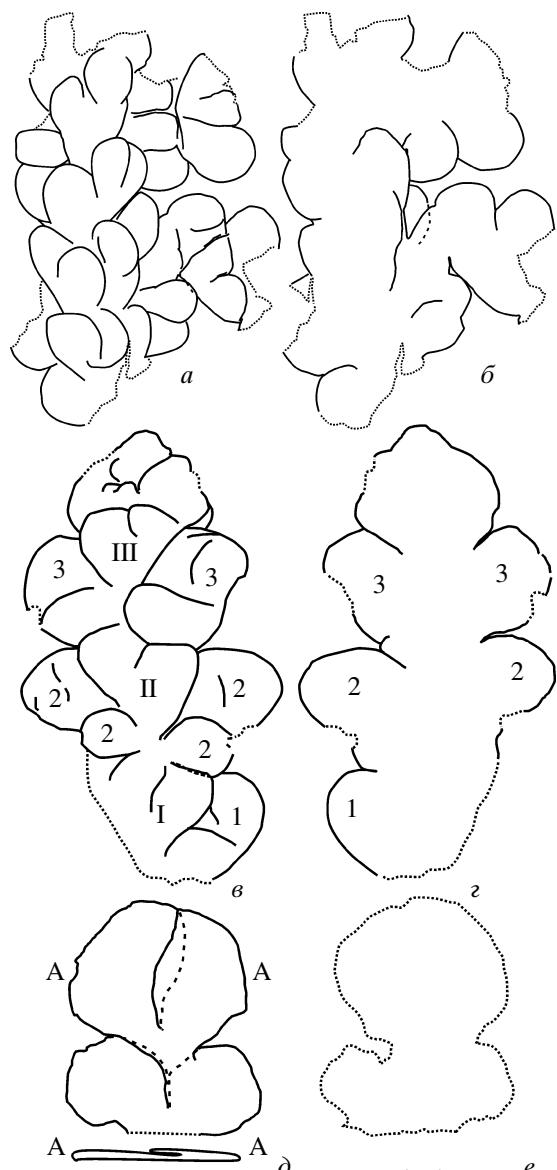
**Рис. 2.** *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5139/1: *a* – толщина нижней кутикулы, СЭМ; *b* – схематическая реконструкция устьичного аппарата; *в* – устьичный аппарат под углом 45°, СЭМ. *a, в* – Владимирская обл., окрестности г. Вязники, местонахождение Соковка, верхняя пермь, татарский ярус.

разует в основании конечной веточки отчетливую неправильной формы листовую подушку шириной 0.7–1 мм. Покровные клетки могут быть в ряде случаев гладкостенные, без папилл (табл. XI, фиг. 5).

Наиболее листовидные экземпляры (рис. 3, д, е; 4, а–д) имеют перья продолговатой формы (модифицированные боковые ветви) с двумя рядами соприкасающихся перышек (модифицированных веточек последнего порядка), сливающихся на адаксиальной стороне, и непарным верхушечным перышком. Боковые перышки обратнояйцевидной, лопатчатой или ромбовидной формы, низбегающие, их средние размеры около 1.6 × 1.6 мм. Верхушечное перышко, образованное полностью сросшимися дистальными листьями, более

**Таблица 1.** Плотность устьиц и устьичные индексы для разных сторон. Нижняя поверхность – нижняя поверхность филлокладия, верхняя поверхность – верхняя поверхность филлокладия, SD – количество устьичных аппаратов на  $\text{мм}^2$ , SI – устьичный индекс

№	Нижняя поверхность		Верхняя поверхность	
	SD	SI	SD	SI
1	103	3.62	75	2.47
3	70	3.46	44	2.72
5	113	4.44	38	1.82



**Рис. 3.** Полиморфизм филлокладиев *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov.: а, б – экз. ПИН, № 5139/3, филлокладий с двумя боковыми веточками; в, г – патериптил ПИН, № 5139/4, верхушечная часть ветви с перышковидными веточками последнего порядка; д, е – патериптил ПИН, № 5139/7; верхушка листовидной веточки и схематический разрез по линии А–А. а, в, д – абаксиальная сторона; б, г, е – адаксиальная сторона. 1, 2, 3 – перышковидные боковые веточки; I, II, III – фасциальные ряды листовых подушек. Длина масштабной линейки 500 мкм.

крупное, округлое, абаксиально разделенное срединной продольной складкой, адаксиально цельное. Эпидермальные клетки по краям перышек заметно вытянуты, устьичные аппараты крупнее, контур побочных клеток 50–60 мкм в поперечнике, замыкающие клетки более длинные, до 20 мкм (табл. XI, фиг. 4; рис. 4, г). Устьичный индекс на абаксиальной (расчлененной) стороне равен 3.46, на адаксиальной (цельной) – 2.72.

**Материал.** Семь отпечатков филлокладиев с сохранившимися фитолеймами, из них четыре фрагмента средней части с боковыми ветвями и три отдельные боковые веточки.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полиморфизм *Permophyllocladus* gen. nov. позволяет проследить переходы от чешуелистного побега с зачаточной дорсовентральной дифференциацией к перистому филлокладию, обнаруживающему в различной степени редуцированные чешуевидные листья. Сравнение с листьями пельтаспермовых показывает, что признаки филлокладия, хотя и гораздо менее выраженные, имеются у некоторых каллиптерид (*Lepidopteris martinsii*). У листовидных органов, относимых к родам *Lepidopteris* и *Meyenopteris*, процесс филлокладизациишел еще дальше, они обычно рассматриваются как папоротниковые листья, типичные для птеридоспермов. Отмеченные у этих “листьев” пристержневые чешуйки или вздутия до сих пор интерпретировались по аналогии с черешковыми чешуйками папоротников или как железки. В свете наших данных представляется весьма вероятным, что это редуцированные листья исходного чешуелистного побега.

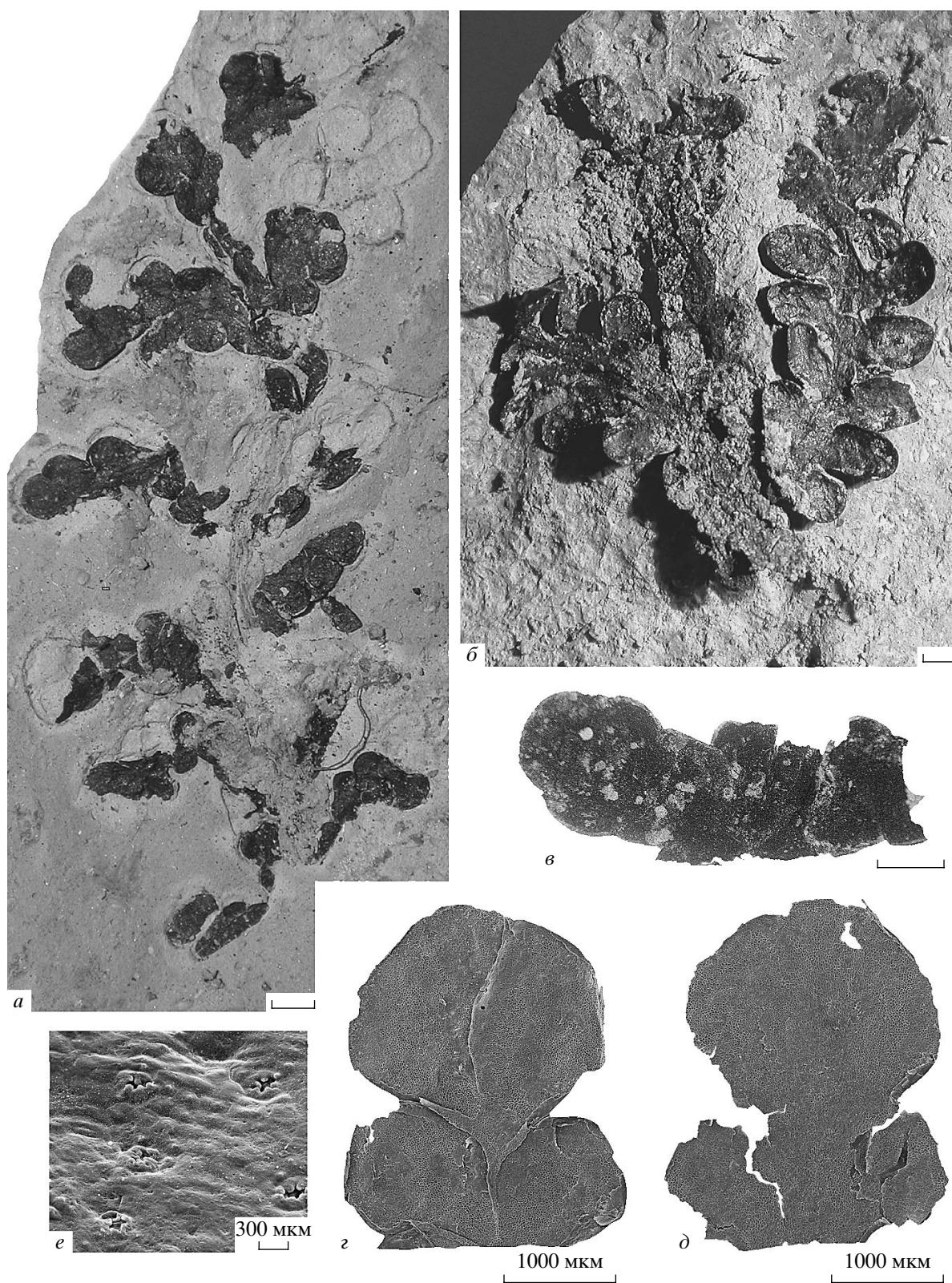
Таким образом, мы получили прямое свидетельство филлодийной природы листа у доминирующей группы пермских голосеменных – пельтаспермовых. В то время как у *Permophyllocladus* исходный побег с чешуевидными листьями еще не утратил свою морфологическую определенность, обнаруживая последовательные градации слияния, дорсовентральной дифференциации и листовидности, у более продвинутых форм следы филлодийного происхождения листьев сохранились лишь в виде пристержневых чешуйек или полностью стерлись.

Пельтаспермовых обычно относят к птеридоспермам – обширной группе позднепалеозойских голосеменных с крупными пластинчатыми более или менее папоротникоподобными листьями. Различие, однако, заключается в том, что у типичных птеридоспермов семяпочки развиваются на листовидных органах, тогда как у пельтаспермовых семенные органы шишковидные.

Наши данные показывают, что пермские голосеменные с мелколистными ветвящимися побегами (“хвойные”) и крупными перистыми листьями (“птеридоспермы”) могли принадлежать одной естественной группе растений, что подтверждается как описанными в настоящей статье переходными формами филлокладиев, так и сходством эпидермальных признаков.

В то же время процесс филлокладизации у пельтаспермовых и конифероидов, по-видимому, имел различную направленность. У первых слияние листьев шло от конечных веточек к ветвям низших порядков, у вторых – в обратном направлении, хотя возможно и сочетание того и другого модусов.

В морфогенетическом плане различие между типичными птеридоспермами и саговниковыми, у



**Рис. 4.** Полиморфизм филлокладиев *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov., Владимирская обл., окрестности г. Вязники, местонахождение Соковка, верхняя пермь, татарский ярус: *а* – паратип ПИН, № 5139/6, фитолейма побега с лопастными перышковидными боковыми веточками; *б* – паратип ПИН, № 5139/5, фитолейма побега с цельными перышковидными боковыми веточками; *в* – паратип ПИН, № 5139/6, адаксиальная сторона фитолеймы перышковидной веточки; *г*, *д* – паратип ПИН, № 5139/7, две стороны фитолеймы верхушки перышковидной веточки; *е* – паратип ПИН, № 5139/4, внешняя сторона нижней кутикулы; *в* – СМ; *г–е* – СЭМ. Длина масштабной линейки (*а–в*) – 1000 мкм.

которых также встречаются сложные папоротниковидные листья, заключается в том, что у первых овулифоры были вовлечены в процесс филлокладизации, в результате чего семена развивались на неизмененных листьях, тогда как у вторых филлокладизации подверглись только вегетативные побеги, а овулифоры были в различной степени стробилированы. Пельтаспермовые по этому признаку ближе к саговниковым и могут рассматриваться как возможная предковая группа мезозойских цикадофитов.

Когда статья находилась в печати, А.В. Гоманьковым был обнародован новый вид *Lepidopteris archaica* Gomankov (Гоманьков, 2006), в который включены материалы из местонахождения Соковка. Однако, голотип *L. archaica* из Приуралья не имеет близкого сходства с нашим видом. Мы также не находим подтверждений филлокладийной (из листового черешка) природы листа *Lepidopteris*, который, по нашим данным, гомологичен филлодилю, а филлокладию.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В.К., Сенников А.Г., Наугольных С.В. Новые данные по геологии и палеонтологии пермских отложений окрестностей г. Вязники (Владимирская область) // Палеострат-2005. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества (Москва, 14–15 февраля 2005 г.). М.: Палеонтологический институт РАН, 2005. С. 14–15.  
Гоманьков А.В. Новый вид рода *Lepidopteris* (Peltaspermaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Русской платформы // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 12. С. 1906–1914.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 401).

Afonin S.A. Latest Permian palynological assemblage from Vyazniki, European Russia: Stratigraphic and palaeoecological significance in relation to the Permo-Triassic boundary // The Nonmarine Permian / eds. Lucas S.G., Zeigler K.E. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 2005. № 30. P. 5–8.

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, pt. 3 // Medd. Grønl. 1932 V. 83. P. 1–114.

Hueber F.M., Watson J. The unusual Upper Cretaceous conifer, *Androvettia* from eastern U.S.A. // Bot. J. Linn. Soc. 1988. V. 98. P. 117–133.

Meyen S.V. Fundamentals of paleobotany. L.–N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.

Наугольных С.В. Upper Permian flora of Vyazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permo-Triassic extinction // The Nonmarine Permian / eds. Lucas S.G., Zeigler K.E. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 2005. № 30. P. 226–242.

Poort R.J., Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspernum* Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. V. 63. P. 197–225.

Sennikov A.G., Golubev V.K. Unique Vyazniki biotic complex of the terminal Permian from the central Russia and the global ecological crisis at the Permo-Triassic boundary // The Nonmarine Permian / eds. Lucas S.G., Zeigler K.E. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 2005. № 30. P. 302–304.

Watson J. Cheirolepidiaceae // Origin and evolution of gymnosperms. N. Y.: Columbia UP, 1988. P. 382–447.

Woodward F.I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO concentration from the pre-industrial levels // Nature. 1987. V. 327. P. 617–618.

#### Объяснение к таблице X

Фиг. 1–8. *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov.: 1 – паратип ПИН, № 5139/4, абаксиальная сторона верхушечной части уплощенного дорсовентрально дифференцированного чешуелистного побега; 2 – то же, адаксиальная сторона; 3 – паратип ПИН, № 5139/3, абаксиальная сторона побега с двумя боковыми веточками; 4 – голотип ПИН, № 5139/1, фитолейма средней части филлокладия с боковыми веточками; 5 – голотип ПИН, № 5139/1, адаксиальная сторона боковой веточки; 6 – то же, абаксиальная сторона; 7 – паратип ПИН, № 5139/2, адаксиальная сторона фитолеймы боковой веточки с двумя рядами чешуй на рахисе; 8 – то же, абаксиальная сторона.

Фиг. 1, 2, 6 – СЭМ; фиг. 3, 5 – СМ.

#### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–6. *Permophyllocladus polymorphus* gen. et sp. nov., эпидермис, СЭМ: 1, 2 – голотип ПИН, № 5139/1; 1 – нижняя кутикула чешуевидного выроста боковой веточки; 2 – энциклоцитный устьичный аппарат; 3 – паратип ПИН, № 5139/4, внешняя поверхность кутикулы с хорошо выраженным папиллом на покровных клетках; 4 – паратип ПИН, № 5139/7, устьичный аппарат листовидной веточки; 5 – паратип ПИН, № 5139/3, внешняя поверхность верхней кутикулы с редкими папиллами на покровных клетках; 6 – паратип ПИН, № 5139/4, устьичный аппарат с крупными проксиимальными папиллами, нависающими над устьицем.

## Late Permian Phylloclades of the New Genus *Permophyllocladus* and Problems of the Evolutionary Morphology of Peltasperms

E. V. Karasev and V. A. Krassilov

Phylloclades from the Upper Permian (Tatarian) deposits of the Sokovka locality, Vladimir Region, showing gradational transformation of a planate scale-leaved shoot into a foliar organ, are assigned to the new genus *Permophyllocladus* (Peltaspermales?). The phylloclades are distinctly dorsoventral: scaly leaves and their rudiments are developed on the lower side and are only marked by suture lines on the cuticle of the opposite side. In epidermal characteristics, the phylloclades are similar to the leaves of peltasperms from coeval deposits. It is supposed that peltasperm leaves are of phylloclade origin and were formed by cohesion of units of a coniferoïd scale-leaved shoot that resembles shoots of the Mesozoic family Himerellaceae (Cheirolepidiaceae), which also tend to develop phylloclades.