УДК 561.46:551.762
https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2018.9.5

Палеоботаника, 2018, Т. 9, С. 5—17
Palaeobotany, 2018, Vol. 9, P. 5—17

SOROSACCUS SIBIRICUS PRYNADA (GINKGOALES) ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ИРКУТСКОГО УГЛЕНОСНОГО БАССЕЙНА, ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ

Н. В. Носова[1], Н. М. Завьялова[2], А. И. Киричкова[3], Е. И. Костина[4]

[1] *Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург, natanosova@gmail.com*

[2] *Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва*

[3] *Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт, С.-Петербург*

[4] *Геологический институт РАН, Москва*

Резюме. Новые находки микростробилов *Sorosaccus sibiricus* Prynada в среднеюрских отложениях Иркутского угленосного бассейна (Восточная Сибирь) позволили детально изучить их морфологическое строение и уточнить диагноз вида. Выявлено, что микростробилы *S. sibiricus* отличаются от других видов *Sorosaccus* формой апикальной части микроспорофиллов. Впервые из микроспорангиев *S. sibiricus* были извлечены пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна уплощены в процессе фоссилизации, овальные или лодочковидные, однобороздные; поверхность экзины мелкобугорчатая.

Ключевые слова: Ginkgoales, *Sorosaccus*, микростробил, микроспорофилл, микроспорангий, юра, Иркутский бассейн.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Sorosaccus* был выделен Т. М. Гаррисом для мужских шишек голосеменных из нижнеюрских отложений Восточной Гренландии (Harris, 1935). Первоначально в составе рода было описано два вида: *Sorosaccus gracilis* Harris (типовой вид) и *S. minor* Harris. Шишки *Sorosaccus* состоят из центральной оси, вокруг которой спирально расположены микроспорофиллы. Микроспорофилл представляет собой ось, отходящую под прямым углом от оси шишки, с загнутым кверху нитевидным отростком, на оси расположены до восьми овальных в плане микроспорангиев (Harris, 1935).

В своей работе Гаррис отмечал, что стробилы, описанные О. Геером (Heer, 1876, 1878, 1880) из юрского местонахождения Усть-Балей (Иркутский бассейн) как *Baiera longifolia* Pomel, сходны с *Sorosaccus gracilis*. Позднее юрскую флору Иркутского бассейна изучал В. Д. Принада. Уже после его смерти в 1962 году была опубликована его книга «Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья», хотя таблицы с фотографиями растительных остатков и подписи к ним были опубликованы в атласе с тем же названием еще в 1951 году. В работе 1962 года Принада отнес к *Sorosaccus* некоторые микростробилы, описанные Геером как *Baiera longifolia* и *B. czekanowskiana* Heer, и выделил их в новый вид *Sorosaccus sibiricus* Prynada (Prynada, 1962). Позднее под этим же видовым названием Н. Д. Василевская описала, но не изобразила, мужские шишки из нижнемеловых отложений р. Чечума и р. Лена близ поселка Булун (Vassilevskaja, 1959; Vassilevskaja, Pavlov, 1963).

Е. Кон'но выделил новый вид *S. naitoi* Kon'no из верхнетриасовых (карний) отложений префектуры Ямагути, о. Хонсю, Япония (Kon'no, 1962). Еще один вид, *S. umaltensis* Krassilov, был описан В. А. Красиловым (Krassilov, 1972) из верхнеюрской талынджанской свиты Буреинского бассейна (Дальний Восток). Фрагментарность единственного микростробила из верхнеюрско-нижнемеловой тырминской свиты (р. Тырма, ниже устья р. Тыган, бассейн р. Амур) не позволила Красилову детально изучить его строение, и автор описал его как *Sorosaccus* ex gr. *sibiricus* (Krassilov, 1972). В 2005 году была опубликована статья о находке мужских шишек *Sorosaccus* в верхнетриасовых отложениях провинции Ляонин, Китай (Liu et al., 2005). Авторы данной работы полагают, что все описанные находки соросаккусов, включая и китайские, сходны и должны быть определены как *Sorosaccus gracilis*. На основе изучения китайских микростробилов и с учетом ранее сделанных описаний соросаккусов они приводят уточненный диагноз рода: «Pollen cone consisting of a main axis with microsporophylls

arranged helically. Microsporophyll consisting of petiole and lamina bearing microsporangia. Microsporophyll arising to the axis; lamina bending upward. Microsporangia attached in a cluster on the lateral and abaxial sides of the petiole. Microsporangium oval, dehiscing longitudinally» (Liu et al., 2005, p. 184).

Пыльцевые зерна были извлечены из микростробилов *S. naitoi* (Kon'no, 1962), *S. umaltensis* (Krassilov, 1972) и из гренландских микростробилов *S. gracilis* (Harris, 1935).

Изучение новых находок *Sorosaccus* в местонахождениях Усть-Балей и на р. Ия близ села Владимировка (Иркутский бассейн), и ревизия образцов из коллекций Геера позволили получить новые данные не только о морфологии микростробилов, но и извлечь из них пыльцевые зерна. Для микростробилов *Sorosaccus* из Иркутского бассейна мы сохраняем предложенное Принадой видовое название «*sibiricus*», поскольку этот вид имеет ряд отличий от типового вида *Sorosaccus gracilis* (см. сравнение ниже).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами были исследованы образцы из четырех коллекций ископаемых растений из Иркутского угленосного бассейна. Одна коллекция с образцами, описанными в монографиях Геера (Heer, 1876, 1878, 1880), хранится в Геологическом институте РАН (ГИН РАН) в Москве, ГИН 165. Две коллекции (БИН 6а и БИН 139), собранные А. Л. Чекановским в 1869 году, хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) в Санкт-Петербурге. Большая коллекция ископаемых растений из Иркутского бассейна, собранная А. И. Киричковой и Т. А. Травиной, была передана на хранение из Всероссийского нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ) в лабораторию палеоботаники БИН РАН (колл. БИН 1434). Образцы *Sorosaccus* из коллекций БИН 6а, 139 и 1434 изучены впервые.

Описываемые образцы происходят из присаянской свиты, возраст которой определен как аален—байос (Kiritchkova et al., 2017). Свита сложена разнозернистыми песчаниками с прослоями гравелитов и мелкогалечных конгломератов, углистых аргиллитов и пластов угля. Мощность свиты в обнажениях 15—40 м. Разрезы присаянской свиты подробно описаны в естественных береговых выходах по правому берегу р. Ангара от Иркутска до Усолья-Сибирского и по левому берегу р. Ия (Kiritchkova et al., 2017). В присаянской свите выделяют две подсвиты: нижнюю, иданскую (аален), и верхнюю, суховскую (аален—байос).

Микростробилы обнаружены в нижней иданской подсвите присаянской свиты в местонахождении Усть-Балей (рис. 1), а также в верхней суховской подсвите присаянской свиты в местонахождении по правому берегу р. Ия близ села Владимировка (обн. 11а).

В книге Принады (Prynada, 1962) не указан тип вида *Sorosaccus sibiricus*, поэтому мы выбрали за лектотип экземпляр, изображенный в его работе на таблице XVIII, фиг. 7. Этот образец хранится в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева в Санкт-Петербурге (ЦНИГРМ) в коллекции 5392, экз. 184.

Общая морфология стробилов была изучена с помощью стереомикроскопа Stemi 2000-CS, оборудованного камерой Lomo Microsystems MC-6.3. Далее образцы помещались сначала в концентрированную плавиковую кислоту для удаления матрикса, затем подвергались мацерации по стандартной методике в концентрированной азотной кислоте, а затем в растворе едкого калия. Полученные в результате мацерации пыльцевые зерна были изучены в БИН РАН как при помощи светового микроскопа Carl Zeiss Axio Scope.A1, оборудованного камерой Lomo Microsystems MC-6.3 (СМ), так и сканирующего электронного микроскопа JSM-6390 LA (СЭМ), а также в ПИН РАН в СМ Carl Zeiss Axioplan 2 с камерой AxioCam 105 и СЭМ Tescan, при ускоряющем напряжении 20 kV. Некоторые снимки пыльцевых зерен, сделанные в проходящем свете, были обработаны с помощью программы Helicon Focus 6.6.1.

СИСТЕМАТИКА

Класс GINKGOOPSIDA

Порядок GINKGOALES

Род SOROSACCUS Harris, 1935 emend. Liu et al., 2005

Sorosaccus sibiricus Prynada emend. N. Nosova

Табл. I, фиг. 1—19, табл. II, фиг. 1—14, рис. 2

Sorosaccus sibiricus Prynada, 1951, табл. XIII, фиг. 7, 8, табл. XVI, фиг. 14, табл. XVIII, фиг. 4а, 5—7, табл. XXI, фиг. 5 (nom. nudum). — Prynada, 1962, с. 289, табл. XIII, фиг. 7, 8, табл. XVI, фиг. 14, табл. XVIII, фиг. 4а, 5—7, табл. XXI, фиг. 5.

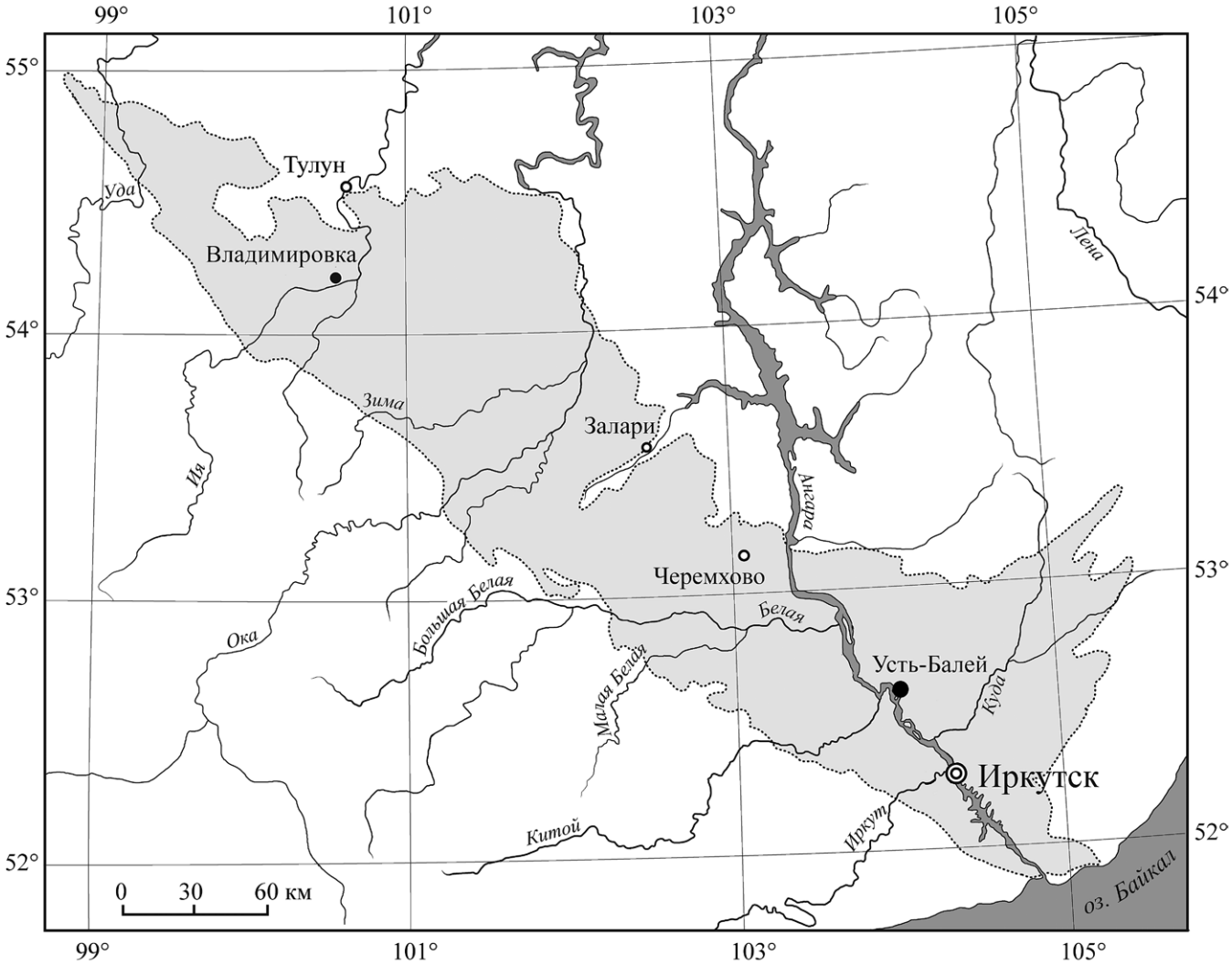


Рис. 1. Карта Иркутского угленосного бассейна с обнажениями, в которых были найдены остатки описываемых ископаемых растений.
Fig. 1. Map of the Irkutsk coal basin with outcrops where the remains of the described fossil plants were found.

Baiera czekanowskiana Heer, 1876, S. 56, Taf. X, Fig. 5. — Heer, 1878, с. 63, табл. X, фиг. 5.
Baiera longifolia auct. non Pomel: Heer, 1876, S. 52, Taf. IX, Fig. 8, 9. — Heer, 1878, с. 59, табл. IX, фиг. 8, 9. — Heer, 1880, S. 11, Taf. II, Fig. 4b, Taf. IV, Fig. 1b.

Лектотип (обозначенный здесь). Колл. ЦНИГРМ 5392, экз. 184, Усть-Балей, Иркутский угленосный бассейн, Восточная Сибирь, Россия, нижняя подсвита присаянской свиты, аален, средняя юра; Prynada, 1962, табл. XVIII, фиг. 7.

Lectotype (designated here). Coll. CNIGRM 5392, spec. 184, Ust'-Baley, Irkutsk coal basin, Eastern Siberia, Russia, lower subformation of the Prisayan Formation, Aalenian, Middle Jurassic; Prynada, 1962, pl. XVIII, fig. 7.

Emended diagnosis. Pollen cone elongated, cylindrical, main axis with striated surface; microsporophyll consists of a petiole and a wide-oval thin distal lamina with acute apical part, commonly bending upward, often folded; six to eight oval in outline microsporangia helically attached to the petiole; flattened pollen grains oval to boat-shaped, monosulcate, with verrucate surface.

Описание. Материал представлен многочисленными дисперсными микростробилами (табл. I, фиг. 1—16). Микростробилы удлиненные, цилиндрические, состоящие из оси и микроспорофиллов, расположенных спирально, под углом 40—100° к главной оси. У некоторых шишек микроспорофиллы многочисленные и перекрывают друг друга (табл. I, фиг. 1, 3, 5, 10—12, 16), у других расположены

Рис. 2. ***Sorosaccus sibiricus*** Prynada, Иркутский угленосный бассейн, Усть-Балей, нижняя подсвита присаянской свиты (аален), различные формы апикальной части микроспорофиллов: a — экз. БИН 1434/412; b — экз. БИН 1434/410; c, d — экз. БИН 1434/414.
Fig. 2. ***Sorosaccus sibiricus*** Prynada, Irkutsk coal basin, Ust'-Baley, lower subformation of the Prisayan Formation (Aalenian), various shapes of microsporophyll apices: a — spec. BIN 1434/412; b — spec. BIN 1434/410; c, d — spec. BIN 1434/414.

редко (табл. I, фиг. 4, 6, 7). Ось 1—1,5 мм в диаметре, с продольными тонкими полосами на ее поверхности; нижняя, свободная от микроспорофиллов, часть оси более 12 мм длиной (табл. I, фиг. 1, 4, 6, 8). Длина микростробилов (без стерильной части оси) 12—27 мм, ширина — 4,3—7,5 мм. Микроспорофилл состоит из оси (длиной 2—4 мм), на которой спирально расположены до восьми микроспорангиев, и свободной от микроспорангиев апикальной части, представляющей собой широкоовальную ламину (1,2—2 × 2—3,6 мм) часто загнутую кверху (табл. I, фиг. 1—3, 5, 6, 8, 10, 11, 13, 14, 19). Эта ламина очень тонкая, из-за чего она, по-видимому, часто сворачивалась, принимая ланцетовидную (табл. I, фиг. 3, 5, 8, 10, 11, 13, 14. рис. 2 a, b, d) или линейную (табл. I, фиг. 2, 6, 10, 13, 14) форму с приостренной апикальной частью (табл. I, фиг. 5, 10, 15, рис. 2), а также форму узкого веера с неровным, местами зубчатым краем (табл. I, фиг. 5, 10, рис. 2 b, c, d). Микроспорангии овальные в плане, с очень короткой ножкой (табл. I, фиг. 18), их размеры 0,6—1,6 × 0,3—0,9 мм. На многих микроспорангиях видна продольная щель, открывающая пыльцевой мешок (табл. I, фиг. 4). Пыльцевые зерна уплощенные, овальные или лодочковидные, однобороздные (табл. II). Размеры пыльцевых зерен 30—50 × 48—84 мкм. На оптических срезах отдельных пыльцевых зерен при максимальных увеличениях светового микроскопа различим городчатый контур пыльцевого зерна (табл. II, фиг. 3—7). Это позволяет предположить, что поверхность экзины бугорчатая. Наблюдения под СЭМ (изучена пыльца из образца БИН 1434/1493-3) подтверждают это предположение (табл. II, фиг. 9—14). Более детальному изучению строения пыльцевых зерен будет посвящена отдельная статья.

Сравнение и замечания. Лю Сю-Цюнь с соавторами считают, что микростробилы *S. sibiricus*, *S. umaltensis, S. minor*, а также гренландские и китайские микростробилы *S. gracilis* имеют сходное морфологическое строение, и предлагают рассматривать эти виды как синонимы типового вида *S. gracilis* (Liu et al., 2005). Нужно отметить, что вид *S. naitoi* из верхнего триаса Японии они упустили из виду и обозначили род *Sorosaccus* как монотипный.

По размерам и основным морфологическим признакам микростробилы *S. sibiricus* действительно сравнимы с отмеченными выше видами *Sorosaccus*. Однако иркутские экземпляры отличаются морфологией апикальной части микроспорофиллов, представляющей собой широкоовальную ламину. В описании *S. umaltensis* указано, что его микроспорофиллы состоят из тонкой ножки и 6—8 спирально расположенных на ней спорангиев. При этом нет данных о наличии свободной, загнутой кверху апикальной части, не видна эта часть и на приведенных изображениях микростробилов (Krassilov, 1972). Надо отметить, что на некоторых иркутских образцах они также не всегда видны (табл. I,

фиг. 4, 17). По-видимому, это объясняется очень тонкой, не всегда сохраняющейся структурой апикальных частей микроспорофиллов. В отличие от иркутских микроспорофиллов, у которых спорангии расположены на оси спирально, у *S. naitoi*, согласно описанию и рисунку автора вида (Kon'no, 1962, text-fig. 5E), радиально расположенные микроспорангии прикрепляются примерно в одной точке абаксиальной части оси.

Ранее пыльцевые зерна были описаны у *S. naitoi, S. umaltensis* и из гренландских микростробилов *S. gracilis*. Пыльцевые зерна *S. naitoi* субсферические, 30 × 35 мкм (Kon'no, 1962). Они заметно отличаются от пыльцевых зерен *S. sibiricus* как формой, так и более мелкими размерами. Пыльцевые зерна *S. gracilis* овальные, немного крупнее иркутских — 60 × 90 мкм, с очень тонкой, слабо гранулированной (почти ровной) экзиной (Harris, 1935). К сожалению, Гаррис привел только рисунки пыльцевых зерен, поэтому затруднительно сравнить, насколько текстура экзины пыльцевых зерен *S. gracilis* отличается от таковой изученных в настоящей работе пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна *S. umaltensis,* 27—36 × 49—50 мкм, от округло-овальных до продолговатых, экзина гладкая и довольно тонкая (Krassilov, 1972). Пыльцевые зерна *S. sibiricus* отличаются от *S. umaltensis* бугорчатой поверхностью экзины (табл. II, фиг. 9—14).

Материал и местонахождения. Колл. ГИН 165, экз. 39, 72; колл. БИН 6а, экз. 10, 88, 101; колл. БИН 139, экз. 6; колл. БИН 1434, экз. 410—415, 484, Иркутский угленосный бассейн, Усть-Балей, нижняя подсвита присаянской свиты (аален); колл. БИН 1434, экз. 1490-3, 1493-3, 1496-3, Иркутский угленосный бассейн, Владимировка (обн. 11а), верхняя подсвита присаянской свиты (аален—байос).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из всех микростробилов, изображенных в работах Геера, сохранились только два образца: экз. ГИН 165/39 (Heer, 1876, Taf. X, Fig. 5; в данной статье — табл. I, фиг. 1) и экз. ГИН 165/72 (Heer, 1876, Taf. IX, Fig. 8; в данной статье — табл. I, фиг. 2), оба из местонахождения Усть-Балей. Кроме этих двух образцов мы изучили 11 микростробилов из Усть-Балея и три из обнажения около села Владимировка. Пыльцевые зерна были извлечены из одного усть-балейского микростробила и из двух микростробилов из Владимировки. Это уплощенные, овальные или лодочковидные, однобороздные пыльцевые зерна сходных размеров. Насколько можно судить по наблюдениям под световым микроскопом, поверхность экзины также сходна.

Наши исследования иркутского материала показали, что как размеры микростробилов, так и плотность расположения микроспорофиллов на оси у одного вида могут варьировать в широких пределах. Поэтому мы согласны с китайскими коллегами (Liu et al., 2005) в том, что два гренландских вида, *S. gracilis* и *S. minor*, следует объединить в один — *S. gracilis*. Но мы не разделяем их мнения, что все известные виды *Sorosaccus*, описанные из разновозрастных отложений удаленных друг от друга территорий, следует считать синонимами *S. gracilis*. Мы полагаем, что для детального сравнения видов необходимо изучить и сравнить пыльцевые зерна из их микроспорангиев.

Все описанные микростробилы *Sorosaccus* были найдены неприкрепленными к вегетативным побегам. Геер (Heer, 1876, 1878, 1880) относил стробилы к гинкговым, описывая их как микростробилы таксонов *Baiera longifolia* и *B. czekanowskiana*, выделенных по листьям. Позднее Р. Флорин (Florin, 1936) предложил комбинацию *Sphenobaiera czekanowskiana* (Heer) Florin, а Принада (Prynada, 1962) и Долуденко и Рассказова (Doludenko, Rasskazova, 1972) отнесли к этому же виду усть-балейские листья *Baiera longifolia*. Гаррис (Harris, 1935) и Красилов (Krassilov, 1972) отмечали, что остатки *Sorosaccus* были найдены в ассоциации с листьями как гинкговых (*Baiera, Ginkgoites, Sphenobaiera*), так и хвойных (*Podozamites*). Кон'но (Kon'no, 1962) сближал соросаккусы с *Podozamites*. Наши исследования показали, что в местонахождении Усть-Балей микростробилы *Sorosaccus sibiricus* найдены в ассоциации с листьями *Ginkgoites sibirica* (Heer) Seward, *Sphenobaiera czekanowskiana* (Heer) Florin и *Czekanowskia rigida* Heer, а в обнажении около села Владимировка — с листьями *Ginkgoites heeri* Doludenko et Rasskazova, *Sphenobaiera longifolia* (Pomel) Florin, *Phoenicopsis irkutensis* Doludenko et Rasskazova, *Czekanowskia obiensis* Kiritchkova et Samylina и *Czekanowskia vera* Kiritchkova et Samylina (Kiritchkova et al., 2018). Находки листьев *Podozamites* также известны из присаянской свиты, но из других местонахождений (Nosova et al., 2017).

На основе морфологических признаков микростробилов и инситных пыльцевых зерен *Sorosaccus*, а также с учетом найденных в ассоциации с ними листьев преимущественно гинкговых растений, мы рассматриваем этот таксон в составе порядка Ginkgoales.

Лю Сю-Цюнь с соавторами предложили эволюционную линию развития микростробилов гинкговых от *Sorosaccus gracilis* к *Ginkgo liaoningensis* Liu, Li et Wang из нижнемеловых отложений провинции Ляонин, Китай (Liu et al., 2006) и далее к современному *Ginkgo biloba* L. (Liu et al., 2005). Микростробилы *Sorosaccus* заметно отличаются от микростробилов современного *G. biloba* строением микроспорофиллов, а именно, большим (до 8) количеством микроспорангиев, их спиральным расположением на оси и наличием свободной от спорангиев, удлиненной апикальной части микроспорофилла. У микростробилов *Ginkgo liaoningensis* количество микроспорангиев на микроспорофилле меньше (2—4), чем у соросаккусов. В отличие от *Sorosaccus*, микроспорангии этого вида прикрепляются к абаксиальной стороне оси микроспорофилла около его апикальной части, однако небольшой фрагмент верхушки этой оси остается свободным. Лю Сю-Цюнь с соавторами предполагают, что изменение микростробилов от *Sorosaccus* к *Ginkgo* выражено в уменьшении количества микроспорангиев и редукции свободной апикальной части микроспорофилла (Liu et al., 2005).

По некоторым морфологическим признакам микростробилы *Sorosaccus* сравнимы с микростробилами *Stachyopitys* Schenk (Kirchner, van Konijnenburg-van Cittert, 1994; Schweitzer, Kirchner, 1995; Anderson, Anderson, 2003; van Konijnenburg-van Cittert, 2010). Данный род относят к Ginkgoales, как на основании строения микростробилов (Zhou, 2009) и изученных инситных пыльцевых зерен (van Konijnenburg-van Cittert, 2010), так и на основании того, что микростробилы некоторых видов *Stachyopitys* были найдены прикрепленными к укороченным побегам вместе с листьями *Sphenobaiera* (Kräusel, 1943; Anderson, Anderson, 2003). Основные отличия микростробилов *Stachyopitys* от *Sorosaccus* заключаются в том, что микроспорофиллы у первого расположены достаточно редко на оси стробила, а спорангии располагаются радиально на конце оси микроспорофилла. Однако, в некоторых случаях, когда свободная от микроспорангиев апикальная часть микроспорофиллов *Sorosaccus* не сохранилась, они очень похожи на *Stachyopitys*.

Инситная пыльца *Stachyopitys* была изучена только для *Stachyopitys preslii* Schenk с помощью светового микроскопа (van Konijnenburg-van Cittert, 2010). Интересно, что по текстуре экзины пыльцевые зерна *Sorosaccus sibiricus* и *Stachyopitys preslii* под световым микроскопом выглядят довольно сходно. Вполне возможно, что пыльца *S. preslii* тоже имеет бугорчатую поверхность. Чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, а также, чтобы выяснить, сходны ли такие бугорки по размерам, очертаниям, степени выпуклости, с таковыми у *Sorosaccus sibiricus*, необходимо изучить пыльцевые зерна *S. preslii* с помощью СЭМ. На то, как выглядят пыльцевые зерна под световым микроскопом, влияет и внутреннее строение их оболочек. Поэтому для наиболее обоснованного сравнения пыльцевых зерен этих двух родов необходимо провести исследование ультраструктуры экзины пыльцевых зерен обоих таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из местонахождений Усть-Балей и Владимировка (аален-байос, присаянская свита Иркутского угленосного бассейна) детально изучены новые находки *Sorosaccus sibiricus,* а также пересмотрены экземпляры микростробилов, описанные ранее из обнажения Усть-Балей (Heer, 1876, 1878, 1880). Выявлено, что иркутский *Sorosaccus* отличается от других видов *Sorosaccus* формой апикальной части микроспорофиллов. Впервые из микроспорангиев *S. sibiricus* извлечены пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна отличаются от других описанных пыльцевых зерен *Sorosaccus* бугорчатой поверхностью экзины. Уточнен диагноз этого вида.

Планируемое нами дальнейшее изучение этих пыльцевых зерен с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) позволит получить первые данные об ультраструктуре их экзины и расширить наши представления об ультраструктуре экзины гинкговых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0126-2014-0019 Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН на оборудовании центра коллективного пользования «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН и, частично, на оборудовании Палеонтологического института РАН при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00946.

ЛИТЕРАТУРА

Anderson, J. M., Anderson, H. M. 2003. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Strelitzia, 15: 1—398.

[Doludenko, Rasskazova] Долуденко, М. П., Рассказова, Е. С. 1972. Гинкговые и чекановскиевые. Тр. Геол. ин-та АН СССР, 230: 7—43.
Florin, R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterung über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. I. Spezieller Teil. Palaeontographica B, 81: 71—173.
Harris, T. M. 1935. The fossil flora of Scoresby Sound, east Greenland, part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. Meddelelser om Grønland, 112(1): 1—176.
Heer, O. 1876. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mém. l'Acad. Impériale Sci. St.-Petersbourg, ser. VII, XXII(12): 1—122.
[Heer] Геер, О. 1878. Юрская флора Иркутской губернии и Амурского края. Тр. Сибирской эксп. Русск. географ. общества, отд. физ., III(2): 1—134.
Heer, O. 1880. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens gegrundet auf die von Herrn Richard Maak in Ust-Balei gesammelten Pflanzen. Mém. l'Acad. Impériale Sci. St.-Petersbourg, ser. VII, XXVII(10): 1—34.
Kirchner, M., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 1994. *Schmeissneria microstachys* (Presl, 1833) Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert, comb. nov. and *Karkenia hauptmannii* Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert, sp. nov., plants with ginkgoalean affinities from the Liassic of Germany. Review of Palaeobotany and Palynology, 83: 199—215. https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90069-8
Kiritchkova, A. I., Kostina, E. I., Nosova, N. V. 2017. Jurassic continental deposits in the sections of the Irkutsk coal basin stratoregion. Stratigraphy and Geological Correlation, 25(5): 492—514. https://doi.org/10.1134/S0869593817050033.
[Kiritchkova et al.] Киричкова, А. И., Костина, Е. И., Носова, Н. В. 2018. Юрская флора Иркутского угленосного бассейна. Ботанический журнал, 103(1): 36—63. https://doi.org/10.7868/S0869592X17050027.
Kon'no, E. 1962. Some coniferous male fructifications from the Carnic Formation in Yamaguchi prefecture, Japan. Tohoku University, ser. 2, 5: 9—19.
[Krassilov] Красилов, В. А. 1972. Мезозойская флора р. Буреи (Ginkgoales и Czekanowskiales). Москва: Наука, 150 с.
Kräusel, R. 1943. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Neider Osterreich und von Neuewelt bei Basel. Palaeontographica B, 87: 59—93.
Liu, X.-Q., Hueber, F. M, Li, C.-S., Wang, Y.-F. 2005. Emendation of *Sorosaccus gracilis* Harris, 1935, a gymnospermous pollen cone. Acta Phytotaxonomica Sinica, 43(2): 182—190.
Liu, X.-Q., Li, C.-S., Wang, Y.-F. 2006. The pollen cones of *Ginkgo* from the Early Cretaceous of China, and their bearing on the evolutionary significance. Botanical Journal of the Linnean Society, 152: 133—144. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00547.x
Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., Kiritchkova, A. 2017. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. Review of Palaeobotany and Palynology, 238: 88—104. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.005.
[Prynada] Принада, В. Д. 1951. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Атлас. Тр. Иркутского гос. ун-та, сер. геол.,VI(1): 1—37.
[Prynada] Принада, В. Д. 1962. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Москва: Госгеолтехиздат, 368 с.
Schweitzer, H.-J., Kirchner, M. 1995. Die Rhäto-Jurassichen Floren des Iran und Afghanistan. 8. Ginkgophyten. Palaeontographica B, 237: 1—58.
van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 2010. The Early Jurassic male ginkgoalean inflorescence *Stachyopitys preslii* Schenk and its in situ pollen. Scripta Geologica, 7: 141—149.
[Vassilevskaja] Василевская, Н. Д. 1959. Голосеменные растения из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии, 15: 56—88.
[Vassilevskaja, Pavlov] Василевская, Н. Д., Павлов, В. В. 1963. Стратиграфия и флора меловых отложений Лено-Оленекского района Ленского угленосного бассейна. Ленинград: Гостоптехиздат, 96 с.

SOROSACCUS SIBIRICUS PRYNADA (GINKGOALES) FROM THE MIDDLE JURASSIC DEPOSITS OF THE IRKUTSK COAL BASIN, EASTERN SIBERIA

N. V. Nosova[1], N. M. Zavialova[2], A. I. Kiritchkova[3], E. I. Kostina[4]

[1]*Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, natanosova@gmail.com*

[2]*A. A. Borissiak Paleontological Institute RAS, Moscow*

[3]*All-Russia Petroleum Research Exploration Institute, St. Petersburg*

[4]*Geological Institute RAS, Moscow*

Abstract. New findings of pollen cones of *Sorosaccus sibiricus* Prynada were studied in detail from the Aalenian—Bajocian Prisayan Formation of two localities in the Irkutsk coal basin (Ust'-Baley and Vladimirovka). Specimens of *S. sibiricus* previously described from Ust'-Baley (Heer, 1876) were reexamined. It was revealed that *S. sibiricus* differs from other species of *Sorosaccus* in a shape of the apical (free from the microsporangia) part of the microsporophylls. Microsporophylls of *S. sibiricus* consist of a petiole and a wide-oval distal lamina with acute apex, commonly bending upward. The lamina was often folded and became lanceolate, linear, or fan-shaped with uneven to toothed margin. Microsporangia (6—8) are oval in outline, helically attached to the petiole. Pollen grains were extracted from *S. sibiricus* microsporangia for the first time. They are oval to boat-shaped in outline, monosulcate and differ from other known *Sorosaccus* pollen grains by the verrucate surface of the exine. The diagnosis of the species *Sorosaccus sibiricus* is emended.

Key words: Ginkgoales, *Sorosaccus,* pollen cone, microsporophyll, microsporangia, Jurassic, Irkutsk basin**.**

REFERENCES

Anderson, J. M., Anderson, H. M. 2003. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Strelitzia, 15: 1—398.

Doludenko, M. P., Rasskazova, E. S. 1972. Ginkgoales and Czekanowskiales of the Irkutsk basin. Trans. Geol. Inst. Acad. Sci., 230: 7—43. (in Russian).

Florin, R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterung über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. I. Spezieller Teil. Palaeontographica B, 81: 71—173.

Harris, T. M. 1935. The fossil flora of Scoresby Sound, east Greenland, part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. Meddelelser om Grønland, 112(1): 1—176.

Heer O. 1876. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mém. l'Acad. Impériale Sci. St.-Petersbourg, ser. VII, XXII(12): 1—22.

Heer, O. 1878. Yurskaya flora Irkutskoy gubernii i Amurskogo kraya [Jurassic Flora of the Irkutsk Guberniya and Amur Region]. Trudy Sibirskoy ekspedicii russkogo geographicheskogo obschestva, fizicheskiy otdel, III(2): 1—58. (in Russian).

Heer, O. 1880. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens gegrundet auf die von Herrn Richard Maak in Ust-Balei gesammelten Pflanzen. Mém. l'Acad. Impériale Sci. St.-Petersbourg, ser. VII, XXVII(10): 1—34.

Kirchner, M., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 1994. *Schmeissneria microstachys* (Presl, 1833) Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert, comb. nov. and *Karkenia hauptmannii* Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert, sp. nov., plants with ginkgoalean affinities from the Liassic of Germany. Review of Palaeobotany and Palynology, 83: 199—215. https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90069-8

Kiritchkova, A. I., Kostina, E. I., Nosova, N. V. 2017. Jurassic continental deposits in the sections of the Irkutsk coal basin stratoregion. Stratigraphy and Geological Correlation, 25(5): 492—514. https://doi.org/10.1134/S0869593817050033.

Kiritchkova, A. I., Kostina, E. I., Nosova, N. V. 2018. Jurassic flora of the Irkutsk coal basin. Botanicheskii Zhurnal, 103(1): 36—63. (in Russian). https://doi.org/10.1134/S0006813618010027.

Kon'no, E. 1962. Some coniferous male fructifications from the Carnic Formation in Yamaguchi prefecture, Japan. Tohoku University, ser. 2, 5: 9—19.

Krassilov, V. A. 1972. Mesozoic flora of the Bureya River (Ginkgoales and Czekanowskiales). Moscow: Nauka, 150 p. (in Russian).
Kräusel, R. 1943. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Neider Osterreich und von Neuewelt bei Basel. Palaeontographica B, 87: 59—93.
Liu, X.-Q., Hueber, F. M, Li, C.-S., Wang, Y.-F. 2005. Emendation of *Sorosaccus gracilis* Harris, 1935, a gymnospermous pollen cone. Acta Phytotaxonomica Sinica, 43(2): 182—190.
Liu, X.-Q., Li, C.-S., Wang, Y.-F. 2006. The pollen cones of *Ginkgo* from the Early Cretaceous of China, and their bearing on the evolutionary significance. Botanical Journal of the Linnean Society, 152: 133—144. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00547.x
Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., Kiritchkova, A. 2017. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. Review of Palaeobotany and Palynology, 238: 88—104. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.005.
Prynada, V. D. 1951. Mezozoyskaya flora Vostochnoy Sibiri i Zabaykalya. Atlas [Mesozoic flora of East Siberia and Transbaikalia. Atlas]. Trudy Irkutskogo Gosudarstvennogo Univ., geol. ser.,VI(1): 1—37. (in Russian).
Prynada V. D. 1962. Mezozoyskaya flora Vostochnoy Sibiri i Zabaykalya [Mesozoic flora of East Siberia and Transbaikalia]. Moscow: Gosgeoltekhizdat, 368 p.
Schweitzer, H.-J., Kirchner, M. 1995. Die Rhäto-Jurassichen Floren des Iran und Afghanistan. 8. Ginkgophyten. Palaeontographica B, 237: 1—58.
van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 2010. The Early Jurassic male ginkgoalean inflorescence *Stachyopitys preslii* Schenk and its in situ pollen. Scripta Geologica, 7: 141—149.
Vassilevskaja, N. D. 1959. Golosemennye rastenia iz uglenosnykh otlozhenii Sangarskogo rayona (Lenskii uglenosnyi bassein) [Gymnosperm plants from coal-bearing deposits of the Sangar district (Lena coal basin)]. Sbornik statey po paleontologii i biostratigrafii, 15: 56—88. (in Russian).
Vassilevskaja, N. D., Pavlov, V. V. 1963. Stratigrafiya i flora melovykh otlozhenii Leno-Olenekskogo rayona Lenskogo uglenosnogo basseina [Stratigraphy and flora of the Cretaceous deposits of the Lena-Olenek district of the Lena coal basin]. Leningrad: Gostoptekhizdat, 96 p. (in Russian).

ТАБЛИЦА I

Sorosaccus sibiricus Prynada

1—11, 13—15, 19 — Иркутский угленосный бассейн, Усть-Балей, нижняя подсвита присаянской свиты (аален), фрагменты микростробилов:

1 — экз. ГИН 165/39;
2 — экз. ГИН 165/72;
3 — экз. БИН 139/6;
4 — экз. БИН 6а/88 (стрелками указаны продольные щели, открывающие пыльцевые мешки);
5, 11 — экз. БИН 1434/410 (5 — стрелками указаны широкоовальные апикальные части микроспорофиллов, 11 — фрагмент того же микростробила после препарирования);
6, 19 — экз. БИН 6а/101 (19 —увеличенный фрагмент микроспорофиллов);
7 — экз. БИН 6а/10;
8 — экз. БИН 1434/412 (стрелкой указана ланцетовидная апикальная часть микроспорофилла);
9 — экз. БИН 1434/413;
10 — экз. БИН 1434/415 (стрелками указаны апикальные части микроспорофиллов различной формы);
13—15 — экз. БИН 1434/414 (14 и 15 — фрагменты микроспорофиллов).

12, 16—18 — Иркутский угленосный бассейн, Владимировка, верхняя подсвита присаянской свиты (аален—байос), фрагменты микростробилов:

12 — экз. БИН 1434/1493-3;
16 — экз. БИН 1434/1496-3 (стрелкой указаны апикальные части микроспорофиллов);
17, 18 — экз. БИН 1434/1490-3 (18 — отдельный микроспорангий).

Масштабная линейка: 1—3, 5, 13 — 5 мм; 4, 6—12, 16, 17 — 2 мм; 14, 15, 19 — 1 мм; 18 — 500 мкм.

PLATE I

Sorosaccus sibiricus Prynada

1—11, 13—15, 19 — Irkutsk coal basin, Ust'-Baley, lower subformation of the Prisayan Formation (Aalenian), microstrobilus fragments:

1 — spec. GIN 165/39;
2 — spec. GIN 165/72;
3 — spec. BIN 139/6;
4 — spec. BIN 6a/88 (arrows indicate the longitudinal slits opening pollen sacs);
5, 11 — spec. BIN 1434/410 (arrows indicate wide-oval distal laminas of the microsporophylls);
6, 19 — spec. BIN 6a/101 (19 —microsporophyll fragment magnified from fig. 6);
7 — spec. BIN 6a/10;
8 — spec. BIN 1434/412 (arrow indicates lanceolate distal lamina of the microsporophyll);
9 — spec. BIN 1434/413;
10 — spec. BIN 1434/415 (arrows indicate different distal laminas of the microsporophylls);
13—15 — spec. BIN 1434/414 (14 and 15 — fragments of microsporophylls).

12, 16—18 — Irkutsk coal basin, Vladimirovka, upper subformation of the Prisayan Formation (Aalenian—Bajocian), microstrobilus fragments:

12 — spec. BIN 1434/1493-3;
16 — spec. BIN 1434/1496-3 (arrow indicates distal laminas of the microsporophylls);
17, 18 — spec. BIN 1434/1490-3 (18 — microsporangium).

Scale bars: 1—3, 5, 13 — 5 mm; 4, 6—12, 16, 17 — 2 mm; 14, 15, 19 — 1 mm; 18 — 500 μm.

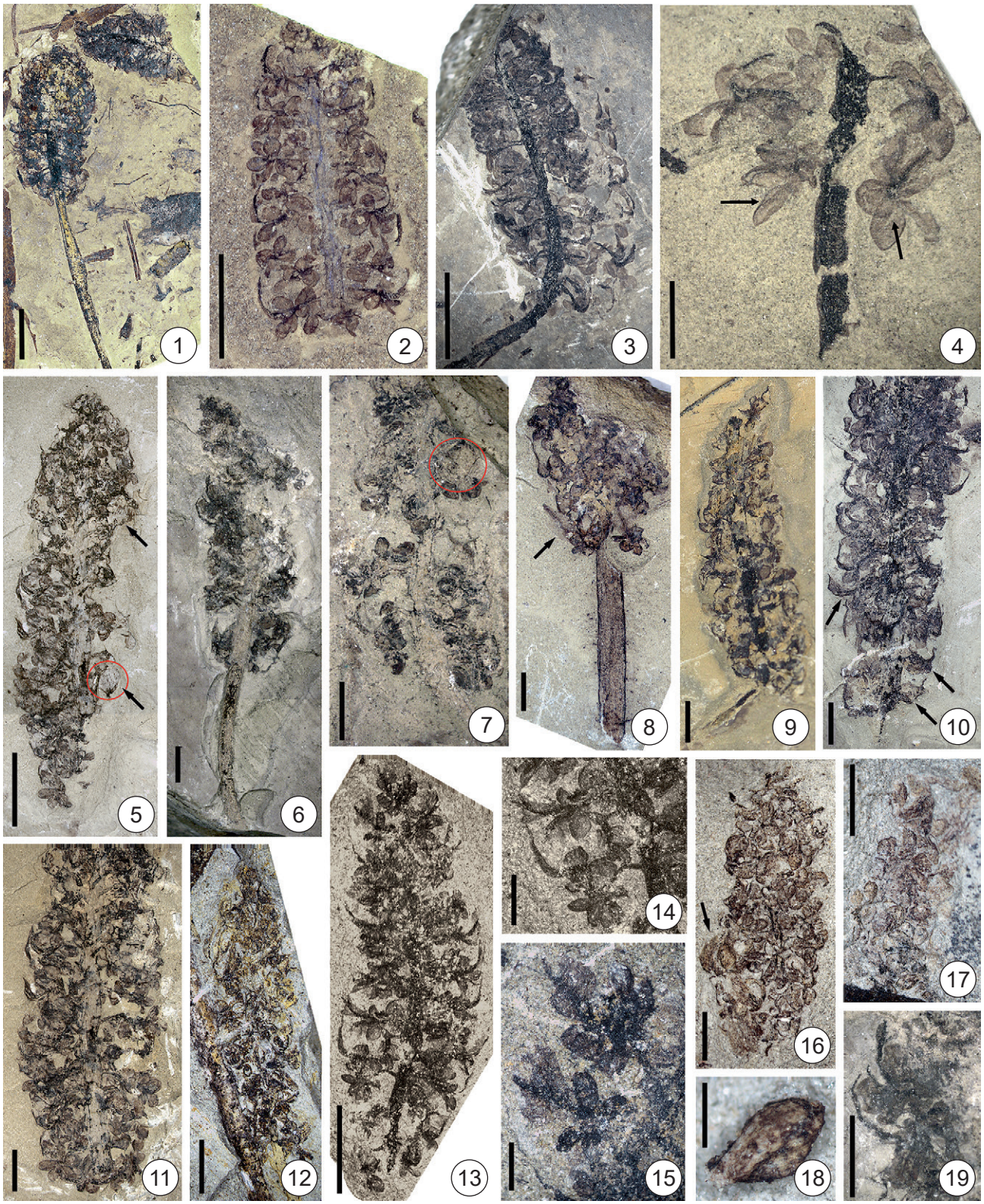

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

ТАБЛИЦА II

Sorosaccus sibiricus Prynada

1, 8 — Иркутский угленосный бассейн, Усть-Балей, нижняя подсвита присаянской свиты (аален), пыльцевые зерна, экз. БИН 1434/410.

2—7, 9—14 — Иркутский угленосный бассейн, Владимировка, верхняя подсвита присаянской свиты (аален—байос), пыльцевые зерна:

2—5 — экз. БИН 1434/1493-3;

6, 7, 9—14 — экз. БИН 1434/1496-3 (9—14 — СЭМ, 14 — бугорчатая поверхность пыльцевого зерна, увеличенный фрагмент с фиг. 11).

Масштабная линейка: 1—3, 8 — 50 мкм; 4—7, 9—13 — 10 мкм; 6 — 5 мкм.

PLATE II

Sorosaccus sibiricus Prynada

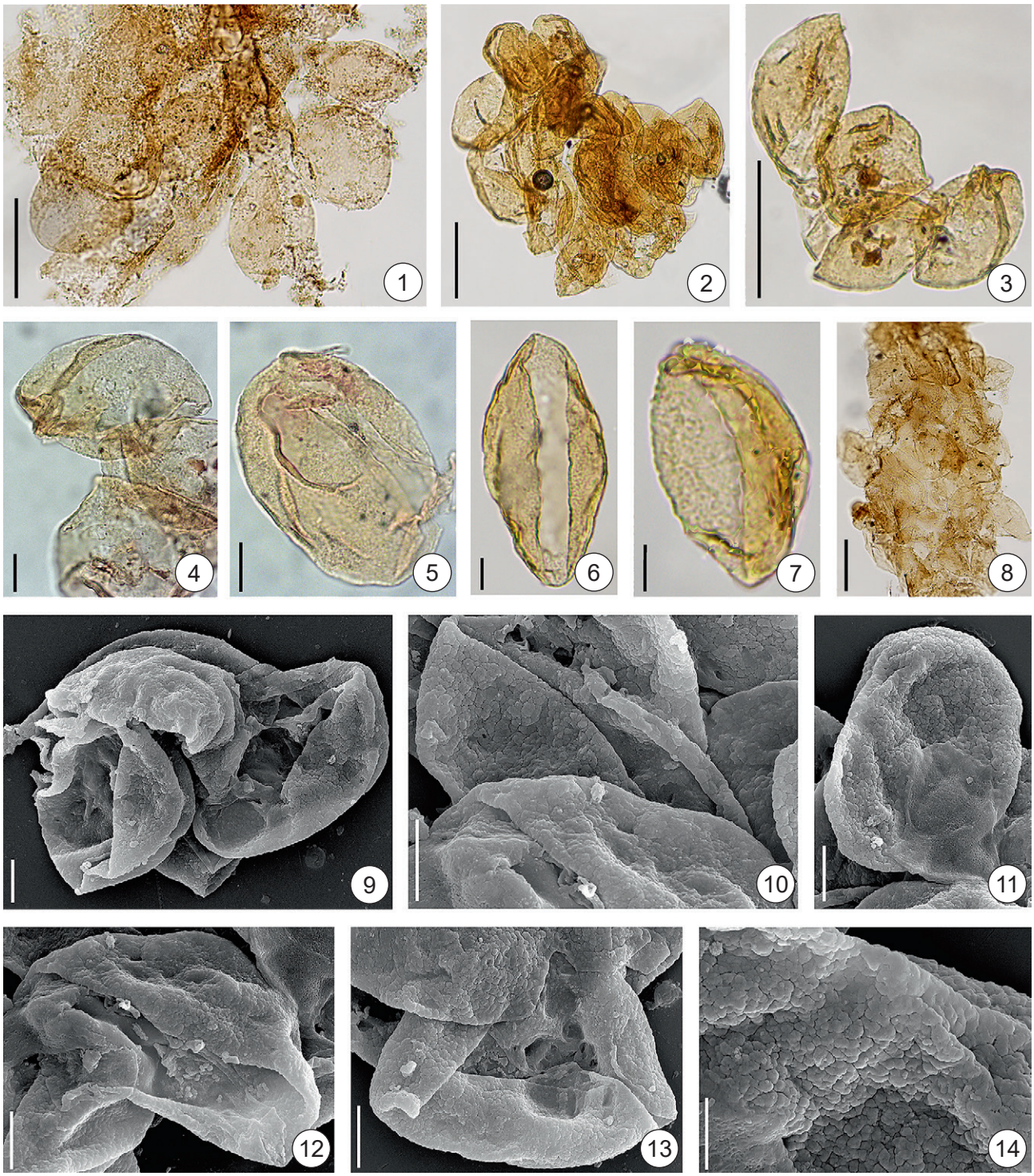
1, 8 — Irkutsk coal basin, Ust'-Baley, lower subformation of the Prisayan Formation (Aalenian), pollen grains, spec. BIN 1434/410.

2—7, 9—14 — Irkutsk coal basin, Vladimirovka, upper subformation of the Prisayan Formation (Aalenian—Bajocian), pollen grains:

2—5 — spec. BIN 1434/1493-3;

6, 7, 9—14 — spec. BIN 1434/1496-3 (9—14 — SEM, 14 — verrucate surface of the pollen grain, magnified from fig. 11).

Scale bars: 1—3, 8 — 50 μm; 4—7, 9—13 — 10 μm; 6 — 5 μm.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14