ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, № 6, с. 104–117

УДК 561.43:551.736.3

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ОРГАНОВ РОДА PERMOTHECA ZALESSKY ИЗ ПЕРМИ СУБАНГАРИДЫ

© 2021 г. Т. С. Форапонова[a, b, *], Е. В. Карасев[a, c, **]

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

[b] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

[c] *Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*

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

***e-mail: karasev@paleo.ru*

Поступила в редакцию 20.11.2020 г.
После доработки 17.03.2021 г.
Принята к публикации 17.03.2021 г.

Изучено видовое разнообразие представителей рода Permotheca из среднепермских прикамских местонахождений Костоваты и Чепаниха, описан новый вид P.? musaformis sp. nov., определены виды P. sardykensis, P. disparis, P. vesicasporoides. Получены данные о пыльце in situ. В спорангиях P. disparis обнаружены пыльцевые зерна Vesicaspora и Piceapollenites; в спорангиях P. vesicasporoides, кроме пыльцевых зерен Vesicaspora, также обнаружены единичные пыльцевые зерна Pityosporites. В свете новых данных предложен новый диагноз для рода Permotheca.

Ключевые слова: Среднее Поволжье, пельтаспермовые птеридоспермы, систематика, микросинангии, пыльцевые зерна

DOI: 10.31857/S0031031X21060052

ВВЕДЕНИЕ

М.Д. Залесский (Zalessky, 1929) предложил название рода Permotheca для пучков микроспорангиев неопределенного систематического положения из казанских отложений Русской платформы. А.В. Гоманьков и С.В. Мейен (1986) при исследованиях позднепермской флоры Русской платформы использовали это название для микросинангиев пельтаспермовых и ангаропельтидиевых, спорангии в которых срастались основаниями. С.В. Наугольных (2007) предложил новый диагноз Permotheca, включив такой новый признак, как архитектура фертильных осей, несущих синангии (простые или ветвящиеся), и информацию о связях синангиев с пыльцой Vittatina Wilson, 1962, Protohaploxipihus (Samoilovich) Hart, 1964, Cycadopites Wodehouse, 1933, Falcisporites (Leschik) Klaus, 1963, Vesicaspora Schemel, 1951 и листьями пельтаспермовых птеридоспермов Permocallipteris Naugolnykh, 2014, Lepidopteris Schimper, 1869, Psygmophyllum (Schimper) Saporta, 1878, Mauerites Zalessky, 1933, Phylladoderma Zalessky, 1913, Pursongia (Zalessky) Meyen, 1969 и Tatarina Meyen, 1969.

На данный момент описано 10 видов Permotheca: пять из кунгурского яруса Приуралья (Наугольных, 2007, 2013), один из казанского яруса Русской платформы (Zalessky, 1929), три из северодвинского и вятского ярусов Русской платформы (Гоманьков, Мейен, 1986) и один из раннего триаса Австралии (Retallack, 2002). Наиболее надежным критерием разграничения видов рода Permotheca является морфология содержащихся в спорангиях пыльцевых зерен и архитектура микроспороклада. Общая морфология синангиев и спорангиев может использоваться для дифференциации видов с большой осторожностью в связи с высокой изменчивостью этих признаков, но Permotheca чаще всего встречается именно в форме изолированных синангиев, из которых нет возможности выделить пыльцу.

Первые указания на то, что представители Permotheca могут относиться к Peltaspermaceae, приводятся в статье Гоманькова и Мейена (1979), где из северодвинских (кептенских) отложений описывается копролит, содержащий фрагменты кутикул Tatarina и пыльцевые зерна типа Protohaploxypinus. В ассоциации с копролитами упоминаются находки спорангиев Permotheca striatifera Meyen et Gomankov, 1986 с пыльцевыми зернами Protohaploxypinus внутри. Гоманьков и Мейен (1979, 1986), исследуя виды P. vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986, P. striatifera и P.? vittatinifera Meyen et Gomankov, 1986, убедительно показали их связь с пельтаспермовыми и ангаропельтидиевыми птеридоспермами. Позд-

нее предположения об их принадлежности к пельтаспермовым птеридоспермам были сделаны и для других видов Permotheca: P. bifurcata Naugolnykh, 2007, P. disparis (Zalessky) Naugolnykh, 1998, P. colovratica Naugolnykh, 2013 и P. helbyi Retallack, 2002 (Наугольных, 1998, 2007, 2013; Retallack, 2002). Основным критерием для этих предположений, как правило, является ассоциация в захоронении.

Тем не менее, систематическая принадлежность типового вида – Permotheca sardykensis Zalessky, 1929 – и его связь с другими органами растений остается неизвестной. В данной работе предпринято исследование остатков Permotheca, в том числе P. sardykensis, из верхнеказанских отложений местонахождений Прикамья.

Авторы выражают глубокую признательность А.В. Гоманькову и Н.В. Носовой (БИН РАН) за помощь в изучении материала, хранящегося в коллекциях БИН РАН, В.В. Силантьеву и Р.Д. Петровой за предоставление доступа к коллекциям Геологического музея им. А.А. Штукенберга (г. Казань), А.Б. Доуэльду (Национальный ин-т карпологии) за консультации в номенклатурных вопросах, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в работе с СЭМ, и Н.Е. Завьяловой и Н.П. Масловой (ПИН РАН) за помощь и советы в подготовке работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00498 А), за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности и гранта Российского научного фонда (проект № 19-17-00178).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные образцы происходят из двух местонахождений (рис. 1): Костоваты (Россия, респ. Удмуртия, Воткинский р-н, правый берег Воткинского водохранилища в 1.5 км северо-восточнее д. Костоваты) и Чепаниха (Россия, респ. Удмуртия, Завьяловский р-н; левый берег р. Россохи в 1 км к северо-востоку от д. Чепаниха). Состав комплекса растений и остракод из этих местонахождений указывает на их позднеказанский возраст (Gomankov, 2020). Гоманьков (2012) предложил выделить флору из этих и еще нескольких близковозрастных местонахождений (Донаурово, Шихово-Чирки и Каргалинские рудники) в костоватский флористический комплекс. В составе комплекса приведены побеги Paracalamites sp., листья Ustyugia udmurtica Gomankov, 2008, Compsopteris sp., Ginkgophyllum rhipidomorphum Gomankov, 2018, Phylladoderma meridionalis Meyen, 1971 (Мейен, Гоманьков, 1971), фрагменты перистых листьев типа Pecopteris (Brongniart) Sternberg, 1825, синангии птеридоспермов Permotheca sp. и P. vesicasporoides, женские фруктификации Cardiolepis sp. и Krylovia sp., а также семязачатки Nucicarpus piniformis Neuburg, 1965 (Gomankov, 2020). Новые сборы ископаемых растений из Чепанихи и Костоват позволили дополнить комплекс следующими элементами: побеги и дисперсные листья Intia aff. variabilis Neuburg, 1956, листья Rhipidopsis aff. palmata Zalessky, 1933, Taeniopteris sp., синангии Permotheca sardykensis, P. disparis, женские фруктификации Biarmopteris sp. Женские генеративные структуры Krylovia sp., судя по загнутым на абаксиальную сторону семяножкам и отсутствию стерильных чешуй на полиспермах, должны быть отнесены к Sashinia antiqua Gomankov, 2010 (Форапонова, Карасев, 2017, 2019).

Материал представлен отпечатками, в некоторых случаях с фитолеймами листьев и генеративных структур. Синангии были изучены под бинокуляром Leica M165c и сфотографированы с помощью камеры Leica DFC420. Фитолеймы подвергались мацерации по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в соляную кислоту, затем в плавиковую, азотную, и после в раствор KOH. Обработанный материал был изучен под микроскопом Zeiss AXIOPLAN-2 с цифровой камерой Zeiss Axiocam 105 color. Снимки СЭМ были сделаны с помощью TESCAN-Vega (ускоряющее напряжение 20 kV) в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Коллекции хранятся в ПИН РАН под №№ 5563 (Костоваты) и 5564 (Чепаниха), голотипы – в Геологическом институте РАН, г. Москва (ГИН РАН) и Геологическом музее им. А.А. Штукенберга Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета (ГМ КФУ).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТДЕЛ GYMNOSPERMAE (PINOPHYTA) INCERTAE SEDIS

Род Permotheca (Zalessky) Foraponova et Karasev, emend. nov.

Permotheca: Zalessky, 1929, с. 688–689; Основы ..., 1963, с. 305–306; Гоманьков, Мейен, 1979, с. 119–120; Палеонтологический ..., 1983, с. 92; Наугольных, 2007, с. 146–149.

Asterodiscus: Zalessky, 1937, с. 78, 80; Основы ..., 1963, с. 301.

Anthicocladus: Zalessky, 1937, с. 81–82.

Типовой вид – Permotheca sardykensis Zalessky, 1929, казанский ярус Прикамья.

Диагноз. Собрания из двух и более (до 20) микроспорангиев, расположенных на коротком спорангиофоре либо срастающихся своими основаниями. Синангии формируют кистевидный микроспороклад. Спорангии апикально свободные, от линейных с приостренными верхушками до широкоовальных и обратнояйцевидных. Клет-

Рис. 1. Расположение местонахождений Чепаниха и Костоваты на территории Европейской части России.

ки спорангиальной стенки расположены продольными рядами, либо рядами, восходящими по спирали.

Diagnosis emended. Complexes of two or more (up to 20) microsporangia placed on short sporangiophore or fused by their bases. Synangia form racemose microsproclad. Sporangia apically free. Sporangium outlines from linear with acuminated apexes to broadly oval or obovate. Cells of sporangium wall arranged in longitudinal rows or rows up-tending helically.

Видовой состав. Помимо типового вида, P. vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986 (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), P. striatifera Meyen et Gomankov, 1986 (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), P. disparis (Zalessky) Naugolnykh, 1998 (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Прикамья), P. colovratica Naugolnykh, 2013 (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Прикамья Удмуртии), P. deodara Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), P. bifurcata Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), P. fimbriata (Zalessky) Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), P.? vittatinifera Meyen et Gomankov, 1986 (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), P.? musaformis sp. nov. (казанский ярус Прикамья Удмуртии), P. helbyi Retallack, 2002 (ранний триас Юго-Восточной Австралии).

Сравнение. Permotheca отличается кистевидной организацией микроспороклада от микроспорокладов пельтаспермовых птеридоспермов с перистыми микроспорофиллами [таких родов, как Antevsia Harris, 1937, Townrovia Retallack, 1981, Schuetzia Geinitz, 1863, Dictyothalamus Göppert, 1864, Callipterianthus Roselt, 1962, Sobea indica (Srivastava) Kumaran et Bonde, 1991]. S. indica также отличается тем, что его спорангии не образуют синангиев, а расположены рядами на длинных микроспорофиллах. Кистевидные микростробилы кониферофитов отличаются от Permotheca наличием подстилающей брактеи и/или апикальными дистальными щитками на синангиофорах (Kumaran, Bonde, 1991).

Permotheca sardykensis Zalessky, 1929

Табл. XI, фиг. 1–6 (см. вклейку)

Permotheca sardykensis: Zalessky, 1929, с. 689, рис. 15.

Permotheca sardykensis: Наугольных, 2007, с. 144, рис. 66 A-E.

Голотип – ГМ КФУ, экз. 556/28(19), изображенный Залесским (Zalessky, 1929, с. 689, рис. 15); Татарстан, р. Сардык, приток р. Бурец, местонахождение Кулларово; верхнеказанский подъярус.

Описание. Собранные в пучки спорангии в количестве от двух до четырех, вытянутой булавовидной формы (табл. XI, фиг. 1–3; см. вклейку). Длина спорангиев от 2.1 то 4.5 мм (в среднем 3.4 мм), ширина от 0.8 до 1.3 мм (в среднем 1 мм). В среднем длина спорангиев в 3.5 раза больше их ширины, самая широкая часть спорангия смещена к его вершине, основания спорангиев оттянуты. Спорангии расположены на коротком ветвящемся спорангиофоре, веточки спорангиофора плавно переходят в оттянутые основания спорангиев (табл. XI, фиг. 1–3). Поверхность спорангиев покрыта тонкими продольными морщинками (табл. XI, фиг. 3).

В некоторых спорангиях обнаружены пыльцевые зерна (табл. XI, фиг. 4–6). Диаметр пыльцевых зерен составляет 60 мкм (54–68 мкм). Тело пыльцевого зерна круглое, по бокам расположены два плохо развитых мешка (табл. XI, фиг. 5, 6).

Сравнение. P. sardykensis отличается от других видов рода Permotheca меньшими размерами, спорангиями булавовидной формы, ветвящимся спорангиофором и тонкой морщинистостью на поверхности, а также отсутствием срастания спорангиев в синангий.

Замечания. Воздушные мешки на ультратонких срезах выглядят протосаккатными. В проходящем свете область лептомы не выделяется, но она четко выражена на ультратонких срезах. Предположительно, пыльцевые зерна, выделенные из спорангиев P. sardykensis, можно определить как Piceapollenites Potonie, 1931 (предварительные данные).

P. sardykensis отличается от других видов рода не только по морфологии, но и по обнаруженным in situ пыльцевым зернам. Остальные виды Permotheca описаны как синангии и, по-видимому, в большинстве случаев так и есть. Спорангии срастаются основаниями, оставаясь свободными на большей части длины, но в случае типового вида P. sardykensis очевидно, что спорангии не срастаются. Также важно, что ни у одного другого вида Permotheca не наблюдается развитого ветвящегося спорангиофора, и последний важный признак – присутствие нового типа пыльцевых зерен, не описанного ранее в других видах Permotheca. Этот комплекс признаков указывает, что все остальные виды Permotheca могут быть довольно далеки от P. sardykensis и, вероятно, могут относиться к другому роду, но для корректного разделения рода имеющихся на данный момент данных недостаточно.

Распространение. Прикамье Татарстана и Удмуртии; казанский ярус.

Материал: Костоваты (17 обр.), Чепаниха (5 обр).

Permotheca disparis (Zalessky, 1937) Naugolnykh, 1998

Табл. XII, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Asterodiscus disparis: Zalessky, 1937, с. 78–80, рис. 45.

Permotheca disparis (Zalessky) Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 96, рис. 54B, G, 55; Krassilov et al., 1999, с. 20–22, табл. 1; Наугольных, 2007, с. 154–155.

Голотип – экз., изображенный Залесским (Zalessky, 1937, рис. 45); Среднее Приуралье, Пермская обл., нижнее течение р. Сылвы, местонахождение у пос. Казариновский; уфимский ярус, шешминский (?) горизонт. Место хранения голотипа в настоящее время неизвестно (Наугольных, 2007).

Описание. Синангии из трех–девяти микроспорангиев, сливающихся основаниями (табл. XII, фиг. 1–3, 5), с небольшим дискоидальным рубцом в центре (табл. XII, фиг. 3, 4). Синангии в прикреплении встречены не были.

В захоронении синангии обнаружены как в латеральном (табл. XII, фиг. 1), так и в абаксиальном (табл. XII, фиг. 2, 3, 5) положении. Число спорангиев в синангии варьирует от трех до девяти. Чаще встречаются шесть спорангиев (на 14 образцах из 38). В среднем спорангии около 6 мм длиной и 2 мм шириной, размеры спорангиев могут значительно варьировать в пределах одного синангия (табл. XII, фиг. 2). Форма спорангиев от обратнояйцевидной до овальной, обычно с округлой, изредка немного оттянутой верхушкой. Наиболее характерной чертой является наличие четких спиральных ребер на поверхности спорангия, спираль навивается вдоль его продольной оси (табл. XII, фиг. 1, 2, 5).

Спорангии разных синангиев содержат пыльцевые зерна нескольких типов (Vesicaspora, Piceapollenites, Alisporites), результаты получены на основании изучения четырех синангиев.

В первом синангии пыльцевые зерна почти гаплоксилоноидные, типа Vesicaspora (что согласуется с: Krassilov et al., 1999), с крупными боковыми лопастями воздушного мешка, которые почти соприкасаются между собой, и небольшим телом (табл. XII, фиг. 6). Размеры четырех измеренных пыльцевых зерен составляют 63–87 на 44–57 мкм. Во втором синангии пыльцевые зерна типа Piceapollenites, слегка диплоксилоноидные, с крупным, немного квадратным в очертаниях телом и небольшими, относительно узкими мешками (табл. XII, фиг. 8). Размеры двух измеренных пыльцевых зерен составили 81 × 61 и 79 × 58 мкм. Крупные пыльцевые зерна типа Alisporites (табл. XII, фиг. 7), выделенные из других двух образцов, в большинстве своем сильно деформи-

рованные и часто поврежденные, были найдены вне связи с кутикулами или пыльцевыми массами. Пыльцевые зерна в очертаниях диплоксилоноидные, тело обычно крупнее мешков. Размеры этих пыльцевых зерен в среднем составляют 114 × 64 мкм.

Сравнение. P. disparis отличается от других видов Permotheca наличием спиральных ребер на поверхности спорангиев. От близкого вида P. colovratica, который также обладает спирально-ребристой поверхностью спорангиев, формально отличается числом спорангиев, у P. colovratica их четыре.

Замечания. Предположительно относится к Peltaspermaceae и ассоциирует с Permocallipteris retesorium (Zalessky) Naugolnykh, 2014 и пельтоидами Peltsapermum (Naugolnykh, Kerp, 1996; Наугольных, 1998).

Описываемые образцы Permotheca disparis являются наиболее поздними находками этого вида. В некоторых случаях можно наблюдать разрывы вдоль ребер спорангиев, что может указывать на способ их вскрывания (табл. XII, фиг. 1).

Три образца удовлетворяют диагнозу P. colovratica (табл. XII, фиг. 5). Они состоят из четырех (в одном случае – трех) спорангиев, соединенных основаниями. В сравнении стало ясно, что четких различий между P. disparis и P. colovratica нет: у обоих видов аналогичная спиральная ребристость на поверхности спорангиев и пыльцевые зерна близких пыльцевых морфотипов (см. Обсуждение), также эти образцы вписываются в построенный монотопный ряд. Принимая это во внимание, может оказаться, что P. colovratica является младшим синонимом P. disparis.

Пыльцевые зерна типа Alisporites, извлеченные из спорангиев P. disparis, по-видимому, являются заносными и принадлежали другому растению.

Пыльцевые зерна Vesicaspora и Piceapollenites были обнаружены в связи с кутикулами и, вероятнее всего, являются инситными. Причина, почему в спорангиях одного вида встречены пыльцевые зерна двух различных типов, пока не ясна. Маловероятно, что пыльцевые зерна Piceapollenites являются незрелыми пыльцевыми зернами Vesicaspora или их формой сохранности, поскольку размер тела пыльцевых зерен Piceapollenites существенно превосходит таковой пыльцевых зерен Vesicaspora. Возможно, что P. disparis является сборным видом. Тем не менее, для надежных выводов необходим более массовый материал по инситной пыльце.

Распространение. Кунгурский – казанский ярус Приуралья и Прикамья Удмуртии.

Материал. Костоваты (38 экз.), Чепаниха (11 экз.).

Permotheca vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986

Permotheca sp.: Meyen, 1982, с. 36, табл. 6, фиг. 45–47, рис. 15с.

Permotheca vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov: Гоманьков, Мейен, 1986, с. 122–123, табл. XIV, фиг. 5, 6, 10–15, рис. 64а.

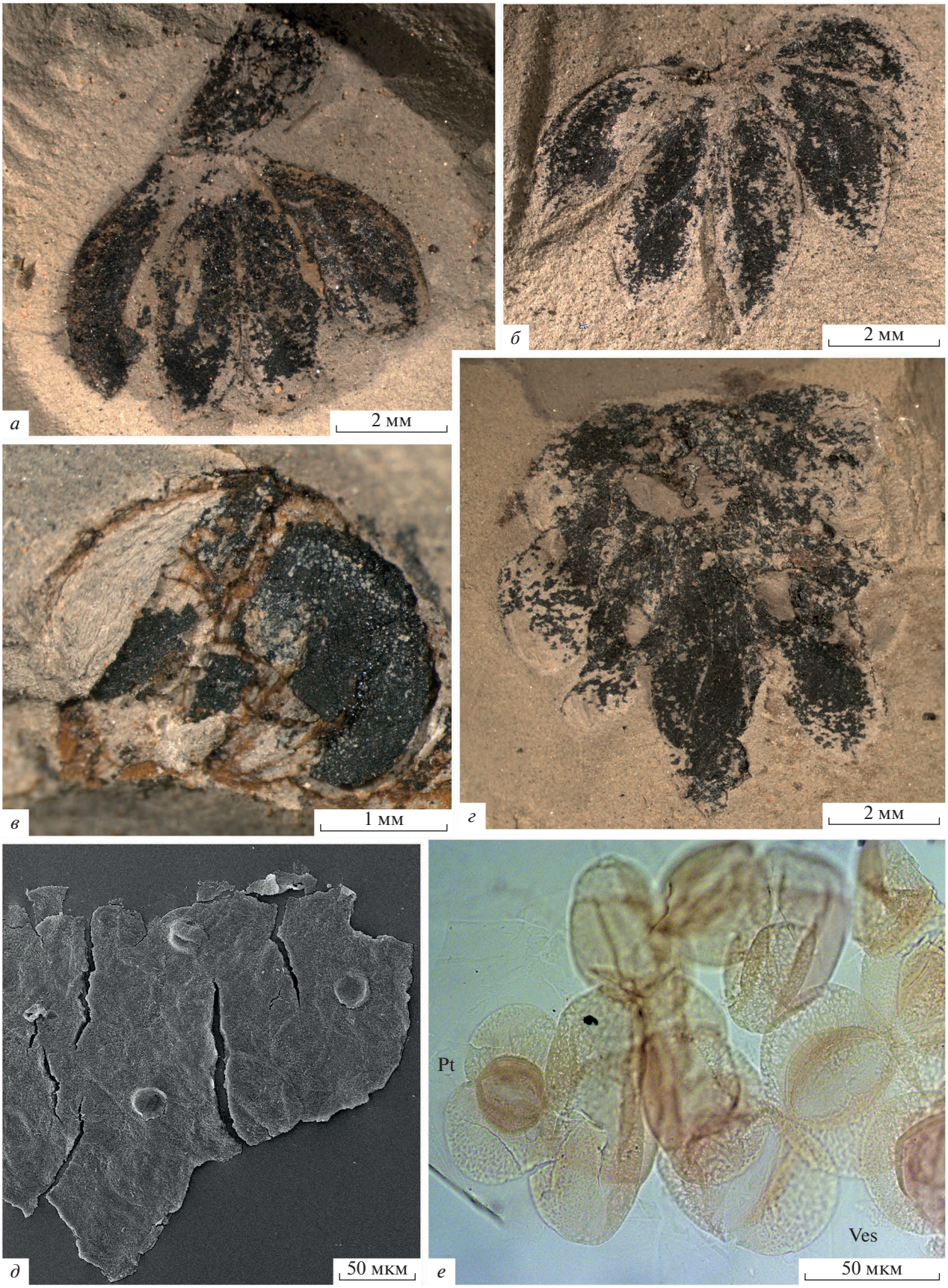
Голотип — ГИН, №3981/60б – 17 (Гоманьков, Мейен, 1986: табл. XIV, фиг. 5, 6, 10–15; рис. 64а); Мутовино (=Исады); северодвинский ярус, верхняя пермь.

Описание (рис. 2). Микроспорангии, сросшиеся основаниями в синангии. В большинстве случаев синангии встречаются в латеральном положении (рис. 2, *а–в*). Число спорангиев в синангии от четырех до семи. Поверхность спорангиев обычно гладкая, иногда может быть покрыта продольными нерегулярными тонкими складками (рис. 2, *в*), в некоторых редких случаях – довольно глубокими. Длина спорангиев варьирует от 2 до 6 мм, но в пределах одного синангия слабо изменчива.

Можно выделить два морфологических типа, которые соединены немногочисленными переходными формами (рис. 2, *г*). Первый морфотип представлен компактными синангиями, в которых спорангии плотно прижаты друг к другу (рис. 2, *а*, *в*). Спорангии обычно овальной формы, со слегка притупленными верхушками. Синангии сидячие, широким основанием крепились к оси стробила. Второй морфотип представлен более рыхлыми синангиями (рис. 2, *б*). Верхушки спорангиев острые, нередко оттянутые.

Более надежными и выдержанными являются кутикулярно-эпидермальные и палинологические признаки. Кутикула стенок спорангиев тонкая, обычно прозрачная. Периклинальные стенки клеток с крупными папиллами диаметром 20–

Рис. 2. Морфология пыльцевых органов Permotheca vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov и извлеченных из них пыльцевых зерен: *а* – компактный синангий в латеральном положении с выраженным плоским прикрепительным рубцом, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/33; *б* – широко раскрытый синангий с заостренными верхушками спорангиев и плохо выраженным местом прикрепления, соответствующий второму морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/34; *в* – синангий с тонкими продольными нерегулярными складками на поверхности спорангиев, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/84; *г–е* – обр. ПИН РАН, № 5563/69: *г* – синангий промежуточного морфотипа; *д* – папиллы на поверхности спорангия, СЭМ; *е* – пыльцевые зерна из спорангия P. vesicasporoides: слева типа Pityosporites (Seward) Manum (Pt), справа типа Vesicaspora Schemel (Ves); Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.


а
2 мм
б
2 мм
в
1 мм
г
2 мм
д
50 мкм
е
Pt
Ves
50 мкм

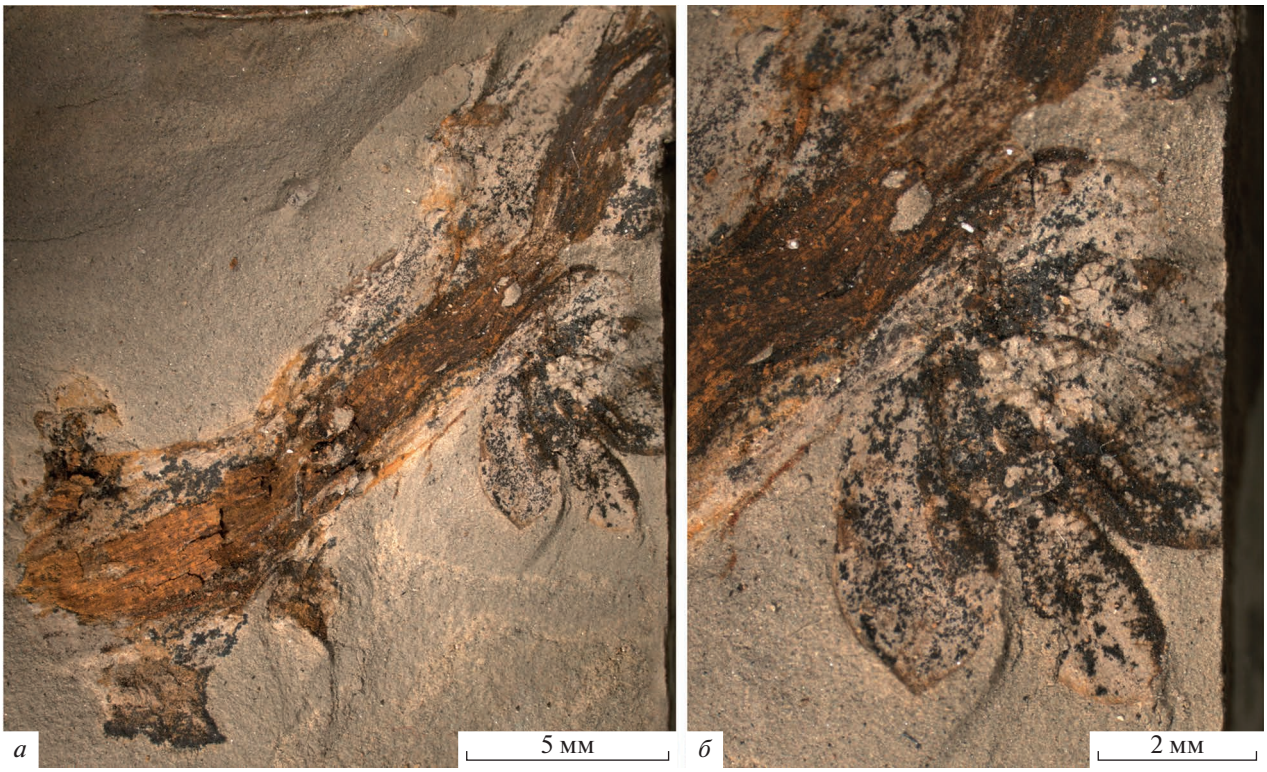


Рис. 3. Толстая ось и синангий Permotheca vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov, обр. ПИН РАН, № 5563/91В: *а* – общий вид; *б* – место контакта синангия и оси; Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.

30 мкм (рис. 2, *д*), от которых на кутикуле иногда остаются только круглые отверстия правильной формы.

В спорангиях были обнаружены пыльцевые зерна типа Vesicaspora [V. ex. gr. magnalis (Andreeva) Hart, 1965]. Пыльцевые зерна обычно гаплоксилоноидные, овальные в очертаниях, одномешковые; мешок двулопастной, лопасти соединены тонкими перемычками в экваториальной области (рис. 2, *е*). Тело овальное, небольшое. Было измерено 13 пыльцевых зерен, захороненных в полярном положении. Средний размер пыльцевых зерен 74.2 (варьирует от 46 до 118 мкм) на 49.6 (от 25 до 80 мкм). В среднем отношение общей длины пыльцевого зерна к его ширине – 1.5 (меняется от 1.2 до 1.9). Наблюдается морфологическая изменчивость в строении пыльцевых зерен. Среди пыльцевых зерен типа Vesicaspora было встречено одно четко диплоксилоноидные пыльцевое зерно с уменьшенным телом типа Pityosporites (Seward) Manum, 1960 (рис. 2, *е*), размеры которого составили 64.5 × 37.6 мкм.

С р а в н е н и е. P. vesicasporoides отличается от других видов Permotheca гладкой поверхностью, сравнительно небольшим числом спорангиев в синангии и пыльцевыми зернами типа Vesicaspora.

З а м е ч а н и я. Микросинангии P. vesicasporoides ассоциируют с листьями Phylladoderma, купулами Cardiolepis Neuburg, 1965 и семенами Nucicarpus Neuburg, 1965 семейства Angaropeltidaceae (Гоманьков, Мейен, 1986).

Собранного материала недостаточно, чтобы оценить частоту встречаемости пыльцевых зерен типа Pityosporites среди Vesicaspora в спорангиях P. vesicasporoides. Это могут быть как аберрантные пыльцевые зерна, так и проявление естественного полиморфизма.

В коллекции был обнаружен один образец (отпечаток с противоотпечатком), представляющий собой толстую ось, вплотную к которой захоронен синангий P. vesicasporoides (рис. 3). Возможно, это часть микроспороклада, на котором располагались сидячие синангии P. vesicasporoides, но порядок их расположения на имеющемся материале установить невозможно. Вероятно, синангии могли располагаться по спирали, как это изображено на реконструкции P. disparis (Krassilov et al., 1999; Наугольных, 2007).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя и поздняя пермь Восточно-Европейской платформы.

М а т е р и а л. Костоваты (22 обр.), Чепаниха (10 обр.).

Permotheca? musaformis Foraponova et Karasev, sp. nov.

Название вида – от рода Musa L. и formis *лат.* – подобный, похожий.

Голотип – ПИН, № 5563/3, синангий из шести спорангиев; Россия, Удмуртия, Воткинский р-н, д. Костоваты (местонахождение Костоваты), юж. часть западного берега Воткинского водохранилища; средняя пермь, верхи казанского яруса; обозначен здесь (рис. 4, *а*, *б*).

Diagnosis. Microsynangia (?) of gymnosperms, consist of 4–10 sporangia. Sporangia strongly elongated, nearly linear, at about 8.0 mm long and 1.5 mm wide, with slightly acuted apexes. Surface of sporangia covered with thin longitudinal ribs, which sometimes bifurcate. Short chains of resin bodies, different by size, occur in synangium base. In situ pollen unknown.

Описание (рис. 4). Синангии достаточно крупные, число спорангиев варьирует от четырех до десяти. Сами спорангии сильно вытянутые, сигаровидной формы, около 8.0 мм в длину и 1.5 мм в ширину (рис. 4, *а*). Верхушки немного приостренные, свободные, основаниями спорангии плотно срастаются. В основании спорангиев, вокруг места их срастания, можно обнаружить небольшие смоляные тельца до 300 мкм в диаметре (рис. 4, *а*). В ряде случаев они выглядят как отдельные тельца более или менее округлой формы, но могут образовывать отчетливую цепочку (рис. 4, *б*), к концу которой уменьшаются в размерах. На поверхности спорангиев хорошо сохраняется отчетливая продольная ребристость, тонкие продольные ребра могут бифуркировать.

Сравнение. От всех других видов рода отличается большими размерами, линейной, сигаровидной формой спорангиев, бифуркирующими продольными ребрами на поверхности спорангиев.

Замечания. В коллекции присутствуют 12 экз. P.? musaformis sp. nov. В основном синангии захораниваются в латеральном положении (рис. 4, *а*, *в*, *д*), но изредка (один экз. из двенадцати) – в адаксиальном (рис. 4, *г*). На одном образце (рис. 4, *д*, *е*) в основании синангия можно видеть неоформленный кусок ожелезненных тканей с остатками углистого вещества (см. стрелка на рис. 4, *е*). Вероятно, это могло быть местом прикрепления синангия к побегу или плацентой, оторванной от материнского растения вместе с синангием.

Несмотря на визуальное сходство структур P.? musaformis sp. nov. с синангиями Permotheca, из их остатков не удалось выделить пыльцу.

Распространение. Казанский ярус Прикамья Удмуртии.

Материал. Костоваты (9 обр.), Чепаниха (3 обр.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенное ниже обсуждение видов Permotheca должно помочь определить статус рода и целесообразность рассмотрения его как рода, связанного с Peltaspermales.

Виды, связанные с порядком Peltaspermales

Первыми видами, для которых были получены указания на их связь с Peltaspemales (табл. 1), были три вида из верхнепермских отложений Русской платформы: P. vesicasporoides, P. striatifera и P.? vittatinifera (Гоманьков, Мейен, 1986). Permotheca vesicasporoides и P. striatifera представляют собой изолированные микросинангии с гладкой поверхностью спорангиев, которые, возможно, крепились к толстым осям по спирали. Морфологически эти виды почти неразличимы. Отделить их друг от друга и связать с другими дисперсными частями растений позволяет ряд черт тонкого строения спорангиев и тип содержащейся пыльцы.

Спорангии P. vesicasporoides содержат пыльцевые зерна типа Vesicaspora. Такие же пыльцевые зерна в больших количествах обнаруживаются в углях, сложенных Phylladoderma, и на самих листьях (Мейен, Гоманьков, 1971). Пыльцевые зерна Vesicaspora ассоциируют с Phylladoderma и обнаруживают ту же изменчивость в некоторых местонахождениях (Гоманьков, Мейен, 1980). В семенах Nucicarpus из капсул Cardiolepis также были найдены пыльцевые зерна типа Vesicaspora (Мейен, 1977). На кутикуле P. vesicasporoides были обнаружены папиллы, как на кутикуле листьев Phylladoderma. В сумме все эти признаки позволили надежно связать P. vesicasporoides с семейством Angaropeltidaceae порядка Peltaspermales.

Permotheca striatifera отличается от P. vesicasporoides, в первую очередь, тем, что ее спорангии содержат пыльцевые зерна типа Protohaploxypinus (Гоманьков, Мейен, 1986; Zavialova, Karasev, 2015). Такие же пыльцевые зерна были найдены в больших количествах в одном копролите вместе с многочисленными обрывками кутикул Tatarina (Гоманьков, Мейен, 1979). Гоманьков и Мейен (1986) показали, что тапетальная мембрана споровой массы похожа на мегаспоровую мембрану Salpingocarpus bicornutus Meyen, 1986, в этих же семенах были обнаружены пыльцевые зерна Protohaploxypinus. Также была подтверждена ассоциация P. striatifera с Tatarina и семеносными дисками Peltaspermopsis Gomankov, 1986, которая выдерживается в ряде местонахождений. Эти факты связывают P. striatifera с семейством Peltaspermaceae.

Permotheca? vittatinifera, содержащая в спорангиях пыльцевые зерна Vittatina subsaccata f. connectivalis (Zauer) Varyukhina ex. Utting, 1994, также связывается с семейством Peltaspermaceae на основании того, что такие же пыльцевые зерна вы-

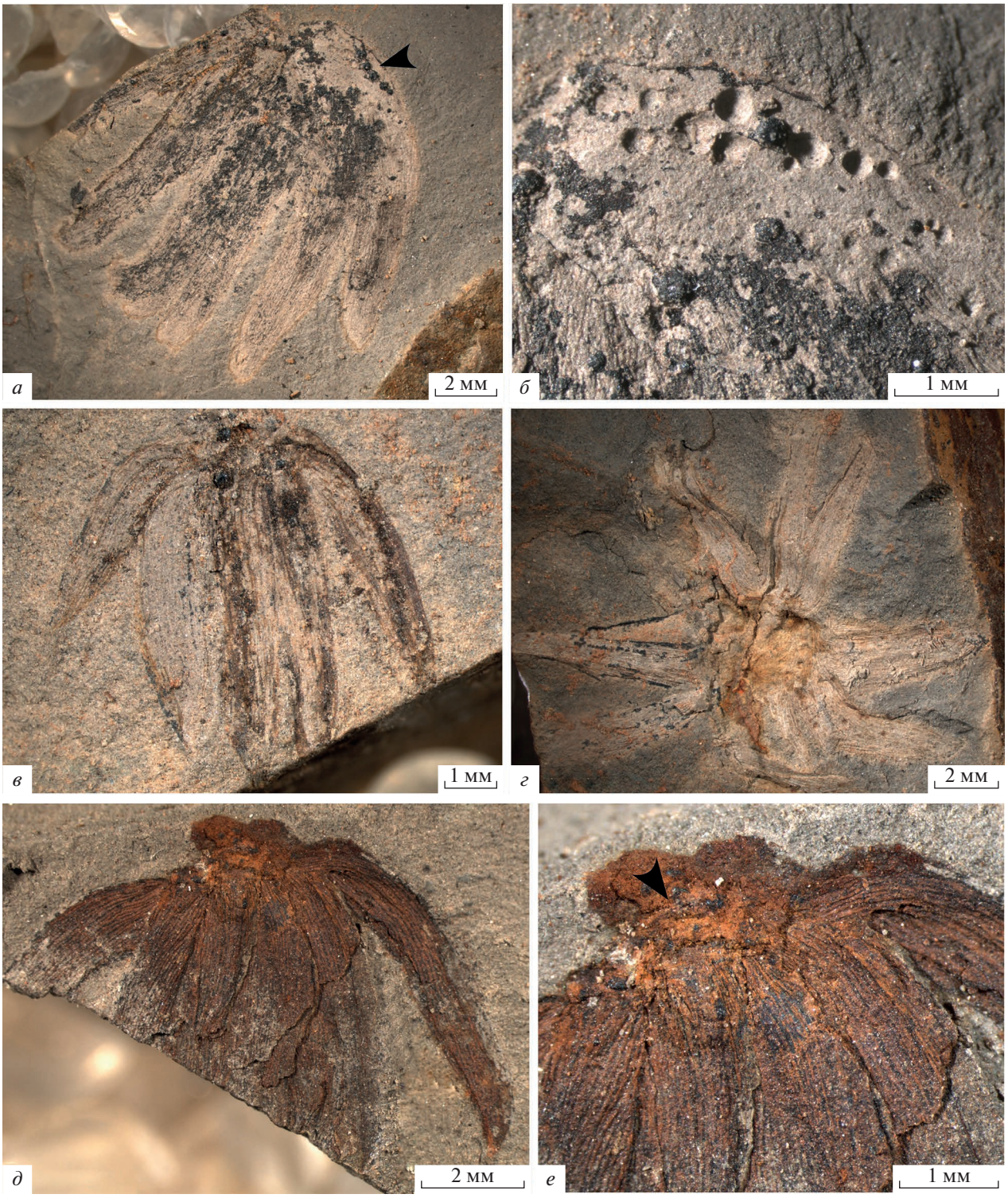


Рис. 4. Морфология Permotheca? musaformis sp. nov.: *а*, *б* – голотип ПИН РАН, № 5563/3: *а* – общий вид синангия с сохранившейся в основании цепочкой смоляных телец (стрелка); *б* – смоляные тельца и отпечатки выпавших смоляных телец в основании синангия; *в* – общий вид синангия, обр. ПИН РАН, № 5563/6; *г* –синангий в адаксиальном положении, обр. ПИН РАН, № 5563/5; *д*, *е* – обр. ПИН РАН, № 5563/7: *д* – общий вид синангия; *е* – основание синангия с сохранившимся участком ожелезненных тканей (возможно, плацента, отмечена стрелкой) и хорошо выраженной продольной ребристостью на поверхности спорангиев; Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.

Таблица 1. Типы пыльцы in situ из спорангиев Permotheca и связь видов Permotheca с макроостатками растений и надродовыми таксонами. Порядок видов от встречающихся в более древних отложениях к встречающимся в более молодых отложениях

Вид Permotheca	Пыльца in situ	Листья	Семена	Другие органы	Группа	Источник
P. bifurcata		Permocallipteris			каллиптериды	Naugolnykh, Kerp, 1996
		Mauerites			прегинкгофиты	Наугольных, 2007
P. deodara	–	–				
P. fimbriata	–	–				
P. disparis	Vesicaspora/Falcisporites	Permocallipteris retensorium		пельтоиды Peltaspermum retensorium	каллиптериды	Naugolnykh, Kerp, 1996 Наугольных, 1998
P. colovratica	Vesicaspora/Falcisporites	Psygmophyllum expansum var. cuneatum			псигмофиллиды	Наугольных, 2013
P.? musaformis sp. nov.	–	–				
P. sardykensis	cf. Piceapollenites	–				
P. vesicasporoides	Vesicaspora magnalis	Phylladoderma подрода Aequistomia	Nucicarpus	семенные капсулы Cardiolepis	ангаропельтиды	Мейен, Гоманьков, 1971 Мейен, 1977 Гоманьков, Мейен, 1980
P. striatifera	Protohaploxypinus	Tatarina	Salpingocarpus bicornutus		пельтаспермовые	Гоманьков, Мейен, 1979 Гоманьков, Мейен, 1986
P.? vittatinifera	Vittatina subsaccata f. connectivalis	Tatarina	Salpingocarpus variabilis	пельтоиды Peltaspermopsis buevichiae	пельтаспермовые	Гоманьков, Мейен, 1986
P. helbyi	Falcisporites	Lepidopteris callipteroides		пельтоиды Peltaspermum townrovii	пельтаспермовые	Retallack, 2002

явлены в виде массовых скоплений внутри пельтоидов Peltaspermopsis buevichiae Gomankov et S. Meyen, 1986 и в семенах Salpingocarpus variabilis Meyen, 1986, наряду с явно чуждыми пыльцевыми зернами (Scutasporites Klaus, 1963 и Cedripites Wodehouse, 1933), а также того, что выдерживается ассоциация в захоронениях с Tatarina и Peltaspermopsis (Гоманьков, Мейен, 1986). Однако вид P.? vittatinifera известен по девяти экземплярам из двух местонахождений (Аристово и Исады) (Гоманьков, Мейен, 1986), поэтому вопрос о повторяющихся ассоциациях требует больше данных. Также вызывает вопросы принадлежность P.? vittatinifera к роду Permotheca, поскольку этот вид известен только по находкам отдельных спорангиев.

Виды, предположительно связанные с Peltaspermales

Позднее предположения о связи с пельтаспермовыми были высказаны для P. helbyi, P. disparis, P. colovratica и P. bifurcata (табл. 1).

Permotheca helbyi – единственный вид Permotheca, который описан не из перми Русской платформы, а из триаса Австралии (Retallack, 2002). Пыльцевой орган вида P. helbyi представляет собой кистевидный микроспороклад с длинными микроспорофиллами и собраниями микроспорангиев, обращенными на абаксиальную сторону; но не совсем ясно, являются ли эти собрания повисающими или действительно смещены на абаксиальную сторону спорофилла. Спорангии P. helbyi содержат пыльцу типа Falcisporites (Retallack, 2002). По этим признакам P. helbyi напоминает мужские органы пельтаспермовых рода Townrovia (Retallack, 1981; Bomfleur et al., 2011) или користоспермовых рода Pteruchus Thomas, 1933 (Thomas, 1933; Yao et al., 1995), которые также распространены в триасе Гондваны. Возможно, P. helbyi стоит относить к одному из этих родов, но это решение может быть принято лишь после изучения типового материала. Г. Реталляк (Retallack, 2002) связывает P. helbyi с Peltaspermales на основании того, что в типовом местонахождении этот вид встречается совместно с листьями Lepidopteris callipteroides Retallack, 2002 и пельтоидами Peltaspermum townrovii Retallack, 2002, тогда как другие голосеменные в этом местонахождении отсутствуют.

Следующие два вида, описанные из Приуралья, Permotheca disparis и P. colovratica, являются очень близкими морфологически. Наугольных (2013) указал в качестве отличительного признака число спорангиев в синангии: четыре спорангия для P. colovratica и в среднем шесть–семь для P. disparis. Первое упоминание синангиев типа P. disparis сделано в работе Наугольных и Х. Керпа (Naugolnykh, Kerp, 1996), где они реконструировали растение с листьями Permocallipteris retensoria (Zalessky) Naugolnykh, 2014, женскими фруктификациями Peltaspermum Harris, 1937, дисперсными семенами Cordaicarpus sp. и пыльцевыми органами типа Permotheca. Синангии Permotheca были включены в этот комплекс на основании совместной встречаемости в нескольких местонахождениях. Также было изучено кутикулярное строение стенок спорангиев. В описании указано, что кутикула стенок тонкая, на ней сохранились контуры удлиненных, продольно ориентированых клеток с папиллами (Naugolnykh, Kerp, 1996). К сожалению, из статьи неясно, какие из образцов были использованы для изучения кутикулы. Наугольных (1998) предложил отнести синангии типа Permotheca к виду P. disparis, а позднее некоторые из этих образцов были отнесены к двум новым видам: P. bifurcata и P. colovratica (Наугольных, 2007, 2013). В рамках нового понимания видов Наугольных (2007) считает, что к P. disparis целесообразно относить только удовлетворяющие диагнозу изолированные синангии, для которых неизвестны данные о микроструктурном (эпидермально-кутикулярном) строении спорангиев и строении несущей оси. Однако ранее В.А. Красилов с соавт. (Krassilov et al., 1999) изучили эпидермально-кутикулярные признаки спорангия P. disparis, который удовлетворяет диагнозу из работы Наугольных (2007). В описании указано, что у изученных ими спорангиев стенка трехслойная, верхний слой представлен узкими веретеновидными клетками шириной 40 мкм, собранными в плавно изогнутые продольные цепочки (Krassilov et al., 1999). Вид P. colovratica был выделен, в частности, на основании изученного кутикулярного строения стенки спорангия. Согласно описанию (Наугольных, 2013), у P. colovratica эпидермис спорангия представлен длинными клетками трапециевидных очертаний 60–90 × × 20–30 мкм, которые расположены правильными рядами по спирали вокруг длинной оси спорангия, иногда с мелкими папиллами. Ребристость на поверхности спорангия существует благодаря кутиновым ребрам жесткости, между которыми помещается несколько рядов эпидермальных клеток. Стенки спорангиев васкуляризованы и у P. disparis, и у P. colovratica.

Из спорангиев P. disparis выделены пыльцевые зерна типа Vesicaspora, но необходимо отметить, что в спорангиях присутствуют как моносаккатные, так и дисаккатные пыльцевые зерна, и отнесение изученных пыльцевых зерен к роду Vesicaspora обосновано их ультраструктурой (Krassilov et al., 1999). В диагнозе P. colovratica приводится пыльца типа Falcisporites (Наугольных, 2013), хотя автор вида в описании отмечает, что пыльцу этого типа можно отнести не только к роду Falcisporites, но и к Alisporites, и к Vesicaspora. Нередко разные авторы относят одну и ту же пыльцу к Ves-

icaspora или Falcisporites. Например, Гоманьков и Мейен (1986) относят пыльцевые зерна из спорангиев P. vesicasporoides к Vesicaspora, а Б. Бальм (Balme, 1995) – к Falcisporites, несмотря на то, что Vesicaspora является протомоносаккатной пыльцой, мешок которой разделен на две лопасти, соединенные перемычками, а Falcisporites – протодисаккатной. Пыльцевые зерна Vesicaspora иногда могут выглядеть дисаккатными, если перемычки были смещены на проксимальную сторону и при уплощении пыльцевого зерна в ходе захоронения оказались не видны (Гоманьков, Мейен, 1980). Дж. Осборн и Т. Тэйлор (Osborn, Taylor, 1993) показали, что мешки пыльцевых зерен из Pteruchus–подобных спорангиев могут соединяться тонкими перемычками. По мнению Бальма (Balme, 1995), эти пыльцевые зерна относятся к Falcisporites или Alisporites. Такая неопределенность в определениях объясняется тем, что существует постепенный переход от моно- к дисаккатным зернам. Возможно, оба пыльцевых типа являются проявлениями нормальной изменчивости, либо изменчивости, вызванной уплощением пыльцевых зерен в ходе захоронения; к тому же, нам до сих пор неизвестны границы изменчивости ископаемых пыльцевых таксонов и, возможно, имеет смысл обозначать этот тип пыльцы, как тип Vesicaspora/Falcisporites. Исследования ультраструктуры могут помочь с большей уверенностью различать эти пыльцевые морфотипы. Суммируя вышесказанное, можно сделать вывод, что четких морфологических границ между P. disparis и P. colovratica нет. Это может указывать на то, что данные виды могут рассматриваться как синонимы.

P. bifurcata описан по единственному образцу из кунгурских отложений Приуралья (Наугольных, 2007). Сохранность не позволила изготовить препараты кутикул или извлечь пыльцевые зерна, но морфологически этот вид легко отличается от других видов Permotheca дихотомирующей осью. Больше ни один из видов Permotheca, для которых известно строение синангиофоров, не обладает такой архитектурой несущих осей. Также предполагается, что пучок спорангиев крепится к короткой плаценте, что также неизвестно ни для одного другого вида Permotheca (кроме, возможно, P.? musaformis, если подтвердится, что этот вид действительно относится к Permotheca, и действительно крепится с помощью плаценты). Было высказано два предположения о связи P. bifurcata с другими дисперсными органами растений. Наугольных и Керп (1996) связывали комплекс Permotheca-подобных органов с листьями пельтаспермовых типа Permocallipteris (P. retensoria), семеносными дисками типа Peltaspermum и семенами типа Cordaicarpus, опираясь на их совместные находки в нескольких местонахождениях. Позднее Наугольных (2007) на основании того же материала выделил вид P. bifurcata и предположил, что этот вид может быть связан с листьями типа Mauerites, поскольку аналогичные микроспороклады ассоциируют со Sphenobaiera Florin. К сожалению, никаких более точных утверждений насчет систематической принадлежности P. bifurcata на данный момент сделать невозможно.

Виды, для которых неизвестна систематическая принадлежность

Для видов P. sardykensis, P. deodara, P. fimbriata и P.? musaformis sp. nov. (табл. 1) связи с другими дисперсными органами ископаемых растений на данный момент неизвестны.

Вид P. sardykensis существенно отличается от других видов Permotheca тем, что представлен спорангиями, сидящими на ветвящемся спорангиофоре, в то время как остальные виды Permotheca представлены синангиями. P. sardykensis отличается также по такому признаку, как инситная пыльца, которая представлена типом Piceapollenites (предварительные данные). Ранее такой тип пыльцевых зерен не был описан для Permotheca, однако исследование инситной пыльцы на нашем материале показало, что в спорангиях P. disparis также могут встречаться пыльцевые зерна типа Piceapollenites. Таким образом, связь P. sardykensis с другими видами Permotheca пока не вполне ясна.

Permotheca deodara известен по трем образцам из кунгурских отложений Среднего Приуралья. P. deodara представляет собой микроспороклады, состоящие из ножки, расширяющейся к основанию, и расширенной фертильной части, несущей розетковидные синангии из восьми–девяти спорангиев, поверхность которых осложнена тонкой продольной ребристостью. Причем, как отмечает автор вида (Наугольных, 2007), изолированные синангии P. deodara очень сходны с синангиями P. disparis и могут быть отнесены к этому виду, если не изучено кутикулярное строение стенок спорангия. Покровы P. deodara состоят из вытянутых в продольном направлении анизогональных клеток 30–50 × 20–30 мкм (Наугольных, 2007), формирующих спирально восходящие ряды; иногда встречаются трихомные образования и смоляные ходы.

Permotheca fimbriata представляет собой тонкую несущую ось, расширяющуюся к основанию, на которой на тонких синангиофорах расположены розетковидные синангии из 14–16 продолговатых спорангиев. На адаксиальной поверхности спорангиев расположены прикрепительные рубцы. Кутикулярное строение стенки спорангия и тип содержащейся пыльцы неизвестны. Среди других видов рода P. fimbriata стоит обособленно из-за выраженных синангиофоров.

Вид P.? musaformis sp. nov. отнесен к роду Permotheca под вопросом до тех пор, пока не будет доказано, что структуры P.? musaformis sp. nov. являются микросинангиями. С родом Permotheca его объединяет общее морфологическое строение: спорангии срастаются основаниями, покрыты хорошо выраженными ребрами (как, например, у P. disparis), также присутствуют смоляные тельца. Тем не менее, в деталях морфологии P.? musaformis sp. nov. существенно отличается от остальных видов Permotheca.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род Permotheca является гетерогенным и объединяет виды, которые, вероятно, не связаны между собой родственными связями. Предлагая дополненный диагноз для рода Permotheca, мы ставили своей целью подчеркнуть сборный состав этого рода с неопределенным положением внутри Gymnospermae. Типовой вид рода P. sardykensis с ветвящимися спорангиофорами в наибольшей степени отличается от других видов рода, которые характеризуются сросшимися основаниями спорангиев. Большая часть видов также значительно отличается друг от друга. Так, единственный вид Permotheca из триаса Гондваны, P. helbyi, может принадлежать роду Townrowia или Pteruchus. Раннепермский вид P. bifurcata – единственный вид с дихотомирующей осью и плацентой, P. fimbriata отличается хорошо выраженными синангиофорами. Большая часть видов описана на крайне скудном материале, который не позволяет даже приблизительно оценить внутривидовую изменчивость. Два вида – P.? vittatinifera и P.? musaformis sp. nov. – отнесены к роду под знаком вопроса. P. disparis, вероятно, является сборным видом, а P. colovratica можно рассматривать как младший синоним P. disparis (как и, вероятно, P. deodara). Нет согласия и по палинологическим данным: из разных видов описаны пыльцевые зерна Vesicaspora/Falcisporites, Piceapollenites, Protohaploxypinus, Vittatina. Все эти типы пыльцы также значительно различаются по морфологии. Систематическая принадлежность надежно установлена лишь для некоторых видов Permotheca и, если учесть разнообразие в морфологическом строении, нельзя исключать, что некоторые виды могут относиться не к пельтаспермовым и ангаропельтидиевым, а к другим группам голосеменных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гоманьков А.В. Костоватовский флористический комплекс и проблема казанско–уржумской границы на Восточно-Европейской платформе // Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. Матер. III Всеросс. совещ., 24–28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург. СПб.: ВСЕГЕИ, 2012. С. 70–72.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства Peltaspermaceae из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 124–138.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Пельтаспермовые птеридоспермы рода Tatarina // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 116–132.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с.

Мейен С.В. Cardiolepidaceae – новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 128–138.

Мейен С.В., Гоманьков А.В. Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении // Докл. АН СССР. 1971. Т. 198. № 3. С. 676–679.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 201 с.

Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. 322 с.

Наугольных С.В. Новые мужские репродуктивные органы голосеменных Permotheca colovratica sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 91–102.

Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Недра, 1963. 745 с.

Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Разнообразие синангиев рода Permotheca в уржумских отложениях местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XIV всеросс. научная школа молодых ученых–палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2017. С. 37.

Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о флоре из казанско-уржумского местонахождения Чепаниха (Россия, Удмуртия) // Тез. X чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 23 – 27 сентября 2019). СПб.: БИН РАН, 2019. С. 54.

Balme B.E. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. № 2–4. P. 81–323.

Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N. et al. Systematics and paleoecology of a new peltaspermalean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana // Int. J. Plant Sci. 2011. V. 172. № 6. P. 807–835.

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.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V. Permotheca with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals // Palaeobotanist. 1999. V. 48. P. 19–25.

Kumaran K.P.N., Bonde S.D. Sobea indica, a new name for Bosea indica Srivastava (Fossil) // Taxon. 1991. V. 40. P. 318–319.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. 1982. № 7. P. 1–109.

Naugolnykh S.V., Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 91. № 1–4. P. 35–62.

Osborn J.M., Taylor T.N. Pollen morphology and ultrastructure of the corystospermales: permineralized in situ grains from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. V. 79. № 3–4. P. 205–219.

Retallack G.J. Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand // J. Roy. Soc. New Zealand. 1981. V. 11. № 3. P. 167–200.

Retallack G.J. Lepidopteris callipteroides, the earliest Triassic seed fern in the Sydney Basin, southeastern Australia // Alcheringa. 2002. V. 26. P. 475–599.

Thomas H.H. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1933. V. 222. P. 193–265.

Yao X., Taylor T.N., Taylor E.L. The corystosperm pollen organ Pteruchus from the Triassic of Antarctica // Amer. J. Bot. 1995. V. 82. № 4. P. 535.

Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permiennes // Изв. Акад. наук СССР. VII сер. Отд. матем. и естеств. наук. 1929. № 7. С. 677–689.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'Étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Probl. Paleontol. 1937. № 2–3. P. 37–101.

Zavialova N.E., Karasev E.V. Exine ultrastructure of in situ Protohaploxypinus from a Permian peltasperm pollen organ, Russian Platform // Rev. Palaeobot. Palynol. 2015. V. 213. P. 27–41.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–6. Морфология пыльцевых органов Permotheca sardykensis Zalessky и извлеченных из них пыльцевых зерен: 1, 2 – общий вид синангиев: 1 – обр. ПИН РАН, № 5564/6, 2 – обр. ПИН РАН, №5563/219; 3 – тонкие продольные морщинки (стрелка) на поверхности спорангиев, обр. ПИН РАН, №5563/226А; 4 – пыльцевые зерна в спорангии, обр. ПИН РАН, № 5563/226А; 5, 6 – пыльцевые зерна с редуцированными воздушными мешками (стрелка), обр. ПИН РАН, № 5563/226А; Удмуртия, местонахождения Костоваты (колл. № 5563) и Чепаниха (колл. № 5564); верхи казанского яруса.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–8. Морфология пыльцевых органов Permotheca disparis (Zalessky) Naugolnykh и извлеченных из них пыльцевых зерен: 1 – синангий в латеральном положении с разрывом вдоль ребер (стрелка), который может указывать на способ вскрывания спорангия, обр. ПИН РАН, № 5563/23; 2 – синангий в абаксиальном положении, демонстрирующий высокую изменчивость размеров спорангиев в пределах одного синангия, ПИН РАН, № 5563/74; 3, 4 – обр. ПИН РАН, № 5563/73: 3 – синангий в абаксиальном положении, 4 – прикрепительный рубец; 5 – синангий P. disparis (Zalessky) Naugolnykh, удовлетворяющий диагнозу P. colovratica Naugolnykh, обр. ПИН РАН, № 5563/20; 6 – пыльцевое зерно типа Vesicaspora Schemel, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/60; 7 – вероятно, заносное пыльцевое зерно типа Alisporites Daugherty, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/20; 8 – пыльцевые зерна типа Piceapollenites Potonie, извлеченные из обр. ПИН РАН, № 5563/77; Удмуртия, местонахождения Костоваты и Чепаниха; верхи казанского яруса.

Systematic Problems of Pollen Organs of the Genus Permotheca Zalessky from the Permian of Subangara

T. S. Foraponova[1, 2], E. V. Karasev[1, 3]

[1]*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

[2]*Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[3]*Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, 420008 Russia*

A species diversity of representatives of the genus *Permotheca* from middle Permian localities Kostovaty and Chepanikha was studied. A new species *P.*? *musaformis* sp. nov. was described. Three species were identified: *P. sardykensis*, *P. disparis*, and *P. vesicasporoides*. New data on in situ pollen were obtained. Sporangia of *P. disparis* contained *Vesicaspora* and *Piceapollenites* pollen grains. Individual *Pityosporites* pollen grains were found in sporangia of *P. vesicasporoides* apart from *Vesicaspora* pollen grains. In the light of new data, a new diagnosis is proposed for the genus *Permotheca*.

Keywords: Middle Volga region, peltasperm pteridosperms, systematics, microsynangia, pollen grains

Таблица XI

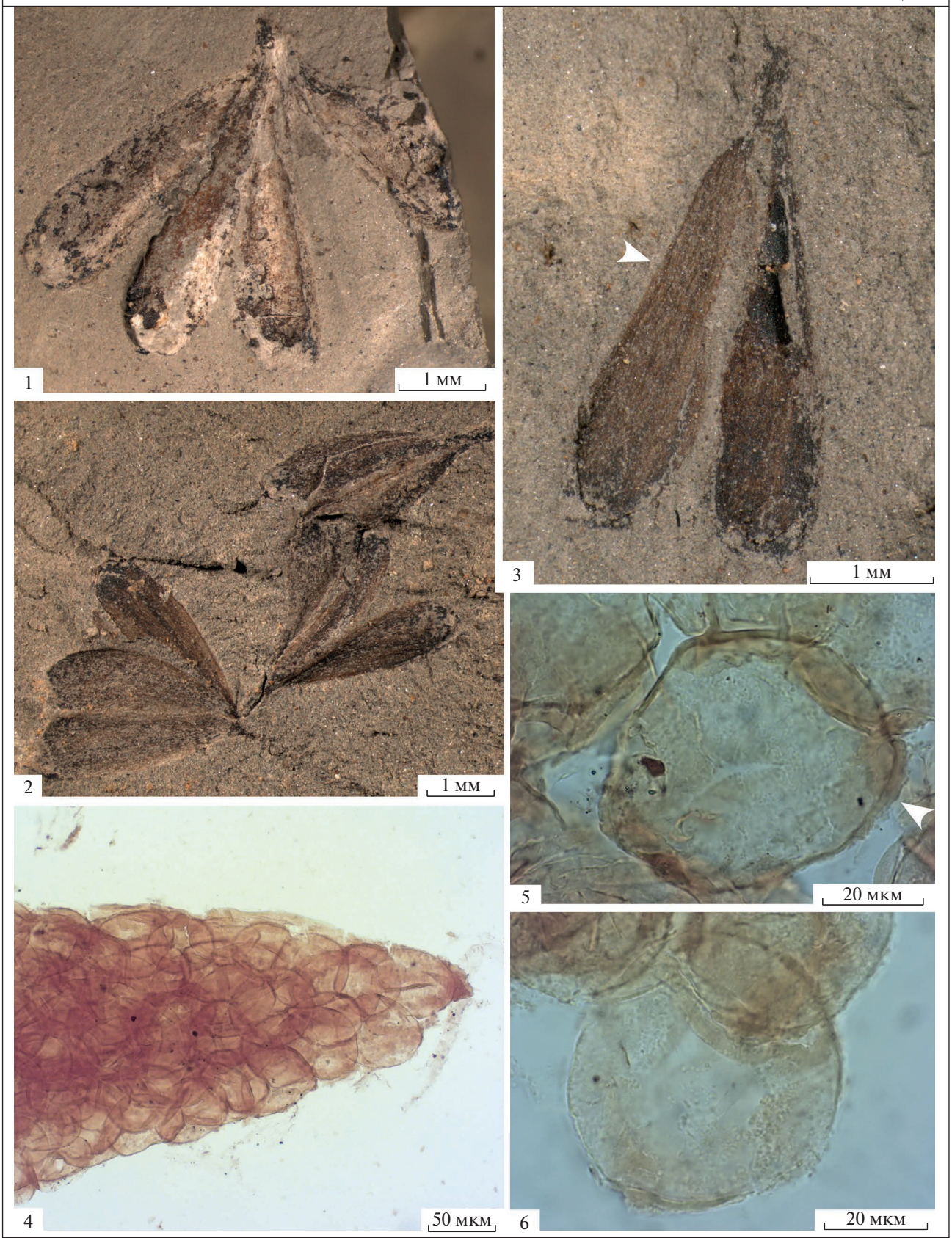
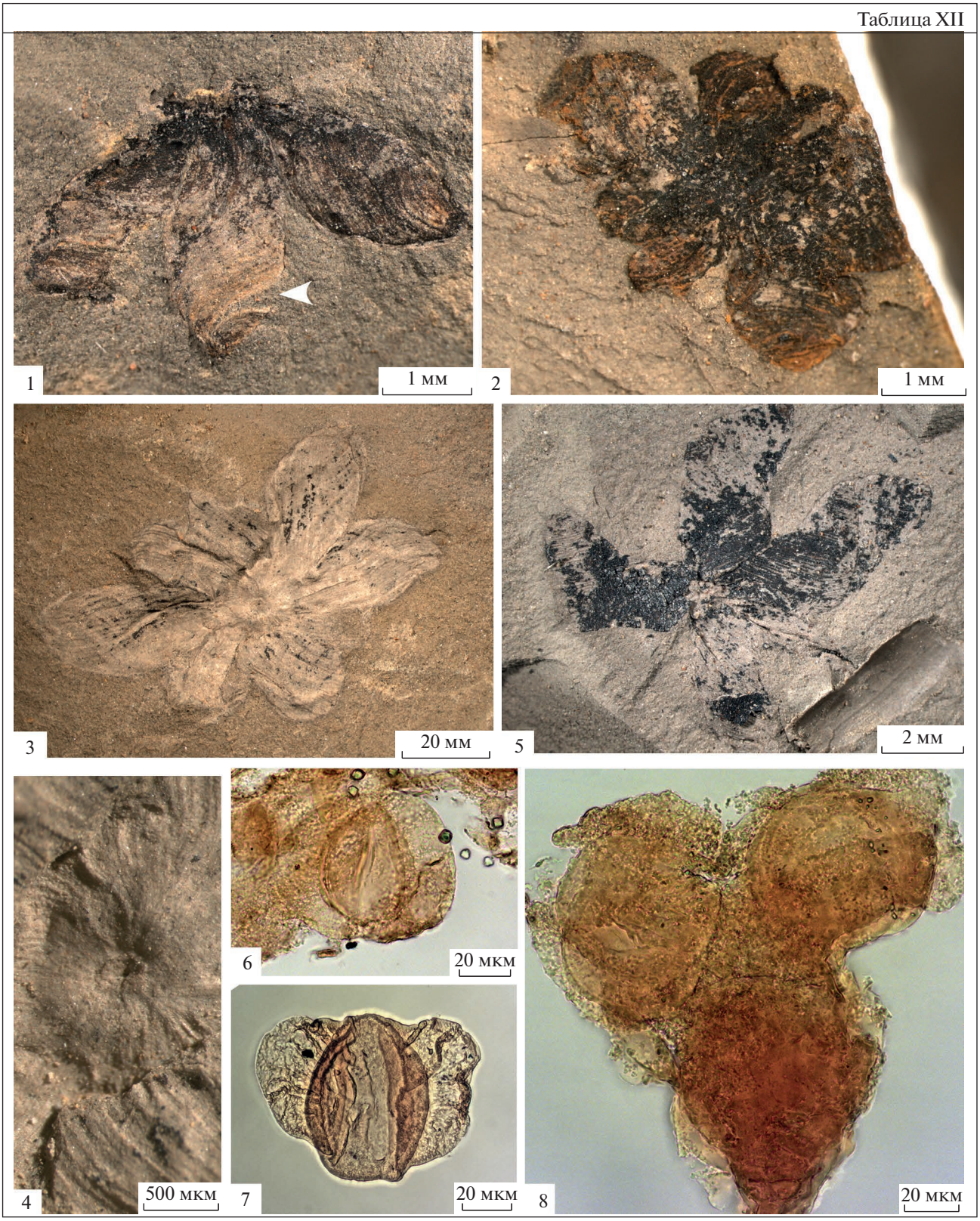



Таблица XII