

4. Bahmanpouri F., Filizola N., Ianniruberto M., Gualtieri C. A new methodology for presenting hydrodynamics data from a large river confluence // XXXVII IAHN Congress. At: Kuala Lumpur, Malaysia. – 2017. – V. 37.
5. СП 11-104-97. Инженерно-геодезические изыскания для строительства. Ч. III. Инженерно-гидрографические работы при инженерных изысканиях для строительства. – М.: Госстрой России. 2004. – 10 с.
6. Зарипов А.С., Лучников А.И. Исследование динамики разрушения берегов Камского и Воткинского водохранилищ в результате абразии по материалам аэрофотосъемки // Геориск. – 2021. – №1. – С. 58-66. – DOI: 10.25296/1997-8669-2021-15-1-58-66.
7. Лучников А.И., Ляхин Ю.С., Лепихин А.П. Опыт применения беспилотных летательных аппаратов для оценки состояния берегов поверхностных водных объектов // Водное хозяйство России: Проблемы, технологии, управление. – 2018. – № 1. – С. 37-46.
8. Косолапов А.Е., Скрипка Г.И., Беспалова Л.А., Ивлиева О.В., Филатов А.А. Исследование морфологических и морфометрических особенностей берегов Цимлянского водохранилища с использованием беспилотных летательных аппаратов и ГИС-технологий // Аридные экосистемы. – 2018. – Т. 24, № 3 (76). – С. 36-42.
9. РД 52.08.767-2012. Расход воды на водотоках. Методика измерений акустическими доплеровскими профилографами «Stream Pro» и «Rio Grande»: утв. Росгидромет, 01.08.2012. – СПб: ФГБУ «ГТИ», 2012. – 84 с.

УДК 561:551.736

DOI:10.7242/echo.2022.2.2

**ОРГАНОГРАФИЯ ГИНКГОФИТА
PSYGMOPHYLLUM EXPANSUM (BRONGNIART) SCHIMPER
ИЗ НИЖНЕЙ ПЕРМИ ПРИУРАЛЬЯ ПО МАТЕРИАЛАМ КОЛЛЕКЦИИ
КУНГУРСКОГО СТАЦИОНАРА ГОРНОГО ИНСТИТУТА УРО РАН**

С.В. Наугольных¹, Д.В. Наумкин²

¹Геологический институт РАН, г. Москва

²Горный институт УрО РАН, г. Пермь

Аннотация: В статье представлена характеристика монотопной выборки отпечатков ископаемого вида *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, собранных в местонахождении Мазуевка (Кишертский район, Пермский край). Этот вид давно известен и чрезвычайно характерен для ископаемой пермской флоры Приуралья. Тем не менее, его систематическое положение, как и органография, нуждаются в дальнейшем уточнении и описаниях на основе вновь полученных материалов. Выборка листьев, отнесенных к *Psugmophyllum expansum* и описанных в настоящей работе, представляет собой три отпечатка листьев (возможно, филлокладиев), находящихся на разных стадиях онтогенеза, два из которых размещаются на одном образце. Приводятся данные о прижизненном сочетании листьев *Psugmophyllum expansum* с другими органами гинкгофитов, описанными ранее; на этой основе выполнена графическая реконструкция. Выборка хранится в фондах музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН.

Ключевые слова: *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, гинкгофит, листовая пластинка, базальная лопасть, Мазуевка, музей карста и спелеологии.

Введение

В пермских отложениях Среднего Приуралья и соседних регионов встречаются окаменелости, которые могут служить своего рода «визитными карточками» палеонтологии Пермского края. К числу таких геолого-палеонтологических «визитных карточек» или даже пермских брендов вполне заслуженно могут быть отнесены листья рода *Psugmophyllum* Schimper emend. Saporta.

Роду *Psugmophyllum* посвящена весьма обширная палеоботаническая литература [1-16]. В этих работах подробно рассмотрены вопросы, касающиеся номенклатуры родового названия *Psugmophyllum* [8], истории изучения *Psugmophyllum* и близких родов

[13], палеофитогеографического и стратиграфического распространения псигмофиллоидов [11; 12], а также приведены изображения листьев псигмофилоидов различных морфологических типов.

Однако, несмотря на то, что род *Psygtophyllum* подробно изучается уже более 150 лет, по-прежнему сохраняют актуальность вопросы, связанные с определением систематического положения и органографии этого растения.

Настоящая статья посвящена описанию листьев вида *Psygtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, сохранившихся на двух образцах, хранящихся в Музее карста и спелеологии Кунгурского стационара-лаборатории Горного института Уральского отделения Российской академии наук (г. Кунгур, Пермский край). Помимо анализа морфологии этих растительных остатков, авторы излагают свои представления о систематическом положении *Psygtophyllum expansum* и об особенностях органографии листьев этого вида.

Материал

В распоряжении авторов находятся три экземпляра листьев (два из них сохранились на одном образце, и один – на другом), отнесенных к виду *Psygtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper. Все три листа сохранились практически полностью, но отражают разные онтогенетические стадии развития листовой пластинки (подробнее см. ниже). Изученные образцы хранятся в Музее карста и спелеологии Горного института УрО РАН под номерами основного фонда музея: МКС ОФ 244/35 (рис. 1 В, D; рис. 3) и МКС ОФ 244/36 (рис. 1 А, С; рис. 2, А–D). Оба образца происходят из местонахождения Мазуевка (Кишертский район Пермского края; подробнее см.: [17]). Стратиграфически изученные отложения относятся к кошелевской свите иренского горизонта кунурского яруса нижнего отдела пермской системы.

Методика и терминология

Как это часто бывает в геолого-палеонтологической практике, один из образцов (экз. № МКС ОФ 244/35; рис. 1 В, D; рис. 3), находящихся в распоряжении авторов, нуждался в дополнительном препарировании. Одна из лопастей листа, расположенная справа (по положению на рис. 1 В, отмечена красными стрелками), была закрыта породой и, таким образом, не была доступна для наблюдения. Для аккуратного освобождения этой лопасти из-под перекрывающей ее породы, был использован небольшой молоток весом 100 г. на длинной ручке длиной 24,5 см и маленькое зубило с плоским и острым клевцом. После серии точных ударов по предполагаемому периметру скрытой в породе лопасти, она была открыта и таким образом позволила составить более полное представление о морфологии этого экземпляра.

Несмотря на высокую вероятность того, что листоподобные органы *Psygtophyllum expansum* являются не листьями в полном смысле этого слова, а филлокладиями (подробнее см.: [18; 19]), для удобства изложения они везде по тексту именуются листьями.

Палеоботанические наблюдения

Настоящее исследование посвящено подробной характеристике трех экземпляров листьев *Psygtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper (см. Введение), но в общей сложности на двух образцах из местонахождения Мазуевка сохранились пять отпечатков листьев (четыре листа и несколько фрагментов – на образце МКС ОФ 244/36; один лист – на образце МКС ОФ 244/35). Все эти листья вполне уве-

ренно отнесены к виду *Psygmothallum expansum*. При этом они представляют собой разные онтогенетические стадии развития листовой пластинки. Поскольку все листья происходят из одного и того же местонахождения и с одного и того же стратиграфического уровня, все они могут рассматриваться в качестве монотопной выборки (о термине см.: [20]).

Наиболее молодой лист в изученной выборке (рис. 1 С; рис. 2 А) имеет отчетливо двулопастное (билобатное) строение. В нижней части листа с обеих сторон видны слабо обособленные базальные лопасти, присутствие которых характерно для всех представителей рода *Psygmothallum* в целом [8]. Лист сохранился практически полностью, за исключением самого основания. Края верхней части листа слабо-волнистые. Очевидно, что по мере развития листа базальные лопасти становились все более обособленными от остальной листовой пластинки, а волнистость края верхней части листа преобразовывалась в лопастность. Длина листа равна 7,5 см, ширина – 4,5 см. Из основания листа в листовую пластинку входят две хорошо развитые базальные жилки, от которых путем повторного дихотомирования под очень острым углом отходят веерообразно расходящиеся боковые жилки. Осевой синус рассечения листовой пластинки очень неглубокий, поэтому, несмотря на билобатность, лист выглядит цельнокрайним.

Второй экземпляр листа *Psygmothallum expansum* из имеющейся коллекции, сохранившийся на той же поверхности напластования, что и описанный выше ювенильный лист, представляет собой следующую фазу развития листовой пластинки.

Этот экземпляр сохранился практически полностью, за исключением утраченных небольших участков и апикальной части левого (по положению на рис. 1 А и рис. 2 D) сегмента листа. Этот лист существенно крупнее предыдущего. Длина листа – 15 см, наблюдаемая ширина листа – 10 см, но у целого листа ширина должна была быть несколько больше. Исходя из аппроксимации общих пропорций листа, ширина целого листа должна была составлять около 13 см.

Этот лист также билобатный, но с хорошо выраженным и глубоким синусом рассечения, который доходит до места осевой дихотомии основного проводящего пучка и деления листовой пластинки на две главные лопасти (два главных сегмента). В основании листа наблюдаются две хорошо развитые базальные лопасти, которые, тем не менее, еще связаны с основной листовой пластинкой постепенным переходом («крылением рахиса»). Внешние (относительно основного проводящего пучка) края листовой пластинки несут хорошо развитые лопасти, края которых, в свою очередь, осложнены волнистостью. Отдельно следует отметить обособление боковых жилок в пучки с осевой жилкой, придающие жилкованию в боковых зонах листовой пластинки неясно-перистый характер.

На той же поверхности напластования сохранилось еще два листа, без особых сомнений отнесенные к тому же виду (рис. 2 В, С), а также другие фрагменты листьев псигмофиллоидной морфологии. Один из упомянутых выше листьев (рис. 1 В) скорее всего представляет собой апикальную часть относительно крупного листа. Вторым (рис. 2 С) – это базальная лопасть, оторванная от черешка хорошо развитого («геронтического») листа.

Лист, сохранившийся на образце № МКС ОФ 244/35 (рис. 1 В, D; рис. 3), может быть интерпретирован как относящийся к «взрослой» фазе развития листовой пластинки *Psygmothallum expansum*. У этого листа наблюдается хорошо развитая (левая по положению на рис. 1 В, D и рис. 3) базальная лопасть. Длина листа равна 13 см, ширина – 13 см.

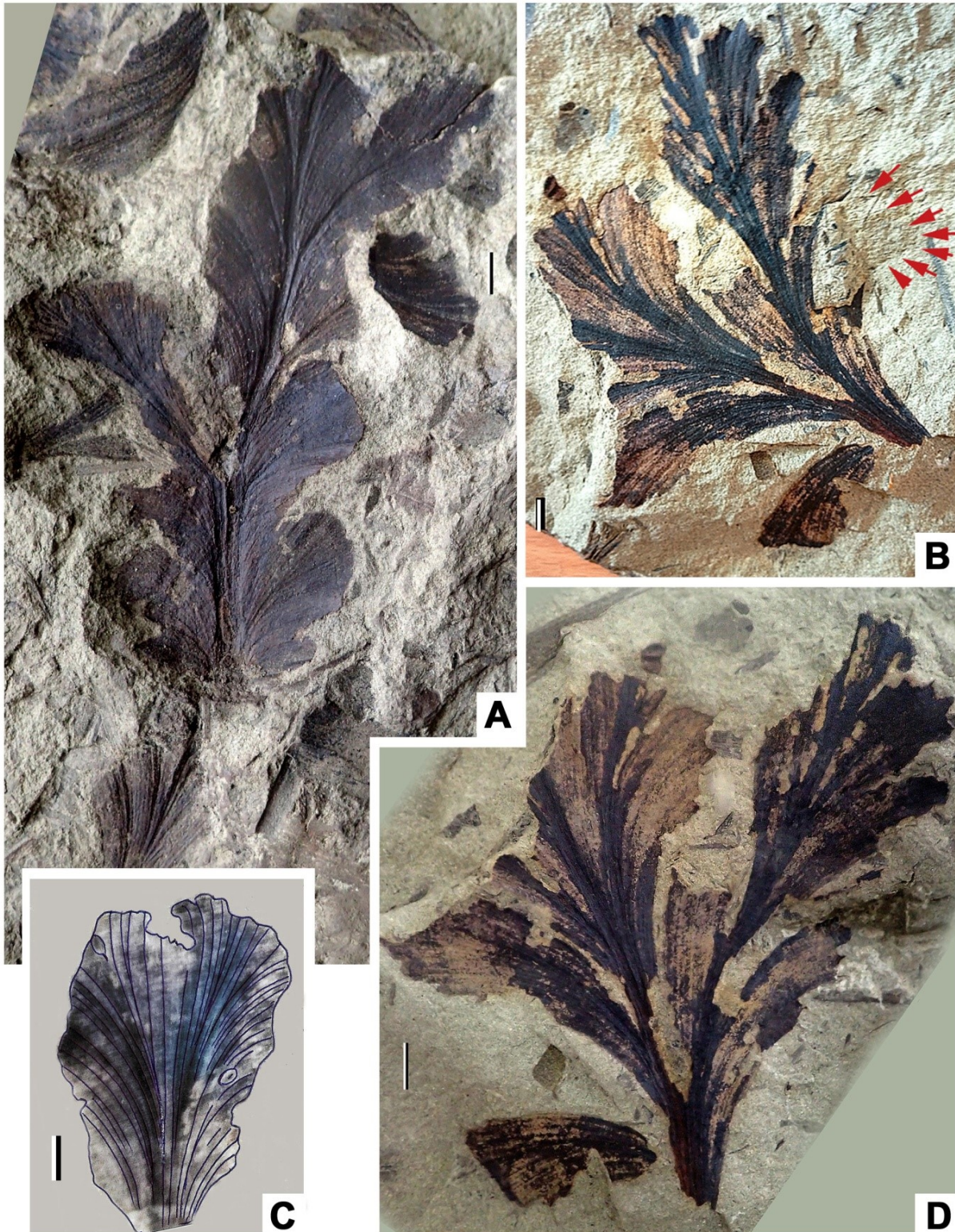


Рис. 1. *Psygtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, экземпляры МКС ОФ 244/35 (B, D) и МКС ОФ 244/36 (A, C)
A – хорошо развитый лист с обособленными базальными лопастями; B – развитый лист до препарирования (красными стрелками показано место, нуждавшееся в препарации);
C – прорисовка ювенильного листа по методике line-tracing; D – развитый лист после препарации, с полностью освобожденной от породы боковой лопастью.

Местонахождение Мазуевка. Длина масштабной линейки 1 см.

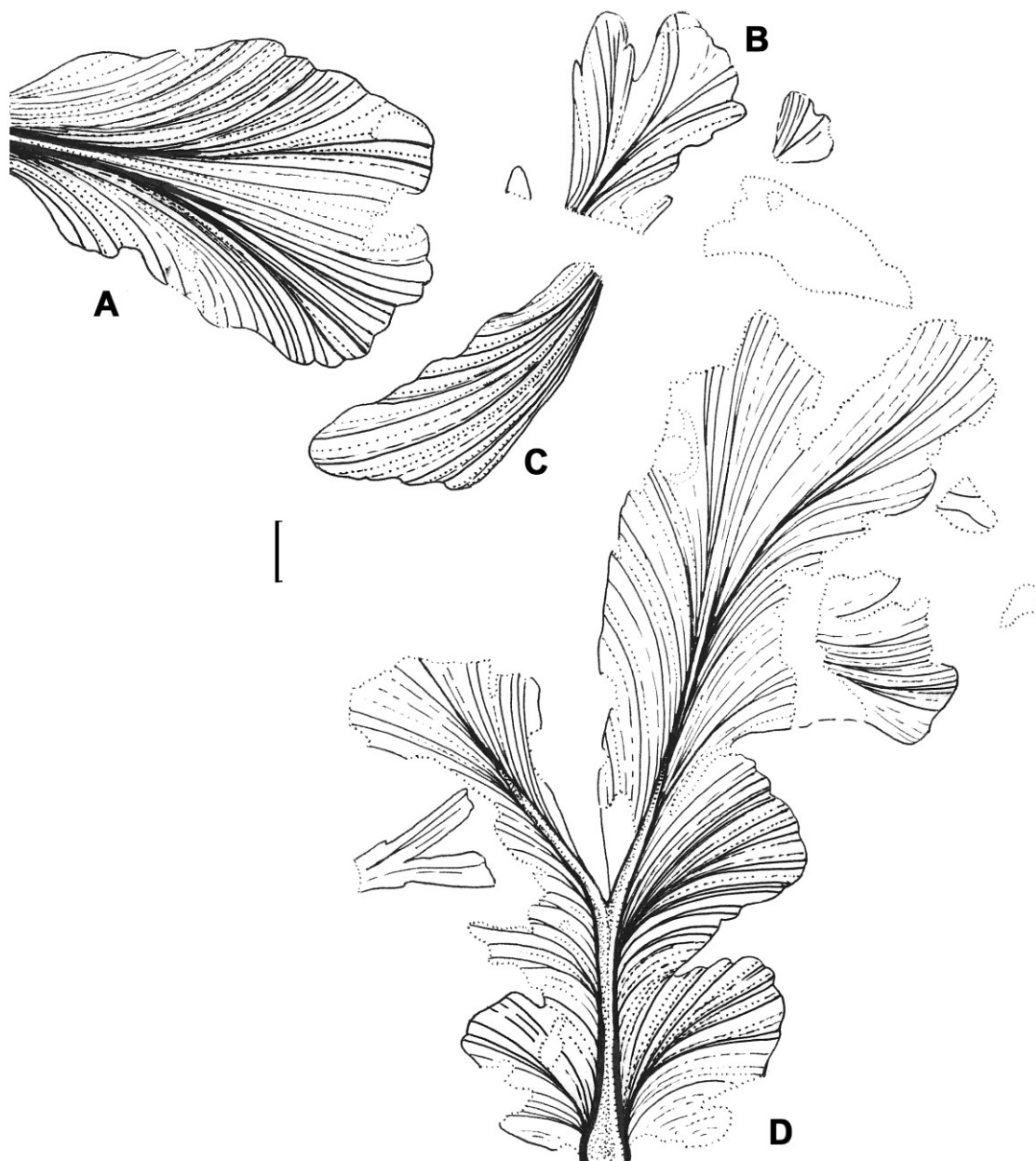


Рис. 2. *Psygmaophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, Экземпляр МКС ОФ 244/36.

Местонахождение Мазуевка. Длина масштабной линейки 1 см

Все три хорошо сохранившихся листа из имеющейся коллекции могут быть выстроены в условную онтогенетическую/морфогенетическую последовательность: ювенильный относительно слаборазвитый лист (рис. 1 С; рис. 2 А), более хорошо развитый лист с глубоким синусом расщепления и отчетливо выраженными базальными лопастями (рис. 1 А; рис. 2 D) и очень хорошо развитый «взрослый» лист с базальными лопастями, хорошо обособленными от остальной листовой пластинки (рис. 1 В, D; рис. 3). При этом важно помнить, что линейные размеры листьев прямо зависели от факторов увлажненности и освещенности, поэтому листья, находившиеся в менее благоприятных условиях, могли иметь меньшие размеры по сравнению с более молодыми листьями, находившимися в благоприятных условиях. Именно этим эффектом можно объяснить близкие размеры листьев из имеющейся выборки, относящиеся ко второй (рис. 1 А; рис. 2 D) и третьей (рис. 1 В, D; рис. 3) фазам онтогенетического развития.

Замечания о систематическом положении***Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper**

Как уже было кратко отмечено во Введении, систематическое положение вида *Psugmophyllum expansum*, как и рода *Psugmophyllum* в целом, оставалось весьма неопределенным. В разное время и разными исследователями *Psugmophyllum expansum* относился к пальмам, папоротникам, гинкговым, пельтаспермовым птеридоспермам, глоссоптеридам, а также к голосеменным неопределенного систематического положения (подробнее об истории вопроса см.: [21]). Эта неопределенность была обусловлена в первую очередь тем, что не были известны органы размножения этого растения, а также не было никаких данных об эпидермально-кутикулярном строении листьев *Psugmophyllum expansum*.

Благодаря находке в местонахождении Чекарда-1 листьев *P. expansum* хорошей сохранности, с морфологией, исключаяющую какую-либо иную трактовку их таксономической атрибуции, с хорошо сохранившимися фитолеймами, пригодными для мацерации, эпидермально-кутикулярное строение листьев *P. expansum* удалось выяснить во всех деталях [21]. Несмотря на ряд общих признаков с кутикулами других пермских голосеменных, это строение оказалось довольно своеобразным и не позволило однозначно установить таксономическое положение вида *P. expansum*.



Рис. 3. *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, Экземпляр МКС ОФ 244/35.

Местонахождение Мазуевка. Длина масштабной линейки 1 см

Однако в результате многолетних исследований пермских флор Приуралья по решению проблемы установления возможных прижизненных связей листьев *P. expansum* и других органов, принадлежавших тому же материнскому растению, а также по установлению систематического положения этого растения, удалось очень существенно продвинуться вперед. Наблюдения повторных ассоциаций разных растительных остатков, встречающихся в отложениях артинского и кунгурского ярусов Приуралья, позволили предположить, что растению с листьями *P. expansum* принадлежали семенные органы *Cheirocladus longicheirus* Naug., семена *Ovalocarpus ovoides* Naug. и мужские микроспорангиатные органы *Permotheca* spp., причем связь семян *Ovalocarpus ovoides* и семенных органов *Cheirocladus longicheirus* [14], а также связь листьев *Psymtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper var. *cuneatum* Naug. и микроспорангиатных органов *Permotheca colovratika* Naug. [22] была доказана находками этих органов, сохранившихся в естественном прикреплении друг к другу. На основе этих данных предложена реконструкция фертильного побега гинкгофита с листьями *Psymtophyllum expansum* (рис. 4).



Рис. 4. Реконструкция фертильного побега с листьями *Psymtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, семенными органами *Cheirocladus longicheirus* Naug. и семенами *Ovalocarpus ovoides* Naug. Приуралья, ранняя пермь. Длина масштабной линейки – 1 см

Благодарности

Работа выполнена в рамках Госзадания Геологического института РАН. Авторы выражают искреннюю признательность К.А. Добрянских (г. Пермь, некоммерческое партнерство «Пермский период») за образцы, переданные в Музей карста и спелеологии, использованные в настоящей работе.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Brongniart A. Végétaux // Murchison R.I., Verneuil E., Keyserling A. Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. – London, Paris: John Murray. – 1845. – Т.2. – Р. 5-13.
2. Schimper W.P. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. – Paris, 1870. – Т.2. – Р. 523-968.
3. Schmalhausen J. Die Pflanzenreste der artinskien und permischen Ablagerungen im Osten des Europäischen Russlands // Mem. du Comité géologique. – 1887. – V. II, № 4. – 42 p.
4. Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды: атлас из 46 табл. фототипий... – Л.: Геологич. Комитет, 1927. – 52 с. – (Тр. Геологич. Комитета. Новая серия. Вып. 176).
5. Zalesky M.D. Observations sur de nouveaux spécimens du *Psygtophyllum expansum* Brongniart et sur une nouvelle plante fossile *Idelopteris elegans* n. g. et sp. // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-math. ser. – 1929. – Т. 7. № 8. – Р. 717-727.
6. Zalesky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. – 1937. – V. 2-3. – Р. 37-101.
7. Zalesky M.D. Végétaux Permians du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. – 1939. – V. 5. – Р. 329-374.
8. Бурого В.И. К морфологии листа рода *Psygtophyllum* // Палеонтологический журнал. – 1982. – № 2. – С. 128-136.
9. Владимирович В.П. Высшие растения. Telomophyta // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. – Л.: Недра, 1986. – С. 32-38. – (Тр. ВСЕГЕИ, Т. 331).
10. Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 176 с.: ил.
11. Yao Z.-Q. Psygtophylloids of the Cathasia flora // Acta Paleontologica Sinica. – 1989. – V. 28, № 2. – Р. 171-191.
12. Wang Z.-Q. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Palaeontology. – 1996. – V. 39, Part 1. – Р. 189-217.
13. Naugolnykh S.V. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the Early evolution of the Ginkgoales // Paleontological journal. – 2007. – V. 41, № 8. – Р. 109-153.
14. Naugolnykh S.V. Permian ginkgophytes of Angaraland // Transformative Palaeobotany. – Elsevier Science publishers, 2018. – Р. 127-143.
15. Наугольных С.В. Экология и палеоэкология – решение задач геомониторинга на примере Красноуфимска (Свердловская область) // Социально-экологические технологии. – 2018. – № 1. – С. 38-64.
16. Наугольных С.В., Линкевич В.В. Флора артинского яруса (нижняя пермь) стратотипического региона (Средний Урал) // Социально-экологические технологии. – 2020. – Т. 10, № 2. – С. 133-150.
17. Naugolnykh S.V. Lower Permian (Kungurian) flora of the Mazuevka locality (Perm region, Urals, Russia): taxonomic composition, taphonomy, and paleoecology // The Carboniferous-Permian Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science. – 2013. – Bul. 60. – Р. 274-285.
18. Мейен С.В. Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987. – 403 с.: ил.
19. Наугольных С.В. Новый вид рода *Psygtophyllum* Schimper из нижней перми Урала // Палеонтологический журнал. – 2012. – № 2. – С. 98-107.
20. Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 183 с. – (Тр./ АН СССР. Геол. ин-т, Вып. 150).
21. Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. – М.: ГЕОС, 1998. – 201 с. – (Тр. ГИН РАН; Вып. 509).
22. Наугольных С.В. Новые мужские репродуктивные органы голосеменных *Permotheca colovratika* sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 91-102.