

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-4-20-39

## С.В. Наугольных

Геологический институт РАН,  
119017 г. Москва, Российская Федерация

# Новые данные о пельтаспермовых птеридоспермах Ангариды в палеоэкологическом и таксономическом контексте<sup>1</sup>

Статья посвящена морфологическим особенностям вида *Peltaspermum morovii* Naug., относящегося к пельтаспермовым птеридоспермам, полностью вымершей группе ископаемых голосеменных, возможно, близкородственной непосредственным предкам цветковых растений. Изученный материал происходит из ряда местонахождений растительных остатков пермского возраста, расположенных в Приуралье и Поволжье. Важной морфологической особенностью семенных дисков (пельтоидов) *P. morovii* было наличие длинных лопастивидных выростов, располагавшихся по краю семенных дисков. Высказано

<sup>1</sup> Автор выражает искреннюю и глубокую признательность коллегам из Казанского (Приволжского) федерального университета В.В. Силантьеву, Г.В. Сонину и Р.Д. Петровой за возможность ознакомиться с палеоботанической коллекцией, хранящейся в Геологическом музее им. А.А. Штуkenберга (г. Казань) и, в особенности, за демонстрацию листьев каллиптерид *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug. и ассоциативно связанных с ними семенных органов из местонахождения Тарловка; А.С. Бакаеву (Палеонтологический институт РАН, г. Москва) за предоставленный экземпляр собрания пельтоидов *Peltaspermum morovii* (экз. ГИН 4851/336) из местонахождения Бураново (Удмуртия); С.К. Пухонто (Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, г. Москва) за образец *Peltaspermum* sp. (экз. ГИН 4851/246) из среднепермских отложений Печорского угольного бассейна (бассейн р. Адзвы); О.В. Абросимовой (г. Красноуфимск) за возможность ознакомиться с образцом *Peltaspermum* sp. из местонахождения Александровское; В.В. Линкевичу (Андреапольский краеведческий музей) за предоставленный для изучения фрагмент вайи *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naug. из местонахождения Рахмангулово.

Настоящее исследование выполнено в рамках проекта РФФИ № 18-04-00322 и темы госзадания Геологического института РАН № 0135-2019-0044 «Фитостратиграфия, палеофлористика, кризисные события кайнозоя, мезозоя и палеозоя различных регионов Евразии, палеоклиматические, палеофитоценоотические и палеофитогеографические реконструкции». Работа подготовлена за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

предположение о том, что эти лопастевидные выросты были подогнуты под край семеносного диска для защиты семязачатков до их созревания. Приведены аргументы в пользу энтомофильного опыления семязачатков наиболее высокоорганизованных пельтаспермовых, к которым может быть причислен и вид *Peltaspermum morovii*. В статье дана подробная информация о географическом и стратиграфическом положении местонахождений изученных растительных остатков, а также приведены сведения о листьях каллиптеридной морфологии, возможно, принадлежавших растениям с женскими фруктификациями *P. morovii*.

**Ключевые слова:** пермский период, пельтаспермовые, птеридоспермы, голосеменные, *Peltaspermum*, семеносные органы, насекомоопыление, энтомофилия.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Наугольных С.В. Новые данные о пельтаспермовых птеридоспермах Ангариды в палеоэкологическом и таксономическом контексте // Социально-экологические технологии. 2018. № 4. С. 21–39.

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-4-20-39

**S.V. Naugolnykh**Geological Institute, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, 119017, Russian Federation

## New data on the peltaspermeous pteridosperms of Angaraland in paleoecological and taxonomical aspects<sup>2</sup>

The paper deals with the morphological peculiarities of the species *Peltaspermum morovii* Naug., which is attributed to the peltaspermeous pteridosperms, the completely extinct group of fossil gymnosperms probably closely related to ancestors of the flowering plants (angiosperms, or anthophytes). The material studied is originated from several localities of the fossil plants of Permian age, disposed in the Cis-Urals and the Volga River basin. One of the most important morphological features of the species *P. morovii* was a presence of the long lobe-like outgrowths located on the seed-bearing disc margins. Most probably these lobe-like outgrowths were turned downwards the peltoid adaxial surface for partial covering and protecting of the undeveloped young ovules before their maturing.

<sup>2</sup>The author expresses his sincere and deep gratitude to the colleagues V.V. Silantiev, G.V. Sonin, and R.D. Petrova from Kazan State University for providing access to the palaeobotanical collection, which is kept at the Geological Museum named after A.A. Stuckenberg (Kazan), and especially for demonstration of the callipterid foliage of *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug. and the seed-bearing organs associated with them from the Tarlovka locality; to A.S. Bakaev (Paleontological Institute of RAS, Moscow) for the provided specimen of the compound aggregation of the peltoids *Peltaspermum morovii* Naug. (spec. GIN 4851/336) from the locality Buranovo (Republic of Udmurtia); to S.K. Pukhonto (State Geological Museum named after V.I. Vernadsky, Moscow) for the specimen of *Peltaspermum* sp. (spec. GIN 4851/246) from the Middle Permian deposits of the Pechora coal basin (the River Adzva basin); to O.V. Abrosimova (Krasnoufimsk) for providing access to the specimen of *Peltaspermum* sp. from the Aleksandrovskoe locality; to V.V. Linkevich (Regional Museum of the City of Andreapol) for providing a fragment of the frond of *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naug. from the locality of Rakhmangulovo for the present study

The present research was fulfilled in a framework of the RFBR project No. 18-04-00322 and the theme of the State Program of the Geological Institute of RAS No. 0135-2019-0044 “Phytostratigraphy, palaeofloristics, and crisis events of Cenozoic, Mesozoic, and Palaeozoic of Eurasia; palaeoclimatic, palaeophytocoenotic, and palaeophytogeographic reconstructions”. The work was supported by the Russian Government Program for Competitive Growth of Kazan Federal University among World’s Leading Scientific and Education Centers.

Some arguments for entomophily of the evolutionary advanced peltaspermateous pteridosperms, to which the species *Peltaspermum morovii* can be assigned, are given. Detailed information about geographical and stratigraphical position of the localities cited is given as well. The leaves of callipterid morphology, which probably belonged to the same parent plants produced female fructifications of *P. morovii* are discussed.

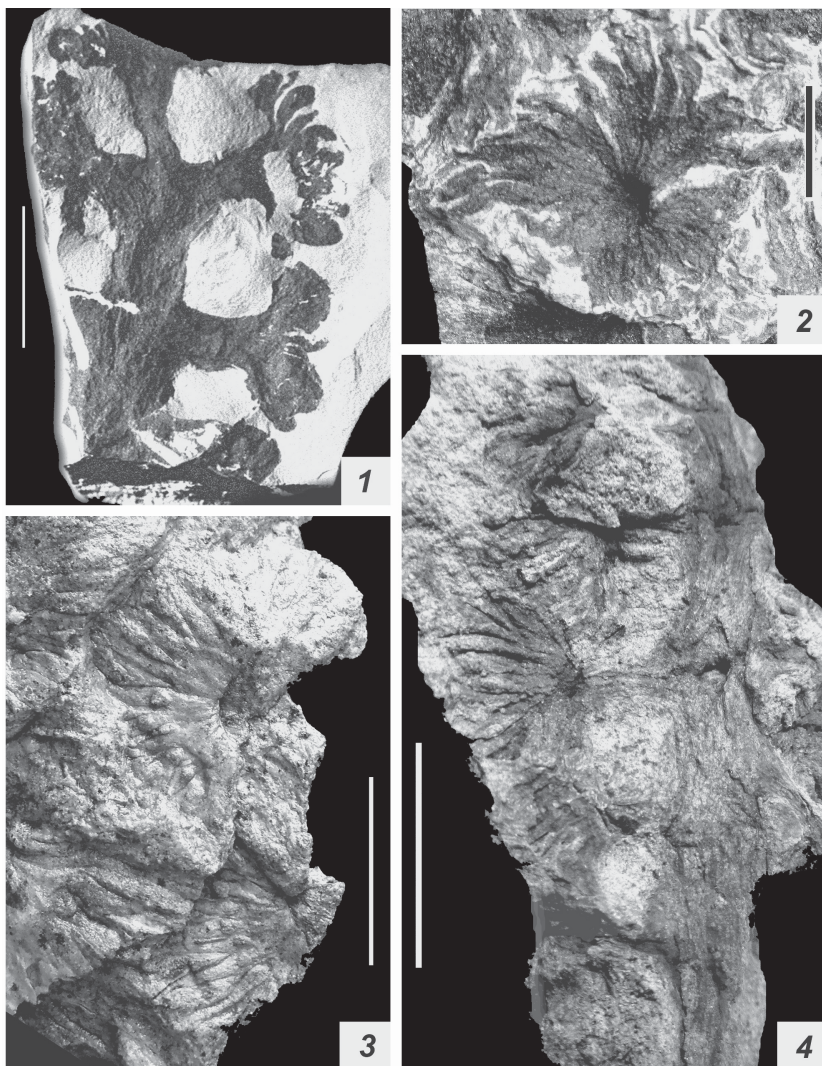
**Key words:** Permian, peltasperms, pteridosperms, gymnosperms, *Peltaspermum*, seed-bearing organs, entomophily.

CITATION: Naugolnykh S.V. New data on the peltaspermateous pteridosperms of Angaraland in paleoecological and taxonomical aspects. *Socialno-ecologicheskie tehnologii*. 2018. № 3. Pp. 21–39.

Еще несколько десятилетий назад пельтаспермовые птеридоспермы s. l. (порядок Peltaspermales) были известны, в основном, узким специалистам – палеоботаникам, занимающимся позднепалеозойскими и раннемезозойским флорами. Однако сейчас эта полностью вымершая группа голосеменных растений активно обсуждается в обширной литературе, посвященной различным аспектам эволюции растительного мира [DiMichele et al., 2005; Цимбал, 2010; Bomfleur et al., 2011; Naugolnykh, 2012, 2014]. Связано это, в основном, с тем, что именно пельтаспермовые, возможно, вместе с близкими им користоспермовыми (порядок Corystospermales или Umkomasiales), были близки предкам кейтониевых (порядок Caytoniales), которые, в свою очередь, претендуют на роль вероятных предков покрытосеменных растений (обсуждение этого вопроса см. [Hirmer, 1937; Thomas, 1938; Anderson, Anderson, 1997; Taylor, Taylor, 2009]). Исключительно большое значение покрытосеменных растений для экономики и экологического благополучия человечества настолько очевидно, что это утверждение не нуждается в каких-либо доказательствах или примерах.

Новый материал хорошей сохранности, появившийся в распоряжении автора (рис. 1–4), позволил дополнить представления о пермских пельтаспермовых в широком таксономическом и палеоэкологическом контексте. Новые данные получены о строении мегастробилов пельтаспермовых, о морфологии семенных дисков или пельтоидов (далее эти понятия используются как синонимичные, поскольку степень развития ножки пельтоида не может рассматриваться как важный дискриминирующий морфологический признак, который должен быть отражен терминологически).





**Рис. 1.** Женские фруктификации пельтаспермовых из пермских отложений Ангариды:

1 – *Peltaspermum* sp.; мегастробил с пельтоидами, сохранившимися в прикреплении к оси стробила; местонахождение Адзъя; коллекция ГИН РАН;  
 2 – *P. morovii* Naug., строение семеносного диска с длинными краевыми лопастями; местонахождение Тарловка; коллекция Геологического музея им. А.А. Штуkenберга (КФУ, г. Казань);

Характеристика вида *Peltaspermum morovii* Naugolnykh, подробно рассматриваемого в статье, существенно расширена по сравнению с протологом за счет описания нового материала исключительно хорошей сохранности. В заключительной части статьи приведены представления автора о возможной энтомофильности наиболее высоко организованных представителей рода *Peltaspermum*.

## Материал

Материал, положенный в основу настоящей статьи, происходит из нескольких местонахождений растительных остатков пермского возраста, расположенных в Приуралье и Поволжье. Ниже приведен список местонахождений, цитируемых в настоящей работе, с точной географической и стратиграфической привязкой.

### Нижняя пермь, кунгурский ярус

*Александровское.* Свердловская область, Красноуфимский район, крутой северный борт дорожной выемки по левому берегу р. Зюрья рядом с плотиной. Разрез представляет собой частично срезанную дорожными работами цокольную террасу р. Зюрья.

---

3 – *Peltaspermum morovii* Naug., голотип 2975 ИЭВБ, фрагмент мегастробила; хорошо видны семенные диски с семенными рубцами и длинными краевыми лопастями; в настоящее время голотип хранится в коллекции ГИН РАН;  
4 – *P. morovii* Naug., представительный фрагмент мегастробила с пельтоидами, сохранившимися в прикреплении к оси стробила; местонахождение Бураново; коллекция ГИН.  
Длина масштабной линейки – 1 см.

**Fig. 1.** Female peltaspermalean fructifications from the Permian deposits of Angaraland:

- 1 – *Peltaspermum* sp.; a megastobole with the peltoids preserved in attachment to the strobile axis; the locality Adzva; collection GIN RAS;
- 2 – *P. morovii* Naug., structure of the seed-bearing disc with the long marginal lobes; the locality Tarlovka; collection of the Geological Museum named after A.A. Stuckenberg (KFU, Kazan);
- 3 – *P. morovii* Naug., holotype 2975 IEVB, a fragment of the megastobole; the seed-bearing discs with the seed scars and long marginal lobes; now the holotype is kept at the GIN RAS collection;
- 4 – *P. morovii* Naug., a representative fragment of the megastobole with the peltoids preserved in attachment to the strobile axis; the locality Buranovo; the GIN RAS collection.

Length of the scale is 1 cm.

Разрез сложен песчано-глинистыми отложениями характерного серовато-желтого цвета, иногда с оранжевым оттенком, относящимися к кошелевской свите иренского горизонта кунгурского яруса. Наблюдается пачка переслаивания темно-серых алевролитов и аргиллитов (аргиллиты преобладают в верхней части разреза) с растительными остатками, а также песчаников, преобладающих в нижней части разреза. Песчаники полимиктовые, от серовато-желтых и серовато-оранжевых до зеленовато-серых, тонко- и среднезернистые, с элементами косой слоистости.

*Рахмангулово.* Свердловская область, Красноуфимский район, с. Рахмангулово, левый берег р. Уфы, карьер на южной окраине с. Рахмангулово.

Точное стратиграфическое положение местонахождения Рахмангулово пока нельзя считать твердо установленным. По мнению автора, обнажающиеся здесь песчано-глинистые отложения относятся к сабанаковской свите филипповского горизонта кунгурского яруса. Они залегают с падением в западном направлении до тектонического разлома, идущего в меридиональном направлении по линии Александровское–Криулино–Сарана. В восточном направлении в районе с. Бардым отложения сабанаковской свиты сменяются нижележащими карбонатными отложениями крыловской свиты, сразу же под которыми залегают отложения песчано-глинистых пород габдрашитовской свиты, обнажающиеся в районе пос. Арти и далее к югу. К габдрашитовской свите относятся и жерновые песчаники горы Кашкабаш Артинского городского округа, где находится исторический стратотип артинского яруса в понимании этого яруса А.П. Карпинским. Подробнее о палеоботанической характеристике местонахождений Александровское и Рахмангулово см. [Наугольных, 2016].

Средняя пермь, вордский ярус  
(казанский ярус  
по Российской стратиграфической номенклатуре)

*Бураново.* Обнажения песчаников в районе с. Бураново (с. Брангурт, удм.), Малопургинского района Республики Удмуртия. Судя по встреченным вместе с семеносными органами листьям каллиптерид *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug., а также исходя из возраста местонахождения Сокол [Бакаев, 2014], расположенного в 30 км к северу от Бураново, но относящегося к той же седиментационной формации, местонахождение Бураново относится к вордскому (казанскому) ярусу среднего отдела пермской системы.

*Адзьва.* Среднее течение р. Адзьва, обнажение № 1027-А, ФЛ-679; Республика Коми. Судя по другим палеоботаническим материалам из этого региона (подробнее см. [Пухонто, Фефилова, 1983]), вмещающие отложения относятся к вордскому (казанскому) ярусу среднего отдела пермской системы.

*Тарловка.* Местонахождение расположено по правому берегу р. Камы выше по течению от пристани «Тарловка» (Елабужский район, Республика Татарстан). Тарловский разрез представлен пачкой переслаивания песчаников и алевролитов, относящихся к вордскому (казанскому) ярусу среднего отдела пермской системы [Есаулова, 1986; Цимбал, 2012].

Образец практически полностью сохранившегося мегастробила из местонахождения Тарловка (№ ГМ КФУ КП 1044/П 503; 455), изображенный в настоящей работе (рис. 1, 2; 2, 3, 4), первоначально был помещен в коллекцию Геологического музея им. А.А. Штукенберга (Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Республика Татарстан) как *Timanostrobus muravievii* S. Meuyen, но автор не согласен с этим определением. По моему мнению, этот остаток должен быть отнесен не к хвойным, а к пельтаспермовым, а именно – к виду *Peltaspermum morovii* Naug. (см. ниже описательную часть настоящей работы).

## Палеоботанические наблюдения

Отдел Pteridospermatophyta (= Pteridospermae, Lyginopteridophyta)  
Doweld, 2001

Класс Peltaspermopsida Cronquist, 1981

Порядок Peltaspermales Taylor, 1981

Семейство Peltaspermaceae (Thomas, 1933) Pilg. et Melchior, 1954

Род *Peltaspermum* Harris, 1937

*Peltaspermum morovii* Naugolnykh, 2014

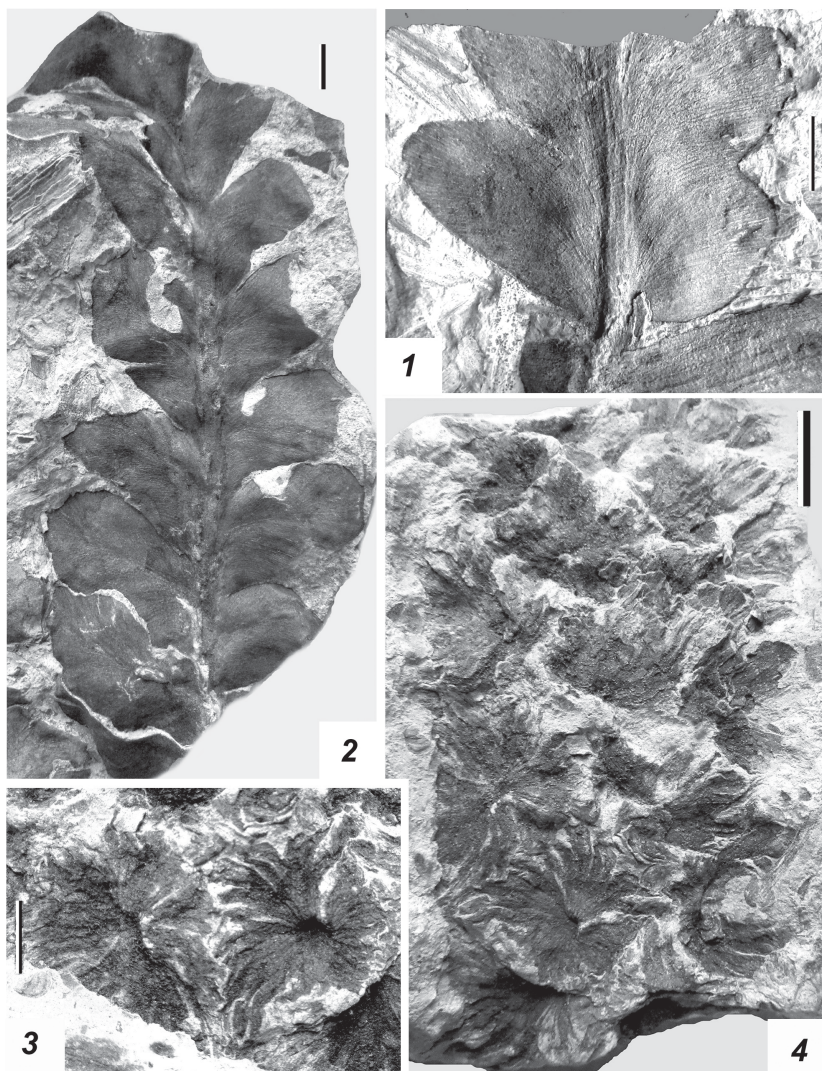
Рис. 1, 2–4; рис. 2, 3, 4.

*Peltaspermum morovii* Naugolnykh [Наугольных, 2014, с. 92–93, рис. 1, 2, табл. I, фиг. 1–5; Моров и др., 2016, с. 46, рис. 6, табл. VIII, 1–5].

Голотип. 2975; Экологический музей Института экологии Волжско-го бассейна РАН, г. Тольяти; местонахождение Новый Кувак, карьер у с. Новый Кувак, Шенталинский район, Самарская область; средняя пермь, вордский (казанский) ярус.

Д и а г н о з: см. протокол описания вида [Наугольных, 2014].





**Рис. 2.** Листья каллиптеридной морфологии и женские фруктификации пельтаспермовых из пермских отложений Ангариды:  
 1 – *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug., строение базальной части пера последнего порядка; местонахождение Тарловка;  
 2 – *P.* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug., почти полностью сохранившееся перо последнего порядка; местонахождение Тарловка;

**Описание.** В распоряжении автора находятся два представительных экземпляра, отнесенных к данному виду помимо материалов, использованных при выделении вида. Первый экземпляр из местонахождения Тарловка (рис. 1, 2; рис. 2, 3, 4) представляет собой практически полный мегастробил, состоящий из расположенных по плотной спирали пельтоидов, почти смыкающихся своими краями. Обращает на себя внимание большое количество радиальных секторов семенных дисков (25 или более), что в принципе соответствует количеству радиальных секторов, установленных аналитическим путем в ходе изучения голотипа (22–25). Интересно отметить неравномерное развитие краевых лопастевидных выростов на семенных дисках экземпляра из Тарловки, что может быть связано с некоторой асимметрией самих семенных дисков. Краевые лопасти могут быть немного укорочены на слабее развитом краю пельтоида, к которому смещена ножка; краевые лопасти на другом краю семеносного диска, напротив, очень хорошо выражены. Общая форма пельтоидов голотипа (рис. 1, 3) и экземпляра из Тарловки (рис. 1, 2; рис. 2, 3, 4) так же, как их размер и детали морфологии, не оставляют сомнений в том, что оба этих остатка принадлежат одному и тому же виду *Peltaspermum morovii*.

3 – *Peltaspermum morovii* Naug., два соседних семеносного диска с длинными краевыми лопастями; местонахождение Тарловка.

4 – *P. morovii* Naug., почти полностью сохранившийся мегастробил; местонахождение Тарловка;

Все экземпляры, изображенные на рис. 2, хранятся в коллекции Геологического музея им. А.А. Штукенберга (КФУ, г. Казань).

Длина масштабной линейки – 1 см.

**Fig. 2.** Leaves of the callipterid morphology and the peltaspermalean female fructifications from the Permian deposits of Angaraland:

1 – *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug., morphology of the basal part of the last order (penultimate) pinna; the locality Tarlovka;

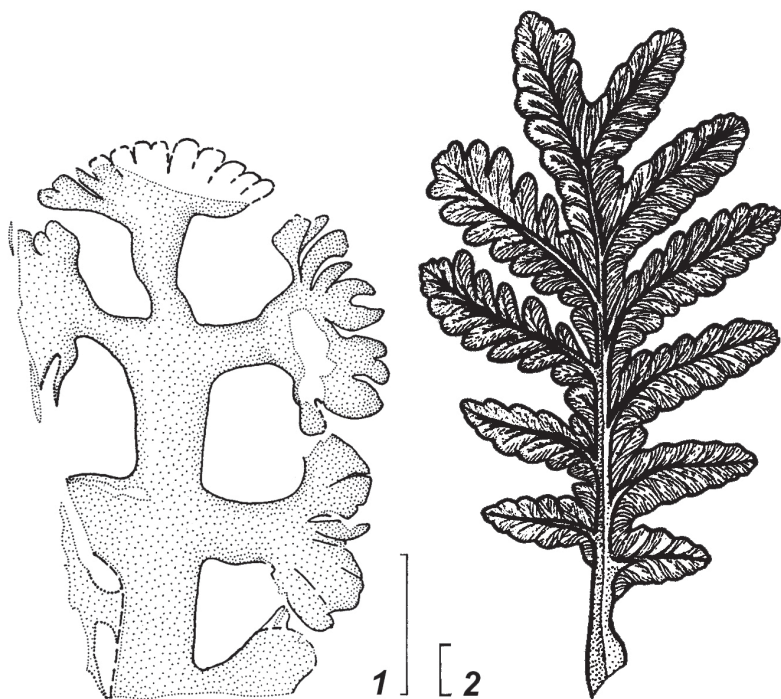
2 – *P.* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug., almost completely preserved last order pinna; the locality Tarlovka;

3 – *Peltaspermum morovii* Naug., two neighboring seed-bearing discs with the long marginal lobes; the locality Tarlovka;

4 – *P. morovii* Naug., almost completely preserved megastrobile; the locality Tarlovka.

All the specimens, which are figured on the fig. 2 are kept in the collection of the Geological Museum named after A.A. Stuckenberg (KFU, Kazan).

Length of the scale is 1 cm.



**Рис. 3.** Листья каллиптеридной морфологии и женские фруктификации пельтаспермовых из пермских отложений Ангариды:

1 – *Peltaspermum* sp.; мегастробил с пельтоидами, сохранившимися в прикреплении к оси стробила, прорисовка; местонахождение Адзва; коллекция ГИН РАН;

2 – обобщенная морфология сложноперистой вайи *Permocallipteris* с перевершиниванием верхушечных (апикальных) перьев.

Длина масштабной линейки – 1 см.

**Fig. 3.** Leaves of the callipterid morphology and the peltaspermealean female fructifications from the Permian deposits of Angaraland:

1 – *Peltaspermum* sp; a megastrobile with the peltoids preserved in attachment to the strobile axis; line-tracing; the locality Adzva; GIN RAS collection;

2 – general morphology of the compound frond of *Permocallipteris*, with the overtopping of the apical pinnae.

Length of the scale is 1 cm.

Второй экземпляр происходит из местонахождения Бураново (рис. 1, 4). Он также представляет собой хорошо развитый мегастробил, но расколотый вдоль оси таким образом, что некоторые из пельтоидов стали

видны в продольном сечении. Стробил сохранился на значительную часть своей длины; утрачены только самое основание оси стробила и самая верхушка апикальной части стробила. Длина стробила составляет 45 мм, ширина – 26 мм. Судя по шести пельтоидам, сохранившимся на левой (по положению на рис. 1, 4) стороне пельтоида, а также принимая в расчет основания ножек еще четырех пельтоидов, наблюдаемые во фронтальной плоскости на поверхности оси стробила, общее количество пельтоидов на одном стробиле превышало два десятка. Скорее всего, примерно такое же количество пельтоидов было и на стробиле из Тарловки (рис. 2, 4).

Длина наиболее хорошо сохранившегося пельтоида (кратчайшее расстояние от основания ножки пельтоида до верхней поверхности семенного диска) равна 10 мм. Пельтоиды этого размера расположены в средней части стробила. Ниже и выше их на оси стробила располагаются более мелкие пельтоиды, причем уменьшение их размера происходит очень медленно. Длина собственно ножки пельтоида равна 4 мм, наибольшая ширина (диаметр) ножки пельтоида, находящаяся в основании ножки, равна 2,5 мм. Наименьшая ширина (диаметр) ножки пельтоида (1,5 мм) находится в средней части ножки. Диаметр наиболее хорошо сохранившегося семенного диска равен 9 мм (с учетом длины краевых лопастей).

Точное количество радиальных секторов семенных дисков у этого экземпляра *Peltaspermum morovii* установить сложно, поскольку пельтоиды видны не в плане, а в поперечном сечении. Однако исходя из количества секторов, наблюдаемых у самого полного пельтоида, видимого сбоку, можно предположить, что полное количество секторов составляло около 27–28 и, таким образом, превышало количество радиальных секторов и у голотипа, и у экземпляра из местонахождения Тарловка.

В целом, весь спектр новых признаков, отмечаемых для вида *P. morovii*, а также впервые выявленные модусы проявления ранее описанных признаков этого вида, позволяют произвести эмендацию или расширение диагноза вида *P. morovii*. Однако принимая во внимание естественную внутривидовую изменчивость, свойственную подавляющему большинству как современных, так и ископаемых растений, представляется, что базовая изменчивость любого таксона вполне может выходить за пределы формализованного диагноза, приводимого в протологе/первоописании этого таксона. Это не должно препятствовать использованию таких таксонов в биологической систематике и, далее, для широких палеоклиматических или палеоэкологических обобщений без формализованного расширения диагноза.



*Ассоциирующие листья.* Как неоднократно обсуждалось в литературе ([Meуen, 1982; Мейен, 1990] и др.) в Ангариде с женскими фруктификациями пельтаспермовых ассоциативно связаны листья каллиптеридной морфологии, которые в настоящее время распределяются по формально-морфологическим родам *Permocallipteris* Naug. (сложноперистые листья, часто с перевершиниванием апикальных перьев; рис. 3, 2), *Comia* Zalesky (простоперистые или, реже, дваждыперистые листья с уникогерентным жилкованием, как правило, с непарноперистой верхушкой), а также *Compsopteris* Zalesky (простоперистые листья, как правило, с короткими сегментами в основании и длинными ланцетовидными сегментами в средней и верхней части листа; для рода характерна вильчатая верхушка). Промежуточное положение между родами *Permocallipteris* и *Compsopteris* занимает род *Vjaznikopteris* Naug. из терминальной перми (владимирский ярус) Европейской части России. У вязникоптериса встречаются и сложноперистые, и простоперистые листья, но присутствуют характерные для этого рода базальные треугольные сегменты, а также модифицированные лентовидные сегменты, часто снабженные боковыми лопастями. К этой же группе родов примыкает род *Lepidopteris* Harris, в основном, характерный для триаса, но также известный из верхнепермских отложений [Zhang et al., 2012].

В одних и тех же флористических комплексах с *Peltaspermum morovii* часто встречаются листья различных каллиптерид, но указать точно, какие именно из них принадлежали тому же материнскому растению, пока трудно. В местонахождении Бураново вместе со стробилами (но не в прикреплении к ним) встречены фрагментарные остатки листьев, предварительно определенных как *Permocallipteris* aff. *wangenheimii* (Fischer) Naug. Такие же листья известны и из местонахождения Тарловка (рис. 2, 1, 2). Не исключено, что именно эти листья, несколько отличающиеся от типичных *Permocallipteris wangenheimii* особенностями жилкования, принадлежали пельтаспермовым с женскими фруктификациями *Peltaspermum morovii*.

Сходные собрания пельтоидов из пермских отложений Ангариды

Необходимо отметить, что помимо отдельных семенных дисков и их фрагментов, в пермских отложениях Ангариды и сопредельных регионов встречаются и собрания пельтоидов (мегастробилы), сходные с описанными выше мегастробилами *P. morovii*. Из таких находок необходимо в первую очередь упомянуть мегастробилы, найденные в среднепермских (вордских или = казанских) отложениях Печорского угольного бассейна и определенные в открытой номенклатуре как

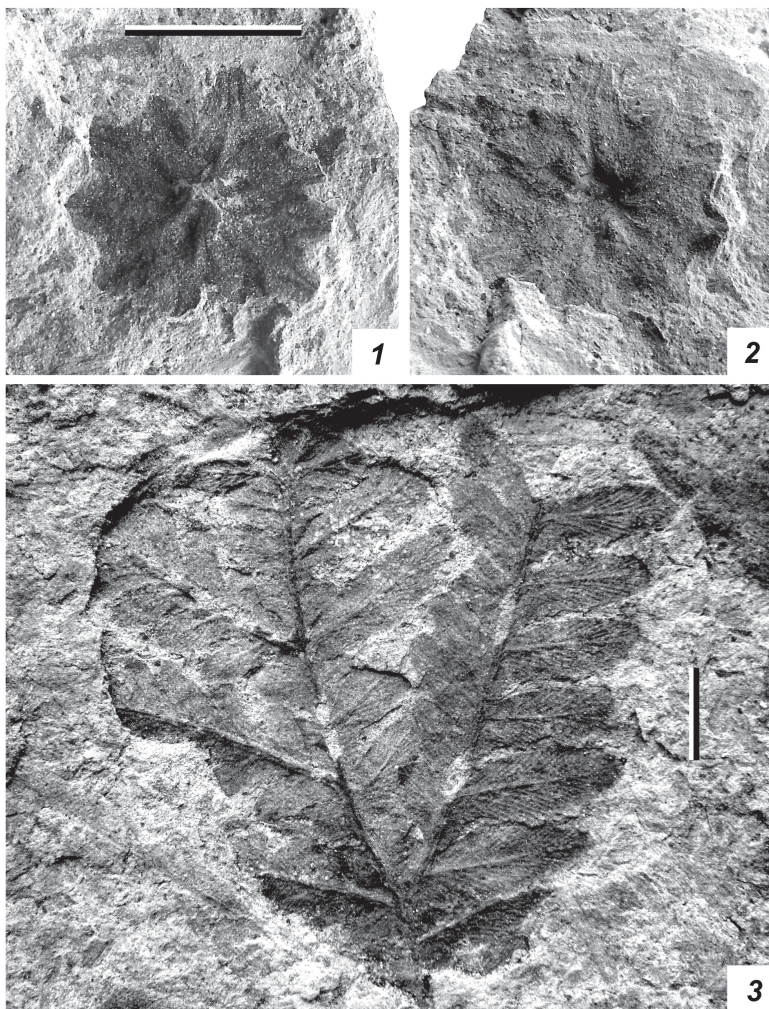
*Peltaspermum* spp., которые были изображены в работах С.В. Мейена, С.К. Пухонто и Л.А. Фефиловой [Meуen, 1982; Мейен, 1990, рис. 67, образец с р. Адзвы, обнажение Уголь-Щелья; Пухонто, Фефилова, 1983, рис. 4, а–ж, рис. 5, а, рис. 6, а, табл. XXII, фиг. 2, 3, 4, 6, ба]. У одного из этих экземпляров наблюдаются краевые лопастевидные выросты [Мейен, 1990, рис. 67, экз. справа], не в такой степени развитые, как у *P. morovii*, но, тем не менее, вполне отчетливые. С.В. Мейен отмечал сонахождение этих фруктификаций с листьями каллиптерид *Compsopteris adzvensis* Zalessky [Там же, с. 162].

Сходный образец мегастробила, происходящий из бассейна р. Адзвы, есть в коллекции автора (рис. 1, 1; рис. 3, 1), однако у него края семенных дисков либо фестончатые, либо несут краевые лопасти с закругленными верхушками.

Экземпляры семенных дисков с краевыми лопастевидными выростами встречаются и в более древних отложениях, например, в кунгурском ярусе Среднего и Южного Приуралья (рис. 4, 1, 2). Здесь, как и в более молодых отложениях, эти пельтоиды ассоциативно связаны с листьями каллиптеридной морфологии (рис. 4, 3).

### **О возможной энтомофилии наиболее высоко организованных («эволюционно продвинутых») представителей рода *Peltaspermum* Harris**

В случае с видом *P. morovii* и рядом морфологически близких форм, цитируемых в открытой номенклатуре как *Peltaspermum* sp. ([Meуen, 1982; Мейен, 1990, с. 162, рис. 67], см. также здесь рис. 3, 1), обращает на себя внимание наличие длинных краевых лопастей, верхушки которых могут быть закругленными или, напротив, как у *P. morovii*, заострящимися. По моему мнению, эти лопасти принимали то положение, которое мы наблюдаем на ископаемых остатках этих органов, только после того, как семенной орган созревал и лопасти расправлялись в одной плоскости с абаксиальной поверхностью семенного диска, после чего созревшие и оплодотворенные семена отрывались по отделительному слою от адаксиальной поверхности семенного диска, оставляя округлые семенные рубцы, хорошо видимые на адаксиальной поверхности (рис. 3, 3). На абаксиальной поверхности семенного диска семенные рубцы, естественно, не видны (рис. 3, 2). О том, что края пельтоидов пельтаспермовых могут быть загнуты или подвернуты вниз, писали многие авторы, но обсуждение функционального назначения лопастевидных выростов края семенных дисков в доступной мне литературе найти не удалось.



**Рис. 4.** Листья каллиптеридной морфологии и женские фруктификации пельтаспермовых из пермских отложений Ангариды:

1, 2 – семенной диск с краевыми лопастевидными выростами; местонахождение Александровское; образец хранится в Уральском геологическом музее, г. Екатеринбург;

3 – *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naug., фрагмент вайи с перевершиниванием верхушечных перьев; местонахождение Рахмангулово; образец хранится в Андреапольском краеведческом музее, г. Андреаполь, Тверская обл.

Длина масштабной линейки – 1 см.

Функциональное назначение лопастевидных выростов края семенных дисков, особенно в том случае, когда они были гипертрофированы, очевидно, было связано с защитой неоплодотворенных семязачатков от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды. Учитывая, что у таких форм ветроопыление семязачатков было затруднено, логично предположить, что у пельтаспермовых, обладавших такими или подобными адаптациями, могло происходить и опыление насекомыми. Среди пермских насекомых есть целый ряд форм с сосущими хоботками или стилетами (палеодиктиоптеры [Шаров, 1972]) или мандибулами в форме длинных хоботков (гомоптеры, хемипсакоптеры [Залесский, 1939]). Эти насекомые могли питаться содержимым семязачатков (подробнее о проблеме см. [Наугольных, 2017]).

Из известных к настоящему времени из нижней перми Приуралья на эту роль особенно хорошо подходят представители рода *Maueria* Zalesky, 1937, названного в честь известного пермского краеведа-палеонтолога Г.Т. Маура. Первоначально этот род был отнесен к отряду Hemipsocoptera [Залесский, 1939]; по современным представлениям [Аристов, 2015] род *Maueria* относится к отряду полужесткокрылых (Hemiptera).

Именно эти насекомые и могли выступать в роли опылителей наиболее высоко организованных («эволюционно продвинутых») представителей рода *Peltaspermum* Hargis (рис. 5). Косвенным образом это предположение подтверждается наличием у некоторых пермских пельтаспермовых специализированных секреторирующих органов (гланд), возможно, выделявших вещества для привлечения опылителей [Naugolnykh, 2018].

**Fig. 4.** Leaves of the callipterid morphology and the peltaspermalean female fructifications from the Permian deposits of Angaraland:

- 1, 2 – a seed-bearing disc with the marginal lobes; the locality Aleksandrovskoe; the specimen is kept at the Ural's Geological Museum (Ekaterinburg);
- 3 – *Permocallipteris artipinnata* (Zalesky) Naug., a frond fragment with the overtopping of the apical pinnae; the locality Rakhmangulovo; the specimen is kept at the Andreapol Regional Museum (Tver region).

Length of the scale is 1 cm.





**Рис. 5.** Представитель полужесткокрылых *Maueria pusillus* G. Zalesky прокалывает хоботком спермодерму семязачатка *Peltaspernum*:

Морфология *M. pusillus* дана по [Zalesky, 1939, с. 42, рис. 11].

Пермь Приуралья.

Длина масштабной линейки – 1 см.

**Fig. 5.** A representative of Hemiptera *Maueria pusillus* G.Zalesky is perforating the spermoderm of the ovule of *Peltaspernum*:

Morphology of *M. pusillus* is given after [Zalesky, 1939, p. 42, fig. 11].

Permian of the Cis-Urals.

Length of the scale is 1 cm.

## Библиографический список / References

1. Аристов Д.С. Членистоногие // Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. Монография по геологии, палеоэнтомологии и палеоботанике Чекарды. Пермь, 2015. С. 58–104. [Aristov D.S. Arthropods. *Chekarda – mestonahozhdenie permskih iskopaemyh nasekomyh i rasteniy. Monografiya po geologii, paleoentologii i paleobotanike Chekardy*. Perm, 2015. Pp. 58–104.]
2. Бакаев А.А. Средне- и верхнепермские тетраподы с территории Удмуртской республики // Палеонтология в музейной практике. М., 2014. С. 113–115. [Bakaev A.A. Middle- and Upper Permian tetrapods from the territory of the Udmurt Republic. *Paleontologiya v muzeynoy praktike*. Moscow, 2014. Pp. 113–115.]
3. Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань. 1986. [Esaulova N.K. Flora kazanskogo yarusa Prikam'ya [Flora of the Kazanian stage of the Kama River basin]. Kazan, 1986.]
4. Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна реки Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. III. Новые представители Protohymenoptera, Homoptera. Hemipsocoptera, Psocoptera, Protoperlaria, Isoptera и Protoblattoidea // Проблемы палеонтологии. Т. V. М., 1939. С. 33–91. [Zalessky G.M. Permian insects of the Sylva River basin and questions of the evolution in the classis Insecta. III. New representatives of Protohymenoptera, Homoptera. Hemipsocoptera, Psocoptera, Protoperlaria, Isoptera, and Protoblattoidea. *Problemy paleontologii*. Vol. V. Moscow, 1939. Pp. 33–91.]
5. Ископаемые растения казанского яруса Среднего Поволжья / Моров В.П., Наугольных С.В., Варенов Д.В. и др. // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. X. № 1. С. 32–65. [Morov V.V., Naugolnykh S.V., Varenov D.V., et al. Fossil plants of the Kazanian stage of the Middle Volga River basin. *Phytodiversity of the Eastern Europe*. 2016. Vol. X. № 1. Pp. 32–65.]
6. Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (обзор) // Теоретические проблемы палеоботаники. М., 1990. С. 131–223. [Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (an overview). *Teoreticheskie problemy paleobotaniki*. Moscow, 1990. Pp. 131–223.]
7. Наугольных С.В. Новый представитель рода *Peltaspermum* Harris из отложений казанского яруса (средняя пермь) Самарской области (местонахождение Новый Кувак) // Палеонтология в музейной практике. М., 2014. С. 91–96. [Naugolnykh S.V. A new representative of the genus *Peltaspermum* Harris from the deposits of the Kazanian stage (Middle Permian) of the Samara region (Novy Kuvak locality). *Paleontologiya v muzeynoy praktike*. Moscow, 2014. Pp. 91–96.]
8. Наугольных С.В. Палеонтология Красноуфимска. М., 2016. [Naugolnykh S.V. *Paleontologiya Krasnoufimsk* [Palaeontology of the City of Krasnoufimsk]. Moscow, 2016.]
9. Наугольных С.В. Взаимодействие растений с насекомыми: палеозойская история // Природа. 2017. № 3. С. 36–46. [Naugolnykh S.V. Interaction of plants and insects: A Palaeozoic story. *Priroda*. 2017. № 3. Pp. 36–46.]
10. Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л., 1983. С. 28–92. [Pukhonto S.K., Fefilova L.A. Macroflora. *Paleontologicheskii atlas permskih otlozheniy Pechorskogo ugol'nogo basseyna*. Leningrad, 1983. Pp. 28–92.]

11. Цимбал В.А. Растения. Параллельный мир. Фрязино, 2010. [Tsybmal V.A. Rasteniya. Parallelnyy mir [Plants. Parallel World]. Frjazino, 2010.]
12. Цимбал В.А. Ископаемые остатки растений из отложений казанского яруса местонахождения «Тарловка-1» // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. М., 2012. С. 82–91. [Tsybmal V.A. Fossil plant remains from the deposits of the Kazanian stage of the locality “Tarlovka-1”. *Paleontologiya i evolyutsiya bioraznoobraziya v istorii Zemli*. Moscow, 2012. Pp. 82–91.]
13. Шаров А.Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Доклады на двадцать четвертом ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского. Вопросы палеонтологии насекомых. Л., 1973. С. 49–63. [Sharov A.G. Morphological peculiarities and life style of the Palaeodictyoptera. *Doklady na dvadtsat' chetvertom ezhegodnom chtenii pamyati N.A. Holodkovskogo. Voprosy paleontologii nasekomyh*. Leningrad, 1973. Pp. 49–63.]
14. Anderson H.M., Anderson J.M. Why not look for proangiosperms in the Molteno Formation? *Proceedings 4<sup>th</sup> EPPC*. 1997. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*. 1997. No. 58. Pp. 73–80.
15. Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N., Serbet R., Krings M., Kerp H. Systematics and paleoecology of a new peltaspermealean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana. *International Journal of Plant Scientists*. 2011. Vol. 172 (6). Pp. 807– 835.
16. DiMichele W.A., Kerp H., Krings M., Chaney D.S. The Permian peltasperm radiation: Evidence from the Southwestern United States. The Nonmarine Permian. *New Mexico Museum of Natural History Science Bulletin*. 2005. Vol. 30. Pp. 226–242.
17. Hirmer M. Die Pteridospermae, ins besondere die Caytoniales, und die Entwicklung der Angiospermae. *Deuxième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie Carbonifère*. Heerlen. *Compte Rendu, publié sous la redaction de W.J. Jongmans*. Maastricht, 1937. T. I. Pp. 271–289.
18. Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: A synthesis. *Biological Memoirs*. 1982. Vol. 7. Pp. 1–109.
19. Naugolnykh S.V. *Vetlugospermum* and Vetlugospermaceae: A new genus and family of peltasperms from the Lower Triassic of Moscow syncline (Russia). *Geobios*. 2012. Vol. 45. Pp. 451–462.
20. Naugolnykh S.V. *Permocallipteris*, a new genus from the Permian of Angaraland. *Wulfenia. Mitteilungen des Karntner Botanikzentrums Klagenfurt*. 2014. Vol. 21. Pp. 1–20.
21. Naugolnykh S.V. A new concept and a newly emended diagnosis of the advanced peltasperm *Kuvakospermum pedatum* Naug. et Sidorov, emend. nov. from the Kazanian (Middle Permian) deposits of Russia. *Wulfenia. Mitteilungen des Karntner Botanikzentrums Klagenfurt*. 2018. Vol. 25. Pp. 1–14.
22. Naugolnykh S.V., Oskolski A.A. An advanced peltasperm *Permoxycarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): An ancient case of entomophily in gymnosperms? *Wulfenia. Mitteilungen des Karntner Botanikzentrums Klagenfurt*. 2010. Vol. 17. Pp. 29–43.
23. Taylor E.L., Taylor T.N. Seed ferns from the Late Paleozoic and Mesozoic: Any angiosperm ancestors lurking there? *American Journal of Botany*. 2009. Vol. 96 (1). Pp. 237–251.
24. Thomas H.H. Pteridosperm evolution and the Angiospermae. *Deuxième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie Carbonifère*. Heerlen. *Compte Rendu, publié sous la redaction de W.J. Jongmans*. Maastricht, 1938. T. III. Pp. 1311–1319.

25. Zhang Y. Zheng S., Naugolnykh S.V. A new species of *Lepidopteris* discovered from the Upper Permian of China, with its stratigraphic and biologic implications. *Chinese Science Bulletin*. 2012. Vol. 57. Issue 27. Pp. 3603–3609.

Статья поступила в редакцию 11.10.2018

The article was received on 11.10.2018

**Наугольных Сергей Владимирович** – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

**Naugolnykh Serge V.** – Dr. Geol. and Mineral. Hab.; Chief Scientist Officer of Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute of RAS, Moscow

E-mail: [naugolnykh@list.ru](mailto:naugolnykh@list.ru)