

УДК 551.736.1:561.43 (282.247.415.387)

С.В. Наугольных¹, Е.М. Кирилишина²**МАЗУЕВСКАЯ ФЛОРА (НИЖНЕПЕРМСКИЕ ОТЛОЖЕНИЯ СРЕДНЕГО ПРИУРАЛЬЯ): НОВЫЕ ДАННЫЕ О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ И ПАЛЕОЭКОЛОГИИ***ФГБУН Геологический институт Российской академии наук, 119017, Москва, Пыжевский пер, 7;**ФГБОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д.18**ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские Горы, 1**Geological Institute, Russian Academy of Sciences, 119017, Moscow, Pyzhevsky lane, 7**Kazan (Volga region) Federal University, 420008, Kazan, Russian Federation, 18, Kremlyovskaya str.**Lomonosov Moscow State University, 119991, GSP-1, Leninskiye Gory, 1*

Охарактеризованы остатки пельтаспермовых птеридоспермов из нижнепермских (кунгурских) отложений местонахождения Мазуевка (Кишертский район Пермского края) на материале палеоботанической коллекции, переданной в Музей земледения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Впервые для местонахождения Мазуевка охарактеризована находка семеносного органа, определенного как *Peltaspermum* sp. Высказаны предположения о возможном насекомопылении некоторых представителей пермских пельтаспермовых.

Ключевые слова: пельтаспермовые птеридоспермы, нижняя пермь, Мазуевка, Музей земледения МГУ имени М.В. Ломоносова, семеносные органы.

The paper is focused on characteristics of the peltaspermalean pteridosperms from the Lower Permian (Kungurian stage) of the Mazuevka locality (Kishert District of the Perm region, Russia). The paper is based on the material kept in the paleobotanical collection of the Earth Science Museum of the Lomonosov Moscow State University. The peltasperm seed-bearing organ is characterized for the Mazuevka locality for the first time. This organ is preliminarily determined in open nomenclature as *Peltaspermum* sp. General considerations by the present authors on the possible entomophily of at least some representatives of peltaspermalean pteridosperms are given.

Key words: peltaspermalean pteridosperms, Lower Permian, Mazuevka locality, Earth Science Museum of the Lomonosov Moscow State University, seed-bearing organs.

Введение. Среди высших растений позднего палеозоя довольно много групп, которые полностью вымерли, не оставив прямых потомков в современной флоре. Сложность при морфологической интерпретации строения репродуктивных органов таких растений заключается в том, что у нас нет прямых аналогов среди ныне живущих растений, которые можно было бы использовать в качестве экстраполяционных моделей для расшифровки морфологических и анатомических особенностей давно исчезнувших групп растений.

Одна из таких весьма своеобразных групп — пельтаспермовые, представители особого порядка (*Peltaspermales*), относящегося к голосеменным. Первые находки пельтаспермовых известны из верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Приуралья и из верхнекаменноугольных—нижнепермских отложений Западной Европы [Meyen, 1983]. Судя по последним данным,

временем настоящего расцвета пельтаспермовых был пермский период. Именно к пермским отложениям приурочено наибольшее количество находок листьев и репродуктивных органов пельтаспермовых из самых разных регионов Земного шара [Залесский, Чиркова, 1938; Мейен, Мигдисова, 1969; Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1982, 1983, 1987, 1992; Meyen, 1982, 1984, 1987, 1988; Пухонто, Фефилова, 1982; Barthel, 1983; Naugolnykh, 2001, 2005, 2012, 2014, 2018; Galtier, Broutin, 1995; Wang, 1997; Yang et al., 2011, 2012; Zhang et al., 2012], но преимущественно из Северного полушария, т.е. из северной тропической и субтропической зон Пангеи, палеофитогеографически относящихся к поясу развития сухолюбивой растительности, близкой по экологическому типу к современной средиземноморской. В триасовом периоде пельтаспермовые освоили и Южное полушарие [Townrow, 1960; Anderson, Anderson,

¹ Геологический институт РАН, отдел стратиграфии, лаборатория палеофлористики, гл. науч. с., докт. геол.-минер. н.; контрактная аффилиация Казанский федеральный университет; e-mail: naugolnykh@list.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Музей земледения, ст. науч. с., канд. геол.-минер. н.; e-mail: conodont@mail.ru

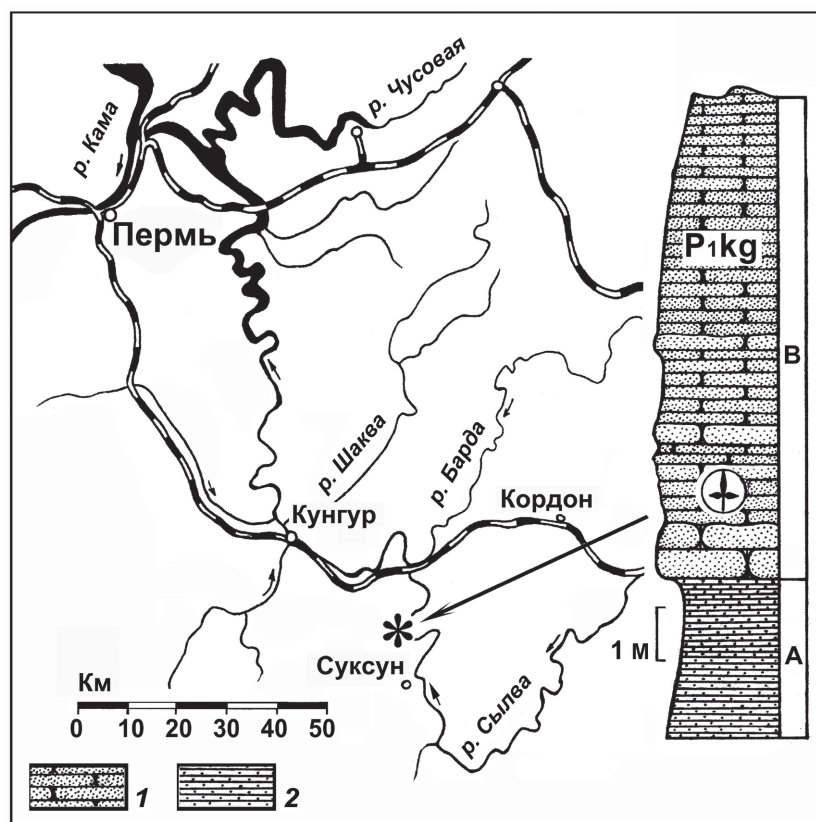


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое положение Мазуевского местонахождения растительных остатков. Географическое положение местонахождения на карте отмечено астериском; стратиграфический уровень сбора растительных остатков отмечен знаком трилистника, заключенным в кружок. Длина масштабной линейки для стратиграфической колонки 1 м: А — пачка А; В — пачка В; 1 — песчаники, 2 — алевролиты

1985], а также удаленные (иными словами, крайние) зоны Северного полушария.

Несмотря на большое количество работ, посвященных пельтаспермовым, остается довольно много открытых вопросов, которые касаются как таксономии этой группы, так и ее экологических предпочтений. Поэтому каждая новая находка пельтаспермовых, которая расширяет феноменологическую картину строения представителей этой группы, имеет большое значение для палеоботаники.

Статья посвящена характеристике остатков пельтаспермовых птеридоспермов, найденных в местонахождении Мазуевка, ставшем знаменитым благодаря исследованиям последних лет [Naugolnykh, 2013]. В изученной коллекции присутствуют как листовые остатки, так и остатки семенных органов, которым в ходе изучения было уделено особенно большое внимание.

Материал. Материал, положенный в основу работы, собран С.В. Наугольных, одним из авторов, в ходе полевых работ на Мазуевском местонахождении (рис. 1). Мазуевский разрез находится в Кишертском районе Пермского края (GPS-координаты: 57°16'19.3» N, 57°23'47.6» E), между дер. Мазуевка и Черный Яр на левом берегу р. Сылта, левом притоке Чусовой. Разрез представляет собой дорожную выемку (в северо-западном борту автомобильной дороги Кунгур—Черный Яр), расположенную в цокольной береговой террасе р. Сылта.

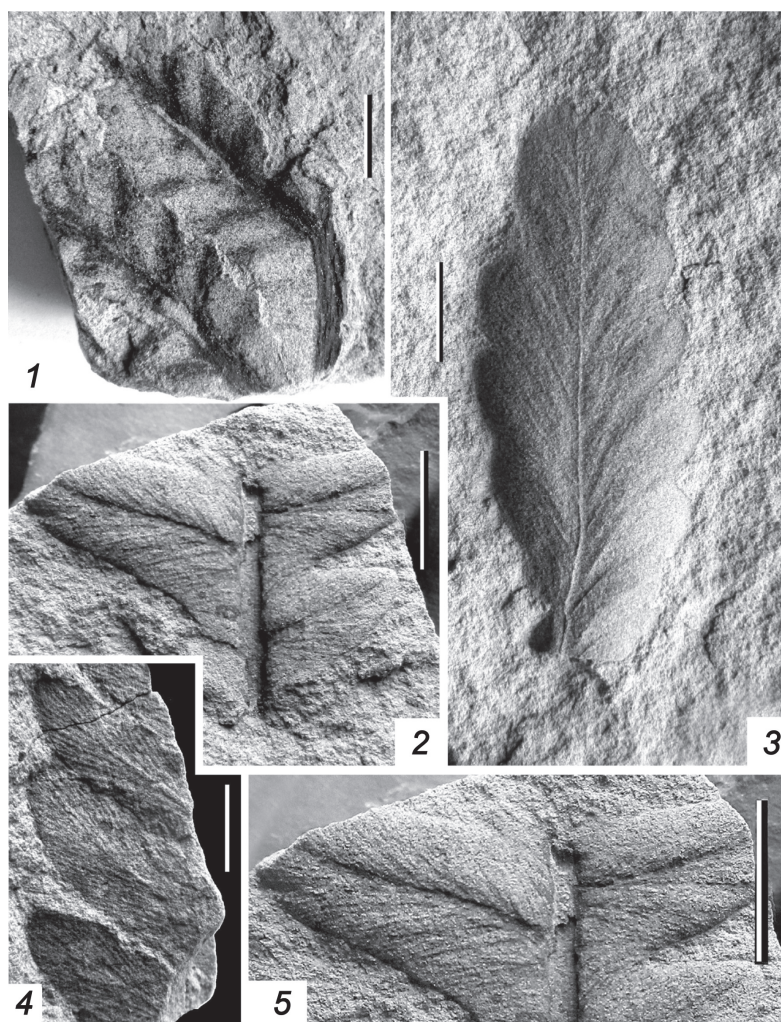
Полевые работы проводились совместно с сотрудниками Кунгурского историко-архитек-

турного и художественного музея-заповедника (КИАХМЗ; г. Кунгур, Пермский край), которые оказали неоценимую помощь в организации изучения этого интересного разреза. Часть собранной коллекции хранится в КИАХМЗ; образцы, описанные в статье, находятся в Музее землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова (г. Москва), монографическая коллекция МЗ МГУ № 135. Образцы, переданные на постоянное хранение в Музей землеведения МГУ, органично дополнили хранящуюся здесь коллекцию пермских растений из Приуралья и Печорского угольного бассейна [Исаев и др., 2018].

Растительные остатки в Мазуевском местонахождении представлены в основном отпечатками листьев и других органов (рис. 2–4) на тонкозернистом и среднезернистом песчанике, причем в некоторых местах сохранились и сами растительные ткани (фитолеймы), замещенные оксидами и гидроксидами железа, что придает растительным остаткам характерный красноватый, оранжевый или сиреневато-розовый оттенок. Иногда встречаются крупномерные углефицированные остатки побегов и древесины.

Большая часть растительных остатков собрана в основании пачки «В» (рис. 1, стратиграфическая колонка справа). Стратиграфически эти отложения относятся к кошелевской свите иренского горизонта кунгурского яруса нижней перми. Возраст вмещающих отложений определен по структурно-геологическим данным и по фауне морских беспозвоночных, которые встречены в карбонатных фациях кунгурских отложений, обнажающихся на западе

Рис. 2. Растительные остатки пельтаспермовых из местонахождения Мазуевка, пачка В: 1 — экз. МЗ МГУ № 135/1, *Comia* sp., фрагмент вайи пельтаспермового с уникогерентными перьями последнего порядка; 2, 5 — экз. МЗ МГУ № 135/2, *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naug., фрагмент пера последнего порядка с тремя перышками; 3 — экз. МЗ МГУ № 135/3, *Permocallipteris* sp., перо последнего порядка с уникогерентным жилкованием; 4 — экз. МЗ МГУ № 135/4, *Permocallipteris* sp., апикальные части перышек. Длина масштабной линейки 1 см



от Мазуевского разреза в окрестностях г. Кунгур (анализ проблемы см. [Наугольных, 2007]).

Палеоботанические наблюдения. В коллекции присутствуют многочисленные листья пельтаспермовых, принадлежащие морфологической группе каллиптерид (подробнее см. ниже) и в основном распределяемые по разным видам рода *Permocallipteris* Naug. Этот род был предложен для преимущественно ангарских и субангарских сложноперистых листьев пельтаспермовых, у которых характерно наличие не менее двух порядков перистости (известны листья с тремя порядками перистости и листья с дополнительными порядками перистости, образованными повторной псевдодихотомией верхушки вайи). Перышки имеют ланцетовидную или округлую форму, обычно с притупленными, реже приостренными верхушками, перистым жилкованием и наличием дополнительных интеркалирующих перышек, прикрепляющихся непосредственно к рахису вайи. Для перистых листьев пельтаспермовых нередко используется неформальный (морфологический) термин «каллиптериды». К каллиптеридам относится широкий спектр формальных родов, предложенных для разных морфотипов перистых листьев пельтаспермовых.

В пермских ангарских и субангарских (подробнее о палеофитогеографическом статусе Субангарского экотонного пояса см. [Мейен, 1987]) флорах, а также в регионах, примыкающих к Субангарскому поясу, встречаются, помимо рода *Permocallipteris*, еще три рода каллиптерид: *Compsopteris* Zalessky (с простоперистыми вайями, парноперистой верхушкой и длинными ланцетовидными перышками); *Comia* Zalessky (с простоперистыми, реже, с двумя порядками перистости вайями, непарноперистой верхушкой и с отчетливым когерентным жилкованием, образованным последовательными пучками жилок, соответствующих зачаточным перышкам); *Vjaznikopteris* Naug. (вайи от простоперистых до дваждыперистых, с парноперистой верхушкой, иногда с длинными модифицированными лопастями на верхушке и с субтреугольными лопастями в основании вайи). Представители родов *Permocallipteris* и *Comia* встречаются в Приуралье в широком стратиграфическом интервале от артинского яруса до казанского яруса. Род *Compsopteris* характерен в основном для казанского яруса, род *Vjaznikopteris* характеризует исключительно верхнепермские отложения.

При реконструкции облика пермской растительности часто встает вопрос о формах роста той

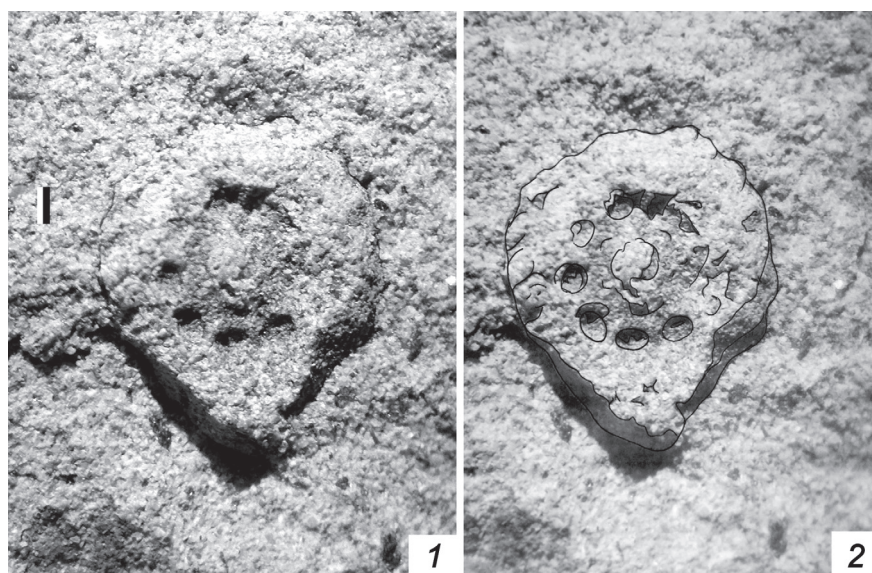


Рис. 3. Семеновый орган пельтаспермового *Peltaspermum* sp. из местонахождения Мазуевка, пачка В, экз. МЗ МГУ № 135/5а: 1 — макроморфология; 2 — дешифровка морфологии остатка по методике line-tracing. Длина масштабной линейки 1 мм

или иной группы ископаемых растений. Применительно к пельтаспермовым есть основание предполагать, что это были относительно небольшие фанерофиты, внешне отдаленно напоминавшие современные древовидные папоротники или циккадовые. Это мнение подтверждается находкой в нижнепермских отложениях Германии пахикаульного ствола, описанного под самостоятельными родовым и видовым названиями *Kontheria striata* Roselt, в прикреплении к которому сохранились листья каллиптеридной морфологии *Arnhardtia* (al. *Callipteris*) *sheibei* (Gothan) Haubold et Kerp [Roselt, 1962].

В коллекции присутствуют фрагменты ваий каллиптерид (рис. 2, 1), изолированные перья каллиптеридной морфологии (рис. 2, 2, 3), а также фрагменты перьев и перышек разной сохранности (рис. 2, 4). Важная особенность сохранности растительных остатков из Мазуевского местонахождения — жилкование листьев нередко сохраняется достаточно хорошо (рис. 2, 4, 5), что способствует точному определению того или иного остатка.

Применительно к остаткам каллиптерид из Мазуевки отметим, что большая часть из них уверенно относится к виду *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naug. — одному из наиболее широко распространенных в кунгурском ярусе Среднего и Южного Приуралья (рис. 2, 2, 5, рис. 4, 1). В отношении видовой принадлежности некоторых других остатков каллиптерид из изученной коллекции (рис. 2, 3, 4) остаются сомнения, поэтому эти экземпляры определены в открытой номенклатуре как *Permocallipteris* sp. Кроме того, в коллекции присутствует остаток, условно определенный как *Comia* sp., который демонстрирует характерную для рода *Comia* уникогерентность. Однако нельзя исключать, что это базальная часть молодой вайи *Permocallipteris* с зачаточными перышками, сливающимися краями. Видовая атрибуция листьев каллиптерид осложняется довольно

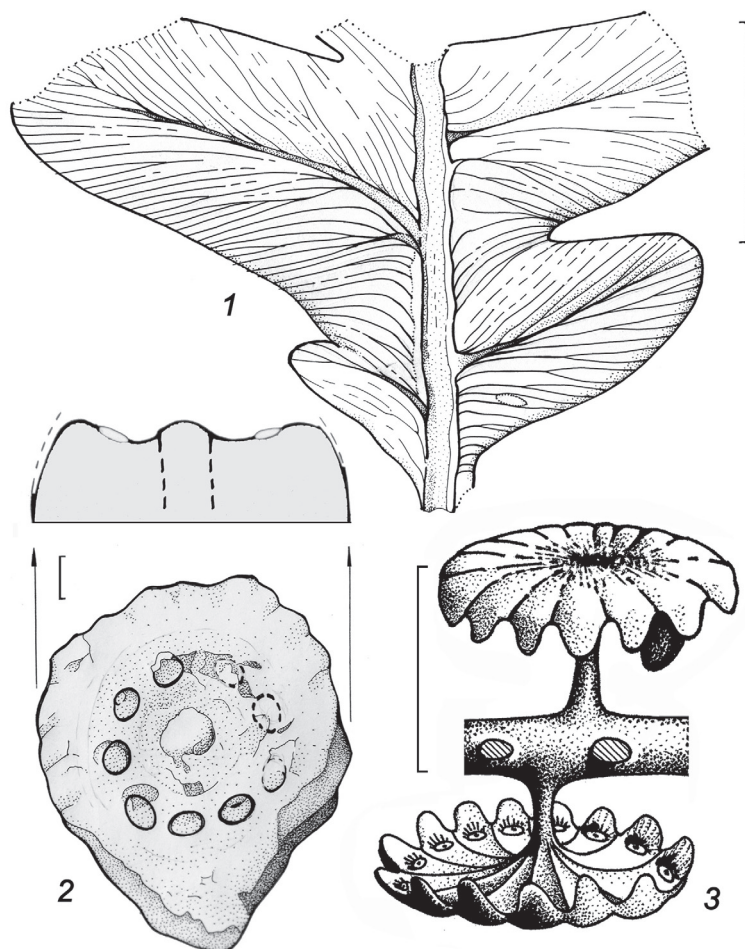
высокой внутривидовой (внутрипопуляционной и индивидуальной) изменчивостью, характерной для пельтаспермовых.

Отдельного внимания заслуживает остаток пельтатного семеносного органа, найденный вместе с листьями каллиптеридной морфологии. Семеновый орган представляет собой овально вытянутый мегаспорофилл с сильно загнутыми книзу краями (рис. 3, рис. 4, 2), небольшим возвышением в центре и округлыми семенными рубцами, расположенными концентрически вокруг центрального возвышения. Длина мегаспорофилла 9 мм, ширина 7 мм. Обращает на себя внимание билатеральная симметрия семеносного органа и оттянутость одного из его краев, что придает мегаспорофиллу сходство с родом *Vetlugospermum* Naug. Однако отсутствие так называемой защитной септы заставляет предварительно отнести этот остаток к роду *Peltaspermum* Harris.

По нашему мнению, на образце видна адаксиальная (т.е. обращенная к несущей оси) поверхность мегаспорангиатного органа. Именно поэтому на ней заметны семенные рубцы, находившиеся на функционально нижней поверхности семеносного диска. Относительно отчетливо наблюдаются 6 семенных рубцов; наличие еще 3 рубцов можно предполагать исходя из общей топологии и симметрии остатка (рис. 3, 2, рис. 4, 2). Таким образом, общее число семенных рубцов составляло 9. Центральное возвышение, наблюдаемое в средней части остатка, должно соответствовать месту прикрепления ножки мегаспорофилла.

Энтомофильность пермских пельтаспермовых Приуралья. Интересная особенность семеносного органа пельтаспермового из Мазуевки — высокая степень загнутости краев мегаспорофилла, что, как правило, не характерно для типичных представителей рода *Peltaspermum* (рис. 4, 3). Эта особенность имеет значение для развития представлений о возможной энтомофильности (т.е.

Рис. 4. Растительные остатки пельтаспермовых из местонахождения Мазуевка, пачка В (1, 2): 1 — экз. МЗ МГУ № 135/2, *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naug., фрагмент пера последнего порядка с тремя перышками и хорошо сохранившимся жилкованием; 2 — экз. МЗ МГУ № 135/5a, семенной орган пельтаспермового *Peltaspermum* sp.; 3 — генерализованная схема строения женского фертильного побега пельтаспермового с семеносными дисками, число радиальных секторов показано условно. Длина масштабной линейки 1 см (1, 3) и 1 мм (2)



насекомоопылении) некоторых представителей пельтаспермовых [Naugolnykh, Oskolski, 2010].

Отметим, что для наиболее древних представителей пельтаспермовых характерны микроспороклады, продуцировавшие двумешковую пыльцу *Protohaploxylinus* и производные от нее формы более простой морфологии (см. интегративную схему, опубликованную в [Мейен, 1987, с. 154, рис. 44]. Наличие мешков со всей определенностью указывает на то, что материнские растения были ветроопыляемыми. Однако у многих более поздних и одновременно эволюционно более продвинутых пельтаспермовых пыльца становится безмешковой. В то же время края мегаспорангиатных (семенных) органов у таких форм начинают опускаться книзу и подворачиваться (очевидно, для защиты семязачатков), что не могло не препятствовать эффективному ветроопылению. К группе форм пельтаспермовых с глубоко подвернутыми краями семенной пластинки можно причислить и *Peltaspermum* sp. из мазуевской флоры. Высока вероятность того, что и мазуевский *Peltaspermum* sp., и ряд близких форм пельтаспермовых (порядок *Peltaspermales* s.s.) пермского возраста (например, *Sylvocarpus* Naug.) были энтомофильными.

Заключение. В таксономическом составе мазуевской флоры (кунгурский ярус, нижняя пермь

Среднего Приуралья) присутствуют пельтаспермовые птеридоспермы, представленные в коллекции Музея земледения МГУ имени М.В. Ломоносова родами *Permocallipteris* и *Comia* (листья), а также *Peltaspermum* (семенные органы). Сильная загнутость краев мегаспорангиатной пластинки *Peltaspermum* sp. из мазуевской флоры, препятствовавшая эффективному ветроопылению семязачатков, косвенным образом указывает на возможную энтомофильность материнского растения.

Благодарности. Авторы искренне благодарны директору Кунгурского историко-архитектурного и художественного музея-заповедника С.М. Мушкалову и заведующей отделом природы этого музея Л.А. Долгих за помощь в организации полевых исследований на Мазуевском разрезе. Авторы признательны старшему научному сотруднику кафедры палеонтологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова В.М. Назаровой и заведующему лабораторией палеофлористики Геологического института РАН А.Б. Герману за просмотр рукописи и ценные замечания.

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А16-116042010088-5 «Эволюция геодинамических обстановок и глобальные природные процессы» Музея земледения МГУ имени М.В. Ломоносова, в рамках темы

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука. 1986. 174 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 401).

Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хой. М.: Изд-во АН СССР, 1938. 52 с.

Исаев В.С., Наугольных С.В., Кирилина Е.М. Пермские ископаемые растения из отложений воркутской серии Печорского угольного бассейна в коллекции Музея земледелия МГУ им. М.В. Ломоносова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 2018. № 4. С. 42–51.

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 3. С. 303–323.

Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 3–14.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 120–147.

Мейен С.В., Мигдисова А.В. Эпидермальное изучение ангарских *Callipteris* и *Compsopteris* // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 59–83. (Тр. ГИН АН СССР; вып. 190).

Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 28–92.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African megaflores Devonian to lower Cretaceous. Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. 423 p.

Barthel M. Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rotliegenden / Ed. H. Haubold. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1983. S. 63–131.

Galtier J., Broutin J. La flore de la zone de transition de l'Autunien Supérieur de Lodeve // Sci. Geol. Bull. Strasbourg. 1995. Vol. 48, N 1–3. P. 83–93.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: a synthesis // Biol. Mem. 1982. Vol. 7. P. 1–109.

Meyen S.V. *Trichopitys*, *Medullopteris* and *Autunia* revisited // IOP Newsletters. 1983. N 18. P. 4–6.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50, N 1. P. 1–111.

Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. L.: Chapman and Hall, Ltd, 1987. 432 p.

Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of Gymnosperms / Ed. Ch.B. Beck. N.Y.: Columbia University Press, 1988. P. 338–381.

Naugolnykh S.V. A new peltaspermeous pteridosperm from the Upper Permian of the Russian Platform // Palaeobotanist. 2001. Vol. 50. P. 189–205.

Naugolnykh S.V. Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction // The Nonmarine Permian. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science. 2005. Bull. 30. P. 226–242.

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. P. 451–462.

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. Bull. 60. P. 274–285.

Naugolnykh S.V. *Permocallipteris*, a new genus from the Permian of Angaraland // Wulfenia, Mitteilungen des Karntner Botanikzentrums Klagenfurt. 2014. Vol. 21. P. 1–20.

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. 2018. Vol. 25. P. 1–14.

Naugolnykh S.V., Oskolski A.A. An advanced peltasperm *Permoxyclocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? // Wulfenia. 2010. Vol. 17. P. 29–43.

Roselt G. Untersuchung der Gattung *Callipteris* // Freiburger Forschungsch. 1962. N 131. 81 s.

Townrow J.A. The Peltaspermeae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // Palaeontology. 1960. Vol. 3, N 3. P. 333–361.

Wang Z.-Q. Permian *Supaia* fronds and an associated *Autunia* fructification from Shanxi, China // Palaeontology. 1997. Vol. 40, pt. 1. P. 245–277.

Yang T., Naugolnykh S.V., Sun G. A new representative of *Neocalamites* Halle from the Upper Permian of Northeastern China (Jiefangcun Formation) // Paleontol. J. 2011. Vol. 45, N 3. P. 335–346.

Yang T., Sun G., Naugolnykh S.V. Late Permian Jiefangcun flora from Hunchun of Jilin, China // Japanese J. Palynol. 2012. Vol. 58. Spec. Iss. P. 265–266.

Zhang Y., Zheng S.-L., Naugolnykh S.V. A new species of *Lepidopteris* discovered from the Upper Permian of China, with its stratigraphic and biologic implications // Chinese Sci. Bull. 2012. Vol. 57, Iss. 27. P. 3603–3609.

Поступила в редакцию 18.02.2019

Поступила с доработки 25.04.2019

Принята к публикации 25.04.2019