

УДК 551.736.3:561

С.В. Наугольных¹, Е.М. Кирилишина², В.С. Исаев³

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПЕРМСКИХ РАСТЕНИЯХ ПЕЧОРСКОГО УГОЛЬНОГО БАСЕЙНА (ПО МАТЕРИАЛАМ КОЛЛЕКЦИИ МУЗЕЯ ЗЕМЛЕВЕДЕНИЯ МГУ ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА) В КОНТЕКСТЕ КОЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ

ФГБУН «Геологический институт РАН», 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, стр. 1
Казанский федеральный университет, 420008, Республика Татарстан, Казань, ул. Кремлевская, д. 18
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»,
119991, Москва, ГСП-1, Ленинские Горы, 1

Geological Institut RAS, 119017, Moscow, Pyzhevsky lane 7, bld. 1
Kazan Federal University, 420008, Kazan, Kremlyovskaya str, 18
Lomonosov Moscow State University, 119991, Moscow, GSP-1, Leninskiye Gory, 1

Обсуждаются новые находки растительных остатков среднепермского возраста, переданные в Музей земледования МГУ имени М.В. Ломоносова. Новые образцы существенно дополняют и расширяют палеоботаническое собрание музея. Отдельные экземпляры, обладающие высокой музейной аттрактивностью и научной значимостью (хвощевидные *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, лептоспорангиатные папоротники *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky), будут использованы в качестве экспонатов для выставок, а также вовлечены в учебно-образовательные проекты музея. Обнаружение в коллекции листьев цикадофитов позволяет дополнить представления о миграции теплолюбивых тропических элементов в середине пермского периода в пределы развития бореальной растительности ангарского типа.

Ключевые слова: пермская система, палеоботаника, Печорский угольный бассейн, музейные коллекции, цикадофиты.

The paper is devoted to new finds of the Middle Permian fossil plants, which are kept at the Earth Science Museum of the Lomonosov Moscow State University. The palaeobotanical collections of the museum became significantly enriched by the adding of these new specimens. Some attractive specimens having high scientific potentiality (for instance, equisetophytes *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg and leptosporangiate ferns *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky) will be used as materials for exhibitions, and will be involved into educational projects of the museum. Discovery of the leaves of cycadophyte affinity allows to develop the idea on possible migration of the thermophilic tropical elements into boreal vegetation of the Angara type.

Key words: Permian system, palaeobotany, Pechora coal basin, museum collections, cycadophytes.

Введение. Благодаря интенсивным полевым работам, проводимым в ходе полевых практик кафедры геокриологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (на базе учебно-научного полигона Хановей) группой сотрудников Геологического института РАН при участии студентов, магистрантов и аспирантов кафедры геокриологии в окрестностях г. Воркута (Республика Коми) была собрана представительная коллекция растительных остатков пермского возраста [Исаев и др., 2018]. Коллекция включает преимущественно остатки листьев хвощевидных и папоротниковидных, а также побеги, минерализованную древесину и листья голосеменных порядка

Vojnovskyales, который в последние годы нередко обособляется в самостоятельный класс Vojnovskyopsida, отличающийся весьма своеобразным строением репродуктивных органов. Палеоботаническая коллекция передана в Музей земледования МГУ имени М.В. Ломоносова. Многие образцы обладают высокой привлекательностью и научной значимостью, что делает их важным дополнением к уже имеющимся фондовым палеоботаническим коллекциям музея.

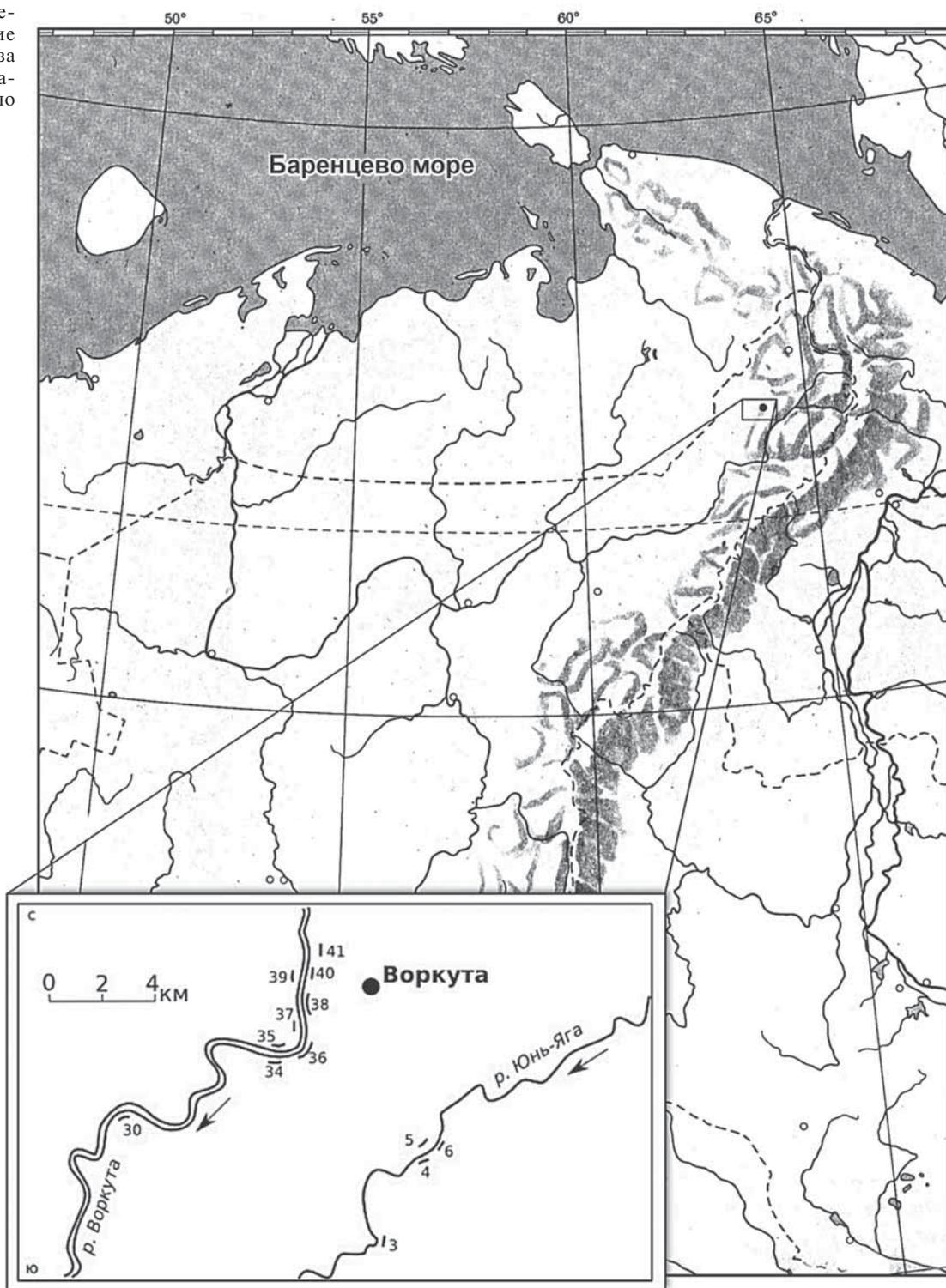
Таким образом, воркутинская палеоботаническая коллекция Музея земледования пополняется практически ежегодно за счет передачи собранных материалов участниками полевых практик. От-

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

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Музей земледования, ст. науч. с.; e-mail: conodont@mail.ru

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, геологический факультет, кафедра геокриологии, ст. науч. с.; e-mail: tpomed@rambler.ru

Рис. 1. Географическое расположение изученного разреза Воркута-1. Топографическая основа по [Шербакова, 1997]



метим, что каждая новая поездка сопровождается находками новых ценных и научно значимых образцов, которые, с одной стороны, существенно расширяют фондовое собрание музея, а с другой — позволяют дополнить палеоботаническую характеристику пермских отложений, обнажающихся в районе проведения практики.

Статья посвящена новым поступлениям в палеоботаническую коллекцию Музея землеведения. Особое внимание сфокусировано на находке листьев цикадофитов, присутствие которых впервые

с полной достоверностью отмечено для пермских отложений указанного региона. Рассмотрен вопрос о эволюционной дивергенции условных морфологических групп «стахиоспермид» и «филлоспермид» в контексте коэволюции голосеменных и насекомых.

Материалы и методы исследований. Растительные остатки собраны в черте г. Воркута (рис. 1), у набережной р. Воркута, рядом с ул. Шахтерская. Обнажение расположено на протяжении 150 м вниз по течению от подвесного моста (обнажение

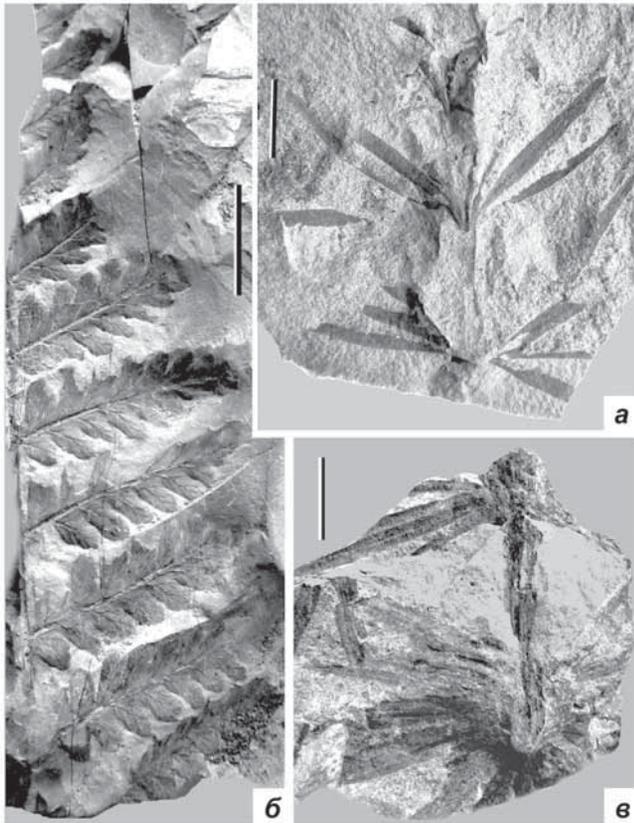


Рис. 2. Растительные остатки из местонахождения Воркута-1: *a, в* — облиственные побеги хвощевидного *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neuburg: *a* — экз. № МЗ МГУ ВФ 14751; *в* — экз. № МЗ МГУ ВФ 14753/а; *б* — лист папоротника *Pecopteris anthriscifolia* (Goerpert) Zalesky, экз. № МЗ МГУ ВФ 14752. Длина масштабной линейки 1 см

№ 38, по номенклатуре разрезов Воркутинского района, предложенной Г.А. Черновым и Т.Н. Пономаревым, по [Пухонто, 1998, с. 40, рис. 5]). Географические координаты местонахождения 67,509936 с.ш., 64,038789 в.д. Местонахождению присвоено условное название Воркута-1. Изученные отложения относятся к уфимскому ярусу, который авторы считают принадлежащим среднему (биармийскому) отделу пермской системы (подробнее см. [Лозовский и др., 2009; Наугольных, 2016]), или роадскому (Roadian) ярусу среднего (гваделупского) отдела Международной стратиграфической шкалы.

В общем стратиграфическом плане залегание пермских отложений в Воркутинском районе (обнажения от № 30 до № 40 в соответствии с обозначениями Г.А. Чернова и Т.Н. Пономарева, по [Пухонто, 1998], представляют собой моноклираль с падением слоев на северо-восток с частыми разрывными нарушениями, при этом самые древние отложения (юньягинская свита и перекрывающая ее аячьягинская подсвита лекворкутской свиты) обнажены в юго-западных разрезах, а верхняя часть лекворкутской свиты (рудницкая подсвита) и перекрывающая ее интинская свита выходят на поверхность в северо-восточных разрезах. В верхней части обнажения № 38 известны на-

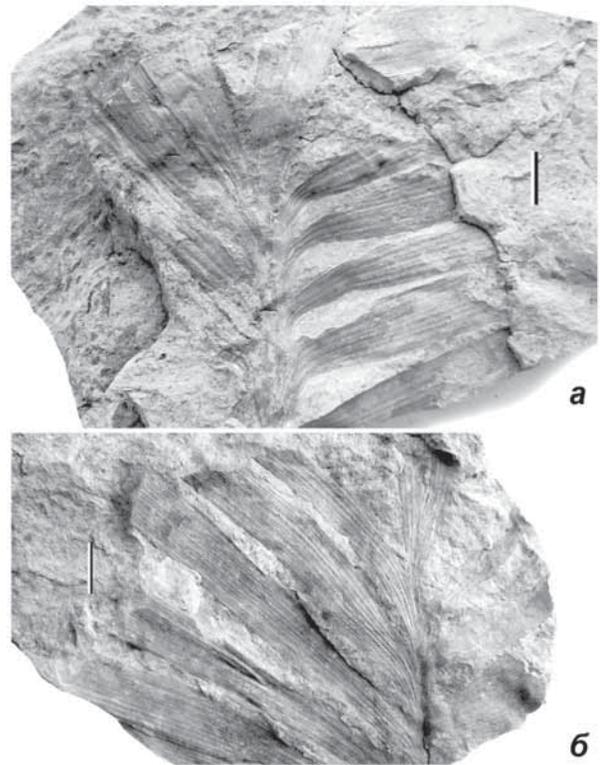


Рис. 3. Лист цикадофита *Pterophyllum* sp. из местонахождения Воркута-1: *a* — апикальная часть листа с относительно узкими сегментами и широким рахисом, экз. № МЗ МГУ ВФ 14750; *б* — апикальная часть листа с более широкими сегментами и узким рахисом, экз. № МЗ МГУ ВФ 14750, другая сторона того же образца. Обращаем внимание на вильчатую верхушку листа с перевершиниванием. Длина масштабной линейки 1 см

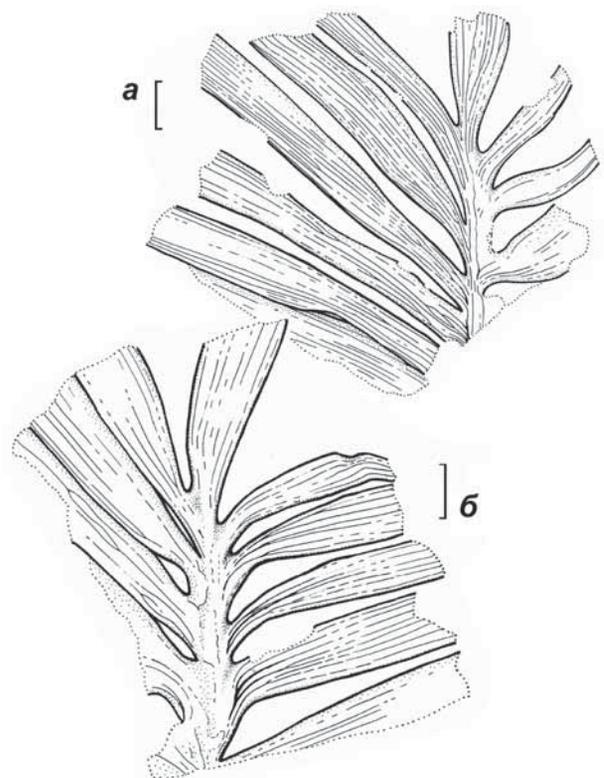


Рис. 4. Лист цикадофита *Pterophyllum* sp. из местонахождения Воркута-1: *a, б* — графическая прорисовка листьев, изображенных на рис. 3. Длина масштабной линейки 1 см

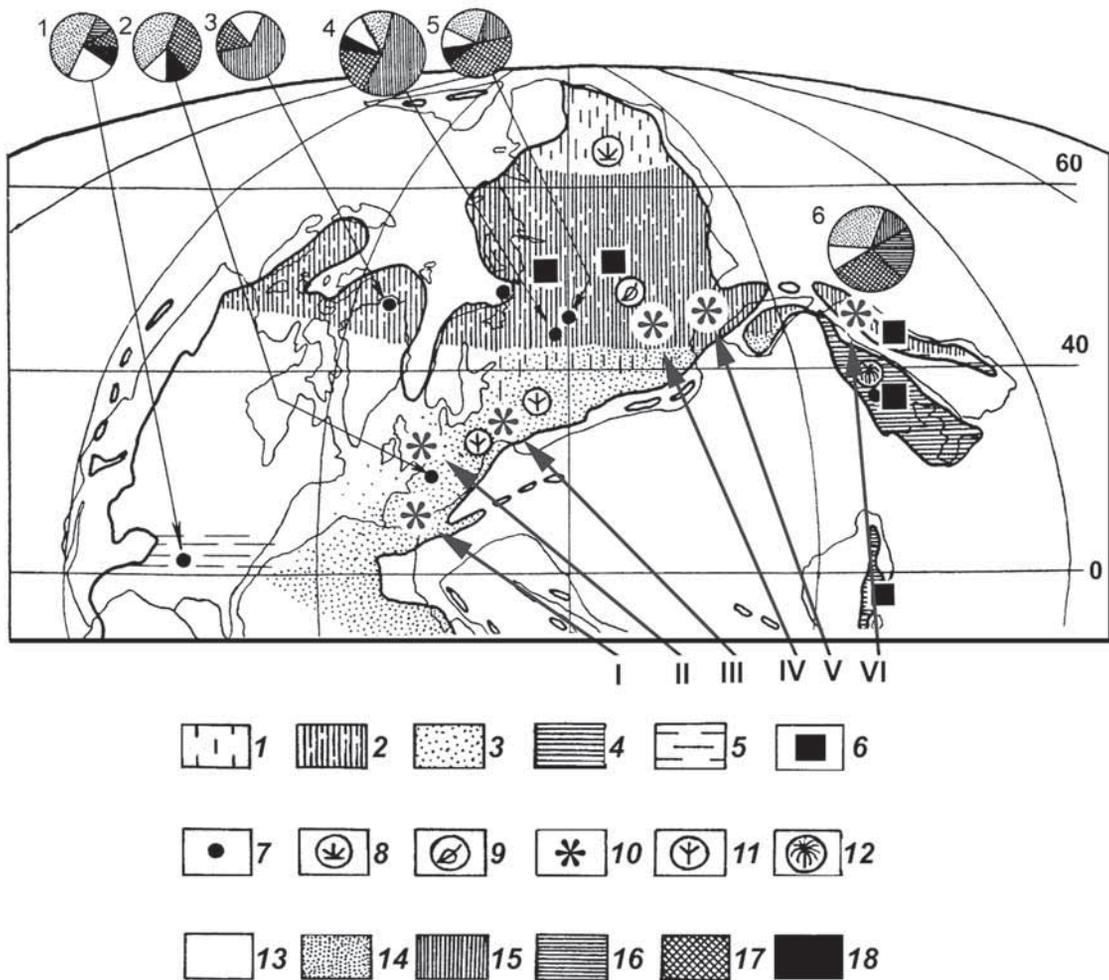


Рис. 5. Палеофитогеография Северного полушария Земли в пермском периоде; обобщенная схема, положение континентов по [Ziegler et al., 1998, 2002]: 1–5 — картируемые биомы: 1 — обедненная бореальная растительность тундрового или лесотундрового типа; 2 — типично ангарская листопадная растительность (пермский аналог современных бореальных лесов, «тайга»); 3 — тропические и экваториальные засушливые зоны, растительность средиземноморского типа; 4 — экваториальная и тропическая вечнозеленая растительность, сходная с современными дождевыми лесами; 5 — ксерофильная растительность бессточных котловин; 6 — угленакопление; 7 — географическое расположение некоторых местонахождений ископаемых флор; 8 — хамефиты и гемикриптофиты; 9 — фанерофиты, древовидные листопадные формы Северного полушария (войновские); 10 — местонахождения листьев цикадофитов; 11 — ксерофиты, представленные фанерофитами и хамефитами, семиаридные и аридные ландшафты, колонизированные пельтаспермовыми и хвойными; 12 — приэкваториальные дождевые леса. Обозначения для круговых схем, таксоны: 13 — неопределенного фитогеографического статуса; 14 — евразийские; 15 — ангарские; 16 — катазиатские; 17 — космополитные; 18 — эндемичные.

1–6 (круговые схемы) — некоторые пермские ископаемые флоры: 1 — Pease River [Di Michele et al., 2001]; 2 — Zechstein, Kupferschiefer, Rossenray [Schweitzer, 1960]; 3 — Midtkap [Wagner et al., 1982, 2002]; 4 — Тарловка [Есаулова, 1986]; 5 — Белебей [Наугольных, 2002]; 6 — Shiquanfeng [Wang, 1986].

I–VI — некоторые позднекаменноугольные (III) и пермские (I–II, IV–VI) флоры, содержащие цикадофиты: I — Urbana, Испания, в состав флоры входит *Taeniopteris cf. multinervis* Weiss [Broutin, 1986, Plate V, figs. 7, 7a, 10]; II — Durham, Англия, в состав флоры входит *Pseudoctenis middridgensis* Stoneley [Stoneley, 1958, Plate 38, fig. 5; Text-fig. 12]; III — Nyrany, Чехия, в состав флоры входит *Pterophyllum* sp. [Simunek, 2004, Pt II, figs. 9, 10]; IV — Никольское, Кузбасс, в состав флоры входят *Yavorskya mungatica* Radczenko [Нейбург, 1948, табл. XLII, фиг. 5, 6] и *Taeniopteris norinii* Halle [Нейбург, 1948, табл. XLII, фиг. 1, 2]; V — Приморье, в состав флоры входят *Tomia orientalis* Burago [Бураго, 1973], *Pterophyllum sistsense* V. Zimina et M. Zimina и другие близкие, возможно, синонимичные виды [Зими́на, Зими́на, 2005], а также *Taeniopteris sinegorkiensis* Burago, *T. primorjensis* Burago [Бураго, 1978]; VI — Монголия, в состав пермских флор входит *Guramsania hosbajarii* Vachrameev et al. [Вахрамеев и др., 1986]

ходки гетероспорового плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, маркирующего отложения соликамского горизонта уфимского яруса (устное сообщение С.К. Пухонто, 22 октября 2020 г.); образцы находятся в Палеонтологическом институте РАН. В юньягинской свите и ее аналогах встречаются амmonoидеи и другие морские беспозвоночные, указывающие на артинский возраст

этих отложений. В отложениях лекворкутской свиты известны находки амmonoидей кунгурского возраста [Богословская, Школин, 1998]. Таким образом, отложения лекворкутской свиты имеют кунгурский возраст (до пакета М с остатками вьчеславий), а вышележащие, включая интинскую свиту, — уфимский возраст (обзоры региональной стратиграфии в палеоботаническом контексте

[Пухонто, Фефилова, 1982; Полетаева, Пухонто, 1990; Пухонто, 1996, 1998].

Рисунки с морфологией растительных остатков сделаны с помощью использования методики line-tracing, при которой линейные элементы рисунка повторяют строение эквивалентных элементов листовой пластинки, изображенных на фотографиях. При этом сохраняются как общие пропорции изображаемого объекта, так и взаимное расположение его отдельных элементов.

К настоящему времени коллекция растительных остатков (16 образцов хорошей сохранности) принята и хранится в фондах Музея земледования МГУ имени М.В. Ломоносова.

Палеоботанические наблюдения. Из наиболее эффективных образцов, примечательных в экспозиционном плане, переданных в коллекцию Музея земледования, в первую очередь назовем облиственные побеги хвощевидных *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg (рис. 2, а, в) и листья папоротниковидных, в частности, представительный фрагмент вайи *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky (рис. 2, б). Сходные листья изображались из этих отложений и ранее [Залесский, Чиркова, 1938, рис. 37; Исаев и др., 2018, фототабл. 3, фиг. 1, 5; фототабл. 4, фиг. 3, 4], но новый экземпляр папоротниковидного, несмотря на то что левая (по положению на фото) часть вайи утрачена, отличается тем, то на нем можно оценить характер изменения морфологии перьев от верхушечной части листа до его средней части. Это важно для оценки изменчивости таких признаков строения листа этого вида папоротников, как жилкование и характер края перышек. Вид *Pecopteris anthriscifolia* палеоботаники изучают уже более 150 лет, но детали его строения, а также точное систематическое положение во многом остаются неизвестны. Высказывалось предположение [Naugolnykh, 2013], что *Pecopteris anthriscifolia* может принадлежать глейхениевым (семейство Gleicheniaceae).

История изучения хвощевидного *Annulina neuburgiana* короче, но, тем не менее, в ней есть сложности, которые пока не удалось разрешить. В частности, остается неясным соотношение видов «*Lobatannularia*» *comiana* Zalessky [Залесский, Чиркова, 1938, рис. 2–6] и *Annulina neuburgiana*. В описании вида «*Lobatannularia*» *comiana* М.Д. Залесский и Е.Ф. Чиркова не отмечают присутствия у этого растения листовых влагалищ, которые характерны для *Annulina neuburgiana* и входят в диагностику этого вида. При этом общее сходство образцов, изображенных М.Д. Залесским и Е.Ф. Чирковой, и экземпляров *Annulina neuburgiana* из нашей коллекции весьма большое.

Сонахождение облиственных побегов *Annulina neuburgiana* (рис. 2, а, в) с репродуктивными побегами (а именно с многоярусными фертильными зонами) в изученном местонахождении [Исаев и др., 2018, фототабл. 1, фиг. 4] позволяет предпо-

ложить, что и облиственные побеги, и споронии принадлежали одному и тому же виду ископаемых хвощевидных. Сведения о предполагаемых спорониях *Annulina neuburgiana* позволяют относить этот вид к семейству Tchernoviaceae и, таким образом, рассматривать его в качестве одного из родственников прямых предков современных хвощей [Naugolnykh, 2002, 2009; Yang et al., 2011].

Особого внимания заслуживает находка листьев цикадофитов (рис. 3, 4). Эпиморфологически эти листья практически неотличимы от листьев формального рода *Pterophyllum* Brongniart в соответствии с системой, приводимой в капитальной монографии [Watson, Sincock, 1992; p. 13, text-fig. 4, I, j].

Каждый лист состоит из рахиса и широколанцетовидных сегментов последнего порядка (перышек), причем сегменты последнего порядка прикрепляются к рахису в апикальной части листа в чередующемся порядке. В нижней части листьев расположение сегментов меняется и становится ближе к противопоставленному. Поскольку оба листа сохранились не полностью (наблюдаются только их приверхушечные и средние части), установить полную длину листьев не представляется возможным. Длина фрагментов равна 6 и 7 см. Полная ширина листа, судя по наиболее хорошо сохранившемуся экземпляру (рис. 3, б; рис. 4, б), была близка к 14 см. Ширина сегментов последнего порядка в среднем составляет 1 см.

Жилкование на обоих экземплярах наблюдается вполне отчетливо. Оно параллелодромное; в основание сегмента входят от трех до четырех базальных жилок. Одна или две центральные жилки, часто немного более толстые, чем краевые жилки, практически сразу же после вхождения в листовую пластинку из рахиса пера начинают последовательно дихотомировать один или два раза. Вслед за этим дихотомируют и краевые жилки. Таким образом, число жилок в средней части наиболее развитых сегментов последнего порядка может достигать восьми или даже девяти. Апикальные сегменты последнего порядка образуют вильчатую верхушку пера за счет перевершинивания (overtopping) одного из сегментов.

Охарактеризованные выше листья — первая надежно задокументированная находка цикадофита в пермских отложениях Печорского угольного бассейна. Необычность находки этого теплолюбивого растения в относительно высокоширотной бореальной растительности ангарского типа требует ее детального рассмотрения в более широком фитогеографическом контексте.

Результаты исследований и их обсуждение. Порядок Cusadales, и вообще цикадофиты в более широком смысле, в позднем палеозое в целом и особенно в пермском периоде были представлены эволюционно архаичными формами, которые, тем не менее, уже были обособлены в несколько

вполне самостоятельных родов. Некоторые из этих форм, скорее всего, могли принадлежать самостоятельным филогенетическим линиям, идущим из каменноугольного периода (обсуждение проблемы см. в серии работ [Taylor, 1969; Gillespie, Pfefferkorn, 1986; Zhifeng, Thomas, 1989; Axsmith et al., 2003]). Подавляющее большинство позднепалеозойских цикадофитов было связано с зонами распространения теплолюбивой низкоширотной растительности (рис. 5). Поэтому любые новые находки палеозойских цикадофитов вне тропической зоны позволяют, с одной стороны, уточнить флорогенетические тенденции, имевшие место в карбоне и перми, а с другой — дополнить картину эволюции цикадофитов в позднем палеозое.

Листья, сходные с листьями цикадофитов из воркутинской флоры, были изображены и описаны М.Д. Залесским из верхнепермских (среднепермских по современной номенклатуре) отложений Прикамья под названием *Dioonites inflexus* Eichwald [Zalessky, 1929]. Оставляя за рамками статьи вопрос о номенклатурной истории и типификации этого вида, все же отметим, что между листом, изображенным М.Д. Залесским [Zalessky, 1929, fig. 10], и изучаемыми нами экземплярами наблюдается много общего как в жилковании, так и в макроморфологии листа. Единственным различием служит расщепление некоторых сегментов *Dioonites inflexus*, однако характер изображения и отсутствие детальных фото образца М.Д. Залесского не позволяют с твердостью установить, является ли это расщепление аутентичным признаком строения листа или же оно спровоцировано механическими повреждениями листовой пластинки.

Еще одно близкое растение было описано из пермских отложений Приморья в качестве нового вида *Pterophyllum (?) sitsense* Zimina et Zimina [Зими́на, Зими́на, 2005] (в этой же работе приведен анализ находок цикадофитов в пермских отложениях России и сопредельных территорий).

Листья цикадофитов очень близкой морфологии известны из нижней перми Западной и Центральной Европы [Barthel, 1978, Tafel 38, Fig. 11, S. 113–174; Haubold, 1983, Abb. 65a] как *Pterophyllum cotteanum* Gutbier. Цикадофиты этого типа могут быть интерпретированы как мезофильный элемент растительных сообществ [Barthel, 1983], произраставший на расстоянии от бассейнов, в которых формировались фитотанатоценозы. Именно поэтому эти растения редко встречаются в местонахождениях растительных остатков.

Морфологически сходные листья цикадофитов известны из пермских отложений Монголии, в частности из разреза Ноен-Сомон. Традиционно их относят к роду *Guramsania* Vachrameev et al., 1986, первоначально установленному на материале из верхнепермских отложений Гурамсан-Хоолойской впадины Южной Монголии [Вахрамеев и др., 1986]. Несмотря на то что у ноенсомонских цика-

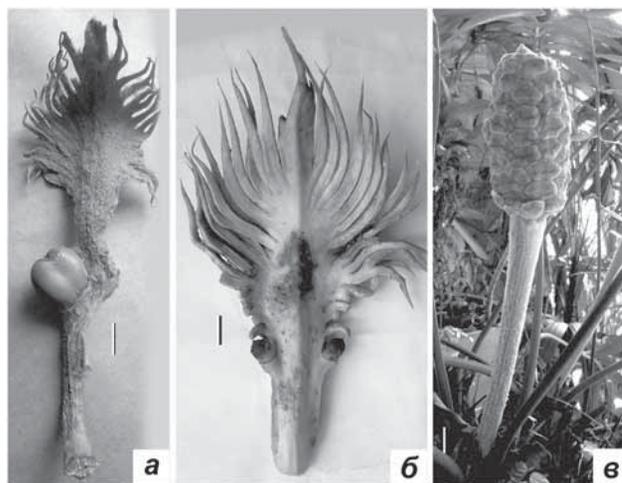


Рис. 6. Мегаспорофиллы современных цикадовых (фото С.В. Наугольных): а, б — *Cycas* spp.; в — *Zamia obliqua* A. Braun, Южно-Китайский Ботанический сад, Гуанчжоу, Китай. Длина масштабной линейки 1 см

дофитов есть некоторые особенности (анадромные или акроскопические лопасти листьев цикадофита из Ноен-Сомона существенно слабее развиты, чем у типовых образцов из Гурамсан-Хоолойского разреза Монголии, жилкование менее густое, базальная акроскопическая жилка слабее выражена), они вполне уверенно определяются как *Guramsania* cf. *hosbajarii* Vachrameev et al. [Кодрул и др., 2012; Наугольных и др., 2013]. В ассоциативной связи с листьями *Guramsania* cf. *hosbajarii* встречаются округлые радиоспермические семена с оттянутыми основаниями и притупленной верхушкой, несущей слабо приостренный микропилярный выступ, очень сходные с семенами современных цикадовых (рис. 6, а, б).

Из пермских отложений Ангариды описан еще один род цикадофитов с перистыми листьями — *Yavorskyia* Radczenko, 1935. Подробное описание типового вида *Yavorskyia mungatica* Radczenko приведено в фундаментальной монографии М.Ф. Нейбург [Нейбург, 1948]. Несмотря на общее сходство с листьями цикадофитов из воркутинской флоры, яворская имеет более сложное жилкование — в основание каждого сегмента последнего порядка из рахиса входит единственная жилка, которая сразу делится на две широко расходящиеся краевые жилки, из которых с внутренней стороны листа, в свою очередь, выходят жилки следующего порядка, простые или дихотомирующие до двух или даже до трех раз.

В палеофитогеографическом распределении пермских цикадофитов отмечена закономерность, отражающая термофильность этих растений. Подавляющее большинство местонаждений этих растений находится в зоне распространения теплолюбивой тропической растительности (рис. 5). В позднекаменноугольных и раннепермских флорах цикадофиты встречаются преимущественно в еврамерийской и катазиатской палеофитогео-

графических областях. В середине пермского периода, очевидно, в соответствии с тенденцией к аридизации климата, представители цикадофитов мигрировали в северном направлении, появляясь в субангарском экотонном поясе и во внешних областях Ангариды. Этот процесс сопровождался миграцией и других термофильных элементов (папоротников еврамрийского облика, преимущественно мараттиевых, и некоторых других теплолюбивых растений [Пухонто, Фефилова, 1982; Мейен, 1987]). Существование миграционных обменов между палеофитогеографическими областями пермской Пангеи можно считать вполне обоснованным, причем благодаря анализу данных о разных группах растений [Naugolnykh, 2000; Leven et al., 2011; Yang et al., 2011; Naugolnykh, Uranbileg, 2018]. Находка листьев цикадофитов в пределах Печорского угольного бассейна хорошо согласуется с этими представлениями.

Филлоспермиды и стахиоспермиды — две условно морфологические линии в эволюции палеозойских голосеменных и тенденции их коэволюции с членистоногими. Все основные типы семенных органов голосеменных можно свести к двум базовым архетипам: уплощенным «филлоспермам» (фолиарным семенным органам, в той или иной степени листовидным мегаспорофиллам) и «стахиоспермам», организованным в виде относительно компактных мегастробиллов. По этому принципу предлагалось объединить порядки голосеменных с филлоспермами (птеридоспермы, цикадофиты s.l.) в группу филлоспермид, а порядки голосеменных с мегастробилами (кордаиты, хвойные) в группу стахиоспермид (обсуждение проблемы см. в [Мейен, 1987, с. 142]). Несмотря на то что это предложение не нашло последовательной и широкой поддержки и сейчас считается устаревшим, для рассуждений общего плана понятия «филлоспермиды» и «стахиоспермиды» используются в классической ботанической литературе [Тахтаджян, 1956; Вахрамеев, 1980].

Возможная поливалентная симбиотическая взаимосвязь стахиоспермид с насекомыми уже неоднократно обсуждалась в литературе [Turgeon, 1994; Naugolnykh, 2018; Naugolnykh, Ponomarenko, 2010].

Но есть указания и на тесные трофические взаимоотношения насекомых и примитивных филлоспермид (в частности, птеридоспермов порядка *Medullosales* или =*Trigonocarpaceae*). Так, например, в качестве насекомого-опылителя, переносившего пыльцу с мужских репродуктивных органов на семена медуллезового птеридосперма *Pachytesta illinoensis* (Arnold et Steidtmann) Stewart sensu Retallack et Dilcher, указывался представитель палеодиктиоптер *Homaloneura dabasinkasi* Carpenter [Retallack, Dilcher, 1988, Fig. 6, P]. Для привлечения насекомых-опылителей, возможно, использовались толстые и, по-видимому, сочные

саркотестальные покровы пахитесты и других представителей медуллезовых/тригонокарповых, во внешних пределах Ангариды доживших до конца ранней перми [Naugolnykh, 1997]. Однако в случае с позднепалеозойскими и особенно с пермскими представителями цикадофитов, скорее всего, они имели обратные тенденции. У пермских цикадофитов, в частности рода *Crossozamia* Pomel [Zhifeng, Thomas, 1989], край апикальной части мегаспорофилла был покрыт длинными и отчасти шиповидными выростами, которые при прижизненном расположении мегаспорофиллов на общей оси [Zhifeng, Thomas, 1989, plate I, fig. 2] препятствовали проникновению организмов-фитофагов (прежде всего насекомых) к основанию мегаспорофилла, где находились семязачатки. Практически идентичные морфологические особенности имеют мегаспорофиллы большинства современных цикадофитов (рис. 6, а, б), причем у некоторых форм края спорофиллов смыкаются настолько плотно, что фитофагу добраться до фертильной части практически невозможно (рис. 6, в).

Известно, что интегументальные покровы, ответственные за обеспечение питания и за защиту семени, а точнее эмбриона, начинают развиваться до оплодотворения семязачатка. После оплодотворения семязачатка и превращения его в семя интегументальные покровы, включая саркотесту, обычно сильно уменьшаются в толщину и подвергаются частичному распаду [Эзу, 1980, с. 459, 463].

Заключение. Новые находки растительных остатков среднепермского возраста, переданные на постоянное хранение в Музей земледования МГУ имени М.В. Ломоносова, существенно дополняют и расширяют палеоботаническое собрание музея. Отдельные экземпляры, обладающие высокой музейной привлекательностью и научной значимостью (хвоцевидные *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, лептоспорангиатные папоротники *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky), предполагается использовать в качестве экспонатов для выставок, вовлеченных в учебно-образовательные проекты МГУ.

Обнаружение в коллекции листьев цикадофитов подтверждает проникновение теплолюбивых тропических элементов в пределы развития бореальной растительности ангарского типа в середине пермского периода. Однако, по нашему мнению, этот процесс был стимулирован климатическими флуктуациями (эпизодическими потеплениями климата), а не феноменом «внеэкваториального персистирования» или доживания архаических форм во внеэкваториальных зонах, гипотеза о котором была выдвинута С.В. Мейеном [1987, с. 378].

Благодарности. В сборе образцов палеоботанической коллекции принимали участие студенты, магистранты и аспиранты кафедры геоэкологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломо-

носова А.А. Агапов, А.Е. Бойко, Н.А. Задорожная, М.В. Калабина, М.В. Козлова, Ю.А. Колоскова, В.А. Сантаева, Я.О. Трушников, Ф.А. Шевчик, М.В. Шкарина, А.А. Прасолов, Я.О. Шевчук, В.В. Трачук, М.М. Болотюк, которым авторы выражают свою искреннюю признательность. Авторы благодарны рецензентам А.Л. Юриной (кафедра палеонтологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова) и Н.В. Баженовой (Палеонтологический институт РАН, Москва) за ценные замечания.

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы госзадания Геологического института РАН № 0135-2019-0044 «Фитостратиграфия, палеофлористика, кризисные события кайнозоя, мезозоя и палеозоя различных регионов Евразии, палеокли-

матические, палеофитоценоотические и палеофито-географические реконструкции», темы госзадания № АААА-А16-116042010088-5 «Эволюция геодинамических обстановок и глобальные природные процессы» Музея земледования МГУ имени М.В. Ломоносова, темы АААА-А16-116033010094-4 «Теоретические основы геокриологического прогноза и картирования криолитозоны России» кафедры геокриологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета, при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00322), при поддержке Российско-Норвежского образовательного гранта RuNoCORE CPRU-2017/10015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословская М.Ф., Школин А.А.* Аммоноидеи // Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми. М.: ГЕОС, 1998. С. 147–155.
- Бураго В.И.* Новый вид рода *Tomia* из верхнепермских отложений Южного Приморья // Палеонтологический журн. 1973. № 3. С. 141–144.
- Бураго В.И.* *Taeniopteris* в пермских отложениях Южного Приморья // Палеонтологический журн. 1978. № 1. С. 127–137.
- Вахрамеев В.А.* Мезозойские голосеменные растения СССР: Справочное руководство. М.: Наука, 1980. 231 с.
- Вахрамеев В.А., Лебедев Е.Л., Содов Ж.* Цикадовое (?) *Guramsania* gen. nov. из верхней перми Южной Монголии // Палеонтологический журн. 1986. № 3. С. 103–108.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.* Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хой. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 52 с.
- Зимица В.Г., Зимица М.П.* О *Pterophyllum* Brongniart из верхней перми Южного Приморья // Палеонтологический журн. 2005. № 6. С. 95–100.
- Исаев В.С., Наугольных С.В., Кирилишина Е.М.* Пермские ископаемые растения из отложений воркутской серии Печорского угольного бассейна в коллекции Музея земледования МГУ им. М.В. Ломоносова // Вестн. Моск. ун-та. Серия 4. Геология. 2018. № 4. С. 42–51.
- Есаулова Н.К.* Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1986. 176 с.
- Кодрул Т.М., Костина Е.И., Герман А.Б.* и др. Позднепалеозойские и мезозойские флористические комплексы Ноенсомонской впадины (Южная Монголия) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. М.: ГЕОС, 2012. С. 109–117.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея имени В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В., Кодрул Т.М., Уранбилэг Л.* Пермские цикадофиты рода *Guramsania* Vachrameev, Lebedev et Sodov из Ноенской впадины (Южная Монголия) // Объекты палеонтологического и геологического наследия и роль музеев в их изучении и охране. Кунгур: Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник. Кунгур, 2013. С. 64–69.
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с.
- Полетаева Е.И., Пухонто С.К.* Флора // Угленосная формация Печорского бассейна. Л.: Наука, 1990. С. 37–43.
- Пухонто С.К.* Граница верхней и нижней перми в Печорском и Кузнецком угольных бассейнах // Кузбасс — ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангариды. Т. 1. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1996. С. 36–43. (Ротапринт)
- Пухонто С.К.* Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научный мир, 1998. 312 с.
- Пухонто С.К., Фефилова Л.А.* Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 28–92.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Щербакова В.И.* Географический атлас России. Федеральная служба геодезии и картографии России. Екатеринбург: Роскартография, 1997. 54 с.
- Эзю К.* Анатомия семенных растений. Кн. 2. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Axsmith B.J., Serbet R., Krings M.* et al. The enigmatic Paleozoic plants *Spermatopteris* and *Phasmatocycas* reconsidered // Amer. J. Botany. 2003. Vol. 90. P. 1585–1595.
- Barthel M.* Die Rotliegendflora Sachsens. Dresden: Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden, 1976. B. 24. 190 S.
- Barthel M.* Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rorliegenden. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1983. S. 63–131.
- Broutin J.* Etude paleobotanique et palynologique du passage Carbonifere-Permien dans le Sud-Oest de la Peninsula Iberique. P.: Ed. CNRS, 1986. 165 p.
- Di Michele W.A., Mamay S.H., Chaney D.S.* et al. An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from North-Central Texas // J. Paleontology. 2001. Vol. 75, N 2. P. 449–460.
- Die Lebewelt des Rorliegenden / Ed. by H. Haubold. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1983. 246 S.
- Gillespie W.H., Pfefferkorn H.W.* Taeniopterid lamina on *Phasmatocycas* megasporophylls (Cycadales) from the Lower Permian of Kansas, USA // Rev. Palaeobotany and Palynology. 1986. Vol. 49. P. 99–116.

- Leven E.Ja., Naugolnykh S.V., Gorgij M.N.* New findings of Permian marine and terrestrial fossils in Central Iran (the Kalmard block) and their significance for correlation of the Tethyan, Uralian and West European scales // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 2011. Vol. 117, N 3. P. 355–374.
- Naugolnykh S.V.* New Isolated trigonocarpoid ovules of the Bardian flora // *Paleontol. J. (Moscow)*. 1997. Vol. 31, N 3. P. 329–335.
- Naugolnykh S.V.* Mixed Permian floras of Eurasia // *Paleontol. J. (Moscow)*. 2000. Vol. 34. Suppl. 1. P. 99–105.
- Naugolnykh S.V.* *Paracalamitina striata* — a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // *J. Paleontology*. 2002. Vol. 76, N 2. P. 377–385.
- Naugolnykh S.V.* A new fertile *Neocalamites* from the Upper Permian of Russia and equisetophyte evolution // *Geobios*. 2009. Vol. 42. P. 513–523.
- Naugolnykh S.V.* Permian ferns of Western Angaraland // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47, N 12. P. 1379–1462.
- Naugolnykh S.V.* Lower Permian conifers of the Urals: taxonomic and morphological diversity and paleoecology // *Paleontol. J.* 2018. Vol. 52, N 7. P. 34–51.
- Naugolnykh S.V., Ponomarenko A.G.* Possible traces of feeding by beetles in coniferophyte wood from the Kazanian of the Kama river basin // *Paleontol. J.* 2010. Vol. 44, N 4. P. 468–474.
- Naugolnykh S.V., Uranbileg L.* A new discovery of *Glossopteris* in southeastern Mongolia as an argument for distant migration of Gondwanan plants // *J. Asian Earth Sci.* 2018. Vol. 154. P. 142–148.
- Retallack G.J., Dilcher D.L.* Reconstructions of selected seed ferns // *Ann. Missouri Botanical Garden*. 1988. Vol. 75. P. 1010–1057.
- Schweitzer H.-J.* Die Makroflora des Niederrheinischen Zechsteins // *Senckenbergianaletth.* 1960. Bd. 41. S. 37–57.
- Simunek Z.* The Upper Westphalian flora of the Bohemian Massif (pteridosperms, cordaites and extrabasinal elements) // *Geol. Balcanica*. 2004. Vol. 34, N 1–2. P. 77–84.
- Stoneley H.M.M.* The Upper Permian flora of England // *Bull. British Museum (Natural History). Geology*. 1958. Vol. 3, N 9. P. 295–337.
- Taylor T.N.* Cycads: evidence from the Upper Pennsylvanian // *Science*. 1969. Vol. 164. P. 294–295.
- Turgeon J.J.* Insect fauna of Coniferous seed cones: diversity, host plant interactions, and management // *Ann. Rev. Entomol.* 1994. Vol. 39. P. 179–212.
- Wagner R.H., Lausberg S., Naugolnykh S.* The Permian Angara flora from North Greenland: a progress report // *Carboniferous of the World / Eds. L.V. Hills, C.M. Henderson, E.W. Bamber. Can. Soc. Petrol. Geologists*, 2002. Mem. 19. P. 382–392.
- Wagner R.H., Soper N.J., Higgins A.K.* A Late Permian flora of Pechora affinity in North Greenland // *Groenlands Geol. Unders.* 1982. Vol. 108. P. 5–13.
- Wang Z.-Q.* Late Permian fossil plants from the lower part of the Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // *Bull. Tianjin Institute Geol. Miner. Res.* 1986. N 15. P. 1–120.
- Watson J., Sincock C.A.* Bennettitales of the English Wealden. L.: *Palaeontol. Soc.* Printed in: Michael Heath Limited, Reigate, Surrey, 1992. 228 p.
- Yang T., Naugolnykh S.V., Sun G.A.* 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.
- Zalessky M.D.* Sur des débris de nouvelles plantes permianes // *Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-Math. Ser. 7.* 1929. N 6. P. 677–689.
- Ziegler A.M., Gibbs M.T., Hulver M.L.* A mini-atlas of oceanic water masses in the Permian Period // *Proceedings of the Royal Society of Victoria. Thematic issue: Strzelecki Intern. Symp. on Permian of Eastern Tethys: Biostratigraphy, Palaeogeography and Resources.* 1998. Vol. 110, N ½. P. 323–343.
- Ziegler A.M., Rees P.McA., Naugolnykh S.V.* Differentiating global from local effects of climate change // *Canad. J. Earth Sci.* 2002. Vol. 39. P. 223–238.
- Zhifeng G., Thomas B.A.* A review of fossil cycad megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia* Pomel and its associated leaves from the Lower Permian of Taiyuan, China // *Rev. Palaeobotany and Palynology*. 1989. Vol. 60. P. 205–223.

Поступила в редакцию 10.12.2020

Поступила с доработки 27.01.2021

Принята к публикации 27.01.2021