О женских фруктификациях пельтаспермовых из пермских отложений Восточно-Европейской платформы

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2
Gomankov@mail.ru

Суммированы данные о женских фруктификациях семейств Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae, известных из кунгурских и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы. В семействе Peltaspermaceae выделяются две трибы, соответствующие независимым и параллельным ветвям эволюционного развития: Peltaspermeae tr. nov. (фруктификации *Peltaspermum*, листья *Lepidopteris*, *Dellephyllum* и *Vittaephyllum*) и Peltaspermopseae tr. nov. (фруктификации *Peltaspermopsis* и *Stiphorus*, листья *Rhachiphyllum*, *Odontopteridium*, *Ustyugia*, *Tatarina* и *Kirjamkenia*). В целом в эволюции женских фруктификаций Peltaspermaceae большую роль играли явления параллелизма и конвергенции. Женские фруктификации Cardiolepidaceae на Восточно-Европейской платформе известны пока лишь из кунгура, тогда как листья этих растений – преимущественно из верхней перми. Описывается новый род *Galinotheca* (сем. Cardiolepidaceae), а также новые виды *G. marginata*, *Peltaspermopsis magna* и *P. tuberculata*.

Пельтаспермовые в широком смысле (порядок Peltaspermales) – группа вымерших голосеменных растений, игравшая значительную роль в позднепалеозойских и мезозойских флорах всего земного шара. Возникли пельтаспермовые в позднем карбоне; их непосредственными предками были, вероятно, еврамерийские каллистофитовые [Мейен, 1992], но подлинного расцвета эта группа достигла в конце перми (начиная с кунгурского века) в Субангарской области Ангарского палеофлористического царства [Meyen, 2002]. Из кунгурских, казанских и татарских отложений Восточно-Европейской платформы, входившей в пермском периоде в состав Субангарской области, известно множество остатков пельтаспермовых, разнообразных как в морфологическом, так и в таксономическом отношении. В кунгурском ярусе Восточно-Европейской платформы пельтаспермовые представлены тремя семействами: Peltaspermaceae, Cardiolepidaceae и Trichopityaceae, но в верхнюю пермь из них переходят только Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae. Ранее [Гоманьков, 2008; Gomankov, 2008] была прослежена эволюция вегетативной листвы у пермских представителей семейства Peltaspermaceae, однако наибольший интерес с точки зрения морфологии и таксономии представляет эволюция женских фруктификаций, поскольку именно этот тип органов играет главную роль в систематике палеозойских и мезозойских голосеменных [Мейен, 1992]. В настоящей работе суммированы данные по женским фруктификациям семейств Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae, известным из кунгурских и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы, и сделана попытка наметить основные эволюционные тенденции в их историческом развитии.

Местонахождения

Коллекционный материал, рассматриваемый в настоящей статье, хранится в Геологическом институте РАН (Москва; далее – ГИН РАН) [образцы №11/61-89, 11/67-89, 11/67а-89, 3737/67а, 3737/67б, 3737/77, 3737/123, 3737/182-b, 3737/204, 3773/1535, 3773/1535а, 3954/20, 4552/29, 4552/85, 4552/276, 4552/327] и в Ботаническом институте РАН (Санкт-Петербург – далее БИН РАН)) [образцы №19/359, 32а/359, 102/1852, 103/1852, 104/1852]. Эти образцы происходят из следующих местонахождений (рис. 1).

1. Крутая Катушка. Пермская обл., левый берег р. Барда, в 2 км выше моста в д. Матвеево. Нижняя пермь, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита [Meyen, 1997; Наугольных, 1998].

2. Чекарда. Пермская область, левый берег р. Сылва, непосредственно ниже устья р. Чекарда. Нижняя пермь, верхнекунгурский подъярус, иреньский горизонт, кошелевская свита [Meyen, 1997; Наугольных, 1998] (в обеих работах местонахождение носит название «Чекарда-1»).

Растительные остатки (в том числе женские фруктификации пельтаспермовых) из первых двух местонахождений неоднократно описывал

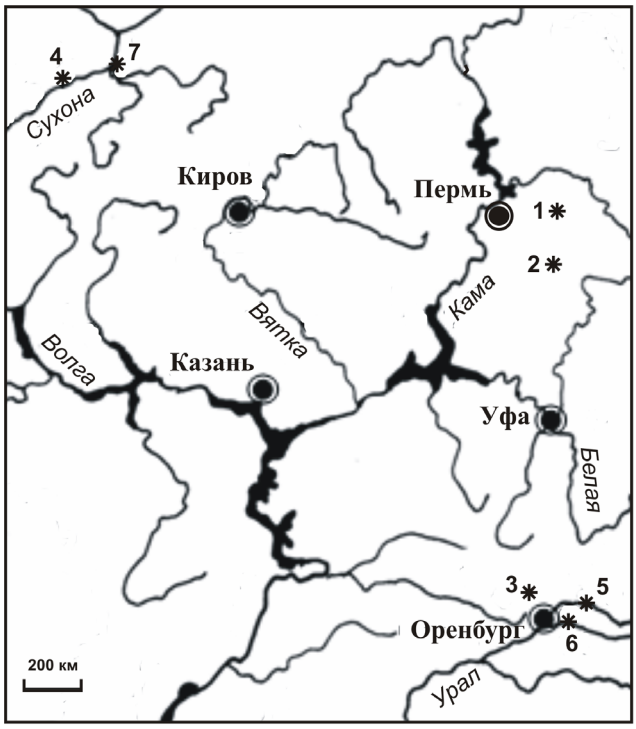


Рис. 1. *Географическое положение местонахождений растительных остатков:*
1 – Крутая Катушка, 2 – Чекарда, 3 – Каргалинские рудники, 4 – Исады, 5 – Новокульчумово, 6 – Вязовка, 7 – Аристово

С.В. Наугольных [1998; 2007 и др.]. Однако эти описания содержат немало морфологических и таксономических ошибок, так что соответствующие остатки фактически нуждаются в переописании.

3. Каргалинские рудники. Группа рудников, расположенных в ~50 км к северу и северо-западу от Оренбурга, в которых еще с бронзового века разрабатывались медистые песчаники нижнетатарского (а возможно, и казанского) возраста [Каргалы, 2002]. К сожалению, к началу XX века все они были заброшены, и теперь восстановить точное положение каждого конкретного рудника весьма трудно. Материал, рассматриваемый в настоящей работе, происходит из следующих трех местонахождений, связанных с Каргалинскими рудниками.

3.1. Кичкас. Оренбургская обл., правый берег р. Большой Уран, устье заброшенной шахты, в 1,5 км северо-западнее моста на западной окраине д. Кичкас. Верхняя пермь, татарский ярус, уржумский горизонт [Миних и др., 1992; Gomankov, 1995].

3.2. Кузьминовские отвалы. Местоположение Кузьминовского рудника удалось определить точнее на основании сведений, приведенных в книге «Каргалы» [2002], а также С.В. Мейеном [Meyen, 1997]. Рудник находился в верховьях р. Каргалка, на восточном склоне холма Пани́ка, в 7 км к северо-западу от д. Комиссарово на р. Усолка. По оценке С.В. Мейена, возраст отложений, разрабатывавшихся в Кузьминовском руднике, соответствует концу казанского или началу татарского века.

3.3. Конторские отвалы. Упоминаются в этикетках к образцам из Каргалинских рудников, хранящихся в БИН РАН (коллекция №359). В этих этикетках указано, что Конторские отвалы находились в окрестностях хут. Горный, который, судя по современной карте, располагался на правом берегу р. Усолка между д. Комиссарово и Новенький, в ~60 км к северо-западу от центра Оренбурга. Возраст флороносных отложений по аналогии с местонахождением Кичкас и Кузьминовским рудником может быть оценен как верхи казанского яруса – низы уржумского горизонта татарского яруса.

4. Исады. Вологодская обл., левый берег р. Сухона напротив д. Исады. Верхняя пермь, татарский ярус, вишкильский горизонт [Гоманьков, Мейен, 1986; Татарские отложения…, 2001; Гоманьков, 2002]

5. Новокульчумово. Оренбургская обл., правый склон поймы р. Сакмара, в 3,7 км западнее центра д. Новокульчумово. Из флороносного слоя И.И. Молостовской (Саратовский государственный университет) был определен следующий комплекс остракод: *Suchonellina* ex gr. *parallela* Spizharsky, *S. inornata* Spizharsky, S. inornata var. *macra* (Lunjak), *S undulata* (Mischina), *Wjatkellina vladimirinae* (Belousova), *Wjatkellina* sp., *Prasuchonella* ex gr. *stelmachovi* (Spizharsky), *Suchonella blomi* Molostovskaja. Совместное присутствие в этом комплексе таких форм, как *Prasuchonella* ex gr. *stelmachovi* и *Suchonella blomi*, а также видов рода *Wjatkellina* при отсутствии вида *W. fragilis* (Schneider) указывает на принадлежность вмещающих отложений к интервалу так называемых ковровских слоев [Гоманьков, 2002], соответствующему, по-видимому, самым верхам вишкильского горизонта (верхняя пермь, татарский ярус).

6. Вязовка. Оренбургская обл., правый борт Вязовского оврага, в 1,5 км к северо-западу от д. Вязовка. На основании фауны остракод, а также собственно растительных остатков (так называемый вохомский флористический комплекс) местонахождение может быть отнесено к вятскому горизонту татарского яруса [Твердохлебов и др., 1989; Гоманьков, 2002].

7. Аристово. Вологодская обл., правый берег р. Малая Северная Двина, в 100 м выше пристани у д. Аристово. Верхняя пермь, татарский ярус,

вятский горизонт [Гоманьков, Мейен, 1986; Татарские отложения…, 2001].

Семейство Peltaspermaceae

Семейство Pelataspermaceae было предложено Х.Х. Томасом [Thomas, 1933] для голосеменных растений («птеридоспермов»), обладавших сложноперистыми вегетативными листьями, относившимися к роду *Lepidopteris* Schimper, хотя род *Peltaspermum* Harris, который должен считаться типовым родом семейства, был действительно обнародован лишь в 1937 году [Harris, 1937]. Типовой материал рода *Peltaspermum* [Harris, 1932] происходил из позднего триаса Восточной Гренландии и представлял собой сохранившие объем фитолеймы радиально-симметричных пельтатных полиспермов (пельтоидов), которые состояли из круглого семеносного диска с фестончатым краем и ножки, прикреплявшейся к диску в центре его нижней стороны. На той же нижней стороне диска вокруг ножки по кругу располагались семена. Первая обобщающая сводка по пельтаспермовым была выполнена Дж. Тоунроу [Townrow, 1960], который включал в состав семейства большое число растений с листвой типа *Lepidopteris*, в том числе *L. martinsii* (Germar in Kurtze) Townrow из цехштейна Западной Европы и ряд гондванских видов, известных из триаса Австралии, Аргентины, Южной Африки и Мадагаскара.

Позднее [Kerp, 1982] к семейству Peltaspermaceae были отнесены женские фруктификации, известные из нижней перми Западной Европы под названием *Autunia* Krasser. Они представляют собой кистевидные собрания билатерально-симметричных веерообразных кладоспермов (не пельтоидов) с черешками, прикреплявшимися к краю семеносного диска, адаксиальная поверхность которого была ребристой, а дистальный край – фестончатым. К абаксиальной поверхности каждого кладосперма прикреплялись два семезачатка; семенные рубцы были круглыми и очень мелкими (~0,2 мм диаметром – см. [Kerp, 1988, pl. XXIII, fig. 4]). Предполагалось, что растения, которые продуцировали такие фруктификации, обладали вегетативными листьями, относимыми к роду *Rhachiphyllum* Kerp. К роду *Autunia* были отнесены также женские фруктификации из триаса Южной Африки, описанные первоначально как *Lepidopteris natalensis* H.Thomas [Thomas, 1933], а затем – как *Peltaspermum thomasii* Harris [Harris, 1937].

Поскольку род *Rhachiphyllum* появился еще в позднем карбоне, то фруктификации *Autunia* считались наиболее древними и примитивными в семействе Peltaspermaceae, ближе всего стоящими к каллистофитовым – группе, которая рассматривалась как предковая для всего порядка Peltaspermales [Мейен, 1992], хотя в дальнейшем в верхнем карбоне Западной Европы были найдены и радиально-симметричные фруктификации семейства Peltaspermaceae, сходные с родом *Peltaspermum* [Kerp et al., 2001].

По материалам из татарского яруса Восточно-Европейской платформы (местонахождения Аристово, Вязовка и др.) мною [Гоманьков, Мейен, 1986] был описан род *Peltaspermopsis* Gomankov, морфологически близкий к роду *Peltaspermum*, но (что очень важно) не тождественный ему. Отличия типичных пельтоидов *Peltaspermopsis* и *Peltaspermum* заключаются, главным образом, в форме и размерах семенных рубцов, видимых на нижней поверхности семеносного диска. Пельтоиды, относимые к роду *Peltaspermopsis*, имели округлые, сравнительно небольшие семенные рубцы, далеко расставленные друг от друга. У *Peltaspermum rotula* Harris (типового вида рода *Peltaspermum*) семенные рубцы овальные, сравнительно крупные и близко расположенные друг к другу, так что перемычки между ними имеют характер тонких «спиц», а вся нижняя поверхность семеносного диска напоминает велосипедное колесо. Такой же характер имеют семенные рубцы у пельтоидов, описанных из цехштейна Германии под названием *Peltaspermum martinsii* (Germar in Kurtze) Poort et Kerp[1] [Poort, Kerp, 1990]. У *Peltaspermum incisum* Prynada ex Stanislavsky из верхнего триаса Донбасса [Станиславский, 1976] и у *P. monodiscum* J.M. Anderson et H.M. Anderson из верхнего триаса Южной Африки [Anderson J.M., Anderson H.M., 2003] семенные рубцы линейные, щелевидные, а сами семеносные диски рассечены на отдельные радиально расходящиеся лопасти.

В литературе [Храмова, 1977; Добрускина, 1980; Wang Ziqiang, Wang Lixin, 1986; Anderson J.M., Anderson H.M., 2003] описано большое число видов рода *Peltaspermum*, для которых форма семенных рубцов остается неизвестной.

[1] Голотип этого вида [Kurtze, 1839, t. III, fig. 2] представляет собой отпечаток стерильного листа, справедливо отнесенный Дж.Тоунроу [Townrow, 1960] к роду *Lepidopteris*. Поскольку объединение стерильных листьев и женских фруктификаций под одним родовым и даже видовым названием кажется мне нецелесообразным (особенно при отсутствии органической связи), я считаю, что листья, описанные Р.Поорт и Г.Керпом [Poort, Kerp, 1990] как *Peltaspermum martinsii*, следует определять как *Lepidopteris martinsii* (Germar in Kurtze) Townrow, а для пельтоидов, отнесенных к этому виду, требуется создание нового вида в составе рода *Peltaspermum*.

Рис. 2. *Реконструкция побега растений с вегетативными листьями Tatarina и семеносными «шишечками» Peltaspermopsis*

Большинство из них происходят из триасовых отложений и ассоциируют с листьями рода *Lepidopteris* или близкого к нему рода *Dellephyllum* Doweld. Р.Поорт и Г.Керп [Poort, Kerp, 1990] предлагали относить такие виды к роду *Lopadiangium* Zhao, который специально предназначался [Гоманьков, Мейен, 1986] для объединения пельтоидов с неизвестной формой семенных рубцов. Однако на основании общего морфологического сходства с хорошо изученными видами, а также идентичности ассоциирующей вегетативной листвы, можно, по крайней мере для триасовых видов *Peltaspermum*, предположить, что все они имели такую же форму семенных рубцов, как *P. rotula* или *P. incisum*.

Из видов, когда-либо относившихся к роду *Peltaspermum*, только у *P. thomasii* семенные рубцы были достоверно такого же типа, как у *Peltaspermopsis*, но этот вид имел билатерально-симметричные кладоспермы с черешком, прикрепляющимся к краю щитка, и был переведен [Kerp, 1982] в род *Autunia* (см. выше).

Еще одно отличие родов *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* друг от друга заключается в том, что пельтоиды *Peltaspermopsis* собраны по 4–5 шт. в компактные «шишечки», напоминающие шишки современных кипарисов, тогда как пельтоиды *Peltaspermopsis*, как правило, образовывали рыхлые кистеподобные скопления. Впрочем, достоверные остатки собраний пельтоидов *Peltaspermum rotula* до сих пор неизвестны, поэтому это второе различие между родами *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* остается гипотетичным.

Рассмотренным морфологическим различиям был придан родовой ранг ввиду того, что пельтоиды двух указанных типов ассоциировали с листьями, относившимися к разным родам: если с пельтоидами *Peltaspermum* связывались сложноперистые листья рода *Lepidopteris*, то с пельтоидами *Peltaspermopsis* – простые листья рода *Tatarina* S.Meyen (рис. 2). Ниже будет показано, что таксономическое значение этих отличий – еще больше и соответствует, по-видимому, рангу трибы.

В пределах Восточно-Европейской платформы наиболее древние достоверные женские фруктификации семейства Peltaspermaceae известны из кунгурского яруса[2]. В работах С.В. Наугольных [1998], а также С.В. Наугольных и Г.Керпа [Naugolnykh, Kerp, 1996] изображено 6 образцов (два из них – с противоотпечатками) из местонахождений Крутая Катушка и Чекарда, ныне хранящихся в ГИН РАН. Поскольку в разных работах этим образцам присвоены разные номера, то для дальнейших ссылок я объединяю сведения о них в табл. 1.

Все перечисленные образцы отнесены С.В. Наугольных к виду *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naugolnykh et Kerp.

[2] Вид *Peltaspermum goniacanthus* Nagolnykh из верхнекаменноугольных отложений Приуралья С.В. Наугольных [2007] описал по единственному экземпляру плохой сохранности, на котором не видно семенных рубцов. Соответственно принадлежность этого экземпляра к роду *Peltaspermum* и даже к семейству Peltaspermaceae вызывает сомнения.

При более тщательном изучении выяснилось, что образец №3737/29 (см. также [Наугольных, 2007, табл. XVIII, фиг. 2]) представляет собой отпечаток женской фруктификации кордаита из рода *Gaussia* Neuburg (на нем отчетливо видны отпечатки отдельных семяножек, и семенные рубцы расположены не по кругу, а на разных расстояниях как от центра диска, так и друг от друга), поэтому в дальнейшем он не рассматривается.

Остальные образцы по своей морфологии отвечают диагнозу рода *Peltaspermopsis*. Если при этом учесть, что вид *Callipteris retensoria* Zalessky установлен [Zalessky, 1939] для вегетативных листьев рода *Callipteris* Ad.Brongniart (или *Rhachiphyllum* по современной номенклатуре), становится понятным: никакого отношения ни к роду *Peltaspermum* (связывающемуся с вегетативными листьями рода *Lepidopteris*), ни к виду «*retensorium*» эти образцы не имеют.

В пределах рассматриваемого множества пельтоидов можно легко распознать два морфологических типа, различающихся прежде всего размерами семеносных дисков. Экземпляры №11/61-89, 11/67-89, 11/67a-89 и 11/244-91 демонстрируют диски диаметром 5–6 мм с 12–13 лопастями (табл. 1, фиг. 1–3). В тех случаях, когда удается рассмотреть семенные рубцы (табл. 1, фиг. 2, 3), видно, что они округлые, имеют диаметр ~0,7 мм; их центры отстоят друг от друга на расстояние ~1 мм. Каждый семенной рубец соответствует одной лопасти на краю диска. Верхняя поверхность дисков несла, по-видимому, довольно высокий рельеф из радиальных ребер, соответствовавших краевым фестонам, и разделявших их бороздок. В целом эти пельтоиды близки к виду *Peltaspermopsis buevichiae* (Gomankov et S.Meyen) Gomankov, описанному из верхнетатарских отложений Восточно-Европейской платформы [Гоманьков, Мейен, 1986], отличаясь от него меньшими размерами (диаметр верхнетатарских пельтоидов составляет обычно 8–12 мм), и могут быть определены как *Peltaspermopsis* aff. *buevichiae*.

В отличие от них, пельтоиды, видимые на образцах №3737/123, 3737/182a и 3737/182-b, достигают в диаметре 20–25 мм. На образце №3737/123 (табл. 1, фиг. 6) представлены неполный отпечаток нижней поверхности семеносного диска и часть ножки, прижатой к нему при захоронении. На образцах №3737/182a и 3737/182-b (отпечаток и противоотпечаток) представлена «шишечка», в составе которой видны 3 пельтоида, 2 из них «в профиль» (табл. 1, фиг. 4, 5). Верхняя поверхность семеносных дисков, вероятно, имела довольно высокий рельеф из радиальных ребер и бороздок, разделявших диск на секторы числом ~20. В центре верхней поверхности наблюдается пологое углубление глубиной ~3 мм. Нижняя поверхность покрыта довольно грубой радиальной штриховкой и, кроме того, несет глубокие радиальные складки, располагающиеся по границам секторов и являющиеся, скорее всего, результатом пропечатывания рельефа верхней стороны диска на нижнюю при захоронении. Край диска фестончатый. Лопасти с закругленными концами, синусы между ними имеют глубину до 3 мм. На концах отпечатков некоторых лопастей имеются углубления, заполненные углистым веществом. По-видимому, в этих местах лопасти загибались на нижнюю сторону. Однако такой загиб наблюдается далеко не у всех лопастей и совсем не просматривается на пельтоидах, видимых «в профиль». Скорее всего, общий загиб края диска на адаксиальную сторону был незначительным. Семенные рубцы круглые, диаметром ~ 1 мм, окружены радиально расходящимися морщинками, расположены вне адаксиальных загибов лопастей. Расстояния между их центрами составляют 2–3 мм. Очень важно, что на отпечатках семенные рубцы располагаются *в углублениях*, т.е. при жизни семена сидели на возвышениях или даже на ножках. Две такие семяножки отчетливо видны на одном из пельтоидов, представленных «в профиль» (табл. 1, фиг. 5). Кажется даже, что к одной из этих семяножек прикрепляется семя, фитолейма которого сохранилась внутри «шишечки», хотя, строго говоря, органической связи этого семени ни с одним из пельтоидов не наблюдается. Семя имеет длину 5 мм и ширину 4 мм, и если оно действительно прикреплялось к семяножке, то «боком», т.е. не на конце своей длинной оси. Никаких деталей морфологии на фитолейме семени не видно. Ножки пельтоидов сохранились лишь в виде сколов. Характер их поверхности неизвестен. Видно лишь, что они постепенно расширяются вверх и плавно переходят в нижнюю поверхность диска. Наблюдавшаяся максимальная толщина ножки 2,5 мм. Длина ножки от точки ветвления до основания диска 3–7 мм. Благодаря своим крупным размерам, а также характеру прикрепления семян к диску эти пельтоиды, несомненно, заслуживают выделения в новый вид, который описан ниже в разделе «Систематическая часть» под названием *Peltaspermopsis magna* sp. nov. К этому же виду, вероятно, относится крупный пельтоид (экз. №4856/123 и 4856/123a) из местонахождения Крутая Катушка, изображенный С.В. Наугольных [2007] на фиг. 5 и 6 табл. XXXVII под названием *Peltaspermum* sp. Впрочем, указанные экземпляры (отпечаток и

противоотпечаток) сохранили лишь отпечаток и слепок верхней поверхности семеносного диска и не несут никакой информации о семенных рубцах, так что их видовое и даже родовое определение остается проблематичным.

Из местонахождения Чекарда известны 2 экземпляра пельтоидов (№3773/881, см. [Наугольных, 1998, табл. XI, фиг. 6]; №4856/149, см. [Наугольных, 2007, табл. XXXVII, фиг. 2]), по своим размерам занимающих промежуточное положение между двумя описанными выше группами и соответствующих типичным *Peltaspermopsis buevichiae*. К сожалению, оба экземпляра также представляют собой отпечатки лишь верхней поверхности семеносного диска, в силу чего их принадлежность к данному виду вызывает сомнения.

Указания на прижизненную связь описанных женских фруктификаций с какими-либо видами вегетативной листвы остаются довольно неопределенными. В кунгурской флоре Приуралья доминируют листья каллиптерид (роды *Rhachiphyllum*[3] и *Gracilopteris* Kerp, Naugolnykh et Haubold), традиционно относимые к семейству Peltaspermaceae. Однако эти листья довольно разнообразны (2 рода и по крайней мере 4 вида [Наугольных, 1998]), и как соотносятся между собой виды пельтоидов и виды стерильных листьев, неясно. С.В. Наугольных и Г. Керп [Naugolnykh, Kerp, 1996] указывают на высокое сходство эпидермальной структуры кунгурских пельтоидов и листьев *Rhachiphyllum retensorium*, однако при этом эпидермальная структура пельтоидов проиллюстрирована лишь одним экз. – №3737/182а, на основании чего можно предположить, что структура мелких пельтодов не была ими изучена и остается неизвестной.

Из флоры Каргалинских рудников известны 3 экземпляра пельтоидов, которые можно отнести к семейству Peltaspermaceae. Один из них (№3758/533), происходящий из местонахождения Кичкас, был описан и изображен мною [Gomankov, 1995] под названием *Lopadiangium* sp. AVG-2, 2 других (№19/359 из Конторских отвалов и №32-2/359 с противоотпечатком №32а-2/359 из Кузьминовских отвалов) воспроизведены здесь на фиг. 1–3 табл. 2.

Экземпляр №19/359 представляет собой отпечаток нижней поверхности пельтоида диаметром 24 мм. Поверхность отпечатка, за исключением центральной части, где, очевидно, прикреплялась ножка, покрыта радиально расходящимися ребрами и бороздками, которые становятся заметнее вблизи края диска и образовались, по-видимому, в результате пропечатывания на нижней стороне рельефа верхней стороны. Ребра и разделяющие их бороздки делят диск на секторы, точное количество которых подсчитать трудно и можно лишь приблизительно оценить числом 33. Край диска сохранился плохо, вероятно, при жизни он был загнут на нижнюю сторону. На концах ребер располагаются семенные рубцы (табл. 2, фиг. 2), которые на отпечатке имеют вид округлочетырехугольных возвышений, достигающих в поперечнике ~1 мм; их центры отстоят друг от друга на расстояние ~2 мм.

Экземпляр №32а-2/359 демонстрирует фитолейму семеносного диска, видимого с верхней стороны (а №32-2/359 – соответственно отпечаток этой верхней стороны). Диаметр диска составляет ~5 мм. Диск несет высокий рельеф из радиально расходящихся ребер и разделяющих их бороздок, которые делят поверхность диска на ~13 секторов. Край диска был, по-видимому, фестончатым и сильно подвернутым на адаксиальную сторону. Отсутствие сведений о семенных рубцах заставляет определять этот экземпляр как *Lopadiangium* sp. AVG-3.

Кажется, что все 3 экз. пельтоидов из Каргалинских рудников относятся к разным видам. По своим размерам экз. №19/359 близок к *Peltaspermopsis magna*, но отличается от этого вида отсутствием семяножек (его семенные рубцы на отпечатке выглядят не как углубления, а как возвышения). Пельтоид из Кузьминовских отвалов (№32-2/359 и 32-2а/359) по размерам близок к тем остаткам из местонахождений Чекарда и Крутая Катушка, которые выше определены как *Peltaspermopsis* aff. *buevichiae*. Экземпляр №3758/533 по размерам близок к «нормальным» *Peltaspermopsis buevichiae*, но отличается от них ровным (а не фестончатым) краем и, по-видимому, отсутствием высокого рельефа на верхней стороне. Из листьев, которые можно было бы отнести к семейству *Peltaspermaceae*, во флоре Каргалинских рудников до сих пор указывался лишь вид *Odontopteridium wangenheimii* (Fischer) Gomankov [Gomankov, 1995; Гоманьков, 2008], с которым я и связывал пельтоид, представленный экз. №3758/533. Высокое морфологическое разнообразие пельтоидов при низком разнообразии вегетативных листьев составляет

[3] Именно к этому роду должны относиться вегетативные листья, встречающиеся чаще всего и описанные М.Д. Залесским [Zalessky, 1939] как *Callipteris retensoria*, а С.В. Наугольных [1998] – как *Peltaspermum retensorium*. Правильная комбинация *Rhachiphyllum retensorium* (Zalessky) Naugolnykh была введена С.В. Наугольных [1991] ранее, но в дальнейшем им не употреблялась.

удивительную и пока не объясненную особенность флоры Каргалинских рудников.

Флора верхнетатарского подъяруса Восточно-Европейской платформы подробно описана под названием татариновой флоры [Гоманьков, Мейен, 1986]. Представители семейства Peltaspermaceae с листьями, относимыми к роду *Tatarina*, и женскими фруктификациями, относимыми к роду *Peltaspermopsis*, являются основными доминантами этой флоры, по которым она и получила свое название. Как листья *Tatarina*, так и пельтоиды *Peltaspermopsis* в татариновой флоре довольно разнообразны, хотя в роде *Peltaspermopsis* до сих пор формально описан лишь 1 вид – *P. buevichiae* (табл. 2, фиг. 4, 5; табл. 3, фиг. 1–3), тогда как другие морфотипы описаны в открытой номенклатуре из-за недостаточности фактического материала по каждому из них. Еще один позднетатарский вид рода *Peltaspermopsis* описывается в разделе «Систематическая часть» настоящей работы.

Из видов, описанных в открытой номенклатуре, заслуживают особого внимания *Peltaspermopsis* sp. AVG-1 и *Peltaspermopsis* (?) sp. AVG-4 (табл. 4, фиг. 2). Первый из них [Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 71, а], описанный из местонахождения Исады, отличается от типичных *P. buevichiae* более крупными и овальными (а не круглыми) семенными рубцами, достигающими в длину 2–2,5 мм при ширине ~1 мм. Ширина промежутков между рубцами составляет 0,4–0,5 мм. Эту форму пельтоидов можно рассматривать как переходную между родами *Peltaspermopsis* и *Peltaspermum*. *Peltaspermopsis* (?) sp. AVG-4 из местонахождения Аристово характеризуется сравнительно большими размерами (и в этом отношении он близок к *P. magna*), а по эпидермальной структуре может быть надежно связан с листьями, которые первоначально назывались *Tatarina pinnata* S.Meyen et Gomankov, но затем [Гоманьков, 2008] были выделены в отдельный род *Ustyugia* Gomankov, рассматриваемый как предковый по отношению к роду *Tatarina*.

Потомком рода *Peltaspermopsis* в татариновой флоре, по-видимому, может считаться род *Stiphorus* S.Meyen [Мейен, 1983], объединяющий парные билатерально-симметричные листовидные кладоспермы (черешок прикрепляется к краю пластинки), каждый из которых несет на абаксиальной стороне по два ряда маленьких овальных семенных рубцов, расположенных по бокам средней жилки. Растения с фруктификациями *Stiphorus* обладали листьями, относимыми к роду *Kirjamkenia* Prynada, и происходили от растений с листьями *Tatarina* и пельтоидами *Peltaspermopsis* [Гоманьков, 2008].

В составе татариновой флоры известны находки листьев рода *Lepidopteris* (*L. archaica* Gomankov [Гоманьков, 2006]), которые вместе с *Lepidopteris martinsii* из цехштейна Западной Европы являются древнейшими находками рода *Lepidopteris* во всем мире. В местонахождении Вязовка вместе с остатками *L. archaica* найдены женские фруктификации, вероятно принадлежавшие тем же растениям (табл. 3, фиг. 4, 5; табл. 4, фиг. 1). В книге «Татариновая флора» [Гоманьков, Мейен, 1986] они описаны под названием *Lopadiangium* sp. AVG-1, однако более тщательное изучение позволило отнести их к роду *Peltaspermum*. Остаток (отпечаток и противоотпечаток) представляет собой фрагмент рыхлого кистевидного собрания пельтоидов. Пельтоиды сидят по спирали на главной оси, имеющей толщину 4 мм и несущей грубую продольную морщинистость. Ножки пельтоидов, по-видимому конические, имеют в основании диаметр ~4 мм (т.е. имели такую же толщину, как главная ось) и длину ~5 мм. Семеносные диски диаметром 8–12 мм, на верхней поверхности несут высокий рельеф из ребер и бороздок, разделяющих их на 14–20 секторов. Края дисков фестончатые, слегка загнуты на адаксиальную сторону. На отпечатке нижней стороны одного из дисков (нижнего на фиг. 4 и 5 табл. 3) видны крупные овальные семенные рубцы (2,5×1 мм), разделенные очень узкими спицеобразными участками эпидермы. Некоторые из этих «перемычек» подчеркнуты сохранившейся фитолеймой, тогда как на тех участках, где фитолейма не сохранилась, видно, что эпидерма в пределах «перемычек» несет тонкую продольную складчатость (табл. 4, фиг. 1).

Характерно, что, помимо описанного экземпляра из местонахождения Вязовка, сходство с видом *Peltaspermum rotula* обнаруживают также фруктификации, связываемые с другим древнейшим видом рода *Lepidopteris* – *L. martinsii*. На фиг. 4 и 7 табл. VI из работы Р.Поорт и Г.Керпа [Poort, Kerp, 1990] отчетливо видно, что нижняя сторона этих пельтоидов тоже имеет характер «велосипедного колеса»: большую ее часть занимают крупные овальные семенные рубцы, отделенные друг от друга тонкими спицеобразными промежутками.

Анализ изменения во времени морфологии вегетативных листьев семейства Peltaspermaceae [Гоманьков, 2008; Gomankov, 2008] позволил выявить две эволюционные линии, развивавшие-

ся независимо и в значительной степени параллельно друг другу. Одна из них (преимущественно пермская) представлена последовательностью родов *Rhachiphyllum* – *Odontopteridium* Gomankov – *Ustyugia* – *Tatarina* – *Kirjamkenia*, а другая (преимущественно триасовая) – *Lepidopteris* – *Dellephyllum* – *Vittaephyllum* Dobruskina.

Из приведенного обзора видно также, что эти эволюционные линии различались и по женским фруктификациям: если для линии *Rhachiphyllum* – *Kirjamkenia* (за исключением лишь самых последних ее членов) свойственны пельтоиды типа *Peltaspermopsis*, то для линии *Lepidopteris* – *Vittaephyllum* – пельтоиды типа *Peltaspermum*.

Все это позволяет придать обозначенным эволюционным линиям таксономический статус, и ниже, в разделе «Систематическая часть» они описаны как трибы семейства Peltaspermaceae – соответственно, Peltaspermopseae и Peltaspermeae.

При этом, однако, точное соотношение таксонов, выделенных по листьям и по женским фруктификациям, внутри трибы Peltaspermopseae остается неясным. На всем прослеженном интервале времени (от начала кунгурского века до конца татарского) на фоне последовательной смены разных типов вегетативной листвы сосуществуют по крайней мере два типа пельтоидов: крупные (типа *Peltaspermopsis magna*) и мелкие (типа *Peltaspermopsis buevichiae*), что можно рассматривать как случай транзитивного полиморфизма [Мейен, 2009]. При этом на самом последнем этапе рассматриваемого эволюционного процесса (в верхнетатарском подъярусе) мелкие пельтоиды определенно связываются с листьями рода *Tatarina*, а крупные – с более архаичным видом *Ustyugia pinnata* (S.Meyen et Gomankov) Gomankov.

Возможны две эволюционные интерпретации этого феномена, в равной степени правдоподобные. Во-первых, можно предположить, что все Peltaspermopseae с листвой, более архаичной, чем *Tatarina* (роды *Rhachiphyllum*, *Odontopteridium* и *Ustyugia*), обладали крупными пельтоидами типа *P. magna* (косвенным подтверждением этому является эпидермальное сходство кунгурских *P. magna* и *Rhachiphyllum retensorium* – см. [Naugolnykh, Kerp, 1996]), а мелкие пельтоиды типа *P. buevichiae* возникли в рассматриваемой эволюционной линии лишь в конце ее развития – вместе с листьями *Tatarina*. При таком взгляде мы должны считать, что мелкие пельтоиды из отложений более древних, чем верхнетатарский подъярус (в котором появляется *Tatarina*), относятся не к основной эволюционной линии развития Peltaspermopseae, а к каким-то боковым тупиковым ветвям, и их сходство с *P. buevichiae* и другими позднетатарскими видами рода *Peltaspermopsis* является конвергентным.

Во-вторых, возможно, мелкими пельтоидами обладали все Peltaspermopseae до татарин включительно, кроме *Ustyugia pinnata*. Именно этот последний вид представляет собой боковую тупиковую ветвь, не имеющую отношения к происхождению татарин. К таким же боковым ветвям относятся и крупные пельтоиды из более древних отложений, сходство которых с *Peltaspermopsis* (?) sp. AVG-4 конвергентно. Легко заметить, что к представлениям о конвергентном возникновении того или иного сходства приходится прибегать при выборе любой из изложенных эволюционных гипотез, но это, по-видимому, неизбежно всякий раз, когда мы сталкиваемся с феноменом транзитивного полиморфизма.

Другой «трудный» вопрос, относящийся к эволюции семейства Peltaspermaceae, касается происхождения трибы Peltaspermeae. С одной стороны, мы видим, что наиболее древние представители рода *Lepidopteris* (*L. archaica* и *L. martinsii*) обладали женскими фруктификациями типа *Peltaspermum*, а с другой – весьма архаические фруктификации *Autunia thomasii* (Harris) Kerp были присущи позднему (триасовому) растению с листвой *Lepidopteris stormbergensis*. Для этого феномена также возможны два объяснения.

1. *A. thomasii* есть реликт – «живое ископаемое» в триасовой флоре. Растения с листьями *Lepidopteris* произошли от раннепермских или даже каменноугольных растений с листьями *Rhachiphyllum* (в пользу этого свидетельствует морфологическое сходство обоих родов) и унаследовали при этом от своих непосредственных предков фруктификации типа *Autunia*. Но на протяжении всей перми эти примитивные Peltaspermeae не встречаются в палеонтологической летописи из-за ее неполноты, а «появляются на арене» лишь в триасе Южной Африки в виде остатков *Autunia thomasii* и *Lepidopteris stormbergensis*. Растения с листьями *Lepidopteris* и фруктификациями *Peltaspermum* являются производными от них, хотя и появляются раньше в палеонтологической летописи (в конце перми). Сходство родов *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* (радиально-симметричные пельтоиды) конвергентно: эти роды произошли от рода *Autunia* независимо друг от друга.

2. *Lepidopteris archaica* и *L. martinsii* – это наиболее древние (и примитивные) Peltaspermeae. Они произошли в конце перми от каких-то Peltaspermopseae путем одновременного

преобразования как листьев, так и пельтоидов (*Peltaspermopsis* sp. AVG-1 из вишкильского горизонта татарского яруса представляет собой промежуточную стадию этого процесса). Конвергентным является сходство *«Autunia» thomasii* с *A. milliryensis* (Renault) Krasser из нижней перми Западной Европы (а также с родом *Peltaspermopsis*): этот вид произошел от триасовых представителей рода *Peltaspermum* и должен быть исключен из рода *Autunia*[4].

Неоднозначность выбора между двумя изложенными филогенетическими гипотезами обусловливает то обстоятельство, что мы не можем с точностью сказать, к какой из триб семейства Peltaspermaceae относится род *Autunia*.

Семейство Cardiolepidaceae

Род *Cardiolepis* Neuburg был описан М.Ф. Нейбург [1960] по материалу из верхней перми Печорского бассейна и трактовался первоначально как семенная чешуя хвойных. С.В. Мейен [1977] описал семейство Cardiolepidaceae, куда относились также листья *Phylladoderma* Zalessky и семена *Nucicarpus* Neuburg, часто встречающиеся в тех же местонахождениях, что и *Cardiolepis*. Позднее [Meyen, Smoller, 1979; Meyen, 1982] семеносным органам *Cardiolepis* была дана новая интерпретация: выяснилось, что они представляли собой пельтатные образования, состоявшие из ножки и щитка с сильно подвернутыми краями. Между краем щитка и ножкой оставалась лишь узкая щель, через которую высовывались длинные микропилярные трубки семян (типа *Nucicarpus*), прикреплявшихся к щитку с нижней стороны, по-видимому, вокруг ножки. Вся структура в целом была, таким образом, почти замкнутой капсулой, имевшей грушевидную форму и часто захоронявшейся в боковом положении, имитируя плоскую семенную чешую хвойного типа. На основании пельтатной организации женских фруктификаций семейство Cardiolepidaceae было включено в порядок Peltaspermales.

В пермских отложениях Восточно-Европейской платформы остатки кардиолепидиевых представлены почти исключительно листьями родов *Phylladoderma* и *Doliostomia* S.Meyen [Мейен, Гоманьков, 1971; Мейен, 1977; Богов, 1985; Гоманьков, Мейен, 1986; Есаулова, 1986; 1998; Гоманьков, 2005], а также, возможно, дисперсными синангиями рода *Permotheca* Zalessky. С.В. Мейен [Meyen, 1982] указывал, что вместе с листьями *Phylladoderma* подрода *Aequistomia* S.Meyen в верхнетатарских отложениях Восточно-Европейской платформы встречаются фруктификации *Cardiolepis*, отличающиеся от типичных печорских представителей гораздо меньшими размерами. Однако эти остатки до сих пор нигде не описаны и не изображены.

Несколько экземпляров женских фруктификаций кардиолепидиевых известно из кунгурских отложений Пермской области. Два таких экземпляра (№3737/67 и 3737/204), найденных А.Г. Шаровым в 1963 году в местонахождении Чекарда, в конце 1970-х годов были изучены совместно С.В. Мейеном и автором настоящей статьи. Через экз. №3737/67 был сделан тангентальный срез, после чего из обеих частей (обозначенных как №3737/67а и №3737/67б), а также из экз. №3737/204 были приготовлены трансфер-препараты.

Применение этого способа препарирования позволило выяснить, что оба экземпляра представляют собой сохранившие объем фитолеймы почти замкнутых радиально-симметричных семеносных капсул. В первом приближении капсулы имеют форму невысоких цилиндров (диаметром ~10 мм и высотой ~5 мм) или усеченных конусов, обращенных большим основанием вверх, что позволяет различать у них верхнюю, боковую и нижнюю стенки. В центре нижней стенки имелось отверстие. Ножка, которая соединяла капсулу с побегом, входила в это отверстие и прикреплялась к внутренней поверхности верхней стенки в ее центре, так что всю структуру можно рассматривать как пельтатную. Семена располагались внутри капсулы вокруг ножки и, возможно, высовывали микропилярные трубки в щель между ножкой и краем отверстия так же, как это имело место у *Cardiolepis*. Стенки капсулы довольно плотно прилегали к семенам, как бы «обтягивая» их (табл. 6, фиг. 3–5, рис. 3), благодаря чему снаружи на всех стенках наблюдается рельеф из валиков, соответствующих положению семян, и разделяющих их бороздок. На верхней и нижней стенках эти валики и бороздки расходятся радиально (на верхней стенке – от углубления в центре, на нижней – от центрального отверстия), а на боковой они располагаются субвертикально.

[4] Р.Поорт и Г.Керп [Poort, Kerp, 1990] предлагают включать кладоспермы *A. thomasii* в выделенный ими род *Meyenopteris*. Однако типовым видом этого рода выбран вид *Lepidopteris natalensis* H.Thomas, являющийся младшим синонимом *Lepidopteris stormbergensis* (Seward) Townrow [Townrow, 1960]. Поскольку объединять женские фруктификации и вегетативные листья в одном роде и даже виде невозможно, для кладоспермов *A. thomasii* требуется отдельный род, отличный от *Meyenopteris* (конечно, только в том случае, если признается необходимым исключить их из рода *Autunia*).

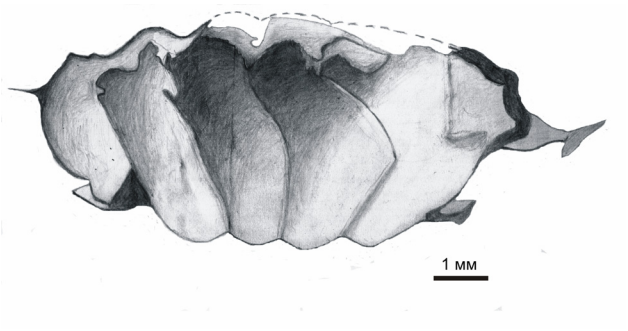


Рис. 3. *Galinotheca marginata sp. nov. Часть семеносной капсулы после тангентального разреза и приготовления трансфер-препарата. Вид изнутри капсулы на боковую стенку. Видны «ячейки», в которых располагались семена, а также срезы верхней и нижней оторочек. Экз. №3737/67б*

Важной чертой, отличающей рассматриваемые остатки от капсул *Cardiolepis*, является наличие у них характерных пленчатых оторочек, окружавших капсулу и прикреплявшихся к ней на границах стенок. У экз. №3737/67 наблюдаются 2 такие оторочки (табл. 6, фиг. 1): более широкая (~4 мм) на верхней границе боковой стенки и более узкая (~1,5 мм) на ее нижней границе. У экз. №3737/204, который был несколько перекошен при захоронении, наблюдается, главным образом, одна широкая (~5 мм) оторочка на границе верхней и боковой стенок, а нижняя оторочка (на границе нижней и боковой стенки) сохранилась лишь в виде небольшого фрагмента шириной ~1,6 мм (табл. 6, фиг. 5). Края оторочек, как правило, оборваны, но, судя по сохранившимся участкам, они были ровными. Впрочем, поскольку оторочки сохранились не по всему периметру капсул, возможно, что они имели переменную ширину, т.е. состояли как бы из нескольких «лепестков».

Для обозначения описанных экземпляров из местонахождения Чекарда мы предполагали ввести родовое название *Galinotheca* (в честь ботаника Г.С. Сашиной), которое, однако, осталось неопубликованным. Позднее эти остатки были включены С.В. Наугольных [2007] в состав установленного им монотипного рода *Permoxylocarpus* Naugolnykh и вида *P. trojanus* Naugolnykh. Однако в качестве голотипа *P. trojanus* был выбран экземпляр из местонахождения Крутая Катушка, не демонстрирующий оторочек, характерных для экз. №3737/67 и 3737/204, и, таким образом, вполне удовлетворяющий диагнозу рода *Cardiolepis*. Сравнения с этим родом при описании рода *Permoxylocarpus* С.В. Наугольных не приводит: раздел «Сравнение» содержит лишь ссылку на замечания к описанию типового вида, тогда как в описании вида *P. trojanus* раздел «Замечания» отсутствует. Таким образом, можно еще обсуждать, является ли вид *P. trojanus* синонимом *Cardiolepis piniformis* Neuburg (типового вида рода *Cardiolepis*), но род *Permoxylocarpus,* несомненно, должен быть признан младшим таксономическим синонимом рода *Cardiolepis*. Для описанных же выше фруктификаций, отличающихся как от *Cardiolepis*, так и от голотипа *P. trojanus* наличием характерных оторочек, следует восстановить историческое название *Galinotheca*, что и сделано ниже в разделе «Систематическая часть».

К роду *Galinotheca* можно отнести и еще один экземпляр из местонахождения Чекарда, №3737/77, описанный нами прежде [Гоманьков, Мейен, 1979] как *Peltaspermum* sp. Его тоже можно интерпретировать как радиально-симметричную семеносную капсулу, которая, однако (в отличие от экземпляров, описанных выше), демонстрирует не цилиндрическую, а скорее беретообразную форму, т.е. не имеет субвертикальной боковой стенки. Фитолейма верхней стенки капсулы фактически не сохранилась, но сохранившийся ее отпечаток (табл. 6, фиг. 6) показывает, что она имела диаметр ~6 мм и рельеф в виде радиально расходящихся валиков и бороздок, отражающий расположение семян внутри капсулы и вполне аналогичный тому, который демонстрируют описанные выше экз. №3737/67 и 3737/204, хотя и не такой высокий. Последнее обстоятельство, впрочем, может быть связано с тем, что в данном случае мы имеем дело с рельефом внутренней поверхности стенки, а не внешней, как у упомянутых экземпляров. В центре отпечатка верхней стенки видна фитолейма ножки (ее поперечный скол), прикреплявшейся к стенке в этом месте. Нижняя стенка была, по-видимому, небольшой, так как значительную часть нижней стороны капсулы занимает отверстие, в которое входила ножка. Оно имеет диаметр ~5 мм и неправильно-волнистый край (табл. 6, фиг. 7). На фоне него видна сохранившаяся фитолейма верхней части ножки толщиной 1,5 мм. На границе верхней и нижней стенок капсулы располагалась оторочка шириной ~1,2 мм, так что весь пельтоид в целом имел диаметр ~8 мм. Края оторочки ровные, а общая форма ее неправильно-округлая.

Сравнительно большой диаметр отверстия в нижней стенке (и соответственно малые размеры самой этой стенки) делают рассматриваемый экземпляр сходным с пельтоидами семейства Peltaspermaceae (родами *Peltaspermum* и *Peltasper-*

mopsis). Однако наличие характерной оторочки по краю капсулы, обусловливающее ясную морфологическую обособленность нижней стенки, заставляет сближать его с описанными выше экз. №3737/67 и 3737/204 и тем самым с родом *Galinotheca* семейства Cardiolepidaceae. Отличия (одна оторочка вместо двух, беретообразная, а не цилиндрическая форма капсулы) могут быть связаны с тем, что в данном случае мы имеем дело с «молодой» недоразвитой капсулой; возможно также, что это представитель отдельного самостоятельного вида из рода *Galinotheca*, хотя имеющийся фактический материал явно недостаточен для формального описания его в качестве нового вида.

О том, какие листья, известные в кунгурской флоре Приуралья, следует связывать с описанными фруктификациями семейства Cardiolepidaceae, можно лишь гадать. С.В. Наугольных [2007] связывал с ними выделенный им род *Praephylladoderma* Naugolnykh[5], выставляя в качестве единственного аргумента в пользу такой связи макроморфологическое сходство этого рода с родом *Phylladoderma*. Макроморфология филладодерм, однако, весьма «проста» и, вероятно, могла возникать независимо у листьев растений, относящихся к совершенно разным таксономическим группам. Наиболее характерны и таксономически значимы для филладодерм признаки эпидермальной структуры, но для листьев рода *Praephylladoderma* строение эпидермы остается неизвестным.

Вторая (наряду с каллиптеридами) широко распространенная в кунгурской флоре Приуралья группа листьев – это псигмофиллоиды, отличающиеся от каллиптерид в основном ярко выраженной тенденцией к дихотомическому делению вайи и листовой пластинки. Можно предположить, что если каллиптеридные листья принадлежали растениям из семейства Peltaspermaceae, то псигмофиллоидные – растениям из семейства Cardiolepidaceae, чьи фруктификации почти столь же многочисленны в рассматриваемой флоре. Растения с дихотомирующими (и тем самым похожими на листья псигмофиллоидов) листьями заведомо входили в состав семейства Cardiolepidaceae – это род *Doliostomia* S.Meyen, известный из казанских и татарских отложений Восточно-Европейской платформы [Гоманьков, 2005]. Морфологически *Doliostomia* очень близка к *Ginkgophyllum vsevolodii* Zalessky, который С.В. Наугольных [1998] сближает с *Psygmophyllun cuneifolium* (Kutorga) Schimper. Сам вид *G. vsevolodii* распространен в верхнем карбоне и нижней перми Кузнецкого бассейна [Meyen, 1982], и если принять его тождественность с родом *Doliostomia* хотя бы на родовом уровне, то мы вынуждены будем признать, что Cardiolepidaceae возникли независимо от Peltaspermaceae (для этого семейства может считаться надежно установленным, что оно произошло от каллистофитовых в Еврамерийском палеофлористическом царстве и не раньше конца карбона), а следовательно, должны быть исключены из порядка Peltaspermales. Впрочем, отсутствие эпидермальной характеристики у *G. vsevolodii* не позволяет ни доказать, ни опровергнуть эту гипотезу. Что касается псигмофиллоидных листьев из кунгура Приуралья, то их эпидермальное строение [Наугольных, 1998, 2007], по-видимому, сильно отличается от типичного для кардиолепидиевых: они имели слабо погруженные папиллоцитные устьица, тогда как для кардиолепидиевых характерны устьица, сильно погруженные и югатоцитные.

Эпидермальную структуру «кардиолепидиевого типа», близкую, в частности, к структуре, характерной для рода *Doliostomia*, демонстрирует экз. №3773/368 из местонахождения Чекарда, который С.В. Наугольных [2007] определяет как *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *artipinnatum* (Zalessky) Naugolnykh. Это определение заставляет подозревать принадлежность экземпляра не к Cardiolepidaceae, а к Peltaspermaceae, но, к сожалению, С.В. Наугольных не приводит для него ни одного изображения макроморфологии, так что его истинное систематическое положение остается полностью неопределенным.

Как отмечено выше, женские фруктификации, которые можно было бы связать с листьями кардиолепидиевых, присутствующими в более молодых (казанских и татарских) отложениях Восточно-Европейской платформы, неизвестны.

[5] Морфологически этот род очень близок к роду *Meristophyllum* Zalessky, описанному прежде М.Д. Залесским [Zalessky, 1937] из той же кунгурской флоры Приуралья. Сравнения с этим родом при описании *Praephylladoderma* С.В. Наугольных не привел, что ставит под сомнение таксономическую самостоятельность рода *Praephylladoderma*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Отдел Pinophyta
Класс Ginkgoopsida
Порядок Peltaspermales

Семейство Peltaspermaceae H.Thomas ex Harris, 1937

Типовой род – *Peltaspermum* Harris, 1937.

Диагноз. Женские фруктификации в виде сложных полиспермов. Простые полиспермы в виде кладоспермов, несущих семена на нижней стороне. Они могут быть билатерально-симметричными с прикреплением черешка к краю пластинки или пельтоидами (радиально- или билатерально-симметричными) с прикреплением ножки к центру семеносного диска. Вегетативные листья перистые, простые или дихотомирующие. Устьица папиллоцитные, с губовидной или звездообразной кутинизацией побочных клеток. Замыкающие клетки кутинизированы слабо.

Состав. В семействе выделяются две трибы – Peltaspermeae tr. nov. и Peltaspermopseae tr. nov. (см. описания ниже). Кроме того, к семейству, несомненно, относится род *Autunia* Krasser, 1919 (женские фруктификации), для которого, однако, принадлежность к одной из указанных триб остается неопределенной. В качестве сателлитных к семейству можно отнести роды *Sporophyllites* Fefilova, 1978 и *Lopadiangium* Zhao, 1980 (женские фруктификации), *Callipterianthus* Roselt, 1962 (мужские фруктификации), а также *Rhipidopsis* Schmalhausen, 1879, *Comia* Zalessky, 1934, *Compsopteris* Zalessky, 1934, *Glossophyllum* Kräusel, 1943, *Rhaphidopteris* Barale, 1972 и *Kalantarium* Dobruskina, 1980 (вегетативные листья).

Триба Peltaspermeae Gomankov, tr. nov.

Типовой род – *Peltaspermum* Harris, 1937.

Type genus – *Peltaspermum* Harris, 1937.

Диагноз. Простые полиспермы в виде радиально-симметричных пельтоидов. Длина семенных рубцов не менее 2 мм и всегда превосходит их ширину. По форме они щелевидные или овальные. В последнем случае перемычки между ними узкие, спицеобразные, а вся нижняя поверхность семеносного диска напоминает велосипедное колесо. В случае, если вегетативные листья простые или дихотомирующие, они всегда когерентны.

Diagnosis. Simple polysperms in the form of radially symmetrical peltoids. Length of seed scars not less than 2 mm and always exceeding their width. Seed scars slit-like or oval. In the last case, intervals between them are thin spikes and the whole lower surface of the ovuliferous disc looks like a bicycle wheel. In the case when vegetative leaves are simple or dichotomizing they are always coherent.

Сравнение с трибой Peltaspermopseae приведено ниже.

Родовой состав. Типовой род (женские фруктификации), *Antevsia* Harris, 1937 (мужские фруктификации), *Lepidopteris* Schimper, 1869; *Vittaephyllum* Dobruskina, 1975, *Dellephyllum* Doweld, 2001 (листья). Сателлитные роды: *Navipelta* Karasev, 2009 (женские фруктификации), *Madygenia* Sixtel, 1956, *Madygenopteris* Sixtel, 1956 (листья).

Триба Peltaspermopseae Gomankov, tr. nov.

Типовой род – *Peltaspermopsis* Gomankov, 1986.

Type genus – *Peltaspermopsis* Gomankov, 1986.

Диагноз. Простые полиспермы в виде билатерально-симмеричных кладоспермов, радиально- или билатерально-симметричных пельтоидов. Семенные рубцы округлые, округло-многоугольные или овальные, не больше 1 мм в поперечнике. Расстояния между их центрами превышают их диаметр в 1,5 раза и больше. Листья некогерентные.

Diagnosis. Simple polysperms in the form of bilaterally symmetrical cladosperms, radially or bilaterally symmetrical peltoids. Seed scars round, round-polygonal, or oval, not more than 1 mm in diameter. Distances between their centers 1.5 times or more exceed their diameter. Leaves not coherent.

Сравнение. От трибы Peltaspermeae отличается формой и размерами семенных рубцов, значительной шириной промежутков межу ними, а также характером жилкования листьев.

Родовой состав. Типовой род, *Stiphorus* S.Meyen, 1983 (женские фруктификации), *Salpingocarpus* S.Meyen, 1986 (семена), *Tatarina* S.Meyen, 1969, *Kirjamkenia* Prynada, 1970, *Odontopteridium* Gomankov, 2008, *Ustyugia* Gomankov, 2008 (листья). Сателлитные роды: *Leuthardtia* Kräusel et Schaarschmidt, 1966 (женские фруктификации), *Paratatarina* Vassilevskaia, 1972, *Rhachiphyllum* Kerp, 1988, *Gracilopteris* Kerp, Naugolnykh et Haubold, 1991.

Род *Peltaspermopsis* Gomankov, 1986

Типовой вид – *Peltaspermopsis buevichiae* (Gomankov et S.Meyen) Gomankov, верхнетатарский подъярус Восточно-Европейской платформы.

Диагноз. Женские фруктификации в виде радиально-симметричных пельтоидов, собранных по 4–6 в компактные «шишечки». Верхняя поверхность каждого семеносного диска разделена радиальными бороздами на несколько секторов, которые, загибаясь вниз, образуют фестоны по краю диска. На нижней поверхности диска каждому сектору соответствует один округлый семенной рубец.

Сравнение. От родов *Stiphorus* и *Leuthardtia* отличается радиальной симметрией кладоспермов и прикреплением ножки к центру семеносного диска.

Видовой состав. *Peltaspermopsis buevichiae* (Gomankov et S.Meyen) Gomankov и *P. tuberculata* sp. nov из верхнетатарского подъяруса Восточно-Европейской платформы, *P. magna* sp. nov. из кунгурского яруса Восточно-Европейской платформы.

Peltaspermopsis magna Gomankov, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 4–6.

Lopadiangium sp.: Наугольных, 1991, с. 43–45; рис. 1.

Peltaspermum retensorium (partim): Naugolnykh, Kerp, 1996, p. 41–53; text-figs. 8A, 9; pl. II, figs. 9, 10, pl. VI, figs. 4–8 (non text-figs. 3–7, 8 B, C; pl. I, pl. II, figs. 1–8, 11, 12, pl. III–V, pl. VI, figs. 1–3); Наугольных, 1998, с. 90–97; рис. 53 B, 54 C–E; табл. XI, фиг. 7, табл. XII, фиг. 3 (non рис. 47–52, 53 C–E, 54 A, B, F, G; табл. XI, фиг. 1–6, 8, 9, табл. XII, фиг. 1, 2, 4–6, табл. XIII, XIV, табл. XVI, фиг. 1, 2).

Видовой эпитет от лат. *magna* – большая.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. №3737/182a и 3737/182-b, отпечаток и противоотпечаток «шишечки», состоящей из пельтоидов, с частично сохранившейся фитолеймой; местонахождение Чекарда (табл. 1, фиг. 4, 5).

Holotype – Geological Institute of RAS, specimens No3737/182a and 3737/182-b, impression and compression (part and counterpart) of the «cone» consisting of peltoids; Chekarda locality (pl. 1, fig. 4, 5).

Диагноз. Семеносный диск диаметром 18–25 мм разделен на ~20 секторов. Семенные рубцы располагаются на вершинах возвышений или на концах коротких семеножек.

Diagnosis. Ovuliferous disc 18–25 mm in diameter divided approximately into 20 sectors. Seed scars located at the tops of eminences or short seed stalks.

Сравнение. От *P. buevichiae* новый вид отличается бóльшим диаметром и бóльшим числом секторов семеносных дисков, а также наличием на их нижней стороне возвышений, к которым прикреплялись семена. Сравнение с видом *P. tuberculata* приведено при его описании.

Материал. Помимо голотипа, к *P. magna* отнесен еще один экземпляр из типового местонахождения, представляющий собой отпечаток изолированного пельтоида с небольшими фрагментами фитолеймы. В Конторских отвалах Каргалинских рудников найден еще один отпечаток столь же крупного пельтоида, который, однако, не демонстрирует возвышений в местах прикрепления семян к семеносному диску и определяется мною как *Peltaspermopsis* aff. *magna*.

Peltaspermopsis tuberculata Gomankov, sp. nov.

Табл. 4, фиг. 3; табл. 5

Видовой эпитет от лат. *tuberculata* – бугорчатая (по наличию бугорков в центре семеносного диска).

Голотип – Ботанический институт РАН, экз. №102-1/1852 и 102A-1/1852, отпечаток и противоотпечаток «шишечки», состоящей из пельтоидов; местонахождение Новокульчумово (табл. 5, фиг. 3, 4).

Holotype – Botanical Institute of RAS, specimens No102-1/1852 and 102A-1/1852, impression (part and counterpart) of the «cone» consisting of peltoids; Novokulchumovo locality (pl. 5, fig. 3, 4).

Диагноз. Семеносные диски 9–14 мм в диаметре, разделены на 20–25 секторов. В центре верхней поверхности семеносного диска расположены 3 полусферических бугорка диаметром ~2 мм.

Diagnosis. Ovuliferous disc 9–14 mm in diameter divided into 20–25 sectors. At the center the upper surface of each ovuliferous disc there are three hemispherical protuberances ~2 mm in diameter.

Сравнение. От других видов рода *P. tuberculata* отличается наличием бугорков в центре верхней поверхности семеносного диска.

Замечания. Вместе с остатками *P. tuberculata* в типовом местонахождении довольно часто встречаются листья *Tatarina* и *Pursongia* Zalessky (бескутикулярный аналог рода *Tatarina*), а другие листья фактически отсутствуют. Можно предположить, что все эти органы при жизни принадлежали одним и тем же растениям.

Обычно у пельтоидов семейства Peltaspermaceae в центре верхней поверхности семенос-

ного диска наблюдается более или менее отчетливое углубление, а не выросты. По наличию центральных выростов на дисках пельтоиды *P. tuberculata* сходны с некоторыми пельтоидами, описанными из верхнего триаса Южной Африки как *Peltaspermum turbanatum* J.M. Anderson et H.M. Anderson и *Peltaspermum quindiscum* J.M. Anderson et H.M. Anderson [Anderson J.M., Anderson H.M., 2003]. Однако эти африканские фруктификации ассоциируют с листьями рода *Lepidopteris* и, скорее всего, действительно относятся к роду *Peltaspermum* (т.е. к трибе Peltaspermeae по принятой здесь классификации). Таким образом, можно, вероятно, считать, что возникновение центральных скульптурных усложнений на пельтоидах происходило параллельно в разных филогенетических ветвях семейства Peltaspermaceae, в разное время и в областях, сильно разобщенных географически (Гондване и Субангариде).

Материал. Около 60 экз. (отпечатки без фитолейм) из типового местонахождения.

Семейство Cardiolepidaceae S.Meyen

Типовой род – *Cardiolepis* Neuburg, 1960.

Диагноз. Женские фруктификации в форме полузамкнутых капсул, имеющих пельтатную организацию: ножка, с помощью которой капсула соединяется с побегом, входит в отверстие в стенке капсулы и прикрепляется к противоположной ее стенке с внутренней стороны. Вегетативные листья простые или дихотомирующие. Устьица югатоцитные, сильно погруженные. Стенки устьичной ямки и замыкающие клетки сильно кутинизированы.

Родовой состав. *Cardiolepis* Neuburg, 1960, *Galinotheca* gen. nov. (женские фруктификации), *Nucicarpus* Neuburg, 1960 (семена), *Phylladoderma* Zalessky, 1914, *Doliostomia* S.Meyen, 1986 (листья).

Род *Galinotheca* S.Meyen et Gomankov, gen. nov.

Родовое название образовано от имени ботаника Галины Степановны Сашиной и греч. *θήκη* – коробка, вместилище.

Типовой вид – *Galinotheca marginata* sp. nov., кунгурский ярус Восточно-Европейской платформы.

Type species – *Galinotheca marginata* sp. nov., the Kungurian of the East-European Platform.

Диагноз. Женские фруктификации в виде радиально-симметричных округлых капсул ~1 см диаметром, имеющих форму цилиндров или перевернутых усеченных конусов. На обеих границах боковой стенки (как с верхней стенкой, так и с нижней) наблюдаются пленчатые оторочки. Верхняя оторочка имеет ширину ~5 мм, а нижняя ~1,5 мм.

Diagnosis. Female fructifications in the form of radially symmetrical cylindrical or truncated-conical capsules about 1 cm in diameter. Membranous flaps present at both (upper and lower) boundaries of capsule lateral wall. The upper flap ~5 mm in width, the lower one ~1.5 mm.

Сравнение. От рода *Cardiolepis* новый род отличается наличием пленчатых оторочек, опоясывающих снаружи семеносную капсулу.

Видовой состав. Типовой вид.

Galinotheca marginata S.Meyen et Gomankov, sp. nov.

Табл. 6, фиг. 1–5, рис. 3

Видовой эпитет от лат. *marginata* – имеющая оторочку.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. №3737/204, фитолейма семеносной капсулы; местонахождение Чекарда (табл. 6, фиг. 3–5).

Holotype – Geological Institute of RAS, specimen No3737/204, compression of the seed-bearing capsule. Chekarda locality (pl. 6, fig. 3–5).

Диагноз. Такой же, как для рода.

Diagnosis. The same as for the genus.

Замечания. По-видимому, к роду *Galinotheca* следует относить также экз. №3737/77 (табл. 6, фиг. 6, 7) из местонахождения Чекарда, отличающийся от типичных представителей *G. marginata* беретообразной формой капсулы и наличием только одной оторочки. Эти отличия кажутся мне достаточными, чтобы не включать данный экземпляр в описываемый вид. Но, с другой стороны, его уникальность препятствует и выделению отдельного вида на его основе. Если в дальнейшем появится новый материал по семеносным капсулам с подобной морфологией, это послужит причиной для описания нового вида и изменения приведенного выше диагноза рода *Galinotheca* (но не вида *G. marginata*!) так, чтобы он включал в себя, помимо типового, и этот новый вид. Пока же указанный экземпляр определен мною как *Galinotheca* (?) sp. AVG-1.

Материал. 2 экземпляра из типового местонахождения. Оба представлены сохранившими объем фитолеймами.

Благодарности

Я благодарен Ю.В. Мосейчик и И.А. Игнатьеву (ГИН РАН) за возможность изучить образцы, хранящиеся в Геологическом институте РАН. Я признателен В.Н. Смирнову (БИН РАН), познакомившему меня с коллекцией ископаемых растений из Каргалинских рудников. В.П. Твердохлебова (СГУ) я благодарю за возможность полевого изучения местонахождения Новокульчумово и сбора в нем ископаемых растений. К.А. Кожевникову (СПбГУ) я благодарен за помощь в компьютерной обработке изображений. Я благодарен Богу за все.

Работа осуществлялась при финансовой поддержке по комплексной программе Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (подпрограмма 2 «Эволюция гео-биологических систем») и вопреки отсутствию финансовой поддержки со стороны РФФИ (проект-заявка №10-05-00688).

Литература

Богов А.В. Систематика рода *Phylladoderma* (семейство Cardiolepidaceae) из уфимских и казанских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. – 1985. – №2. – С. 104–111.

Гоманьков А.В. Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы // Автореф. дисс. …докт. геол.-минер. наук. – М., 2002. – 48 с.

Гоманьков А.В. О представителях рода *Doliostomia (*Cardiolepidaceae*,* Peltaspermales*)* из верхнепермских отложений Южного Приуралья // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – №6. – С. 947–956.

Гоманьков А.В. Новый вид рода *Lepidopteris* (Peltaspermaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Русской платформы // Бот. журн. – 2006. – Т.91. – №12. – С. 1906–1914.

Гоманьков А.В. Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений. – СПб., 2008. – С. 42–60. (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6).

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

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).

Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. – М.: Наука, 1980. – 163 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 346).

Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. – Казань: Изд. Казанск. ун-та, 1986. – 175 с.

Есаулова Н.К. Макрофлора // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Приказанского района. – М.: ГЕОС, 1998. – С. 61–62.

Каргалы. Т. I. Геолого-географические характеристики. История открытий, эксплуатации и исследований. Археологические памятники / *Черных Е.Н., Лебедева Е.Ю. Кузьминых С.В.* и др. – М.: Языки славянской культуры, 2002. – 110 с.

Мейен С. В. Cardiolepidaceae – новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. – 1977. – №3. – С. 130–140.

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. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – 174 с.

Мейен С.В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М.: Недра,1987]). – М.: ГЕОС, 2009. – 107 с.

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

Миних А.В., Миних М.Г., Погуца Т.И., Гоманьков А.В. Тафономические исследования местонахождения Кичкас в позднепермских медистых песчаниках // Мат-лы по методам тафономических исследований / Межвузовский научн. сб. – Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1992. – С. 108–120.

Наугольных С.В. Морфология и систематика некоторых каллиптерид (Peltaspermaceae) кунгура Приуралья // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. – 1991. – №4. – С. 40–48.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. – М.: ГЕОС, 1998. – 200 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 509).

Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. – М.: ГЕОС, 2007. – 321 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 524).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 1. Плауновые и гинкговые (Lycopodiales et Ginkgoales). – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 64 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 43).

Станиславский Ф.А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. – Киев: Наукова думка, 1976. – 168 с.

Татарские отложения реки Сухоны. – Саратов: Научная книга, 2001. – 203 с.

Твердохлебов В.П., Твердохлебова Г.И., Гоманьков А.В. Ландшафтные особенности Южного Предуралья в позднетатарское время // *М.А. Ахметьев* (ред.). Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. – М., 1989. – С. 175–177.

Храмова С.Н. Триасовая флора бассейна Печоры и ее значение для стратиграфии. – Л.: Недра, 1977. – 72 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 380).

Anderson J.M., Anderson H.M. Heyday of the gymnosperms: systematic and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. – Pretoria: Nat. Bot. Inst., 2003. – 398 pp. (Sterlitzia. 15).

Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // Pleontol. J. – 1995. – Vol. 29. – No2A. – P. 81–104.

Gomankov A.V. Parallel evolution of leaves in the Permian and Triassic peltasperms // 12th International Palynological Congress (IPC-XII). 8th International Organization of Palaeobotany Conference (IOPC-VIII). August 30 – September 5, 2008 in Bonn, Germany. Abstract

Vol. – Berlin: GeoUnion Alfred-Wegener-Stiftung, 2008. – P. 94–95 (Terra Nostra, Schriften der GeoUnion Alfred-Wegener-Stiftung. Vol. 2008/2).

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2 // Medd. Grønland. – 1932. – Bd 85. – No32. – S. 1–112.

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 5 // Medd. Grønland. – 1937. – Bd112. – No2. – S. 1–114.

Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. II. On the presence of the ovuliferous organ *Autunia milleryensis* (Renault) Krasser (Peltaspemaceae) in the Lower Permian of the Nahe area (F.R.G.) and its relationship to *Callipteris conferta* (Strernberg) Brongniart // Acta Bot. Neerl. – 1982. – Vol. 31. – P. 417–427.

Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1988 – Vol. 54. – No3–4. – P. 249–360.

Kerp H., Broutin J., Lausberg S., Aassoumi H. Discovery of Latest Carboniferous – Early Permian radially symmetrical peltaspermaceous megasporophylls from Europe and North Africa // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planets. – 2001. – Vol. 332. – P. 513–519.

Kurtze G.A. Commentatio de petrifactis quae in schisto bituminoso mansfeldensi reprintur. – Halle: Eduard Anton, 1839. – 36 pp.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – No1. – P. 1–109.

Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – No3–4. – P. 351–447.

Meyen S.V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Под ред. *М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев* / Сб. памяти чл.-корр. АН СССР, проф. В.А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 232–246.

Meyen S.V., Smoller H.G. Interpretation of *Cardiolepis* – an infortunate error // IOP Newsletter. – 1979. – №9. – P. 11–12.

Naugolnykh S.V., Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1996. – Vol. 91. – No1–4. – P. 35–62.

Poort R.J., Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermum* Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1990. – Vol. 63. – No3–4. – P. 197–225.

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

Townrow J. The Peltaspermaceae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // Palaeontology. – 1960. – Vol. 3. – No3. – P. 333–361.

Wang Ziqiang, Wang Lixin. Late Permian fossil plants from the lower part of Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // Bull. Tianjin Inst. Geol. Min. Res. – 1986. – Vol. 15. – P. 1–120 (in Chinese).

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le permien de l'Oural et sur sa flore fossil // Пробл. палеонтол. – 1937. – Т. II–III. – С. 37–101.

Zalessky M.D. Végétaux permiens du Bardien de l'Ural // Пробл. палеонтол. – 1939. – Т. V. – С. 329–374.

Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

Фиг. 1–3. *Peltaspermopsis* aff. *buevichiae*, Чекарда: 1 – фитолейма семеносного диска, видимая с верхней стороны; экз. №11/61-89; длина линейки 1 мм; 2 – отпечаток нижней стороны семеносного диска, зажатого между двумя перышками *Rhachiphyllum retensorium*; хорошо видны 4 семенных рубца; экз. №11/67-89; длина линейки 1 мм; 3 – противоотпечаток предыдущего экземпляра, фитолейма нижней стороны семеносного диска; внизу и справа видны 2 семенных рубца (показаны стрелками), края которых подчеркнуты более темной фитолеймой; экз. №11/67а-89; длина линейки 0,4 мм.

Фиг. 4–6. *Peltaspermopsis magna*, Чекарда: 4 – «шишечка»; в нижней части снимка – отпечаток нижней поверхности одного из семеносных дисков, в верхней – скол через фитолейму двух других пельтоидов, видимых в «профиль»; голотип №3737/182-b; длина линейки 5 мм; 5 – деталь предыдущего экземпляра; один из пельтоидов, видимых в «профиль» и семя, заключенное внутри «шишечки»; стрелками показаны семяножки; длина линейки 2 мм; 6 – отпечаток нижней поверхности семеносного диска с семенными рубцами; экз. №3737/123; длина линейки 2 мм.

Таблица 2

Фиг. 1, 2. *Peltaspermopsis* aff. *magna*, Конторские отвалы Каргалинских рудников: 1 – отпечаток нижней поверхности семеносного диска; экз. №19/359; длина линейки 2 мм; 2 –деталь предыдущего экземпляра с семенными рубцами; длина линейки 0,5 мм.

Фиг. 3. *Lopadiangium* sp. AVG-3, фитолейма семеносного диска, видимая с верхней стороны; экз. №32а-2/359; Кузьминовские отвалы Каргалинских рудников; длина линейки 0,5 мм.

Фиг. 4, 5. *Peltaspermopsis buevichiae*, Аристово: 4 – «шишечка»; три пельтоида сохранились в форме фитолеймы, один в виде отпечатка нижней стороны семеносного диска; экз. №4552/85-1; длина линейки 2 мм; 5 – трансфер-препарат той же «шишечки», что и на предыдущей фигуре; хорошо видно, что ножки пельтоидов сходятся в одной точке; экз. №4552/85-1; длина линейки 2 мм.

Таблица 3

Фиг. 1–3. *Peltaspermopsis buevichiae*, фитолейма «шишечки», Аристово: 1 – экз. №4552/276; длина линейки 2 мм; 2 – отдельный пельтоид с верхней сто-

роны, трансфер-препарат; экз. №4552/29; длина линейки 2 мм; 3 – «шишечка»; отпечатки нижней стороны двух пельтоидов, каждому сектору соответствует один семенной рубец; экз. №3954/20, длина линейки 2 мм.

Фиг. 4, 5. *Peltaspermum* sp., Вязовка: 4 – отпечаток с частично сохранившейся фитолеймой; экз. №3773/1535; длина линейки 2 мм; 5 – противоотпечаток предыдущего экземпляра; экз. №3773/1535а; длина линейки 2 мм.

Таблица 4

Фиг. 1. *Peltaspermum* sp., отпечатки овальных семенных рубцов; стрелками показаны узкие спицеобразные промежутки между рубцами с частично сохранившейся фитолеймой; экз. №3773/1535; Вязовка; длина линейки 0,2 мм.

Фиг. 2. *Peltaspermopsis* (?) sp. AVG-4, фитолейма семеносного диска, видимая с верхней стороны; экз. №4552/327; Аристово; длина линейки 2 мм.

Фиг. 3. *Peltaspermopsis tuberculata*, отпечаток верхней поверхности семеносного диска; в центре видны отпечатки трех бугороков; экз. №103-2/1852; Новокульчумово; длина линейки 1 мм.

Таблица 5

Фиг. 1–4. *Peltaspermopsis tuberculata*, Новокульчумово: 1 – отпечаток нижней поверхности семеносного диска; экз. №104-1/1852; длина линейки 1 мм; 2 – тот же отпечаток, что и на предыдущей фотографии; семенные рубцы (показаны стрелками); длина линейки 0,2 мм; 3 – отпечаток верхней поверхности семеносного диска с тремя бугорками в центре; голотип №102-1/1852; длина линейки 2 мм; 4 – тот же отпечаток, что и на предыдущей фотографии, но снятый с другим освещением, которое создает иллюзию обращенного рельефа и позволяет представить себе, как в действительности выглядела верхняя поверхность семеносного диска; длина линейки 2 мм.

Таблица 6

Фиг. 1–5. *Galinotheca marginata*, Чекарда: 1 – тангентальный срез через капсулу до приготовления трансфер-препарата; внутренность капсулы заполнена кристаллами кальцита; стрелками показаны срезы верхней и нижней оторочек; экз. №3737/67а; длина линейки 2 мм; 2 – семеносная капсула с верхней стороны; тот же экземпляр, что и на предыдущей фотографии до приготовления тангентального среза (его примерное положение показано стрелками); длина линейки 2 мм; 3 – семеносная капсула до приготовления трансфер-препарата; голотип №3737/204; длина линейки 2 мм; 4 – трансфер-препарат того же экземпляра, что и на предыдущей фотографии; капсула с верхней стороны; длина линейки 2 мм; 5 – тот же трансфер-препарат, что и на предыдущей фотографии; капсула с нижней стороны с отверстием в центре, стрелкой показан сохранившийся фрагмент нижней оторочки; длина линейки 2 мм.

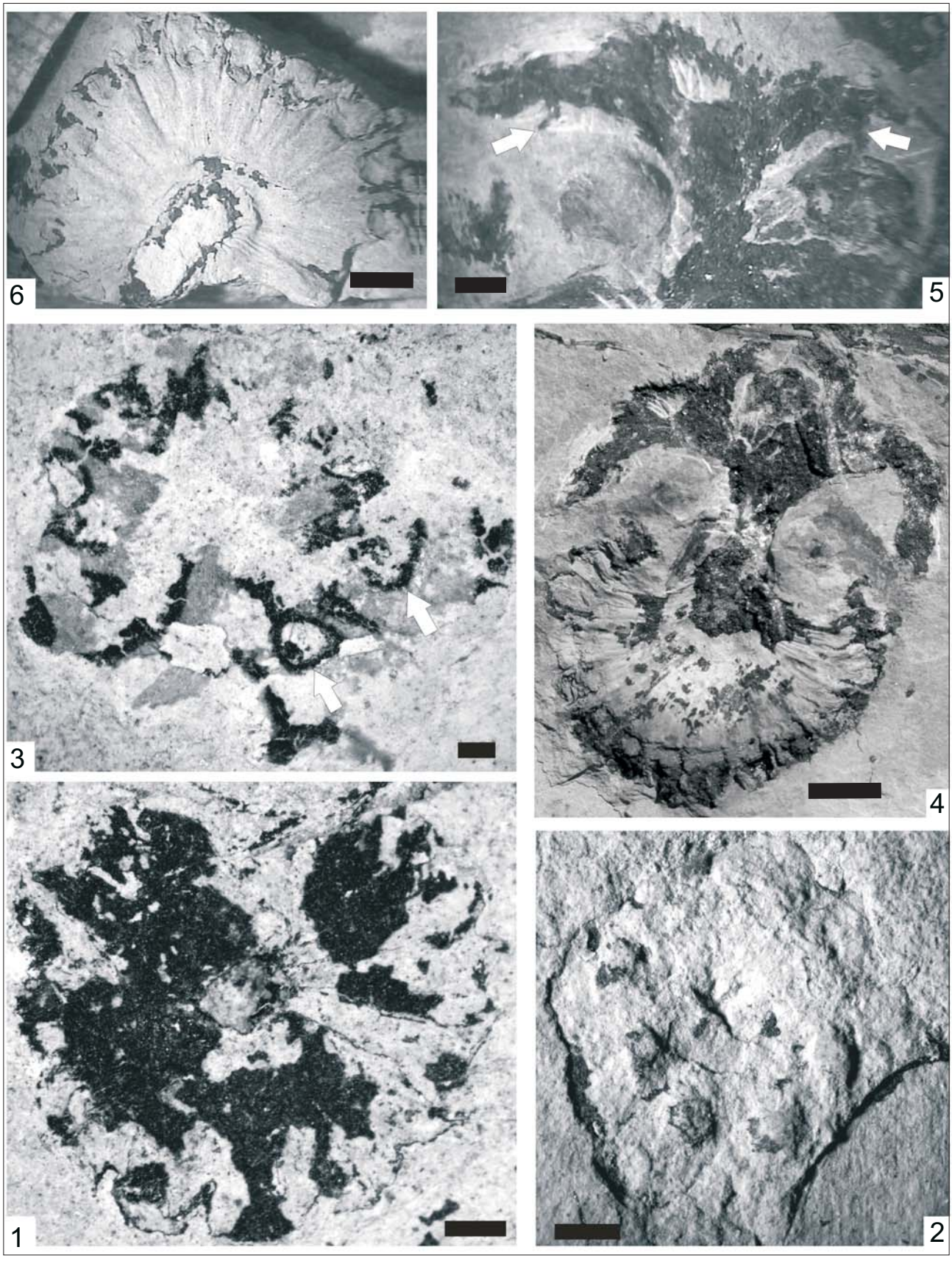
Фиг. 6, 7. *Galinotheca* (?) sp. AVG-1, Чекарда: 6 – верхняя сторона капсулы до приготовления трансфер-препарата; собственно стенка капсулы сохранилась в виде отпечатка своей внутренней поверхности, в центре ее скол ножки, оторочка сохранилась в форме фитолеймы; экз. №3737/77; длина линейки 2 мм; 7 – нижняя сторона капсулы с широким отверстием и скошенной ножкой; трансфер-препарат того же экземпляра, что и на предыдущей фотографии; длина линейки 2 мм.

On the female peltaspermous fructifications from the Permian of the East-European Platform

A.V. Gomankov
V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Professora Popova str., 2, 197376, St.-Petersburg, Russia

Data on the female fructifications of the Peltaspermaceae and Cardiolepidaceae from the Kungurian and the Upper Permian of the East-European Platform are summarized. Two tribes corresponding to the independent and parallel evolutionary branches are recognized, i. e. Peltaspemeae tr. nov (fructifications of *Peltaspermum* genus, leaves of *Lepidopteris, Dellephyllum* and *Vittaephyllum* genera) and Peltaspermopseae tr. nov. (fructifications of *Peltaspermopsis* and *Stiphorus* genera, leaves of *Rhachiphyllum, Odontopteridium, Ustyugia, Tatarina* and *Kirjamkenia* genera). On the whole in the evolution of female fructifications of the Peltaspermaceae parallelism and convergence were of importance. Female fructifications of the Cardiolepidaceae on the East-European Platform are still known only from the Kungurian while leaves are known mostly from the Upper Permian. The new genus *Galinotheca* (Cardiolepidaceae) as well as the new species *G. marginata*, *Peltaspermopsis magna* and *P. tuberculata* are described.

Таблица 1



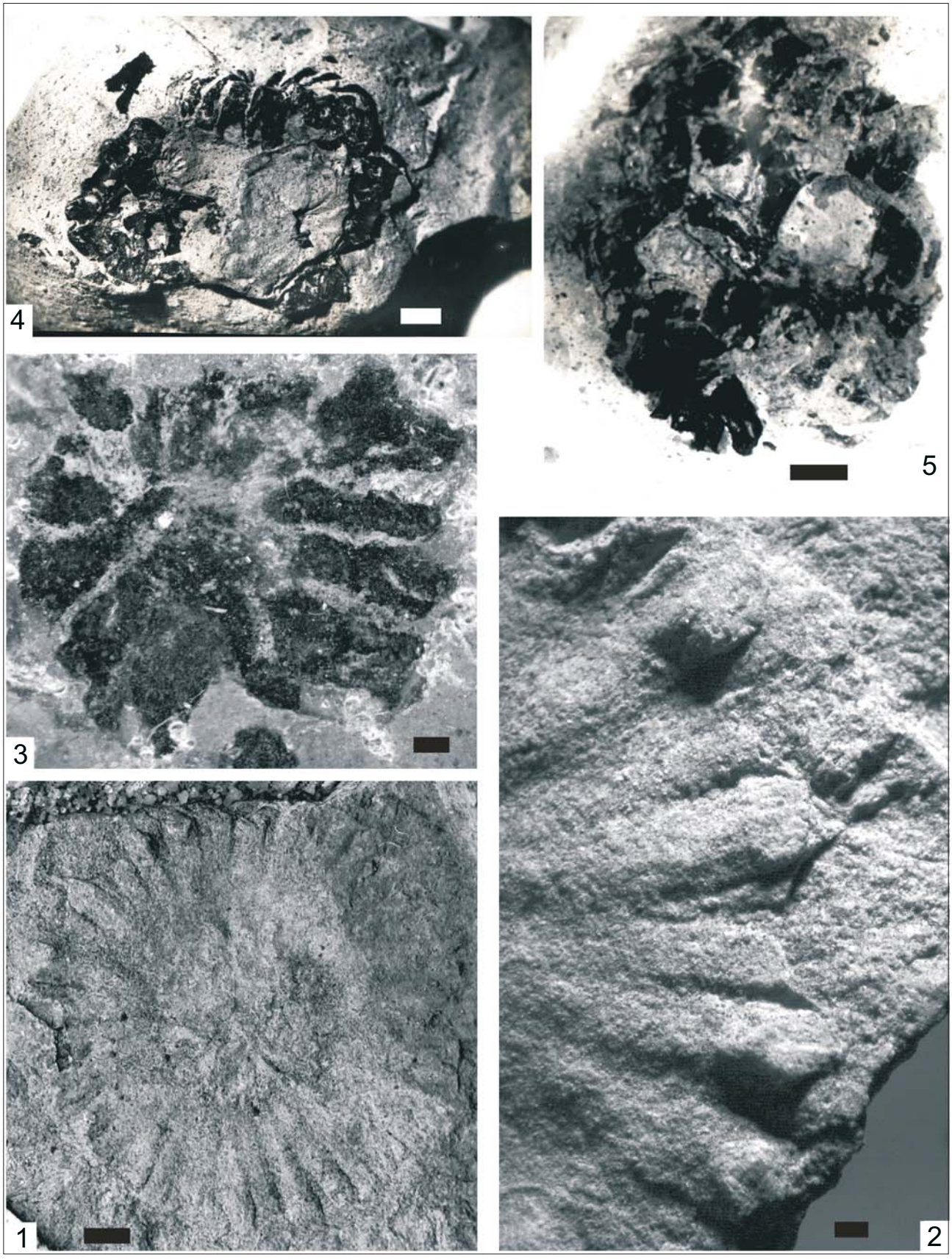

4
5
3
1
2

Таблица 3

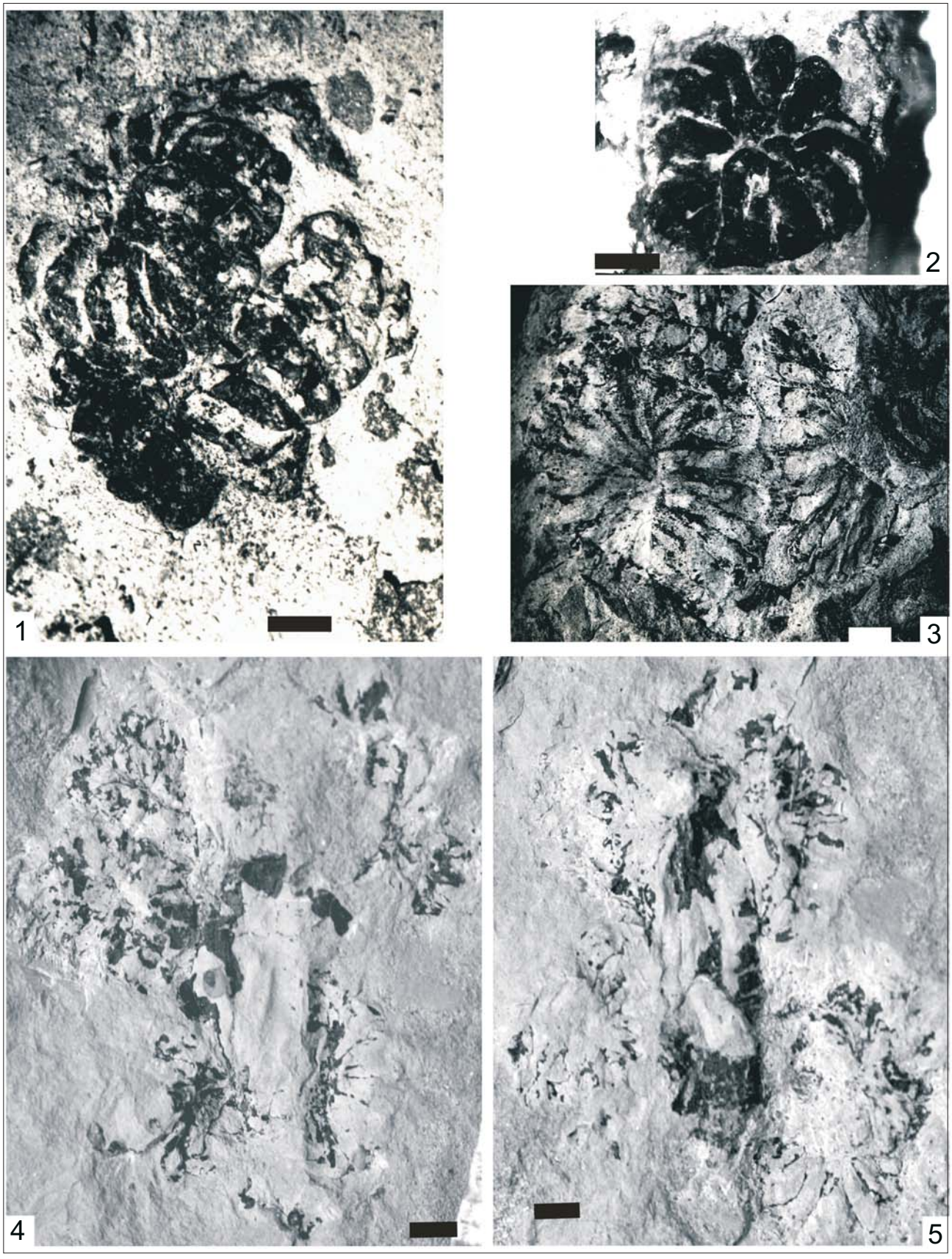


Таблица 4

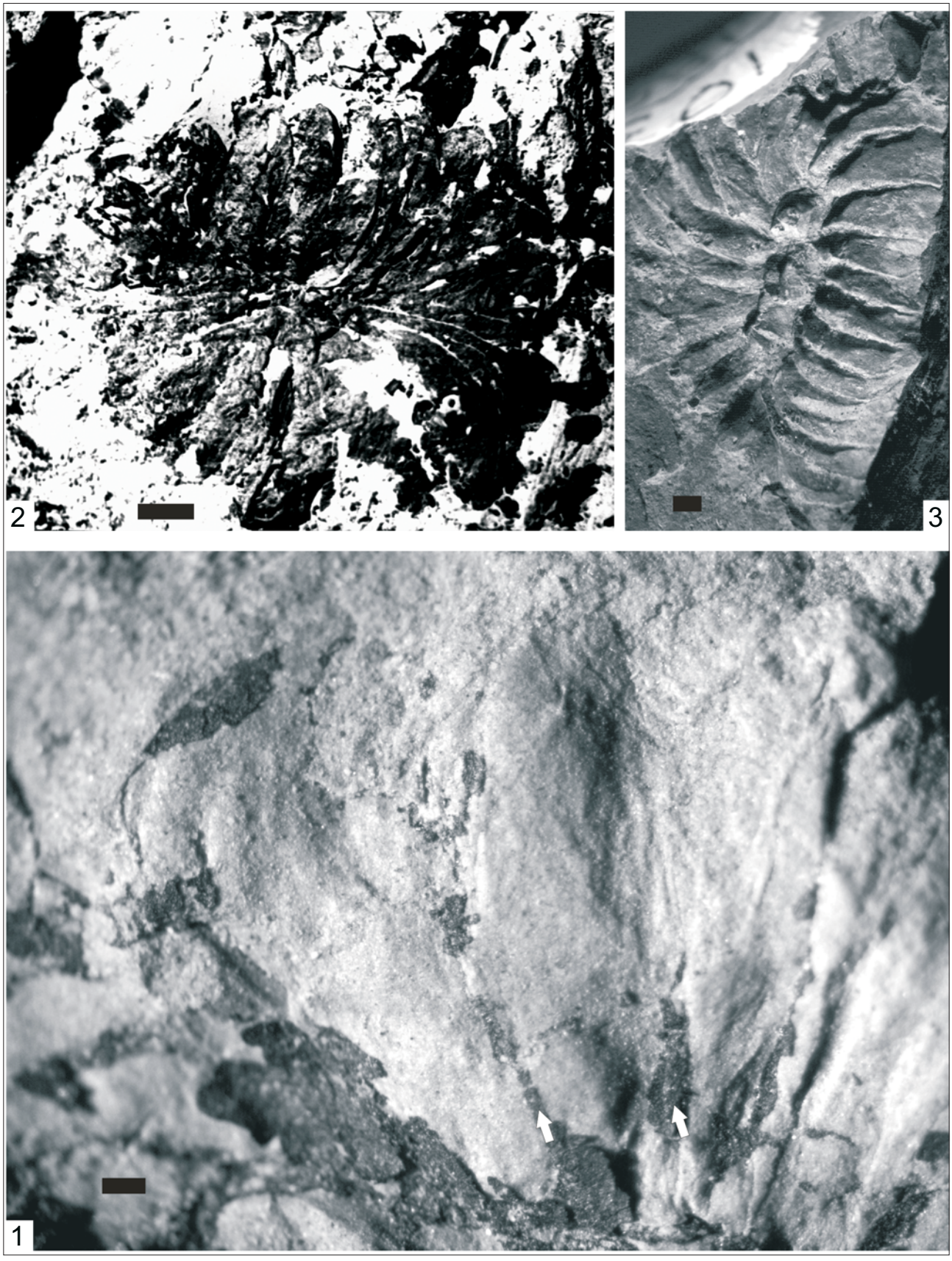
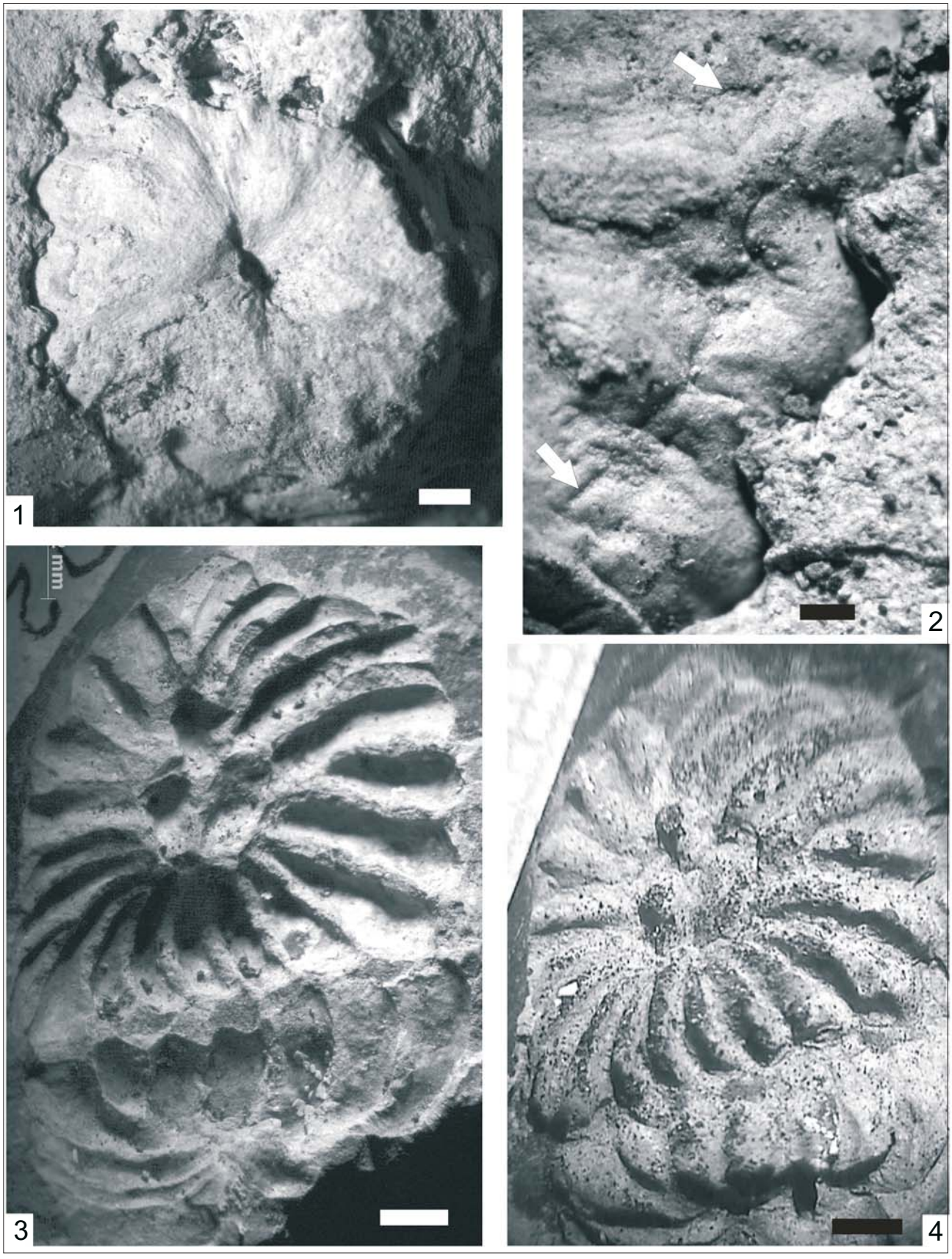
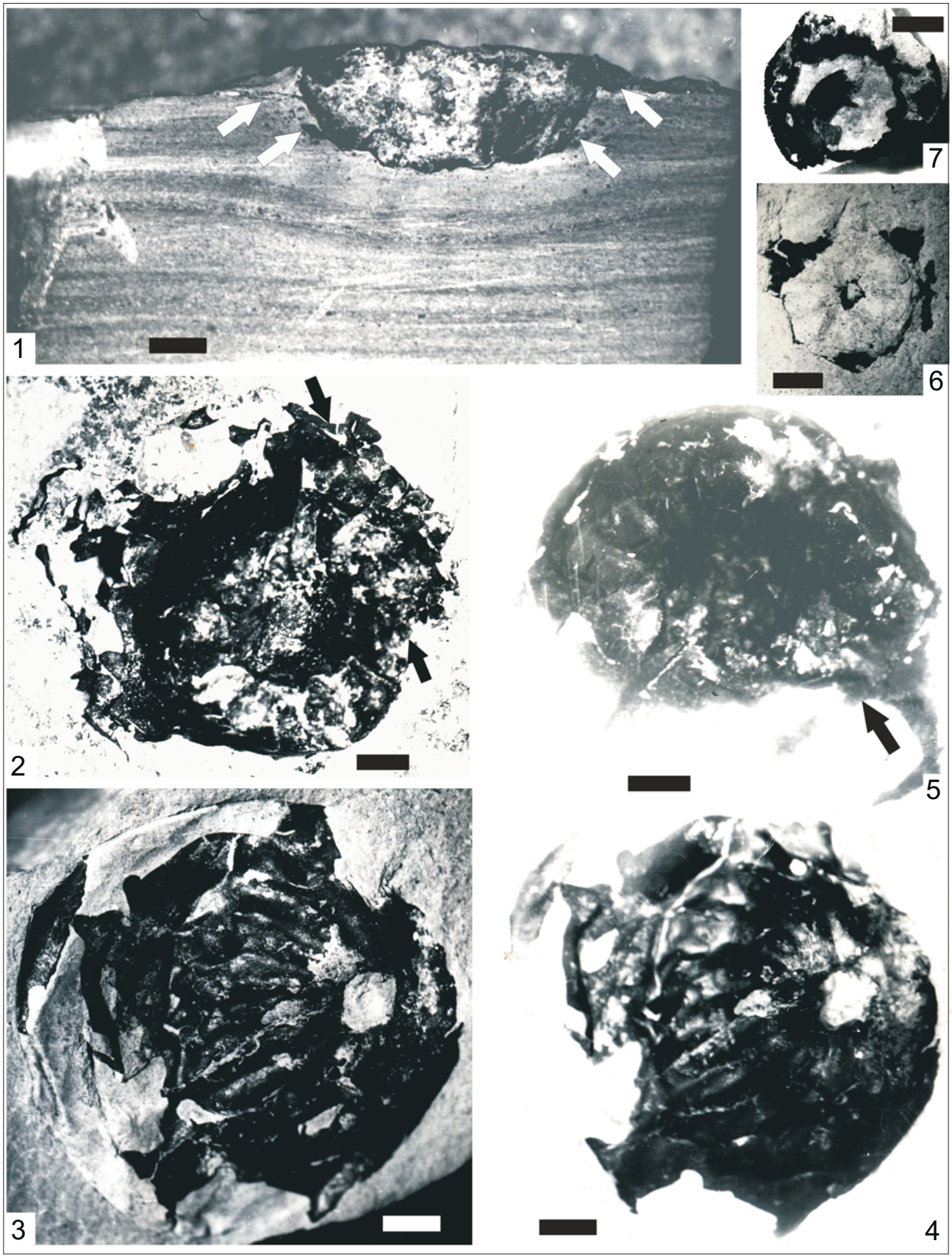


Таблица 5




1
2
3
4
5
6
7

Errata

В статье А.В. Гоманькова «О женских фруктификациях пельтаспермовых в пермских отложениях Восточно-Европейской платфомы», напечатанной в томе 2 журнала, пропущена текстовая табл. 1.

Образцы «*Peltaspermum retensorium*», изображенные в работах С.В. Наугольных

№, принимаемый в настоящей работе	Местонахождение	Обозначения и изображения в работах С.В. Наугольных		Примечание
		[Naugolnykh, Kerp, 1996]	[Наугольных, 1998]	
11/61-89	Чекарда	№3773(11)/61(89), text-fig. 8B	№3773(11)/61(89), табл. XI, фиг. 1, рис. 54F	
11/67-89	Чекарда	–	№ 3773(11)/67(89), табл. XVI, фиг. 1, рис. 54A	Противоотпечаток образца №11/67a-89
11/67a-89	Чекарда	–	–	Противоотпечаток образца №11/67-89
11/244-91	Крутая Катушка	–	№3773(11)/244(91), табл. XI, фиг. 9	
3737/29	Чекарда	–	№ 3737/29, рис. 53E	
3737/123	Чекарда	№3737/123, pl. II, fig. 10, text-fig. 9	№3737/182, табл. XI, фиг. 7	
3737/182a	Чекарда	№3737/182a, pl. II, fig. 9, pl. VI, fig. 4–8	–	Противоотпечаток образца № 3737/182-b
3737/182-b	Чекарда	№3737/182b, text-fig. 8A	№3737/182б, табл. XII, фиг. 3, рис. 54E	Противоотпечаток образца №3737/182a