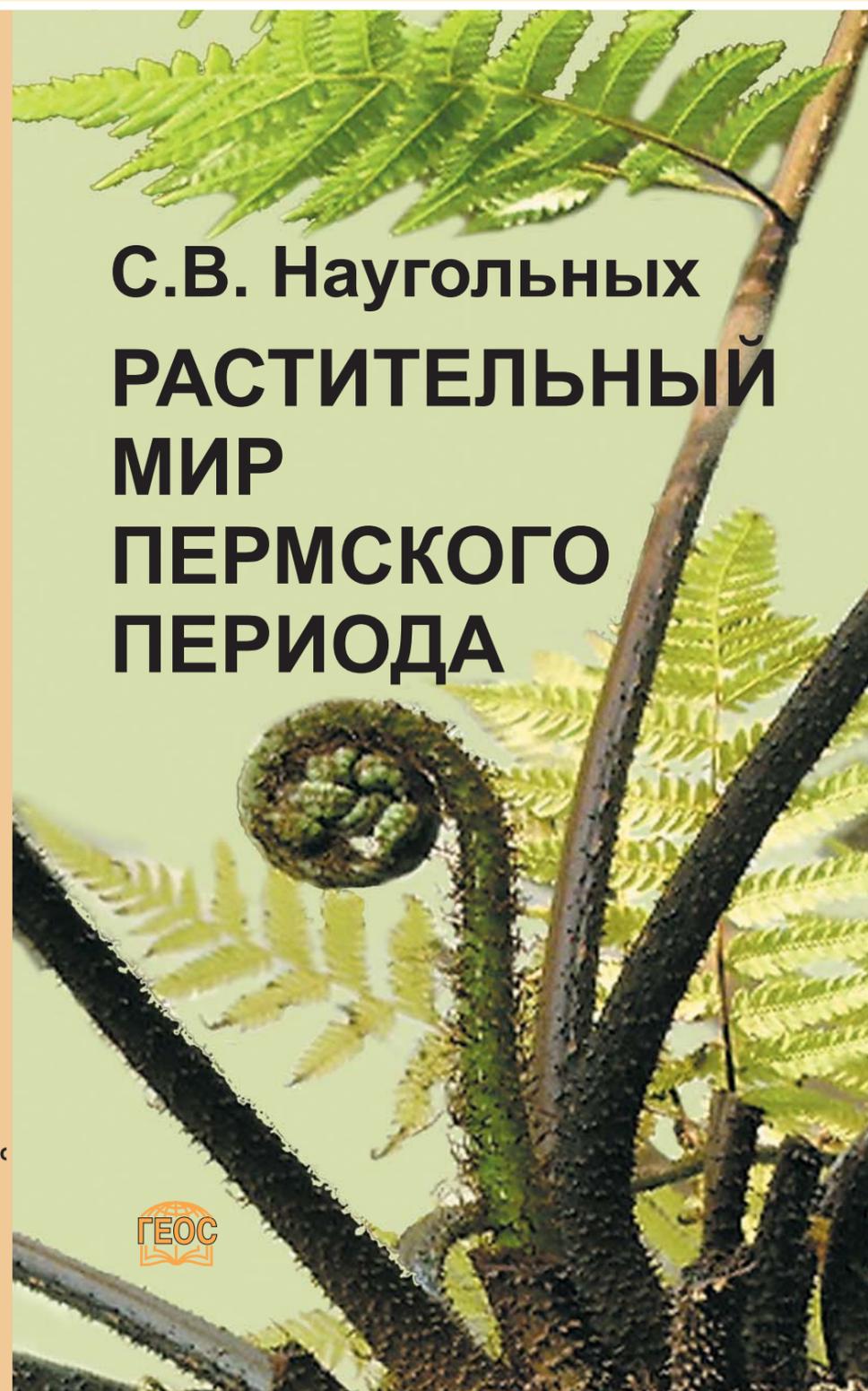


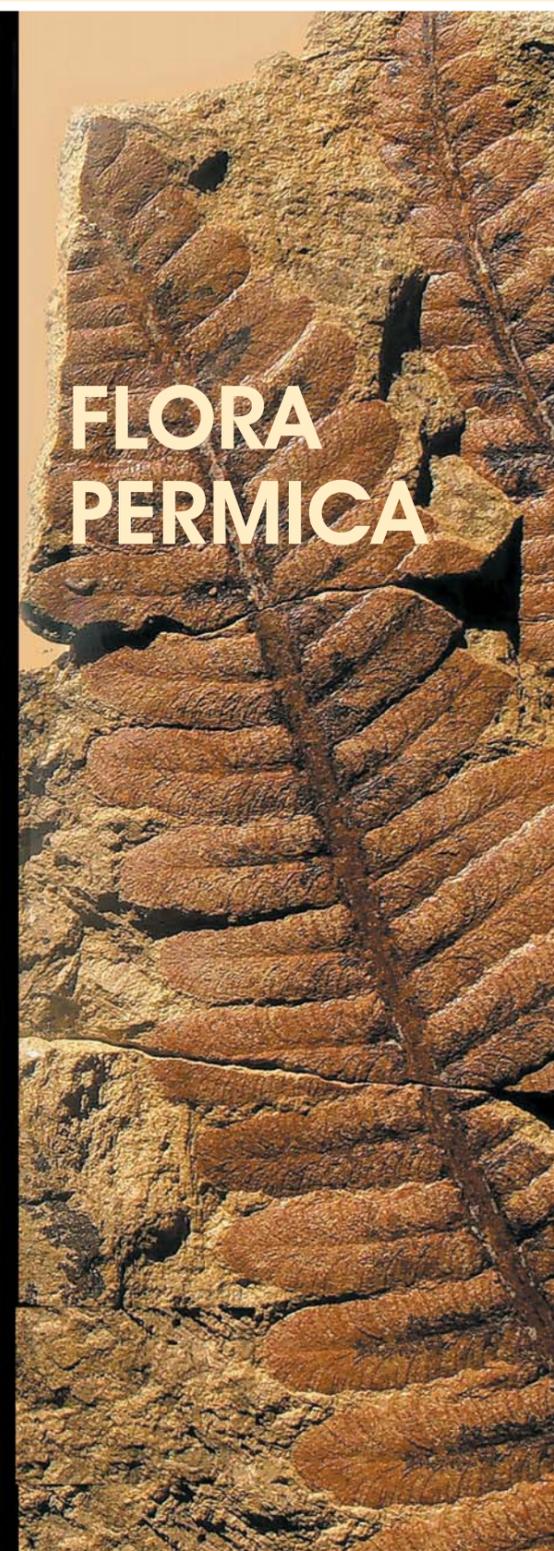


Сергей Владимирович Наугольных
Профессор РАН, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник Геологического института РАН (г. Москва).
Научные интересы связаны с изучением систематики и эволюции палеозойских и раннемезозойских высших растений, стратиграфией пермской системы и с исследованием палеопочв

С.В. Наугольных · ФЛОРА ПЕРМИКА. РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ПЕРМСКОГО ПЕРИОДА



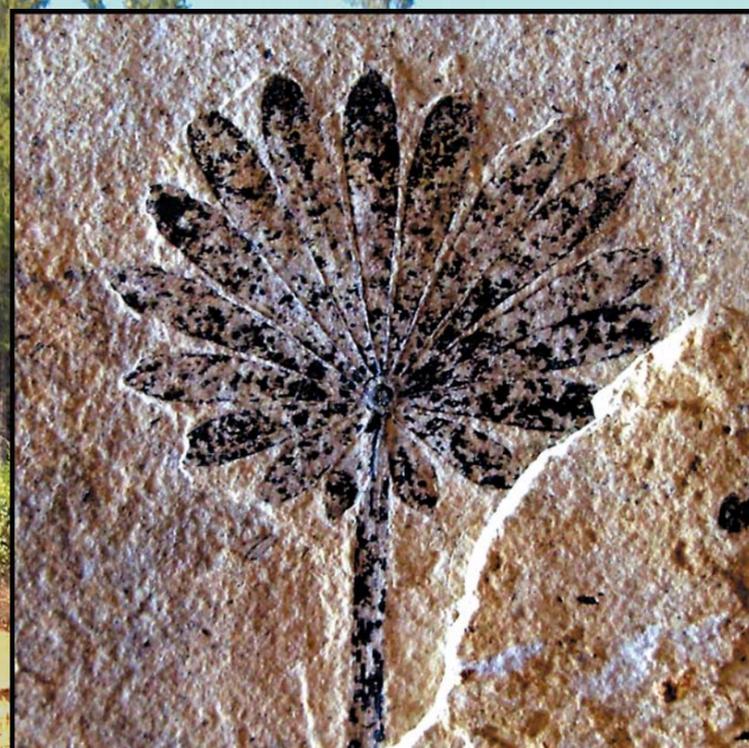
С.В. Наугольных РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ПЕРМСКОГО ПЕРИОДА



FLORA PERMICA



FLORA PERMICA



Российская академия наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Геологический институт Российской академии наук



Российский фонд фундаментальных исследований



Russian Academy of Sciences
Geological Institute of the Russian Academy of Sciences

The Russian Foundation for Basic Research



Transactions of the Geological Institute

Founded in 1932
Vol. 612

S.V. Naugolnykh

Flora Permica **Plant World of Permian Period**

Cis-Urals

Moscow
GEOS
2016

Труды Геологического института

Основаны в 1932 году
Вып. 612

С.В. Наугольных

Flora Permica **Растительный мир пермского периода**

Приуралье

Москва
ГЕОС
2016

УДК 561:551.736
ББК 26.323
Т 78

Ответственный редактор
А.Б. Герман

Редакционная коллегия:
М.А. Федонкин (главный редактор), *В.Ю. Лаврушин* (заместитель главного редактора),
Ю.В. Карякин (ответственный секретарь), *М.А. Ахметьев*, *Ю.О. Гаврилов*, *К.Е. Дегтярев*, *В.А. Захаров*,
В.Б. Курносоев, *Ю.Г. Леонов*, *М.А. Семихатов*, *С.Д. Соколов*, *М.Д. Хуторской*, *Н.П. Чамов*

Рецензенты:
М.А. Ахметьев и Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева

Труды Геологического института / Геол. ин-т. — М.: Изд-во АН СССР, 1932–1964. — М.: Наука, 1964. — ISSN 0002-3272

Т 78

Вып. 612: Flora Permica. Растительный мир пермского периода: Приуралье / Наугольных С.В.; Отв. ред. А.Б. Герман. — М.: GEOS, 2016. — 336 с.; ил.
ISBN 978-5-89118-714-6 (в пер.)

В монографии дан подробный анализ пермской флоры Западной Ангариды (Среднее и Южное Приуралье) с привлечением данных из соседних регионов (Печорское Приуралье, центральные районы Ангариды). Приведены сведения об изученных местонахождениях растительных остатков с послойным описанием наиболее важных разрезов (Таежное-1, Чекарда-1). Рассмотрена история изучения позднепалеозойских растений России с акцентом на приуральские местонахождения. Охарактеризованы все основные группы высших растений, остатки которых встречаются в пермских отложениях Приуралья: плауновидные, клинолистники, каламитовые, хвощевидные, папоротники, птеридоспермы, гинкгофиты, войновскиевые и хвойные. Ряд форм описан впервые. В заключительной части работы приведены взгляды автора на палеоэкологические реконструкции пермских флор Приуралья.

Для палеонтологов, стратиграфов и всех интересующихся проблемами эволюции органического мира Земли.

ББК 26.323

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 16-15-00018.
Издание РФФИ не подлежит продаже

Responsible Editor
A.B. Herman

Editorial Board:
M.A. Fedonkin (Editor-in-Chief), *V.Yu. Lavrushin* (Deputy Editor-in-Chief),
Yu.V. Kariakin (Executive Secretary), *M.A. Akhmetiev*, *Yu.O. Gavrilov*, *K.E. Degtyarev*,
V.A. Zaharov, *V.B. Kurnosov*, *Yu.G. Leonov*, *M.A. Semikhatov*, *S.D. Sokolov*, *M.D. Khutorskoy*, *N.P. Chamov*

Reviewers:
M.A. Akhmetiev and State Biological Museum named after K.A. Timiryazev

Transactions of the Geological Institute / Geological Inst. — Moscow: Publishers of the USSR Academy of Sciences, 1932–1964. — Moscow: Nauka, 1964. — ISSN 0002-3272

Vol. 612: Flora Permica. Plant World of Permian Period: Cis-Urals / Naugolnykh S.V.; Ed. by A.B. Herman. — Moscow: GEOS, 2016. — 336 p.; ill.
ISBN 978-5-89118-714-6 (in cloth)

The monograph deals with the Permian flora of Western Angaraland (Middle and South Cis-Urals) with involving of some data from adjacent regions (the Pechora Cis-Urals, central regions of Angaraland). Information about the localities studied with layer-by-layer description of the most important geological sections (Taehzhnoe-1, Chekarda-1), as well as the lists of plant megafossils are given. History of study of the Upper Palaeozoic plants of Russia with special reference to the Cis-Urals localities is discussed. The special chapter is devoted to a description of higher fossil plants. This chapter includes the data on all the most important plant groups which are characteristic of the Permian deposits of the Cis-Urals: lycopodiopsids, sphenophylls, calamites, equisetophytes, ferns, pteridosperms, ginkgophytes, vojnovskyans, and conifers. Several taxa are described for the first time. Author's viewpoint on the palaeoecological reconstructions of Permian floras of the Cis Urals is presented in conclusive part of the monograph.

The book is aimed for palaeontologists, stratigraphers, and all the persons who are interested in problems of the evolution of the Organic World of the Earth.

Published at financial support
of the Russian Foundation for Basic Research, grant 6-15-00018.
The edition of the RFBR isn't subject for sale

Рисунки и фотографии автора (кроме особо отмеченных)

ISBN 978-5-89118-714-6

© С.В. Наугольных, 2016
© ГИН РАН, 2016
© GEOS, 2016

ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография, предлагаемая вниманию читателя, подготовлена в ходе реализации нескольких проектов, поддержанных в разные годы Российским фондом фундаментальных исследований (гранты РФФИ №№ 06-04-48762а, 11-05-92692инд, 12-05-91225-GFEN_z и др.).

Идея создания этой книги во многом родилась благодаря совместной работе автора с коллегами — геологами, палеонтологами, стратиграфами и музейными работниками, непосредственно сталкивающимися с проблемами, которые возникают при определении ископаемых остатков высших растений, широко встречающихся в пермских отложениях Приуралья.

Как правило, точное видовое определение растительных остатков из этих отложений возможно только при непосредственном обращении к специалисту или в ходе глубокой и серьезной проработки обширной литературы, посвященной пермским флорам этого региона. Однако предварительное определение ископаемых растений требуется уже при полевых исследованиях, при описании какого-либо геологического разреза пермских терригенных отложений, при подготовке палеонтологических экспозиций в региональных музеях или при обработке фондовых коллекций. Такое издание требует совмещения точных данных по морфологии характеризующихся растений, сведений о географическом и стратиграфическом распространении видов и родов. Эти данные должны сопровождаться максимально широким иллюстративным рядом, который позволил бы непосредственно сопоставить найденные ископаемые растительные остатки с изображениями различных органов растений, в первую очередь, — листьев, встречающихся в ископаемом состоянии особенно часто, и далее — репродуктивных органов и семян. Этим требованиям соответствует монография, которую читатель держит в руках.

В основу работы положены краткие диагнозы всех основных таксонов, характерных для перми Приуралья. В монографию помещены описания нескольких новых форм и рассмотрен ряд вопросов, касающихся систематики, таксономии и филогении споровых и голосеменных растений из пермских отложений Приуралья и сопредельных регионов. Для форм, у которых подробно и достоверно изучена микроструктура, в описании приведены данные по эпидермально-кутикулярному строению.

Помимо полностью новых материалов, автор счел возможным поместить в монографию переработанные и существенно дополненные тексты, публиковавшиеся ранее в сокращенном виде и в малотиражных, а подчас труднодоступных изданиях. Морфологическая характеристика тех таксонов, которые достаточно широко обсуждались в литературе ранее, дана в форме кратких конспективных описаний, сопровождающихся избранной синонимикой.

Настоящее издание основано преимущественно на изучении растений пермского возраста из различных разрезов Среднего и Южного Приуралья (рис. 1, 2; см. ниже рис. 3, 4; Табл. I, II), но при анализе некоторых групп (хвощевидные, папоротники, бовманитовые, войновские и др.) были приведены сведения и о близкородственных растениях из пермских отложений Печорского Приуралья и центральных районов Ангариды.

В ряде случаев сохранена первоначальная (реже — полевая) нумерация образцов, собранных автором до 1992 г. включительно. Подавляющее большинство растительных остатков сохранилось в виде фитолейм и отпечатков, однако есть и петрификации (минерализованные растительные остатки). Особенно часто минерализованные растительные остатки встречаются в карбонатных конкрециях местонахождения Шайдуров (= Шайдурово), где они приурочены к верхнеартинским (саргинским) отложениям (Табл. III).

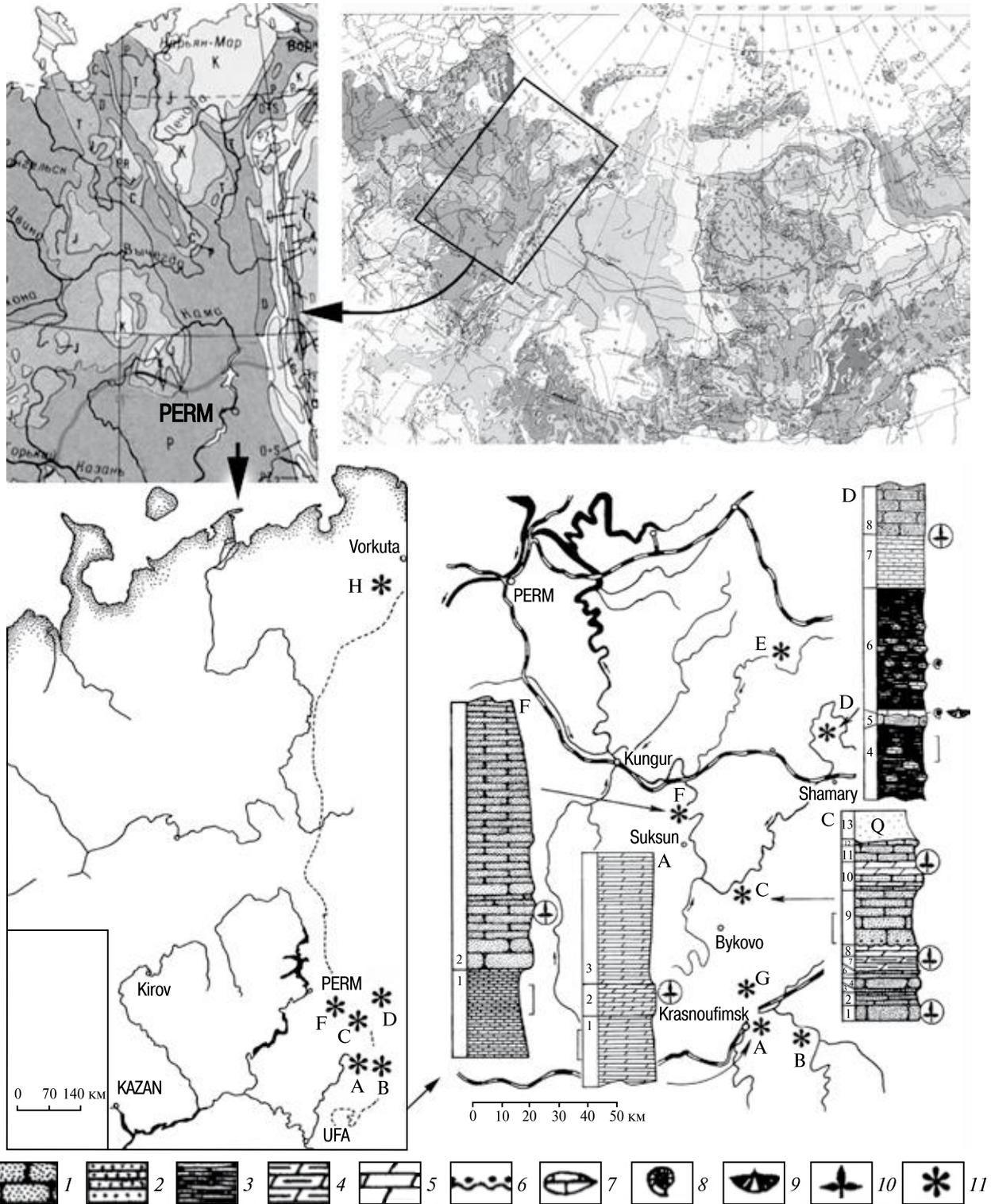


Рис. 1. Географическое расположение некоторых изученных разрезов

А — Соболя; В — Рахмангулово; С — Чекарда-1; D — Шайдуры (= Шайдурово); E — группа разрезов у с. Матвеево (Красная Глинка, Крутая Катушка-1, Крутая Катушка-2, Матвеево, Барда, Таежное-1, Таежное-2, Ляпча); F — Мазуевка; G — Александровское; H — группа местонахождений в Печорском угольном бассейне (подробнее см. [Пухонто, 1998; Naugolnykh, 2013, Fig. 3]).

1 — песчаник; 2 — алевролит; 3 — алевропелит; 4 — глинистый мергель; 5 — мергель; 6 — несогласие; 7 — карбонатные конкреции; 8 — аммоноидеи; 9 — бентосная фауна; 10 — макроостатки растений; 11 — расположение разрезов

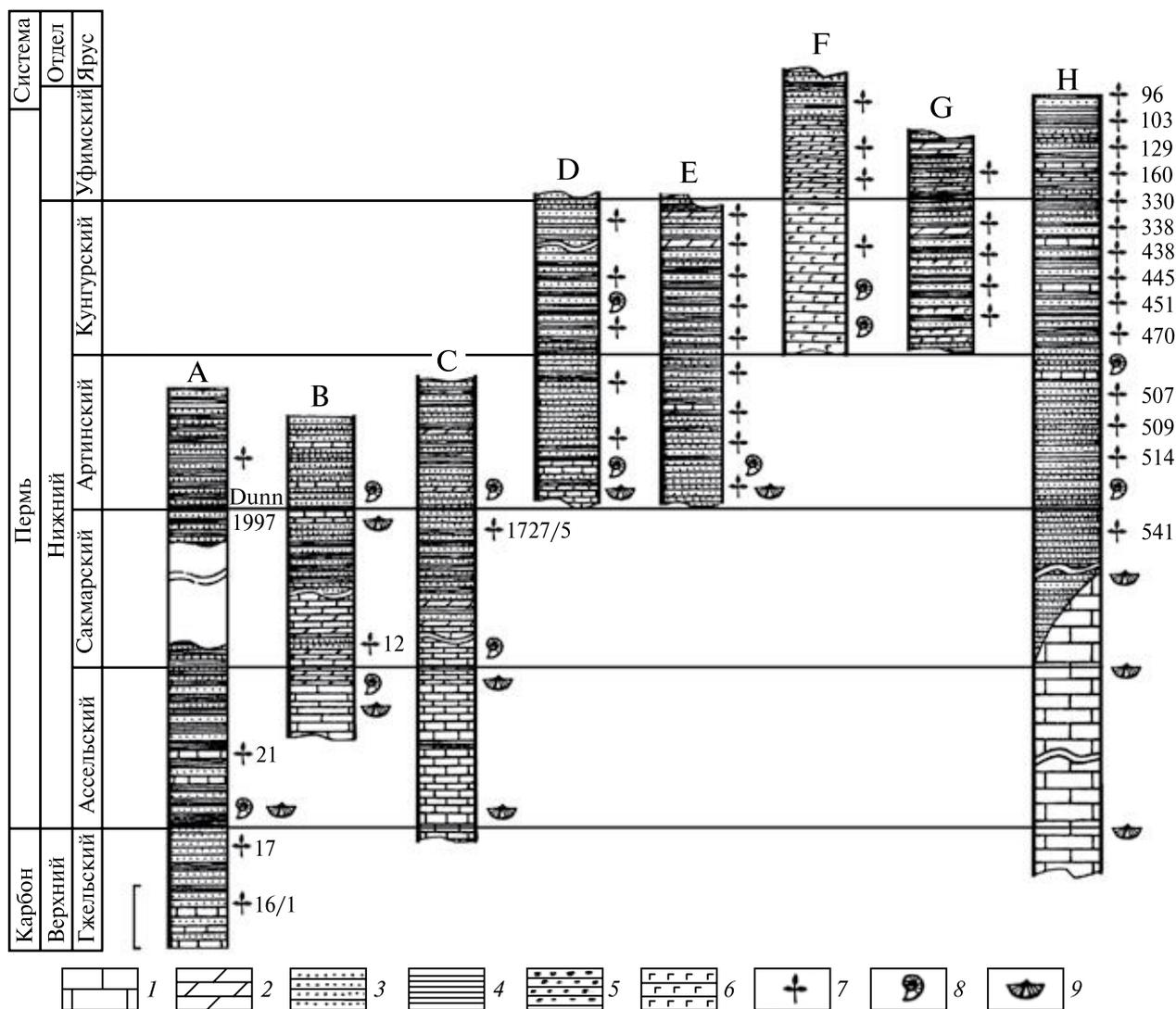


Рис. 2. Стратиграфические колонки наиболее представительных изученных разрезов

А — Айдаралаш; В — Кондровка; С — Сим; D — группа разрезов в бассейне рек Уфы и Ай (Еманделька, Месягутово-1, Месягутово-2, Сабанаково, Новый Бугалыш, Криулино); Е — группа разрезов в бассейне р. Сылвы (Урма-1, Урма-2, Шайдуры, Шамары, Матвеево, Красная Глинка, Крутая Катюшка-1, Крутая Катюшка-2, Чекарда-1, Чекарда-2, Юлаево); F — разрезы в среднем течении р. Камы (Полазна-1, Полазна-2, Чумкаский карьер, Сылта-1, Сылта-2); G — разрезы в бассейне р. Вишеры (Неч, Урцево, Бутырки, Зельково, Низьва, Волим); Н — Кожимский разрез.

1 — известняки; 2 — мергели; 3 — песчаники и алевролиты; 4 — аргиллиты; 5 — конгломераты; 6 — эвапориты (гипсы и ангидриты); 7 — уровни сбора растительных остатков; 8 — находки цефалопод; 9 — бентосные морские организмы (преимущественно брахиоподы). Длина масштабной линейки — 80 м

Изученные коллекции хранятся в Геологическом институте РАН, Государственном геологическом музее имени В.И. Вернадского РАН, Государственном Дарвиновском музее, Государственном биологическом музее имени К.А. Тимирязева (г. Москва) и в других организациях, куда были переданы образцы для постоянного хранения по согласованию с дирекцией Геологического института, а также в Кунгурском историко-художественном и архитектурном музее-заповед-

нике (Пермский край, г. Кунгур), Пермском краеведческом музее (Музее пермских древностей, г. Пермь) и др. Данные по изотопам углерода и кислорода из разрезов Устье Стрельны, Никулино и Одомчино, приведенные в главе 6, получены в лаборатории геохимии изотопов и геохронологии Геологического института РАН благодаря любезной помощи В.Н. Кулешова и Б.Г. Покровского, которым автор приносит свою глубокую благодарность.

Автор выражает искреннюю признательность коллективу Кунгурского историко-архитектурного и художественного музея-заповедника и, в особенности, директору музея С.М. Мушкалову и возглавляющей Отдел природы этого музея Л.А. Долгих — за предоставление возможности ознакомиться с коллекцией остатков ископаемых растений пермского возраста из местонахождений Мазуевка, Чекарда-1, Крутая Катушка-2, Матвеево и др.; коллегам из Суксунского краеведческого музея и О.В. Реневой — за предоставленную фотографию сложноперистого листа *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh (рис. 33, Е; табл. XXVI, 4); Ю.В. Глазыриной (г. Пермь) — за содействие в изучении палеоботанической коллекции Пермского краеведческого музея; В.А. Цимбалу (г. Москва) — за переданные для изучения образцы с растительными остатками из нижнепермских отложений Приуралья; В.И. Давыдовой и О.В. Абросимовой (г. Красноуфимск) — за предоставленную возможность ознакомиться с коллекцией растительных остатков из нижнепермских (артинских и кунгурских) отложений Красноуфимского района Свердловской области; С.К. Пухонто (Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского, г. Москва) — за переданные для изучения растительные остатки пермского возраста из Печорского Приуралья; А.А. Разумовскому (Геологический институт РАН, г. Москва) — за коллекцию ископаемых растений из артинских отложений Южного Урала.

В работе использованы отдельные экземпляры из коллекций А.Г. Шарова и С.В. Мейена, хранящиеся в Геологическом институте РАН. Образцы из разрезов Айдаралаш и Кондуровка были переданы автору для изучения А.А. Школиным (ФГУНПП «Аэрогеология», г. Москва).

Автор благодарен всем друзьям и коллегам, предоставившим свои коллекционные материалы и так или иначе способствовавшим подготовке этой монографии.

При характеристике листьев рода *Ruffloria* S.Meuyen использована морфологическая терминология, предложенная С.В. Мейеном [1966]. В палеоботанических описаниях синонимика приведена лишь для тех видов, объем которых понимается разными авторами в существенно разных границах. Рубрика «Материал» и диагнозы на английском языке приведены только для таксонов, которые описаны монографически.

Сокращения в ссылках на номера образцов:

ГИН — Геологический институт РАН, г. Москва;

ГДМ — Государственный Дарвиновский музей, г. Москва;

ГГМ — Государственный геологический музей имени В.И. Вернадского РАН, г. Москва;

КИАХМЗ, ККМ — Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник, г. Кунгур, Пермский край;

КрКМ — Красноуфимский краеведческий музей, г. Красноуфимск, Свердловская область;

ПКМ — Пермский краеведческий музей, г. Пермь;

МПС — Музей пермской системы, г. Пермь;

ЦНИГРмузей — Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей имени Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург;

СНИИГГиМС — Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья, г. Новосибирск;

УГМ — Уральский геологический музей Горного института, г. Екатеринбург;

б/н — экземпляр без номера.

Глава 1

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Общий список основных рассматриваемых или упоминаемых в тексте разрезов дан в алфавитном порядке с точными географическими привязками и данными по стратиграфическому положению. Дополнительная информация о местонахождениях, цитируемых в тексте, помещена в предыдущих работах автора [Наугольных, 1998, 2007]. В принимаемой автором версии шкалы пермской системы уфимский ярус отнесен к среднему (биармийскому) отделу.

Ассельский ярус

Айдаралаш. Казахстан, 50 км к востоку от г. Актобе (Актюбинска), в 10 км западнее с. Новороссийское; естественные выходы вдоль ручья от фермы Шынтымес до конефермы (подробнее см. [Давыдов и др., 1991]).

Сакмарский ярус

Кожим-1. Республика Коми, правый берег р. Кожим, в 12,5 км выше моста через р. Кожим у пос. Кожим-Рудник; нижняя пермь, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт.

Кондуровка. Оренбургская область, дер. Кондуровка, правый берег р. Сакмары; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт, карамурунская толща.

Сим. Челябинская область, Ашинский район, обнажения в левом борту (при движении с запада на восток, в сторону пос. Кропачево) дорожной выемки шоссе М-5, в 3 км к востоку от г. Сима; нижняя пермь, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт.

Артинский ярус

Актюбинск. Казахстан, Актюбинский район, карьер на трассе М-32, в 18 км к востоку от г. Актобе (Актюбинска) и в 6 км к югу от Белогорского карьера; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, габдрашитовская свита.

Красноуфимские Ключики. Свердловская область, Красноуфимский район, карьер в 1 км к юго-востоку от с. Ключики; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, дивьянская свита.

Соболя. Свердловская область, Красноуфимский район, цокольная терраса правого берега р. Уфы, в 3 км к юго-западу от железнодорожной станции Красноуфимск, микрорайон Соболя, карьер у садового (дачного) поселка Солнечный; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, дивьянская свита.

Урма-1. Свердловская область, Шалинский район, правый берег р. Сылвы, карьер у западной окраины пос. Роцца (Урма); нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, урминская свита.

Урма-2. Свердловская область, Шалинский район, правый берег р. Сылвы, береговой обрыв в 100–300 м ниже по течению от пос. Роцца (Урма); нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, урминская свита.

Шайдурь. Свердловская область, Шалинский район, левый берег р. Сылвы в 4 км выше по течению от пос. Платоново; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, урминская свита.

Кунгурский ярус

Александровское. Свердловская область, Красноуфимский район, левый берег р. Зюрзи выше плотины на северной окраине с. Александровское, дорожная выемка в борту шоссе Ачит–Александровское–Красноуфимск; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Ачит. Свердловская область, карьер в северном борту шоссе Ачит–Кунгур, в 3 км западнее г. Ачита; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Барда. Пермский край, Лысьвенский район, в 250 м к северу от моста через р. Барду в с. Матвеево, в выемке автомобильного шоссе Лысьва–Матвеево, заложенной в правой цокольной террасе р. Барды; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Быково. Пермский край, Суксунский район, дорожная выемка (ныне полностью рекультивирована) в 3 км восточнее с. Быково, шоссе Кунгур–Ачит (федеральная автотрасса «Урал»); нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Киселево–Суксун. Пермский край, Суксунский район, выемка автомобильного шоссе Пермь–Екатеринбург у поворота на дер. Киселево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, шуртанская свита.

Красная Глинка. Пермский край, Лысьвенский район, обрыв цокольной террасы на правом берегу р. Барды в 1,3–1,5 км выше моста через р. Барду в с. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Криулино. Свердловская область, Красноуфимский район; левый берег р. Уфы; шурфы, заложенные под газопровод на восточной окраине г. Красноуфимска; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Крутая Катюшка-1. Пермский край, Лысьвенский район; данные о точном расположении этого разреза несколько противоречивы и различаются у разных исследователей; по С.В. Мей-

ену [1986 и другие работы] разрез располагается на левом берегу р. Барды в 2 км выше автомобильного моста в с. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Крутая Катюшка-2. Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды в 2 км ниже по течению от автомобильного моста в с. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Мазуевка. Пермский край, Кишертский район, левый берег р. Сылвы между дер. Мазуевка и дер. Черный Яр; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Матвеево. Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды, обрыв цокольной террасы над дорогой в 700 м ниже по течению от нового моста через р. Барду в с. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Молебка. Пермский край, Суксунский район, правый берег р. Сылвы у дер. Молебка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Рахмангулово-1. Свердловская область, Красноуфимский район; левый берег р. Уфы; обрыв цокольной террасы у с. Рахмангулово; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, сабанаковская свита.

Рахмангулово-2. Свердловская область, Красноуфимский район; левый берег р. Уфы, карьер на верхней части цокольной террасы в 1 км к востоку от с. Рахмангулово; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, сабанаковская свита.

Таежное-1. Пермский край, Лысьвенский район, в 2 км к северу-востоку от моста через р. Барду в с. Матвеево и в 0,8 км к юго-западу от моста через р. Лямбу в северной части с. Матвеево, в выемке автомобильного шоссе Лысьва–Матвеево, заложенной в правой цокольной террасе р. Барды; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Таежное-2. Пермский край, Лысьвенский район, в 2,5 км к северу от моста через р. Барду в с. Матвеево, над мостом через р. Лямбу на ее

правом берегу, на северной окраине с. Матвеево, в выемке автомобильного шоссе Лысьва–Матвеево, заложенной в правой цокольной террасе р. Барды; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Чекарда-1, слои 1, 7 и 10. Пермский край, Суксунский район; левый берег р. Сылвы в 50 м ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Уфимский ярус

Алебастрово. Пермский край, правый берег р. Сылвы в 300 м ниже ст. Алебастрово железной дороги Пермь–Чусовская; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита (см. Табл. XXXIV).

Новые Ляды. Пермский край, левый берег р. Сылвы в 200 м ниже пос. Новые Ляды; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита.

Полазна. Пермский край, железнодорожная выемка у ст. Полазна железной дороги Пермь–Углеуральская; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита.

Сылва-1. Пермский край, левый берег р. Сылвы рядом со ст. Сылва железной дороги Пермь–Чусовская; средняя пермь, уфимский ярус, шешминский горизонт, юговская свита.

Сылва-2. Пермский край, правый берег р. Сылвы непосредственно напротив ст. Сылва железной дороги Пермь–Чусовская; средняя пермь, уфимский ярус, шешминский горизонт, юговская свита.

Казанский ярус

Куединские Ключики. Пермский край, карьер в правом борту автомобильной дороги Пермь–Куеда, в 3 км к северу от г. Куеда; средняя пермь, казанский ярус, белебейская (= белебеевская) свита.

Новый Кувак. Самарская область, Шенталинский район, карьер у с. Новый Кувак; средняя пермь, казанский ярус, белебейская свита.

Печорский угольный бассейн, группа скважин: — *скважина ХК-1058*, глубина 433,6 м, Печорское Приуралье, Халмерьюсское угольное месторождение, Республика Коми; средняя пермь, казанский ярус;

— *скважина ИК-385*, глубина 104 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-426*, глубина 729,4 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-426*, глубина 533,25 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-631*, глубина 344,5 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-657*, глубина 864,8 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-678*, глубина 960 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-686*, глубина 140 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-687*, глубина 102 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение;

— *скважина ИК-886*, глубина 94 м; Печорское Приуралье, Интинское угольное месторождение.

Более подробные данные о разрезах и скважинах Печорского бассейна см. в монографиях С.К. Пухонто [1998] и автора [Naugolnykh, 2013b].

Уржумский ярус

Скважина ХК-1056, глубина 96 м; Печорское Приуралье, Халмерьюсское угольное месторождение, Республика Коми; средняя пермь, печорская серия, уржумский ярус; тальбейская свита.

Чижевская линза. Кировская область, правый берег р. Вятки в 12,8 км ниже по течению от г. Котельнич, у хутора Чижи; средняя пермь, уржумский ярус, чижевская пачка А.Коффы.

Северодвинский ярус

Никулино. Правый берег р. Сухоны в 2 км ниже с. Полдарса, Вологодская область; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита.

Устье Стрельны. Вологодская область, правый берег р. Сухоны у устья р. Стрельны; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита.

Вятский ярус

Завражье. Архангельская область, правый берег р. Малой Северной Двины в 10 км выше г. Котласа; верхняя пермь, вятский ярус, сала-ревская свита.

Соколки. Архангельская область, правый берег р. Малой Северной Двины в 9 км выше

г. Котласа; верхняя пермь, вятский ярус, сала-ревская свита.

Владимирский ярус

Соковка. Владимирская область, г. Вязники, правый берег р. Клязьмы, борт цокольной террасы, обнажающейся в овраге на юго-западной окраине г. Вязники, в 1,7 км к северо-западу от пересечения трассы М-7 и улицы Ленина; владимирский ярус, вязниковская свита (характеристика флористического комплекса дана в двух отдельных работах автора [Naugolnykh, 2005; Наугольных, 2006]).

Глава 2

ОПИСАНИЕ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ РАЗРЕЗОВ

В этой главе дано послыжное описание наиболее важных в палеоботаническом и фито­стратиграфическом отношении геологических разрезов, находящихся в пределах Среднего Приуралья. Описания сопровождаются сведениями об истории изучения конкретных разрезов и групп разрезов. Рассмотрены проблемы, касающиеся номенклатуры и стратиграфического положения флороносных толщ.

В бассейне р. Барды в окрестностях с. Матвеево располагается целый комплекс обнажений песчано-глинистых отложений кунгурского яруса (рис. 3 и 4), включающих многочисленные и разнообразные растительные остатки, а также остатки насекомых [Залесский, 1939]. К сожалению, как это нередко случается в геологической и палеонтологической практике, когда сложный комплекс нескольких разрезов изучают разные группы исследователей, возникли некоторые противоречия в номенклатуре разрезов и в указаниях на их географическое положение. Отчасти эти противоречия усугубились изменением топо­логии местности, постройкой нового моста и новой дороги в с. Матвеево. В настоящей работе автор постарался решить эти противоречия, впервые предложив географическую схему взаимного расположения разрезов, которым были присвоены собственные названия, в основном повторяющие традиционные названия, но привязанные к конкретным разрезам. Анализ изменения и уточнения номенклатуры разрезов в историческом аспекте приведен ниже. Точные географические привязки разрезов Крутая Катушка-1, Крутая Катушка-2, Матвеево, Красная Глинка и Таежное-1 указаны при описании и палеоботанической характеристике этих разрезов.

Комплекс обнажений нижнепермских терригенных пород в окрестностях с. Матвеево в

Лысьвенском районе Пермского края был обнаружен пермским палеонтологом-краеведом Г.Т. Мауэром (подробнее об этом неординарном человеке можно прочитать в работах [Фадеева и др., 1997; Наугольных, 2005а; Долгих, 2009, 2013; Долгих, Наугольных, 2009; Наугольных, Долгих, 2010]). Именно Мауэром были сделаны первые обширные сборы ископаемых растительных остатков и насекомых из местонахождений «Матвеевской» или «Бардинской» группы.

В научной литературе ссылки на местонахождение Матвеевской группы впервые появляются в работах М.Д. Залесского, которому Мауэр переслал для изучения значительную часть своей палеоботанической коллекции. Из местонахождения Крутая Катушка (как выяснилось позднее, это не местный топоним, а обозначение любого крутого склона, с которого катаются на санках зимой) Залесский описал вид *Mauerites gracilis* Zalesky (Zalesky, 1933), изображение которого многократно репродуцировалось с различными вариациями С.В. Мейеном [1983, рис. 1, л; 1987, рис. 43, 3; Meyen, 1988, Fig. 8.4, I; и др.]. Из разреза Матвеево в этой же работе Залесский описывает вид *Dicranophyllum bardense* Zalesky, а вид *Mauerites artinensis* Zalesky — снова из местонахождения Крутая Катушка [Zalesky, 1933]. Возраст обоих местонахождений в это время Залесский считал артинским.

В своей следующей работе [Zalesky, 1934а], посвященной новым растениям из нижнепермских отложений Урала по сборам Мауэра из бассейна р. Барды, Залесский описал еще несколько новых форм: *Phyllothea bardensis* Zalesky (сейчас рассматривается как многоярусный фертильный побег хвощевидного *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg; см. [Наугольных, 2004а, рис. 4, а]) из местонахождения Красная Глинка; спороношение *Phyllothea macrostachya* Zalesky (этот биномен помещен в синонимику вида *Equisetinos-*

tachys peremensis (Zalessky) Naugolnykh, см. [Наугольных, 2007, с. 98]) из местонахождения Крутая Катущка; птеридофилла «*Angaridium*» *bardense* Zalessky (младший синоним вида *Mauerites artiensis* Zalessky; отдельные участки ваий напоминают другой вид — *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, но отличаются от листьев грацилоптериса гораздо большими размерами сегментов, существенно более глубоким их рассечением и шире расставленными лопастями) из местонахождения Красная Глинка; лист «*Gangamopteris*» *fimbriata* Zalessky (сейчас этот биномен рассматривается как младший синоним *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh [Наугольных, 2003, 2007, с. 108]) — также из Матвеевской группы разрезов (установить точную привязку последнего вида затруднительно, из-за ошибки в протологе).

Географические привязки основных разрезов Матвеевской группы, существовавших в 30-х годах XX в., приведены в других работах М.Д. Залесского [Zalessky, 1937b, 1939b], где были обнаружены новые описания образцов из сборов Г.Т. Мауэра. Стратиграфическое положение кунгурской флоры Приуралья обсуждается в работе М.Д. Залесского, посвященной общей последовательности пермских флористических комплексов Приуралья и Русской платформы [Zalessky, 1937a].

Красная Глинка: «Rive droite de la rivière Barda, Krasnaia Glinka, en amont du village Matveevo» (первое цитирование: [Zalessky, 1937b, р. 42, подпись к фиг. 4]; перевод автора: «Правый берег р. Барды, Красная Глинка, вверх по течению от с. Матвеево»).

Крутая Катущка: «Rive gauche de la rivière Barda, Kroutaia Katouchka en amont du village Matveevo» (первое цитирование: [Zalessky, 1937b, р. 45, подпись к фиг. 7]; перевод автора: «Левый берег р. Барды, Крутая Катущка, вверх по течению от с. Матвеево»).

Матвеево: «Rive gauche de la rivière Barda en aval du village Matveevo» (первое цитирование: [Zalessky, 1937b, р. 86, подпись к фиг. 53]; перевод автора: «Левый берег р. Барды, ниже по течению от с. Матвеево»).

Именно эти привязки следует считать приоритетными и указывающими на расположение разрезов в соответствии с левым или правым берегами р. Барды.

В монографии, посвященной подробной и детальной характеристике верхнепалеозойских терригенных отложений западного склона Среднего Урала, Б.И. Чувашов и Г.В. Дюпина относят всю толщу переслаивания песчаников, алевролитов и

аргиллитов, обнажающуюся по берегам р. Барды в районе сел Матвеево и Красоты, как принадлежащую кошелевской свите [Чувашов, Дюпина, 1973, с. 55], отмечая большое количество растительных остатков на поверхностях наложения песчаников. Названия отдельных разрезов, расположенных в районе с. Матвеево, Б.И. Чувашов и Г.В. Дюпина не приводят, ограничиваясь общей характеристикой толщи и графическими изображениями колонок (разрезы №№ 386–390).

В 1984 г. автор совместно с П.А. Софроницким и А.А. Болотовым (г. Пермь) впервые посетили комплекс обнажений терригенных отложений кунгурского яруса в окрестностях с. Матвеево. Помимо собственных сборов, автор получил от П.А. Софроницкого образцы из местонахождений Красная Глинка, Матвеево и Крутая Катущка-2. Эти и другие материалы были частично описаны и изображены в двух монографических работах [Наугольных, 1998, 2007] и в отдельных статьях.

По сборам С.В. Мейена Л.В. Глухова описала остатки «кордаитоподобных» листьев *Angophyllites ordinatus* Gluchova с привязкой: «“Крутая Катущка”, левый берег р. Барды в 2 км от дер. Матвеево» [Глухова, 1984а], однако выше или ниже по течению от с. Матвеево располагается разрез, указано не было. Чешуевидные листья «ангарских кордаитов» из кунгурских отложений Приуралья описаны во второй работе этого автора [Глухова, 1984б].

Ситуация с номенклатурой разрезов Матвеевской группы осложнилась после публикации работы В.П. Владимирович [1985]. Разрез Крутая Катущка, как указано в этой работе [Владимирович, 1985, с. 13], располагается выше с. Матвеево, но почему-то на правом берегу, где в действительности расположен разрез Красная Глинка (см. рис. 3 и 4). А разрез Красная Глинка, по В.П. Владимирович, расположен хотя и на правом берегу, но почему-то ниже с. Матвеево. При этом стратиграфически оба упомянутых Владимирович разреза отнесены к разным слоям (пачкам?) кошелевской свиты: Крутая Катущка — к тисовским слоям, а Красная Глинка — к чекардинским слоям.

В своей последующей работе В.П. Владимирович [1986] указывает новые привязки для изображенных ею растений из отложений кунгурского яруса бассейна р. Барды, относя их к выделенному ею «иренскому комплексу» и отмечая приуроченность этих отложений к кошелевской свите: «Пермская область, р. Барда, выше дер. Матвеево, лог Крутая Катущка», «Пермская область, р. Барда, пос. Красная Глинка», «Пермская область, р. Барда, ниже с. Матвеево».

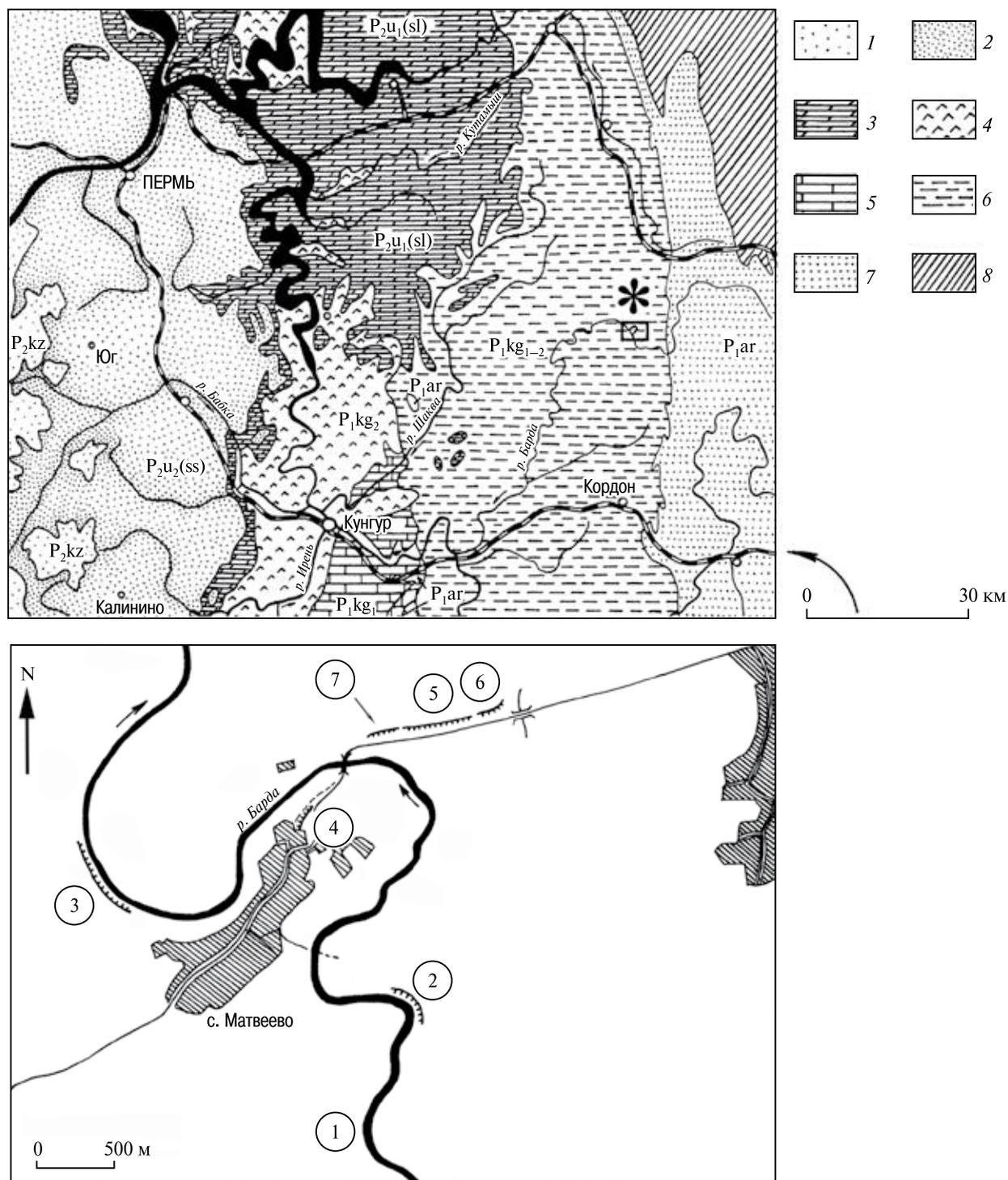


Рис. 3. Географическое расположение изученных разрезов

Вверху — геологическая карта бассейна реки Сылвы, Пермский край, Среднее Приуралье (по: [Наливкин, 1980], с изменениями и дополнениями). Астериском отмечен район расположения Матвеевской группы разрезов песчано-глинистых отложений кунгурского яруса. Внизу — взаимное расположение основных разрезов Матвеевской группы: 1 — Крутая Катюшка-1; 2 — Красная Глинка; 3 — Крутая Катюшка-2; 4 — Матвеево; 5 — Таежное-1, 6 — Таежное-2, 7 — Барда.

1 — песчаники казанского яруса; 2 — песчаники шешминского горизонта уфимского яруса; 3 — плитчатые мергели соликамского горизонта уфимского яруса; 4 — сульфатные отложения иренского горизонта кунгурского яруса; 5 — карбонатные отложения филипповского горизонта кунгурского яруса; 6 — песчано-глинистые отложения филипповского и иренского горизонтов кунгурского яруса, нерасчлененные; 7 — песчаники артинского яруса; 8 — доартинские отложения

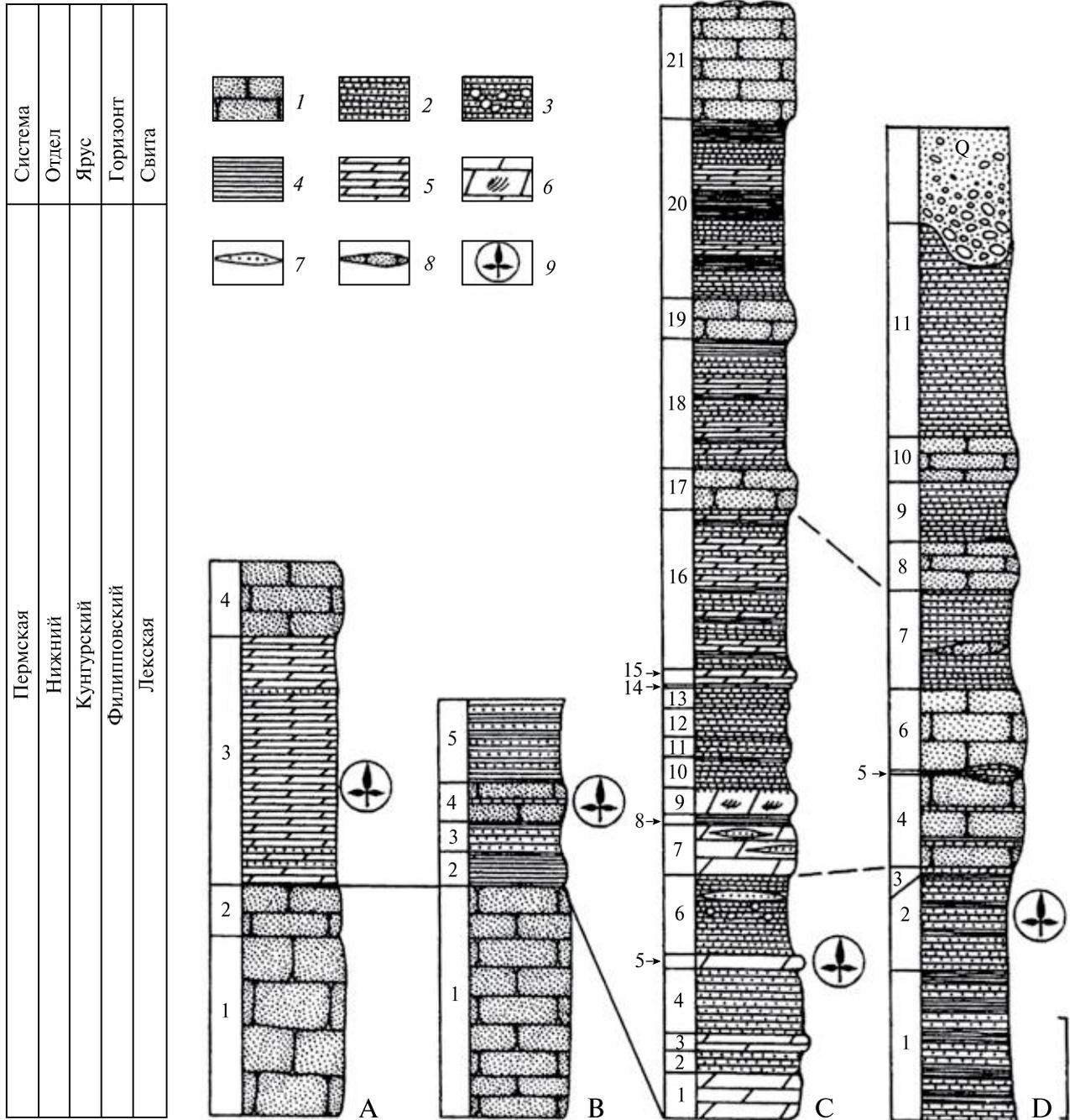


Рис. 4. Стратиграфические колонки наиболее представительных изученных разрезов

А — Крутая Катужка-2; В — Матвеево; С — Таежное-1; D — Красная Глинка.

1 — песчаники; 2 — алевролиты; 3 — алевролиты с железистыми конкрециями; 4 — аргиллиты; 5 — мергели; 6 — мергели с крупноблочной отдельностью и элементами косой слоистости; 7 — линзовидные прослои алевролитов; 8 — линзовидные прослои песчаников; 9 — уровни с наиболее значимыми и таксономически разнообразными фиториктоценозами. Длина масштабной линейки — 1 м

Местонахождение Крутая Катужка внесено в реестр местонахождений ископаемых растений, нуждающихся в охране [Снигиревская, Жилин, 1994], со следующей привязкой: «Пермская область, Березовский р-н, бассейн р. Сылвы, ле-

вый берег р. Барды, выше с. Матвеево, обнажение Крутая Катужка» [Владимирович, Горский, 1994]. В этих работах разрез Крутая Катужка также отнесен к кошелевской свите. Позднее эти же данные повторены в крупной сводке по

геологическим памятникам России [Карпунин и др., 1998].

В статье, посвященной описанию нового рода нижнепермских хвойных *Bardospermum*, С.В. Мейен [1990б] изобразил и описал несколько экземпляров *Bardospermum rigidum* S. Meyen, собранных в кунгурских отложениях бассейна р. Барды. Непосредственно из местонахождения Крутая Катушка (Крутая Катушка-1, по обозначениям в настоящей работе) происходит голотип *Bardospermum rigidum*. Адреса местонахождений приведены следующим образом: Красная Глинка — правый берег р. Барды в 1,3 км выше моста в дер. Матвеево; Крутая Катушка — там же, левый берег в 2 км выше моста; Матвеево — там же, левый берег в 1,3 км ниже моста. Стратиграфическое положение вмещающих отложений определено как верхняя часть крыловской свиты, относимой к «верхам нижнего кунгура», со ссылкой на депонированную рукопись [Мейен, 1986].

Эти же привязки С.В. Мейен использовал в опубликованной позднее работе, посвященной монографическому описанию пермских хвойных Западной Ангариды [Meуen, 1997], первоначально обнародованной в виде депонированной рукописи [Мейен, 1986]. Взгляд Мейена на номенклатуру и стратиграфическое положение разрезов Крутая Катушка и Чекарда-1 (первое из них отнесено к филипповскому горизонту, второе — к иренскому горизонту кунгурского яруса) разделяет А.В. Гоманьков [2011]. Правда, на приведенной им схеме разрез Крутая Катушка почему-то показан на правом берегу р. Барды (с. 23, рис. 1, 1 в работе А.В. Гоманькова [2011]), что прямо противоречит указанию, помещенному на этой же странице в рубрике «Материал и методы» [Гоманьков, 2011, с. 23].

Необходимо признать, что сложности в номенклатуре разрезов Матвеевской группы усугубились публикацией исследователей из г. Перми [Пономарева и др., 1998], в которой полностью проигнорированы все предыдущие работы по этим разрезам. В этой работе введено новое название для разреза, расположенного в выемке автомобильной дороги Лысьва–Матвеево, проходящей по *правому* берегу р. Барды. Разрез (на самом деле, группа разрезов) находится в обрыве цокольной террасы р. Барды. В статье Г.Ю. Пономаревой с соавторами предложено название «Матвеево» для одного из этих разрезов, хотя это название уже было использовано в работах М.Д. Залесского [Zallessky, 1937b, 1939b], С.В. Мейена [1986, 1990б] и автора [Наугольных,

1994, 1998] для разреза, расположенного по *левому* берегу р. Барды ниже моста в с. Матвеево.

К сожалению, схематичность зарисовки разреза, отсутствие подробного послойного описания разреза и какой-либо фотодокументации в работе [Пономарева и др., 1998] не позволяет с точностью установить, о каком именно обнажении идет речь, поскольку в указанном месте по правому берегу р. Барды в выемке автомобильной дороги расположены не одно, а три обнажения. Удручает отсутствие послойной привязки органических остатков, определения которых приводятся в обсуждаемой статье [Пономарева и др., 1998].

Учитывая омонимию названия «Матвеево» и однозначный приоритет М.Д. Залесского и С.В. Мейена в использовании этого названия, мы, совместно с сотрудниками Кунгурского историко-архитектурного и художественного музея-заповедника, коллегиально пришли к выводу о необходимости использования новых названий для трех обнажений, расположенных в выемке автомобильной дороги по правому берегу р. Барды в пределах северо-восточной окраины с. Матвеево.

Название «Таежное-1» предлагается для разреза, находящегося в правом борту автомобильной дороги в 2 км к северо-востоку от моста через р. Барду в с. Матвеево и в 0,8 км к юго-западу от моста через р. Ляпму в северной части с. Матвеево (см. рис. 3, цифра в кружке 5). Разрез, расположенный в 200 м к северо-востоку от обнажения «Таежное-1» по правому берегу р. Ляпмы, в 40 м к юго-западу от моста, получил название «Таежное-2» (см. рис. 3, цифра 6). Третий разрез, находящийся на правом берегу р. Барды в 250 м к северу от моста через р. Барду, условно назван «Барда» (см. рис. 3, цифра 7).

Во избежание неточностей при описании обнажений левого берега р. Барды в районе с. Матвеево, автор предлагает назвать разрез в 2 км выше моста в с. Матвеево «Крутая Катушка-1», разрез на северной окраине с. Матвеево в 700 м ниже моста — «Матвеево» (в соответствии с уже установившейся традицией), а разрез в 2 км ниже моста в с. Матвеево по левому берегу р. Барды — «Крутая Катушка-2». Эта терминологическая корректировка позволит избежать какой-либо путаницы в дальнейшем.

Стратиграфические колонки наиболее представительных разрезов Матвеевской группы показаны на рис. 4. Уровни с самыми богатыми комплексами растительных остатков отмечены знаком трилистника, заключенным в круг.

Крутая Катушка-1

Данные о точном расположении этого разреза несколько противоречивы и разнятся у разных исследователей. По С.В. Мейену [1986 и другие работы], разрез располагается на левом берегу р. Барды в 2 км выше автомобильного моста в с. Матвеево. Таксономический состав высших растений (без послыной привязки; по разным авторам, см. ниже): *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Equisetina magnivaginata* Zalessky, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites tubicinus* Naugolnykh, *Paracalamitina* sp., *Calamites gigas* Brongniart, *Pecopteris uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris pennaticisa* Zalessky, *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Bardia gracilis* Zalessky, *B. insignis* Zalessky, *Biarmopteris pulchra* Zalessky, *Mauerites* sp., *Permothea disparis* (Zalessky) Naugolnykh, *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *R. laevis* Gluchova, *R. meyenii* Gluchova, *R. papillosa* Gluchova, *Rufioria* spp., *Crassinervia* sp., *Lepeophyllum* sp., *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, *Entsovia inornata* Gluchova, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Bardella splendida* Zalessky (= *Bardospermum rigidum* S.Meyen), *Samaropsis triquetra* Zalessky, *Cordaicarpus* sp., *Craspedosperma bardaeorum* Zalessky, *Sylvella alata* Zalessky, *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes globosus* Suchov, *Carpolithes* sp. [Zalessky, 1937b, 1939b; Владимирович, 1986; Глухова, 1989]. Видимо, из этого же местонахождения Ю.М. Залесским [1939b, с. 63] был описан остаток личинки насекомого *Peremella ambigua* J.Zalessky.

Красная Глинка

Разрез расположен на правом берегу р. Барды в 1,3–1,5 км выше моста в с. Матвеево. Разрез состоит из толщи переслаивания аргиллитов и алевролитов, слои которых не выдерживаются по простиранию, общей мощностью около 8 м и залегающей над толщиной переслаивания пачки желтовато-серых песчаников с тонкими пропластками темно-серых аргиллитов общей мощностью около 5 м (Табл. II, фиг. 2). Верхняя часть разреза часто перекрывается оползнями.

На основе повторного изучения южной части разреза, предпринятого в 2011 г., была составлена новая стратиграфическая колонка, отражающая характер изменения слоев по простиранию (см. рис. 4, D). Общая мощность обнаженной в южной части разреза Красная Глинка толщи переслаивания песчаников и алевролитов с подчиненными прослоями аргиллитов составляет 9 м. Основное количество растительных остатков приурочено к слою 2 (см. рис. 4, D).

В толще переслаивания собраны растительные остатки: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites frigidus* Neuburg, *Paracalamites* sp., *Phyllothea* sp., *Equisetina magnivaginata* Zalessky, *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, *Viateschlaviophyllum* sp., *Knorriopsis* sp., *Pecopteris uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris* spp., *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Biarmopteris pulchra* Zalessky, *Mauerites* sp., *Permothea fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh, *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh, *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *R. (Tungophylla) olenekensis* Gluchova, *R. unica* Gluchova, *Rufioria* spp., *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, *Nephropsis* sp., *Crassinervia* sp., *Entsovia* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Bardella splendida* Zalessky (= *Bardospermum rigidum* S.Meyen), *Tylodendron* sp., *Ullmannia* (?) sp., *Samaropsis triquetra* Zalessky, *S. ex gr. erunakovensis* Radczenko vel *S. irregularis* Neuburg, *Bardocarpus aliger* Zalessky, *Cordaicarpus* sp., *Sylvella alata* Zalessky, *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp. [Zalessky, 1937b, 1939b; Владимирович, 1986; Глухова, 1989; Наугольных, 1998, 2007].

Общая мощность отложений, вскрытых в настоящее время в разрезе Красная Глинка, 13 м.

Крутая Катушка-2

Разрез располагается на левом берегу р. Барды в 2 км ниже по течению от автомобильного моста в с. Матвеево. В разрезе снизу вверх обнажены четыре отчетливых слоя (см. рис. 4).

Мощность, м

Слой 1. Песчаник темный, серовато-зеленый, табачного оттенка, иногда с коричневыми пятнами, полимиктовый, сред-

незернистый, неяснослоистый, иногда с комковатой текстурой 1,8
(видимая)

Слой 2. Песчаник желтовато-серый, полимиктовый, среднезернистый, толстослоистый 0,5

Слой 3. Мергель желтоватый, реже желтовато-серый, иногда — с голубыми пятнами и кольцами Лизиганга, плитчатый, с многочисленными макромерными растительными остатками. Таксономический состав растений, остатки которых обнаружены в слое 3: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *Paracalamites* sp., *Equisetina magnivaginata* Zalessky, *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Calamites gigas* Brongniart, *Viatscheslaviophyllum* sp., *Knorria* sp., *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Pecopteris uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris pennaticisa* Zalessky, *Sphenopteris* spp., *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Psygmo-phyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Ps. intermedium* Naugolnykh, *Bardia gracilis* Zalessky, *B. insignis* Zalessky, *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh, *Biarmopteris pulchra* Zalessky, *Mauerites* sp., *Permothea disparis* (Zalessky) Naugolnykh, *Permoxyllocarpus trojanus* Naugolnykh, *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *R. recta* (Neuburg) S.Meyen, *Rufioria* spp., *Crassinervia* sp., *Lepeophyllum* sp., *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, *Entsovia inornata* Gluchova, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Bardella splendida* Zalessky (= *Bardospermum rigidum* S.Meyen), *Samaropsis triquetra* Zalessky, *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Craspedosperma bardaeana* Zalessky, *Sylvella alata* Zalessky, *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes globosus* Suchov, *Carpolithes* sp. [Наугольных, 1998, 2007]. Из этого же слоя выделены многочисленные и разнообразные палиноморфы (см. ниже часть «Характеристика пермских палинокомплексов в сравнительном аспекте») 2,5

Слой 4. Песчаник темно-серый, иногда зеленоватый, табачного оттенка, полимиктовый, среднезернистый, толстослоистый 0,8

Общая мощность отложений, вскрытых в разрезе Крутая Катущка-2, 5,6 м.

Матвеево

Разрез располагается на левом берегу р. Барды в 0,7–1,3 км ниже по течению от моста в с. Матвеево, в обрыве цокольной террасы, в левом (по направлению к церкви в с. Матвеево) борту старой (ныне не использующейся) автомобильной дороги. В нижней части разреза обнажен слой песчаника серого, среднезернистого, от среднеслоистого до толстослоистого, перекрывающийся плохо обнаженной толщиной переслаивания алевролитов и аргиллитов (см. рис. 4, В). В слое среднезернистого песчаника с прослоями алевролита, с редкими сферическими конкрециями, на схеме автора, отмеченного как слой 4 [Наугольных, 1998, рис. 5, К], были собраны макромерные растительные остатки. Общий таксономический состав высших растений, остатки которых в разное время были собраны различными исследователями, с учетом литературных данных, выглядит следующим образом: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *Paracalamites* sp., *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Sachyogyrus multifarius* Zalessky (= *Calamostachys dumasii* (Zeiller) Jongmans; подробнее см. [Наугольных, 20056], *Calamites gigas* Brongniart, *Annularia* sp., *Viatscheslaviophyllum* sp., *Knorria* sp., *Pecopteris uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris pennaticisa* Zalessky, *Sphenopteris* spp., *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Psygmo-phyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Biarmopteris pulchra* Zalessky, *Mauerites* sp., *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *Rufioria* spp., *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zalessky, *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Sylvella alata* Zalessky, *Cardiocarpus* sp., *Carmo-*

lithes globosus Suchov, *Carpolithes* sp. [Zalessky, 1937b, 1939b; Наугольных, 1998, 2007].

Общая мощность отложений, непосредственно вскрытых в разрезе Матвеево, 4,2 м.

Таежное-1

Разрез располагается в 2 км к северо-востоку от моста через р. Барду в с. Матвеево и в 0,8 км к юго-западу от моста через р. Лямбу в северной части с. Матвеево, в выемке автомобильного шоссе Лысьва–Матвеево, заложенной в правой цокольной террасе р. Барды.

Снизу вверх обнажаются (см. рис. 4):

	Мощность, см
Слой 1. Мергель светло-бежевый, тонко-плитчатый, раскалывающийся на большие листоватые пластины. В слое содержатся многочисленные растительные остатки. В нижней части слоя плитчатая отдельность менее правильная, плитки имеют раковистый излом. Присутствует рассеянный в толще осадка растительный детрит	75 (видимая)
Слой 2. Алевролит синевато-серый, тонкозернистый, тонкослоистый, раскалывающийся на мелкие угловатые обломки, в среднем — размером 0,5×1×1,5 см. В слое присутствует рассеянный тонкодисперсный растительный детрит	22
Слой 3. Мергель желтоватый, по вертикали переходящий в светло-серый, иногда с подчиненными прослоями тонкозернистого алевролита, тонкослоистый, раскалывающийся на ровные плитки с параллельными друг другу поверхностями напластования. Толщина плиток колеблется от 0,3 до 0,5 см. В слое встречены растительные остатки (отдельный лист <i>Sphenophyllum biarmicum</i> Zalessky emend. Naugolnykh и др.)	17
Слой 4. Алевролит темно-серый, от тонкозернистого до среднезернистого, на отдельных участках слоя переходящий в песчаник. Алевролит неяснослоистый, с неровными бугристыми поверхностями напластования, образует оскольчатую отдельность. Изолированные выколки (осколки) имеют раковистый или землистый излом. Средний размер осколков — 0,7×1,4×2 см. В верхней части слоя встречаются округлые отдельности (прото-	

стяжения) субэллиптической формы, размером от 0,9 до 3,4 см по максимальному измерению. По трещинам в слое развито ожелезнение и присутствуют пленчатые выделения гидроокислов марганца, не образующие отчетливых дендритов 57

Слой 5. Мергель желтовато-охристый, плитчатый, с многочисленными макромерными растительными остатками, среди которых доминируют остатки вальхиевых хвойных. Толщина плиток варьирует от 0,4 до 0,9 см. Общий таксономический состав растительных остатков из слоя 5: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *Paracalamites* sp., *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Sachyogyrus multifarius* Zalessky (= *Calamostachys dumasii* (Zeiller) Jongmans), *Calamites gigas* Brongniart, *Viatschelslaviophyllum* sp., *Knorria* sp., *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Pecopteris uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris* spp., *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Psygmo-phyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Ps. intermedium* Naugolnykh, *Bardia gracilis* Zalessky, *Cheirocaldus longicheirus* Naugolnykh, *Mauerites* sp., *Kerpia macroloba* Naugolnykh, *Praphephylladoderma leptoderma* Naugolnykh, *Permothea disparis* (Zalessky) Naugolnykh, *Ruffloria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *Ruffloria* spp., *Lepeophyllum* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zalessky, *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordai-carpus* sp., *Sylvella alata* Zalessky, *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp. 12

Слой 6. Алевролит темно-серый, синеватый, от тонкозернистого до среднезернистого, неяснослоистый, разбитый трещинами на угловатые плитки неправильных очертаний с раковистым изломом. В средней части слоя обнаружены мелкие железистые (лимонитовые) конкреции оранжево-бурого цвета, уплощенной формы, округлых очертаний. Размер конкреций в среднем составляет 2×8×9 мм.

Конкреции ориентированы своей уплотненной стороной вдоль плоскости напластования включающего их слоя. В толще слоя 6 наблюдаются трещины, секущие его по косым плоскостям, наклоненным к плоскости напластования на 40–50°. По этим трещинам развиты оранжевые и бурые пленки окислов и гидроокислов железа. В интервале от 20 до 25 м от кровли слоя 6 располагается подчиненный прослой светло-охристого алевролита, выклинивающийся по простиранию. В месте своей максимальной мощности, достигающей 5 м, в прослое светло-охристого алевролита наблюдается неотчетливая сферическая отдельность 76

Слой 7. Мергель светло-желтый, охристый, тонкозернистый, разбивающийся на тонкие плитки, обычно не превышающие по своей толщине 1,5 см. В основании слоя расположен песчаный прослой с массовыми скоплениями углефицированных макромерных растительных остатков, среди которых доминируют крупные листья *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S. Meyen длиной более 19 см при максимальной наблюдаемой ширине листа 2,4 см. Реже в этом же слое встречаются листья *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, фрагменты перистых листьев пельтаспермовых *Pernocallipteris retensoria* (Zalesky) Naugolnykh и побеги паракаламитов с очень тонкой продольной ребристостью и длинными междоузлиями. В интервалах от 9 до 19 см и от 25 до 36 см от кровли слоя 7 последовательно располагаются два линзовидных прослоя серого алевролита с тонкими прослоями лимонита. Алевролит неяснослоистый, образующий оскольчатую отдельность, очень напоминающий алевролит слоя 6, но без железистых стяжений 49

Слой 8. Аргиллит синевато-серый, с небольшими примазками охристо-оранжевого лимонита. Аргиллит тонкозернистый, раскалывается на мелкие тонкие плитки с раковистым или землистым изломом. В слое рассеян многочисленный мелкий растительный детрит, включая фрагменты небольших побегов и мелкие (до 0,4 см по максимальному измерению) углефицированные семена 9

Слой 9. Мергель желтовато-серый, массивный, неяснослоистый, с элементами

косой слоистости и текстурами оползания. Слой 9 залегает на слое 8 с неясным неровным контактом. В верхней части слоя 9 на протяжении последних 9 см его мощности в нем появляется большее количество песчаного кластического материала, а в 5 см ниже кровли слоя появляется тонкий прослой, обогащенный не закономерно ориентированным углефицированным растительным детритом 9–24

Последовательность слоев 9–12 разреза Тажное-1 показана на Табл. II, фиг. 3.

Мощность, см

Слой 10. Алевролит темно-серый, от тонкозернистого до среднезернистого, неяснослоистый, разбит трещинами, идущими как вдоль плоскостей напластования, так и косо секущими слой. Трещины имеют толщину до 0,4 см, заполнены аморфным кремнеземом с мелкими щетками микроромбических горного хрусталя до 0,5 мм в длину. Слой разбит на щелнистую отдельность с раковистыми или землистыми изломами и лимонитовыми примазками и пленками на стенках трещин, разделяющих отдельные осколки алевролита 30

Слой 11. Алевролит от светло-бежевого до серовато-кремового цвета, среднезернистый, массивный. По всей толще слоя равномерно рассеяны мелкие углефицированные растительные остатки и растительный детрит. В нижней части слоя найдена проксимальная часть листа *Rufioria (Alatorufioria)* sp. с окаймленным основанием. Здесь же был обнаружен минерализованный побег *Walchia appressa* Zalesky 17–25

Слой 12. Алевролит, аналогичный алевролиту слоя 10, но с более многочисленными тонкими окварцованными трещинами, идущими вдоль плоскостей напластования в верхней части слоя 28

Слой 13. Алевролит серовато-бежевый, среднезернистый, неяснослоистый; макроскопические растительные остатки не обнаружены 20

Слой 14. Мергель желтовато-белесый, тонкозернистый, с маломощными песчаными прослоями. Слой разбит многочисленными тонкими окварцованными трещинами, секущими слой вдоль простирания 1,4–1,9

Слой 15. Мергель светло-бежевый, с желтоватыми пятнами на выветрелой поверхности, тонкозернистый, толстослоистый, с редкими подчиненными линзовидными песчанистыми прослоями, не выдерживающимися по простиранию 14

Слой 16. Ритмичное переслаивание плитчатых мергелей, аргиллитов и алевролитов. В пределах пачки переслаивания намечаются минициклы, начинающиеся со слоя алевролита, переходящего в аргиллит и заканчивающиеся слоем мергеля. Мощность слоев варьирует от 5 до 25 см и сильно меняется по простиранию 160

Слой 17. Песчаник серовато-бурый, с зеленоватыми и серо-бирюзовыми пятнами, полимиктовый, от мелкозернистого до среднезернистого, от толстослоистого до массивного, хорошо выраженный по простиранию в пределах всего обнажения 40

Слой 18. Толща переслаивания, аналогичная слою 16. В пределах обнажения мощность слоя меняется от 90 до 130 см 100 (средняя)

Слой 19. Песчаник зеленовато-серый, полимиктовый, от мелкозернистого до среднезернистого, массивный, хорошо выдерживается по простиранию 40

Слой 20. Толща переслаивания, аналогичная слою 16 180

Слой 21. Песчаник светло-желтый, до белесоватого, полимиктовый, массивный, от мелкозернистого до среднезернистого 130

Выше обнажение перекрыто современной почвой. Общая мощность отложений, вскрытых в разрезе Таежное-1, 11,26 м.

Чекарда-1

Левый берег р. Сылвы в 50 м ниже устья р. Чекарды, Суксунский район Пермского края (Табл. II, фиг. 1); нижняя пермь, кунгурский ярус. Разрез нижнепермских отложений, обнаженных в местонахождении Чекарда-1 и относящихся по «Унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала» к кошелевской свите иренского горизонта кунгурского яруса, имеет следующее строение (снизу вверх):

Мощность, см

Слой 1. Песчаник от голубовато-серого до зеленоватого цвета, среднезернистый,

массивный, неяснослоистый, с мелкими (в среднем от 1 до 2 см в диаметре), слегка удлиненными гальками темного аргиллита. Слой разбит крупными, секущими слоистость трещинами, заполненными кристаллическим кальцитом. В слое встречены углефицированные растительные остатки: *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalesky, *P. frigidus* Neuburg, *Psygmpophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Psygmpophyllo dendron uralensis* Naugolnykh, *Tylo dendron speciosum* Weiss, *Carpolithes* sp. Этот слой, как и все остальные в разрезе Чекарда-1, кроме отдельно отмеченных случаев, переходит в последующий постепенно 50 (видимая)

Слой 2. Переслаивание песчаников, серовато-зеленых, среднезернистых, массивных, неяснослоистых, с песчаниками, темно-серыми, средне- и мелкозернистыми, средне- и тонкослоистыми, с большим количеством углефицированного растительного детрита, образующего прослой, которые часто переполнены лимонитом, дающим характерные яркие оранжевые пятна. В этом слое можно наметить три цикла, в каждом из которых серовато-зеленые песчаники подстилаются темными углистыми песчаниками и алевролитами. Определенных макромерных растительных остатков не было обнаружено 45

Слой 3. Тонкое переслаивание разностей, аналогичных разностям слоя 2, но гораздо более тонкоритмичное. Средняя мощность ритма 0,5–1 см. В подошве слоя находится ярко-оранжевый прослой, обогащенный лимонитом. В верхней части слоя порода становится более глинистой. Определенных органических остатков не обнаружено 15

Слой 4. Песчаник голубовато-серого, зеленоватого цвета, среднезернистый, массивный, неяснослоистый, по своим особенностям напоминает песчаник из слоя 1 35–40

В пределах обнажения в северо-западном направлении мощность слоя уменьшается по простиранию до 20 см.

Мощность, см

Слой 5. Песчаник желтовато-серый, среднезернистый, с мелким, но обильным растительным детритом 17–20

Слой 6. Песчаник, аналогичный песчанику слоя 4 40

Слой 7. Аргиллит известковистый, на отдельных участках слоя по простиранию переходящий в мергель, а на других — в очень тонкозернистый алевролит, от светло-желтого до голубоватого цвета (сероголубой цвет доминирует); светло-желтый присутствует только на выветрелых поверхностях и во внешних кольцах Лизиганга. Слой содержит остатки насекомых (Blattoidea и др.) и многочисленные остатки растений: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Equisetina magnivaginata* Zalessky, *Paracalamites frigidus* Neuburg, *P. striatus* (Schmalhausen) Zalessky, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Pecopteris tsekardensis* Vladimirovich, *Neuropteris* (?) sp., *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Peltaspermum* sp., *Psymphyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Ps. expansum* (Brongniart) Schimper, *Alternopsis stricta* Naugolnykh, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (*Walchia appressa* Zalessky), *Walchia bardaeana* Zalessky, *Uralostrobos voltzioides* Naugolnykh, *Nephropsis* spp., *Rufioria derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, *R. (To mentophylla) lanata* Gluchova, *Nephropsis* aff. *rhomboidea* Neub., *Crassinervia* sp., *Entsovia kungurica* S.Meyen, *Sylvella alata* Zalessky, *Craspedosperma bardaeorum* Zalessky, *Cordaicarpus* cf. *uralicus* Dombrovskaya, *Samaropsis triquetra* Zalessky, *S. macroptera* Naugolnykh, *S. complanata* Naugolnykh, *S. subpatula* Suchov, *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus* ex gr. *chalmersianus* Dombrovskaya vel *C. parvus* Dombrovskaya, *Carpolithes* sp. и др. 40–100

Слой 8. Мергель, сходный с описанным из слоя 7, но более светлый, массивный 35–40

Кровля слоя размыта. На ней залегают слои 9.

Мощность, см

Слой 9. Песчаник серовато-зеленый, голубоватый, средне- и тонкозернистый (зернистость пятнисто меняется как вертикально, так и по простиранию) от среднеслоистого до массивного; сильно трещиноватый, относительно рыхлый. В нижней части имеется брекчированный прослой с жемами кальцита, мелкой галькой кремней и яшм и крупными обугленными и

ожелезненными фрагментами древесины, ориентированными по плоскостям наложения. Изредка в самой нижней части слоя встречаются побеги хвойных и фрагменты ваий каллиптерид 150–200

Слой 10. В основании слоя лежит песчаник зеленоватый, на выветрелой поверхности — характерного яркого желтого или оранжевого цвета, средне- и тонкозернистый, среднеслоистый, плотный, в верхней части слоя переходящий в плитчатый мергель с обильной и разнообразной энтомофауной: отряды Ephemera (поденки: *Misthodotes zalesskyi* O.Tschernova, *M. sharovi* O.Tschernova); Libellulida (стрекозы: *Arctotypus sylvensis* Martynov, *Ditaxineurella stigmatis* Martynov, *D. pritykinae* Novokshonov); Gryllida (прямокрылые: *Pinegia longipes* (Martynov), *Jubilaeus beybienkoi* Sharov, *Uraloedischia permensis* Sharov, *Tettoedischia minuta* Sharov, *Macroedischia elongata* Sharov, *Tcholmanvissia dubia* G.Zalessky, *Tshekardoedischia ancestralis* Gorochov, *Suksunoedischia breviscula* Gorochov, *Sharovoedischia aberrans* (Sharov), *Sylvoedischia uralica* Sharov, *S. aberrans* Sharov, *S. crassa* Gorochov, *Stenoedischia sylvensis* Gorochov, *Pseudelcana permiana* Gorochov, различные представители отрядов Grylloblattida, Perlida, Protelytrida, Blattida, Caloneurida, Blattinopseida, Hypoperlida, Thripida, Dictyoneurida, Mischopterida, Permothemistida, Diaphanopterida, Psocida, Cimicida, Palaeomanteida, Scarabaeida, Corydalida, Myrmeleontida, Jurinida, Panorpidia, Phryganeida, а также таксоны Incertae sedis (обзор см. в [Новокшионов, 1998]).

В этом же слое встречены многочисленные растительные остатки, отличающиеся хорошей сохранностью: *Sadovnikovia belemnoides* Naugolnykh, *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *Paracalamites* sp., *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh, *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, *Ph. scyphulifera* Zalessky, *Ph. stenophylloides* Zalessky, *Paracalamitina ignatievii* Naugolnykh, *P. laptevae* Naugolnykh, *Sachyogyrus multifarius* Zalessky (= *Calamostachys dumasii* (Zeiller) Jongmans), *Calamites gigas* Brongniat, *Viatscheslaviophyllum* sp., *Knorria* sp., *Acrogenotheca ramificata* Naugol-

nykh, *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Myriothea* sp. (cf. *scaberrima* Lesquereux), *Pecopteris uralica* Zalesky, *P. tzekardensis* Vladimirovich, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalesky, *Pecopteris* spp., *Sphenopteris* (*Eusphenopteris*) aff. *neuropteroides* (Boulay) Novik, *Sphenopteris* spp., *Demetrocarpus limbatus* Naugolnykh, *Peltaspermum* spp., *Permocallipteris retensoria* (Zalesky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalesky) Naugolnykh, *Permocallipteris* spp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Ps. intermedium* Naugolnykh, *Bardia gracilis* Zalesky, *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh, *Mauerites* sp., *Karkeniania permiana* Naugolnykh, *Kerpia macroloba* Naugolnykh, *Sylvocarpus armatus* Naugolnykh, *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh, *Permothea disparis* (Zalesky) Naugolnykh, *P. bifurcata* Naugolnykh, *P. deodara* Naugolnykh, *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Scirostrobos ornatus* (Zalesky) Doweld et Naugolnykh, *Sc. pterocerum* (Naugolnykh) Doweld et Naugolnykh, *Rufioria recta* (Neuburg) S.Meyen, *R. derzavini* (Neuburg) S.Meyen, *Rufioria* spp., *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh, *Nephropsis crinitus* Gluchova, *Lepeophyllum* sp., *Bardocarpus spicatus* Naugolnykh, *B. superus* Neuburg, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= *Walchia appressa* Zalesky), *Walchia bardaeana* Zalesky, *Bardella splendida* Zalesky (= *Bardospermum rigidum* S.Meyen), *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, *Rugosospermum callosum* Naugolnykh, *Craspedosperma filiferum* Naugolnykh, *Samaropsis triquetra* Zalesky, *S. macroptera* Naugolnykh, *S. complanata* Naugolnykh, *S. danilovii* Suchov, *S. tuberculata* Dombrovskaya, *S. extensa* Neuburg, *S. ex gr. erunakovensis* Radzenko vel *S. irregularis* Neuburg, *S. aff. dombrovskae* Vladimirovich, *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Sylvella alata* Zalesky, *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* cf. *ruminatus* Dombrovskaya, *Carpolithes* sp., *Radicitis* sp. и др. 100

Слой 11. Песчаник темно-зеленый, грубо- и крупнозернистый, неяснослоистый, сильно трещиноватый. Макромерные органические остатки не обнаружены 50

Слой 12. Песчаник зеленовато-серый, среднезернистый, более плотный, чем пес-

чаник слоя 11, монолитный, массивный. Макромерные органические остатки не найдены 15–20

Выше, по неровной поверхности со следами интенсивного размыва залегают четвертичные отложения, сложенные оранжево-бежевыми песками и супесями.

Александровское

Местонахождение Александровское располагается в Свердловской области, Красноуфимском районе, на левом берегу р. Зюрги непосредственно выше плотины, в бортовой дорожной выемке шоссе Ачит–Александровское–Красноуфимск (см. рис. 1, G). Стратиграфически разрез относится к кунгурскому ярусу нижней перми, иренскому горизонту, кошелевской свите.

В 3,5 км к северо-западу от западного окончания разреза Александровское, в бортах оврага, расположенного на северной окраине дер. Подгорной, встречаются аммоноидеи *Uraloceras alekense* Bogoslovskaya и *U. tchuvashovi* Bogoslovskaya; последний вид также известен из окрестностей с. Матвеево, р. Барды, Пермский край [Богословская, 1976, 1986].

Аммоноидеи приурочены к карбонатным конкрециям, встречающимся в темно-серых аргиллитах, залегающих под серовато-желтыми и серовато-оранжевыми песчаниками и аргиллитами, которые уверенно коррелируют с нижней частью песчано-глинистых отложений, обнажающихся в разрезе Александровское.

Еще одно местонахождение кунгурских аммоноидей и других беспозвоночных расположено в 5,2 км к северо-западу от центра дер. Подгорной в направлении к дер. Чатлык, в бортах ручья, часто именуемого геологами и краеведами «Гониатитовым оврагом». Здесь фауна гониатитов, имеющая несколько иной таксономический состав (*Uraloceras sofronizkyi* Bogoslovskaya [Богословская, 1986, 1976; Богословская, Школин, 1998]), приурочена к прослоям плитчатых доломитов, обогащенных фрагментами и целыми раковинами цефалопод.

Помимо аммоноидей, здесь встречаются многочисленные прямые цефалоподы (ортоцератоидеи) вида *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov, обычного для нижнепермских отложений Приуралья [Кротов, 1885]. Кроме этого, здесь же автором был найден пигидий проэтоидного трилобита и чешуя лучеперых рыб из группы палеонисцид

(отряд Palaeonisciformes). Находки кунгурских (верхнекунгурских) аммоноидей в отложениях, заведомо подстилающих песчано-глинистые отложения разреза Александровское, подтверждают позднекунгурский возраст флористического комплекса Александровского местонахождения.

Литологически Александровский разрез сложен ритмическим чередованием песчаников, алевролитов и аргиллитов (рис. 5). В пределах разреза наблюдаются 14 слоев песчаника разной мощности. Некоторые из них выклиниваются по простиранию, а некоторые — расщепляются за счет появления внутри них алевроитовых или аргиллитовых прослоев. Песчаники полимиктовые, от серовато-желтых и серовато-оранжевых до зеленовато-серых, среднезернистые. Иногда в основании песчаниковых слоев встречаются крупнозернистые прослои. Песчаники от массивных до среднеслоистых, нередко — с элементами косой слоистости. По меньшей мере, на двух уровнях в разрезе (на рис. 5 отмечены литерами G) наблюдаются элементы градиционной слоистости с плавным переходом от крупнозернистых песчаников внизу, через среднезернистые к тонкозернистым и, далее вверх по разрезу, к алевролитам и аргиллитам. Интересной особенностью данного разреза является присутствие резких линзообразных раздувов песчаников (см. рис. 5, врезку слева вверху), иногда с подвернутыми латеральными окончаниями.

Практически во всех слоях разреза встречаются фрагментарные растительные остатки и ожелезненный растительный детрит, но особенно многочисленные и хорошо сохранившиеся остатки растений обнаружены в слое 28 (на рис. 5 он отмечен знаком трилистника, заключенного в круг).

Песчано-глинистые отложения разреза Александровское сформировались в условиях циклического поступления кластического материала в пределы верхней части склона морского бассейна, причем количество поступающего кластического материала увеличивалось в соответствии с эпизодами или фазами положительных тектонических движений (воздымания) Палеоурала. Сам по себе кластический материал являлся продуктом разрушения Уральского горного сооружения.

Исключительная фрагментарность, размалцованность и мелкомерность растительных остатков, встречающихся от 1-го до 27-го слоя разреза Александровское, указывают на относительно большой перенос органического материала от места произрастания материнской растительности. Можно предположить, что это расстояние могло

существенно превышать несколько километров. И только при формировании слоя 28 растительные остатки переносились относительно недалеко от исходного палеофитоценоза, что, по всей видимости, корреспондировало с одним из эпизодов общего обмеления морского Предуралья залива или, к тому времени, возможно, уже лагуны, в кунгурском веке раннепермской эпохи.

Общий таксономический и композиционный (по удельному соотношению основных таксонов) облик флористического комплекса местонахождения Александровское довольно хорошо согласуется с составом кунгурских флор Среднего и Южного Приуралья в целом. В местонахождении часто встречаются побеги членистостебельных, иногда образующие скопления, листья войновские и псигмофиллоидов. Состав доминантов может немного меняться по простиранию слоев (в одних локусах доминируют членистостебельные, в других — войновские, в третьих — псигмофиллоиды). Скорее всего, это было связано с неравномерным поступлением растительных остатков, представляющих разные исходные растительные сообщества, в танатоценоз.

В настоящее время в местонахождении Александровское найдены остатки плауновидных *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh; побеги хвощевидных *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalesky, *P. frigidus* Neuburg, *P. aff. striatus* (Schmalhausen) Zalesky; *Phyllothea* sp., *Paracalamitina ignatievii* Naugolnykh; папоротники *Pecoperis uralica* Zalesky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalesky, *P. cf. suksunensis* Zalesky; пельтаспермовые *Permocallipteris retensoria* (Zalesky) Naugolnykh, *Permocallipteris artipinnata* (Zalesky) Naugolnykh, *Peltaspermum* sp. (sp. nov.; описание готовится к публикации), *Permothea* (?) sp.; прегинкгофиты *Psygmyphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. intermedium* Naugolnykh, *Psygmyphyllum* sp.; войновские *Ruflorea* spp.; хвойные *Tylocladus speciosum* Weiss, *Walchia* sp.; изолированные семена *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, *Laevigatospermum* sp., *Sylvella alata* Zalesky, *Samaropsis* spp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp.

По мнению автора, растения, входящие в состав Александровского флористического комплекса, принадлежали разным исходным палеофитоценозам. Членистостебельные, очевидно, были околородными растениями и образовывали гигро- и гидрофильные сообщества, возможно, моно- или олигодоминантные. Пельтаспермовые и псигмофиллоиды были мезофильными растениями и произрастали на дренируемых промыв-

ных склонах. Вальхиевые хвойные принадлежали к ксерофильному сообществу и росли на удалении от бассейна, формируя наиболее удаленное от водоема звено палеокатены. Войновские, скорее всего, были экологически более толерантными и могли произрастать в широком спектре

условий, судя по приуроченности их остатков к самым разным фациям, от угленосных до красноцветных. В местонахождении Александровское все эти растения встречаются вместе, что указывает на их совместный перенос к месту захоронения из разных исходных палеофитоценозов.

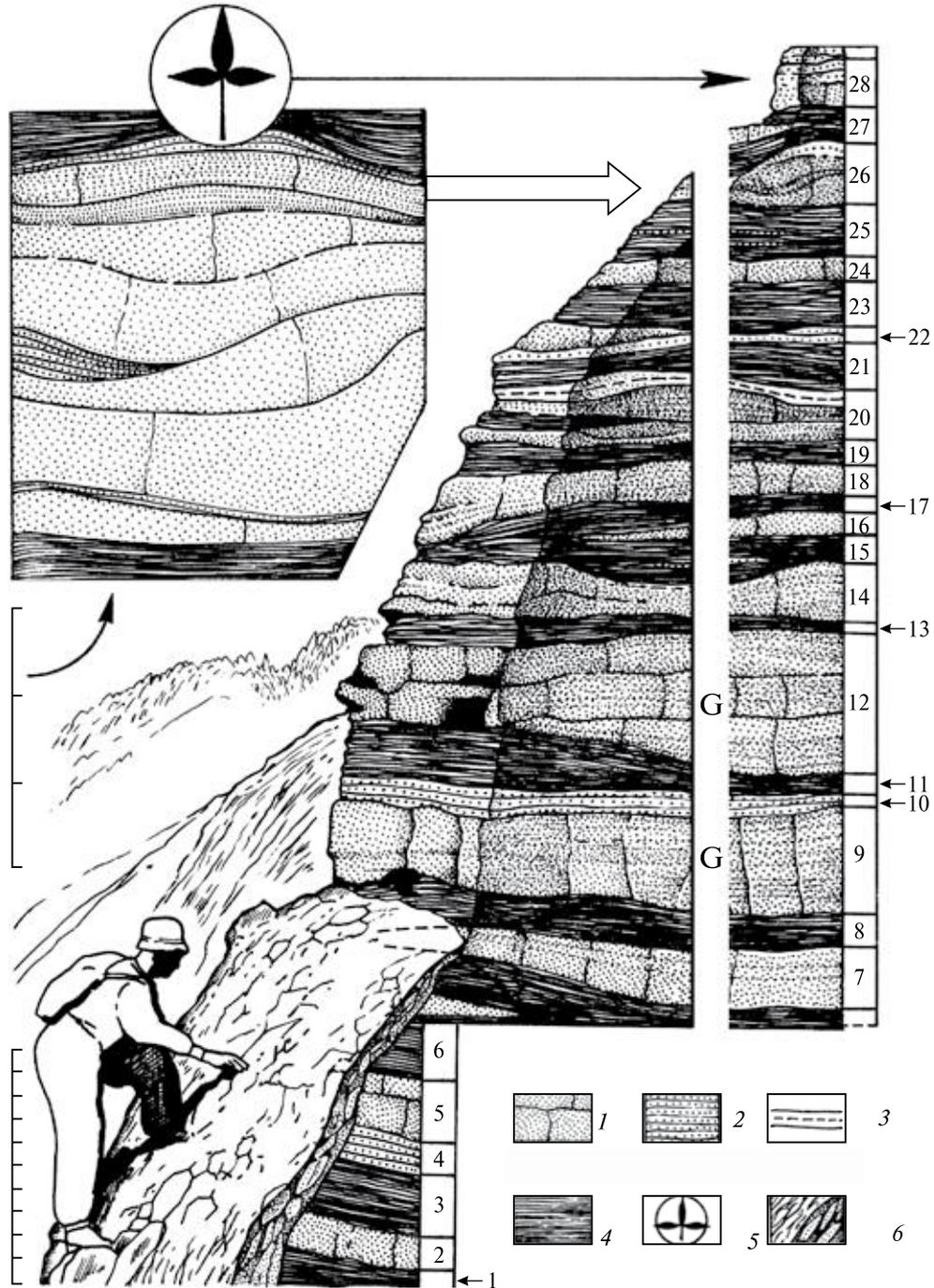


Рис. 5. Литологическая колонка разреза Александровское

1 — песчаник; 2 — алевролит; 3 — маломощный углистый прослой; 4 — аргиллит; 5 — уровень сбора растительных остатков; 6 — делювиальный шлейф; перекрывающий нижнюю часть разреза; G — градационная слоистость. Цена деления на масштабных линейках — 10 см

Глава 3

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

На первый взгляд, что может быть менее значимым для экономики и сугубо прагматических задач энергично развивавшейся державы с весьма амбициозными планами, какой была Россия в начале XIX в., чем изучение окаменелых остатков давным-давно вымерших растений? Но, тем не менее, начало исследований ископаемых растений палеозойского возраста в России было тесно связано именно с изучением и оценкой запасов месторождений полезных ископаемых и подготовкой к составлению первой геологической карты нашей страны. На первом месте в этом изучении стояли Донбасс и Урал. Неудивительно поэтому, что первые шаги российской палеоботаники палеозоя были сделаны именно в ходе исследования каменноугольных отложений Донбасса и каменноугольных и пермских отложений Урала, к которым в начале XX в. добавились и девонские отложения обоих регионов.

На Урале первые находки ископаемых растений пермского возраста были сделаны при открытых и шахтных разработках медистых песчаников, выходы которых образуют широкую полосу от г. Перми на севере до г. Оренбурга на юге. Управляющие рудников частных горно-обогатительных компаний и «царевых заводов» отправляли такие находки в столицы: в Санкт-Петербург и Москву. Особенно большие и представительные коллекции были собраны Ф.Ф. Вангенгеймом фон Кваленом (1791–1864), который в 20-х годах XIX в. был окружным атаманом в Оренбургской губернии, а в 30-х годах руководил Бернадокским (иначе, Осокинским) медеплавильным заводом. Вангенгейм фон Квален был хорошим геологом и внимательным наблюдателем. Он опубликовал более 60 работ, включая исключительно ценные подробные описания строения пермских отложе-

ний, обнажающихся в районе городов Белебей и Оренбург.

О личной встрече с Вангенгеймом фон Кваленом при посещении уральских медных рудников тепло отзывался Родерик Мурчисон [Mur-chison et al., 1845; Мурчисон и др., 1849]: «...снабдив Музей Московского Общества Испытателей Природы драгоценною коллекциею ископаемых раковин, растений, рыб и ящеровидных животных, с не меньшею щедростью и радушием удовлетворил он всем подобным потребностям нашим. Считаю долгом объявить, что без трудов его и содействия высокоуважаемого ученого друга нашего Фишера фон Вальдгейма, которому лучшие образцы этих окаменелостей были переданы (и который уже описал многия из них), мы бы не могли достигнуть столь ясного и удовлетворительного заключения, относительно возраста пермских осадков» [Мурчисон и др., 1849, с. 581].

Коллекция ископаемых остатков пермского возраста, собранная Вангенгеймом фон Кваленом, в настоящее время хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН. Ее первое описание было обнародовано Г.И. Фишером фон Вальдгеймом (1771–1853), выдающимся российским натуралистом и основателем Московского общества испытателей природы [Fischer von Waldheim, 1840, 1847]. К сожалению, в работе 1840 г. Фишер фон Вальдгейм не привел изображений ископаемых остатков растений, ограничившись лишь ссылками на номера образцов в коллекции, которые к настоящему времени сохранились лишь частично.

Но в работе 1847 г., на которую палеоботаники почему-то практически не ссылались, дана таблица с весьма точными изображениями растительных остатков, один из которых, первона-

чально описанный Фишером фон Вальдгеймом как «*Flabellaria petiolata*» Fischer, представляет собой фрагмент облиственного побега членисто-стебельного, условно определяемого как *Phyllothesa* sp. [Наугольных, 2002, с. 7–10, рис. 3, Табл. I, 3]. Главной проблемой, сопровождавшей первые шаги российской палеозойской палеоботаники, была очень слабо разработанная систематика (включая таксоны родового ранга), построенная в то время в основном на европейском материале.

На два года опередил выход первой палеоботанической работы Фишера знаменитый санкт-петербургский геолог и палеонтолог профессор С.С. Куторга (1805–1861) [Kutorga, 1838, 1844]. Его работы с подробными палеонтологическими описаниями, причем, не только ископаемых растений, но и животных, сопровождались эстетичными и качественными, хотя и несколько стилизованными, изображениями.

Куторга описал и изобразил следующие виды ископаемых растений из палеозойских отложений европейской части России: *Calamites articulatus* Kutorga, *C. columella* Kutorga, *C. trigonus* Kutorga, *C. irregularis* Kutorga, *C. cellulosus* Kutorga, *Knorria imbricata* Sternberg, *Sphenopteris interruptepinnata* Kutorga (сейчас — *Psymphyllum interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh), *S. cuneifolia* Kutorga (сейчас — *Psymphyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper), *Pachypteris latinervia* Kutorga [Kutorga, 1838]; *Neuropteris wangenheimii* Fischer (сейчас — *Permocallipteris wangenheimii* (Fischer) Naugolnykh), *N. salicifolia* Fischer (сейчас — *Compsopteris salicifolia* (Fischer) Naugolnykh), *N. rotundifolia* Brongniart, *Calamites suckowi* Brongniart, *Lepidodendron* sp., «*Zamia*» *rossica* Kutorga (возможно, остаток рецептакулита), *Peuce biarmica* Kutorga, *P. tanaitica* Kutorga, *Pinites biarmicus* Kutorga [Kutorga, 1842]; *Voltzia brevifolia* Brongniart, *Tubicaulis rhomboidalis* Kutorga, *Lepidodendron hastatum* Kutorga, *L. tessellatum* Kutorga, *Pecopteris regalis* Kutorga, *P. principalis* Kutorga, *P. neuropteroides* Kutorga, *P. concinna* Sternberg, *Odontopteris serrata* Kutorga, *O. crenulata* Brongniart, *Neuropteris dufresnoyi* Brongniart, *N. wangenheimii* Fischer, *Adiantites strogonowii* Fischer, *Sphenopteris disticha* Kutorga, *S. dissoluta* Kutorga, *Cyclopteris gigantea* Kutorga [Kutorga, 1844].

Куторга в основном занимался изучением ископаемых остатков из пермских отложений Приуралья, причем не меньше внимания, чем палеонтологическим остаткам, он уделял и самим отложениям, в которых эти остатки были найдены.

Взгляды Куторги были суммированы в его крупной работе «Естественная история Земной коры» [1858]: «Нигде в европейских пермских формациях медные руды так не распространены, как по западной стороне Урала, и чем далее от него на запад, тем содержание их беднее, так что на расстоянии 400 или 500 верст их уже более нет. Преобладают малахит и медная лазурь, но местами встречаются также красная медная руда, медный колчедан, медный блеск, самородная медь и фольбортит — водный, ванадинокислый окисел меди, в виде желтовато-зеленого пигмента песчаников, чаще же налетом в щелях окаменелых древесных кусков. Эти руды вкраплены дробными частицами в песчаниках и конгломератах, медная зелень и лазурь проникают их насквозь, редко попадаются руды малыми гнездами; особенно богато скопляются руды к окаменелым стволам и ветвям пинитов, около стволов лепидодендров (Sic! — С.Н.) и в спаях пластов, где есть отпечатки часто исполинских листьев папоротников из родов пекоптера, сфеноптера, невроптера. <...> Все эти руды неоспоримо выщелочены из богатейших коренных месторождений Урала» [Куторга, 1858, с. 294].

Практически все оригиналы к работам Куторги сохранились до настоящего времени и сейчас находятся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева в Санкт-Петербурге.

Помимо российских палеоботаников, ископаемые остатки растений из палеозойских отложений России изучали и западноевропейские ученые, из которых в первую очередь следует назвать А.Броньяра (1801–1876).

Броньяр описал коллекцию ископаемых растений из медистых песчаников Приуралья, привезенную Мурчисоном после второй экспедиции в Россию. Подробные описания, опубликованные во втором томе «Геологии Европейской России и Уральских гор» [Murchison et al., 1845], сопровождались качественными и точными иллюстрациями. Часть материалов, описанных Броньяром, вернулась в Россию и сейчас хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН. В них входят оригиналы к изображениям, опубликованным Броньяром [Brongniart, 1845], а также оригиналы и типы флоры медистых песчаников Приуралья других исследователей, занимавшихся их изучением.

Среди этих образцов находятся: базальная часть крупной, хорошо развитой вайи пельтаспермового *Permocallipteris wangenheimii* (Fischer) Naugolnykh, неотип вида (в работе Броньяра

этот образец описан как «*Odontopteris fischeri*» Brongniart), ГМ 469-29 ФЛ-02617; фрагмент листа прегинкгофита с линейными сегментами последнего порядка *Psygmoptyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (в работе Броньяра описан как «*Sphenopteris incerta*» Fischer), ГМ 469-7 ФЛ-02595; два листа гинкгофита *Kerpia belebeica* Naugolnykh, включая голотип вида (в работе Броньяра определены как «*Noeggerathia expansa*» Brongniart), ГМ 469-68 ФЛ-02656; почти целый лист прегинкгофита *Psygmoptyllum expansum* (Brongniart) Schimper (в работе Броньяра был описан как «*Noeggerathia expansa*» Brongniart), лектотип вида, ГМ 469-69 ФЛ-02657; два частично сохранившихся простоперистых листа пельтаспермового *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naugolnykh (в работе Броньяра описан как «*Neuropteris salicifolia*» Fischer), неотип вида, ГМ 469-56 ФЛ-02644.

В работе Броньяра, возможно, под влиянием ранее публиковавшихся стратиграфо-палеонтологических работ Мурчисона с соавторами, учитывалась естественная изменчивость ископаемых организмов, в частности, — присутствие различных модификаций очертаний листовых пластинок, свойственных одному и тому же виду растений (например, у псигмофиллоидов и калиптерид).

Большим событием в российской палеоботанике и палеонтологии в целом был выход фундаментальной работы Э.И. Эйхвальда «Палеонтология России» [1854]. В части, посвященной ископаемым растениям палеозоя, были описаны и изображены многие виды споровых и голосеменных растений из каменноугольных отложений Донбасса: *Cyclopteris alula* Eichwald, *Alethopteris lonchitidis* (= *lonchitica*) Sternberg, *Ulodendron timidum* Eichwald, *U. ellipticum* Sternberg, *U. pumilum* Eichwald, *Megaphytum* (= *Megaphyton*) *foveolatum* Eichwald; нижнего карбона Урала (разрез «Каменецкая дача» близ Екатеринбурга): *Gleichenites rutaefolius* Eichwald; пермских отложений Урала: *Calamites gigas* Brongniart, *C. transitionis* Goeppert, *Equisetites decoratus* (Eichwald) Eichwald, *E. gradates* Eichwald, *E. socolowskii* Eichwald, *Neuropteris salicifolius* Fischer, *N. petiolata* Fischer, *Odontopteris strogonowii* Fischer, *O. permensis* Brongniart, *O. wangenheimii* Fischer, *O. inaequalis* Eichwald, *Sphenopteris erosa* Morris, *Alethopteris martinsii* Germar, *Sphallopteris schlehtendalii* Eichwald, *Noeggerathia expansa* Brongniart, *N. cuneifolia* (Kutorga) Brongniart, *Zamites densifolius* Eichwald, *Z. strigatus* Eichwald, *Z. microlepis* Eichwald (= *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky),

Diplodendron hastatum Eichwald, *Tessellaria antiqua* Eichwald, *Stigmatodendron cribrosum* Eichwald, *S. ledebourii* Eichwald, *Steirophyllum lanceolatum* Eichwald, *Schizodendron tuberculatum* Eichwald и др.

На мой взгляд, именно с работ Эйхвальда [1854, 1861] отчетливо обозначился самостоятельный русский путь в российской палеонтологии, объединивший более традиционную и консервативную немецкую («континентальную») и английскую («островную») геологические традиции.

Значение пермских отложений России для выяснения строения пермской системы и ее ископаемой флоры (и биоты в целом) во всем мире хорошо понимали не только английские, но и континентальные геологи. Так, например, французский геолог Луи Фигье в своей книге, выдержавшей к 1866 г. уже четыре (!) издания, пишет: «Пермская почва очень слаба во Франции, Англии, Германии, в сравнении с огромным пространством, какое она занимает в восточной части Европейской России. Эта почва и период получили свое название от имени Пермской губернии, где упомянутая почва впервые исследована Мурчисоном. Пермская формация, состоящая в России из могучих слоев известняка, кейпера и песчаника, включает продукты (имеются в виду ископаемые остатки раковин брахиопод отряда продуктид, большинство которых в то время относилось к роду “продуктус”, *Productus*. — С.Н.), папоротники и даже пресмыкающихся и рыб, похожих на заключающихся в цехштейне Западной Европы. В этой же почве находят гипс и каменную соль близ поверхности» [Фигье, 1866, с. 99–100].

Фигье не обходит вниманием и пермскую флору: «Характеристическими растениями пермской флоры следует назвать: папоротники *Sphenopteris dichotoma*, *Pecopteris martinsii*, *Neuropteris tenuifolia*; хвощи *Calamites gigas*; плауны *Lepidodendron elegantum*; астерофиллиты *Annularia floribunda*; кониферы *Walchia Schlotheimii* и *hypnoides*, похожие на араукарии современной нам эпохи по своим стволам, листьям и плодам; неггератии, большие деревья из семейства, занимающего средину между цикадами и кониферами. *Psaronius* были большие деревья» [Фигье, 1866, с. 97].

Дальнейшее развитие палеозойской палеоботаники России было обеспечено появлением работ И.Ф. Шмальгаузена [1887; Schmalhausen, 1879], в которые вошли описания материалов, поступавших от ряда геологов, в особенности —

от геологов и палеонтологов казанской школы, в первую очередь, от А.А. Штукенберга, «отца» кунгурского яруса, а также многочисленных и очень интересных статей и монографий М.Д. Залесского [Залесский, 1912, 1914, 1918, 1927, 1930, 1931 а,б, 1932; Залесский, Чиркова, 1938, 1940; Zalessky, 1933, 1934 а,б, 1937 а-с, 1939 а,б], где, помимо других материалов, было описание коллекций, собранных пермским палеонтологом Г.Т. Мауэром.

Основными итогами первого этапа изучения палеозойских флор России стали:

— установление общей последовательности палеозойских флор, соответствующей последовательности геологических систем и периодов (Фишер, Броньяр, Куторга, Эйхвальд), их отделам (Шмальгаузен) и ярусам (Залесский);

— первичная таксономическая инвентаризация ископаемых флор палеозоя России.

История изучения пермских растений, связанная с именами таких выдающихся палеоботаников, как М.Д. Залесский, М.Ф. Нейбург, С.В. Мейен (Табл. IV) и их последователей и

коллег, подробно изложена в одной из предыдущих работ автора [Наугольных, 2007].

Большое значение для изучения пермских растений Приуралья имели обширные палеоботанические коллекции, собранные в 30-е и 40-е годы XX в. на кафедре региональной геологии (в те годы кафедре исторической геологии и палеонтологии) геологического факультета Пермского государственного университета во времена руководства кафедрой Николаем Павловичем Герасимовым (1898–1952). Подробнее о жизни и деятельности Н.П. Герасимова можно прочитать в мемориальном сборнике, изданном пермским университетом [Черных, 2002]. Традиции, заложенные в изучении пермских отложений Приуралья, были продолжены коллективом кафедры, позднее переименованной в кафедру региональной геологии (сейчас кафедра нефтегазовой геологии), под руководством П.А. Софроницкого (1910–1997) (см. [Черных, 2001]), с которым автору посчастливилось общаться лично и участвовать в совместных полевых поездках в 1983–1985 гг.

Глава 4

ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

В силу появления многочисленных новых данных по морфологии и таксономии высших растений, как ископаемых, так и современных, традиционная систематика высших растений в настоящее время претерпела некоторые изменения. Несмотря на общность принципов, положенных в основу ботанической систематики, новые данные заставили пересмотреть объем и таксономический статус многих групп, особенно — среди голосеменных.

В настоящей работе в качестве базовой систематики автор использовал систему высших растений, разработанную и предложенную А.Л. Тахтаджяном [1956, 1986], с изменениями и дополнениями.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Споровые (Sporatae)

Отдел Lycopodiophyta D.H. Scott, 1900

Класс Isoetopsida Bartl., 1830

Порядок Isoetales Prantl, 1874

Семейство Tomiodendraceae Naugolnykh, family nov.

Типовой род. *Tomiodendron* Radczenko emend. S.Meyen.

Diagnosis. Lycopodiopsids with leaf cushions formed clear parastichi. Each leaf cushion has central infrafoliar air bladder.

Описание. Плауновидные с листовыми подушками, формирующими парастихи. В центральной части каждой листовой подушки располагался подлистовой пузырь, образованный аэренхимой.

Состав. *Tomiodendron* Radczenko emend. S.Meyen, *Ufadendron* Naugolnykh, *Angarodendron* Zalessky emend. S.Meyen, *Angarophloios* S.Meyen, *Lophiodendron* Zalessky emend. S.Meyen, *Meyenodendron* Thomas et Spicer.

Сравнение. От всех остальных семейств порядка Isoetales отличается присутствием центрального подлистового пузыря, состоящего из аэренхимы.

Распространение. Карбон и пермь антитропических областей, т.е. Ангарида и Гондваны.

Род *Ufadendron* Naugolnykh, 2014

Синонимика: *Ufadendron* Naugolnykh: Naugolnykh, 2014, p. 213.

Типовой вид. *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh.

Diagnosis. Lycopodiopsids with long fusiform leaf cushions. Small round scar of detached leaf (phylloid) with central point-like scar of conducting tissues is disposed at upper part of leaf cushion. Short longitudinal keel is just below the leaf scar. An infrafoliar air bladder (place of development of aerenchima) of fusiform shape is disposed in middle part of the leaf cushion.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Tomiodendron* Radczenko emend. S.Meyen род *Ufadendron* Naugolnykh отличается отсутствием отчетливой лигульной ямки и округлой, а не поперечно вытянутой формой листового рубца.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Ufadendron ufaensis Naugolnykh, 2014

Табл. V, фиг. 1; рис. 6, А, В

Синонимика: *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh: Naugolnykh, 2014, p. 213–216, figs. 3, 4; Plate 17, figs. 2, 3.

Голотип. ГДМ № ОФ 15450 (рис. 6, В; Табл. V, фиг. 1); Свердловская область, Красноуфимский район, местонахождение Александровское; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита

Описание. В коллекции имеется единственный, но хорошо сохранившийся экземпляр коры с восемью практически полностью сохранившимися листовыми подушками. Еще одна подушка сохранилась наполовину. Листовые подушки веретеновидных очертаний, продольно вытянутые, с длинными, слегка изогнутыми шлейфами. На отпечатке наблюдается негативный рельеф, обратный прижизненному рельефу коры. Далее морфологические особенности коры описываются так, как они были свойственны растению при жизни, т.е. в соответствии с позитивным рельефом коры.

Общая длина описываемого остатка составляет 3 см, ширина — 1,6 см.

Листовые подушки веретеновидные, продольно вытянутых очертаний. Длина листовых подушек составляет 10–12 мм при ширине 3,5–4 мм. Максимальная ширина листовой подушки расположена в ее верхней трети. В верхней части листовой подушки находится листовая рубец, образованный кольцевидным валиком, окружающим точечный рубчик выхода проводящих тканей. Диаметр листового рубца в среднем равен 1 мм, диаметр рубчика проводящих тканей — 0,2 мм. Кольцевидный валик, окружающий листовую рубец, развит слегка асимметрично. Его нижняя часть, примыкающая к листовой подушке, немного редуцирована, что придает валику полулунные очертания, с концами полумесяца, загнутыми книзу.

Ниже листового рубца вдоль средней части листовой подушки на протяжении 1–1,5 мм протягивается тонкий срединный киль. В центральной части листовой подушки находится удлиненно-овальное, веретеновидное образование, при жизни растения образованное крупной рыхлой тканью, углефицированные остатки которой сохранились на части листовых подушек. По мнению автора, это образование

соответствует области развития подлистовой аэренхимы («подлистовому пузырю», или *infrafoliar bladder*), присутствие которого характерно для большинства раннекаменноугольных центральноангарских лепидофитов [Meun, 1976]. Длина зоны развития подлистовой аэренхимы у описываемого растения варьировала от 2 до 4 мм; ее ширина не превышала 1 мм.

На двух листовых подушках слева и справа от подлистового пузыря наблюдаются две узкие, симметрично расположенные дополнительные зоны, выделяющиеся в рельефе листовой подушки в виде слабого понижения в форме продольных складок. Возможно, эти зоны могли быть секреторно-выделительными органами, гомологичными парихнам экваториальных лепидодендроновых (лепидокарповых) плауновидных, функционально связанными с подлистовой аэренхимой.

Замечания. Среди палеозойских ангарских плауновидных, которым морфологически близок уфадендрон, есть роды, у которых лигула неизвестна, однако были ли эти формы в действительности безлигульными, как это справедливо отмечал С.В. Мейен [1974, 1990a], неизвестно. Среди современных гетероспоровых лигульных плауновидных (*Isoetes*, *Selaginella*) есть виды, у которых лигула располагалась на довольно заметном расстоянии от основания филлоида, в дистальном направлении [Lotsy, 1909, Fig. 332, 1]. Совершенно очевидно, что после опадения филлоида у такого растения на побеге не останется никаких признаков присутствия лигулы. По этой причине автор воздерживается от категорических высказываний в пользу или против наличия лигулы у *Ufadendron*.

К сожалению, мы пока не располагаем данными о строении репродуктивной сферы уфадендрона, однако о его предполагаемых листьях (филлоидах) можно вынести общие суждения, основываясь на строении листовых рубцов. Представляется, что филлоиды этого растения обладали единственной средней жилкой, были длинными и узкими и отпадали от несущего их побега по отделительному слою. Судя по толщине ограничительного валика, окружающего листовую рубец, по меньшей мере основания филлоидов были мясистыми, что косвенно может указывать на природу самого растения, возможно, обладавшего ксерофильными адаптациями. Семиаридный климат Среднего Приуралья, в котором произрастали уфадендроны, вполне мог быть причиной возникновения подобных адаптаций, известных и у других растений из пермских отложений этого региона (подробнее, см. [Наугольных, 2004б, с. 205]).

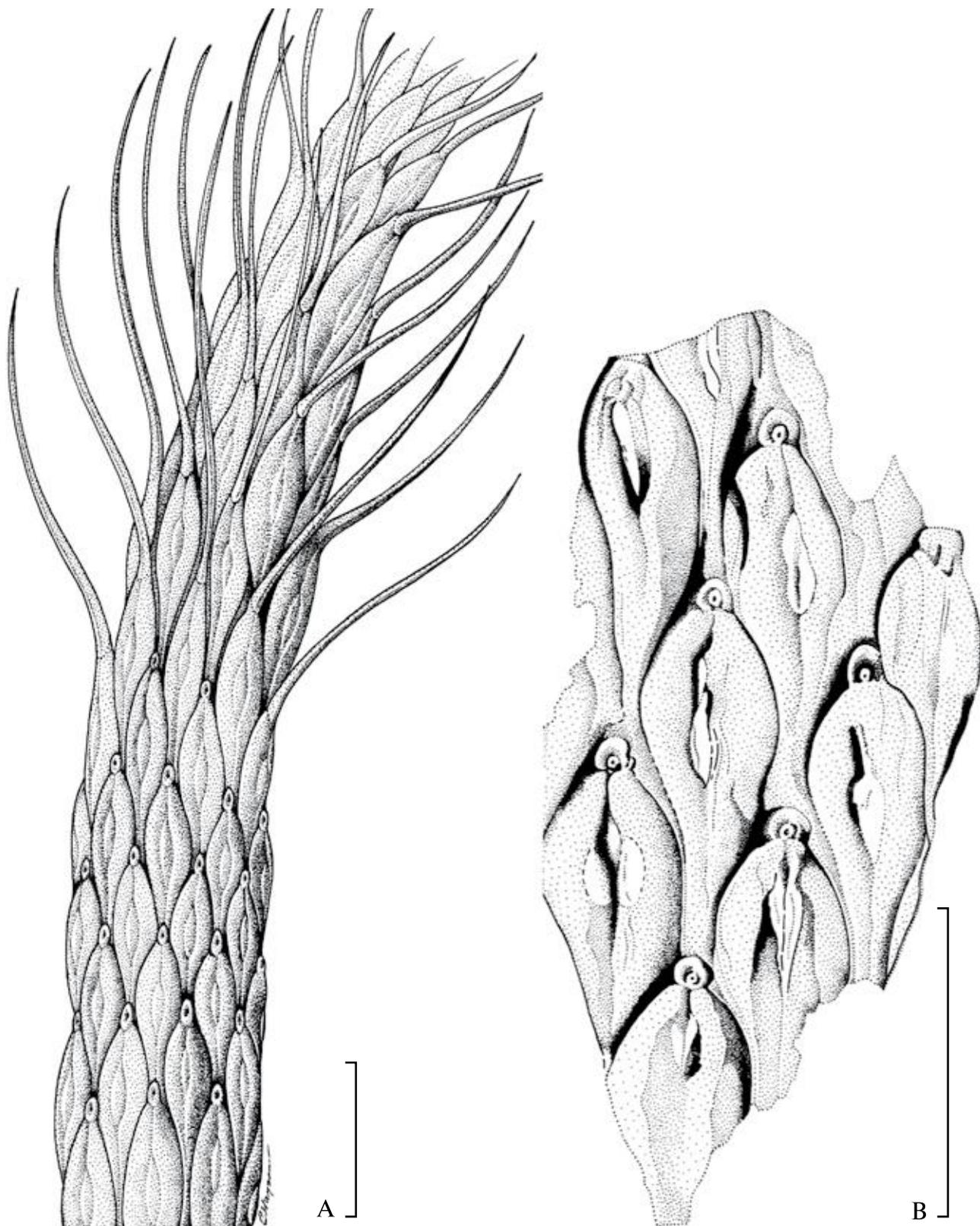


Рис. 6. *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh

А — реконструкция облиственного побега; В — фрагмент коры с листовыми подушками, голотип ГДМ № ОФ 15450, местонахождение Александровское; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Длина масштабной линейки — 1 см

По наличию подлистовой аэренхимы уфадендрон очень сходен с большой группой раннекаменноугольных центральноангарских плауновидных, относящихся к родам *Tomiodendron* Radczenko emend. S.Meyen, *Angarodendron* Zalesky emend. S.Meyen, *Angarophloios* S.Meyen, *Lophiodendron* Zalesky emend. S.Meyen.

Если сравнивать морфологию листовых подушек уфадендрона с наиболее близкими формами, то в первую очередь нужно упомянуть виды рода *Tomiodendron*. Для плауновидных этого рода, как и для уфадендрона, характерны:

— продольно вытянутые веретеновидные листовые подушки с листовым рубцом, находящимся в самой верхней части листовой подушки;

— расположенный под листовым рубцом короткий осевой киль и

— хорошо развитый удлинённый подлистовой пузырь, сложенный аэренхимой (ср., например, рис. 6, В настоящей работы и рис. 31 в работе С.В. Мейена [1990a]).

Род *Tomiodendron* Radczenko с типовым видом *T. ostrogianum* (Zalesky) Radczenko был установлен Г.П. Радченко [1956] на материале из нижнекаменноугольных отложений Кузнецкого бассейна. В рамках морфологической концепции Радченко, род рассматривался как безлигульный, однако позднее С.В. Мейен [1974, 1990a] убедительно показал, что лигула присутствовала и у томиодендрона, и у многих других близких родов плауновидных из нижнего карбона Ангариды.

По расположению листового рубца в самой верхней части листовой подушки (именно такое расположение листового рубца характерно и для уфадендрона) Радченко сближал роды *Tomiodendron*, *Angarodendron*, *Demetria*, *Siberiodendron* и *Lepidodendropsis*, считая, что это «может указывать на общность происхождения и сходные условия развития данных родов» [Радченко, 1957, с. 51].

Эту группу плауновидных Радченко предлагал обособить в отдельное подсемейство *Tomiodendroideae* семейства *Lepidodendropsidaceae* [Радченко, 1957]. К сожалению, Радченко не привел диагноза нового подсемейства (что не требовалось в те годы по нормам таксономических нововведений), но его решение по установлению нового подсемейства автору представляется вполне оправданным. В настоящей работе это подсемейство включено в состав нового семейства *Tomiodendraceae* Naugolnykh, family nov. (см. выше).

По мнению Радченко, «все плауновидные, входившие в состав наиболее древних каменно-

угольных растительных сообществ Тунгусской фитогеографической области, характеризовались шиловидными филлоидами, отсутствием транспирационных отверстий в подушках и примитивной организацией спороносных органов; ...они имеют характер чередующихся на стволах зон стерильных филлоидов и спорофиллоидов типа *Lepidodendropsis* и *Pinakodendron*» [Радченко, 1958, с. 246–247]. В самом общем плане, эта точка зрения не противоречит существующим в настоящее время взглядам на морфологию этих растений.

Близкие формы известны из еще более древних отложений Ангариды и прилегающих к ней областей. Таковы *Tomiodendron tschingizicum* Senkevitch и *T. akshokense* Senkevitch из девона Казахстана [Сенкевич, 1984].

Род *Meyenodendron* Thomas et Spicer, который также может быть отнесен к семейству *Tomiodendraceae*, был описан Б.Томасом и Р.Спайсером [Thomas, Spicer, 1986] из нижнекаменноугольных отложений Аляски. Томас и Спайсер отнесли мейенодендрон к семейству *Protolepidodendraceae*, очевидно, в соответствии с системой, предложенной ранее Томасом и Брэйк-Хэйнс [Thomas, Brack-Nanes, 1984], в которой, правда, роды *Tomiodendron*, *Angarodendron*, *Angarophloios*, *Lophiodendron* были помещены в состав сателлитных таксонов порядка *Protolepidodendrales*.

Особый интерес вызывают находки плауновидных с подлистовой аэренхимой в Гондване.

Из нижнекаменноугольных отложений Перу описан вид *Tomiodendron peruvianum* (Gothan) Pfefferkorn et Alleman, правомерность отнесения которого к роду *Tomiodendron* не вызывает сомнений. Для этого растения характерно сочетание лигульных ямок и подлистовых пузырей, расположенных в средней части веретеновидных листовых подушек, разделенных зонами роста с морщинистой перидермой [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002, Fig. 3].

Из других гондванских плауновидных, обладающих сходством как с *Ufadendron*, так и с центральноангарскими лепидофитами, следует упомянуть пермский *Brasilodendron africanum* Lemoigne et Brown и близкие ему виды. Для этого растения характерны продольно вытянутые веретеновидные листовые подушки с расположенным в верхней части листовым рубцом, а также короткий осевой киль. В ряде случаев, присутствует расположенное под килем образование, возможно, связанное с развитием подлистовой аэренхимы [Lemoigne,

Brown, 1980, Pl. 3, figs. 12, 13]. Очень сходное с подлистным пузырем образование имеется на листовых подушках лепидофита *Azaniadendron* Rayner из нижнепермских отложений Южной Африки [Rayner, 1986]. Совершенно отчетливые подлистные пузыри, интерпретация которых не вызывает сомнений, описаны у плауновидного *Bumbudendron* Archangelsky et al. из верхнекаменноугольных отложений Аргентины [Gutierrez et al., 1986]. Представляется, что все эти формы, как и центральноангарские плауновидные с подлистным пузырем, могли иметь общее происхождение.

Обращает на себя внимание тот факт, что большинство плауновидных, близких уфадендрону, происходят из нижнекаменноугольных отложений центральных районов Ангариды. В этой связи возникает вопрос: как именно и по каким климато-ландшафтным или эволюционным причинам плауновидные центральноангарского типа выжили во внешних пределах Субангарской области вплоть до середины пермского периода?

По мнению автора, этот феномен может иметь следующие причины.

Резкое изменение таксономического состава каменноугольных флор на рубеже раннего и среднего карбона в пределах Ангариды связывалось с эпизодом похолодания («острогский эпизод» [Мейен, 1987]), вследствие которого в этом регионе безморозный климат раннего карбона сменился отчетливо сезонным климатом среднего и позднего карбона, что изменило адаптивные предпочтения и дало эволюционные преимущества развитию различных групп голосеменных, прежде всего, войновские (класс *Vojnovskyopsida*). На юго-западных окраинах Ангариды, к которым примыкали и районы Среднего и Южного Приуралья, климат, очевидно, сохранил свою мягкость, что позволило именно здесь выжить плауновидным центральноангарского типа. Практически на всю вторую половину каменноугольного периода и в начале пермского периода плауновидные этого типа в Ангариде выпадают из геологической летописи.

Реккурентное возвращение в летопись таксонов, казалось бы, уже вымерших, иногда с морфологическими модификациями, в палеонтологии широко известно. В последние годы это явление часто цитируется как феномен «Lazar-taxa». «Лазарь-эффекты» регистрировались и для ископаемых растений позднего палеозоя Ангариды [Красилов, 1999]. Уфадендрон, по мнению автора, также можно рассматривать как прояв-

ление этого феномена, в эволюционном отношении близкого к существованию «живых ископаемых» или «персистирующих типов».

Ангарские и гондванские плауновидные с подлистным пузырем, скорее всего, произошли от общего предка, произраставшего в девонском периоде в областях развития низкоширотной растительности. В начале карбона, с появлением и развитием экваториальной растительности евразийского типа, плауновидные с подлистным пузырем мигрировали как на юг, в область развития нотальной растительности, так и на север, в пределы Центральной Ангариды, где они доминировали до начала среднего карбона.

Материал. Голотип (местонахождение Александровское); дополнительный экземпляр из местонахождения Красноуфимские Ключики.

Семейство Pleuromeiaceae Potonie, 1901

Род *Viatcheslavia* Zalessky, 1936

Viatcheslavia vorcutensis Zalessky, 1936

Табл. V, фиг. 2–6, Табл. VI, фиг. 4–8; рис. 7, А–F, рис. 8, А–Е

Синонимика: см. [Наугольных, 2005a, с. 19].

Лектотип. Изображен М.Ф. Нейбург [1960, рис. 3]; правый берег р. Воркуты у пос. Рудник; средняя пермь, уфимский ярус, воркутская серия, интинская свита.

Описание. Древовидные гетероспоровые плауновидные с шириной стволов до 30 см или, в исключительных случаях, до 40 см. Стволы прямые, неветвящиеся. Предполагаемая высота стволов составляла около 3–3,5 м. Филлоиды линейные, длинные, узкие, с единственной центральной жилкой. Спорофиллы короткие, субтреугольных или субромбических очертаний. Спорангий прикреплялся к адаксиальной стороне спорофилла в его проксимальной части. Мегаспоры простые, с ровной спородермой и трилетным тетрадным рубцом. Микроспоры каватные, с отчетливым трилетным тетрадным рубцом, описаны в качестве самостоятельного вида *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavial. [Naugolnykh, Zavialova, 2004].

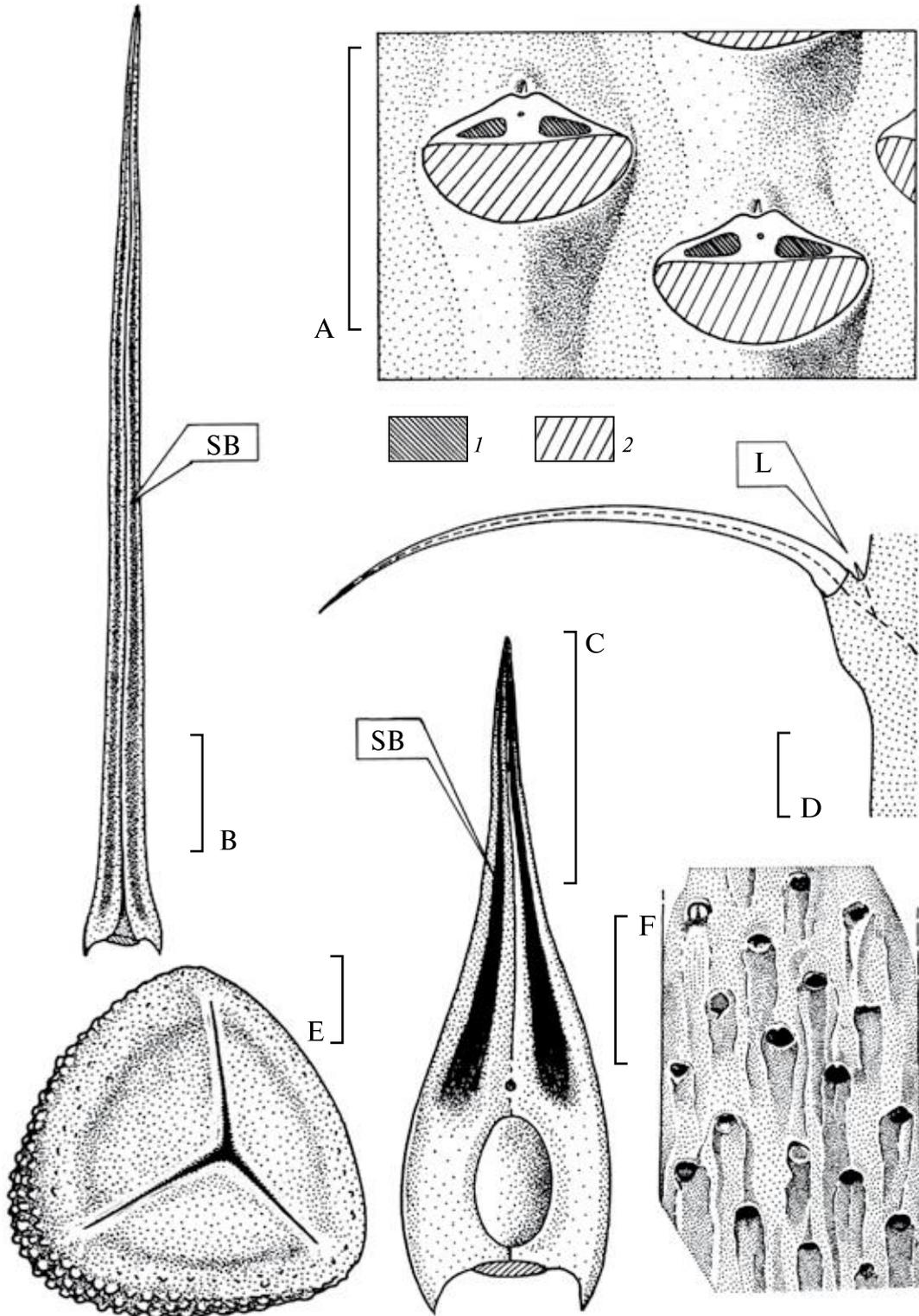


Рис. 7. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, морфология древовидного плауновидного, семейство Pleuromeiaceae, порядок Pleuromeiales, класс Isoetopsida, отдел Lepidophyta

A — интерпретация листовых подушек: 1 — парихны, 2 — подфиллоидные площадки; B — филлоид: SB — устьичная полоса; C — спорофилл: SB — устьичная полоса; D — продольное сечение через филлоид и листовую подушку: L — лигула; E — микроспора *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova; F — фрагмент коры. Местонахождение Полазна, Пермский край; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт. Длина масштабной линейки — 1 см (A–D, F), 10 мкм (E)

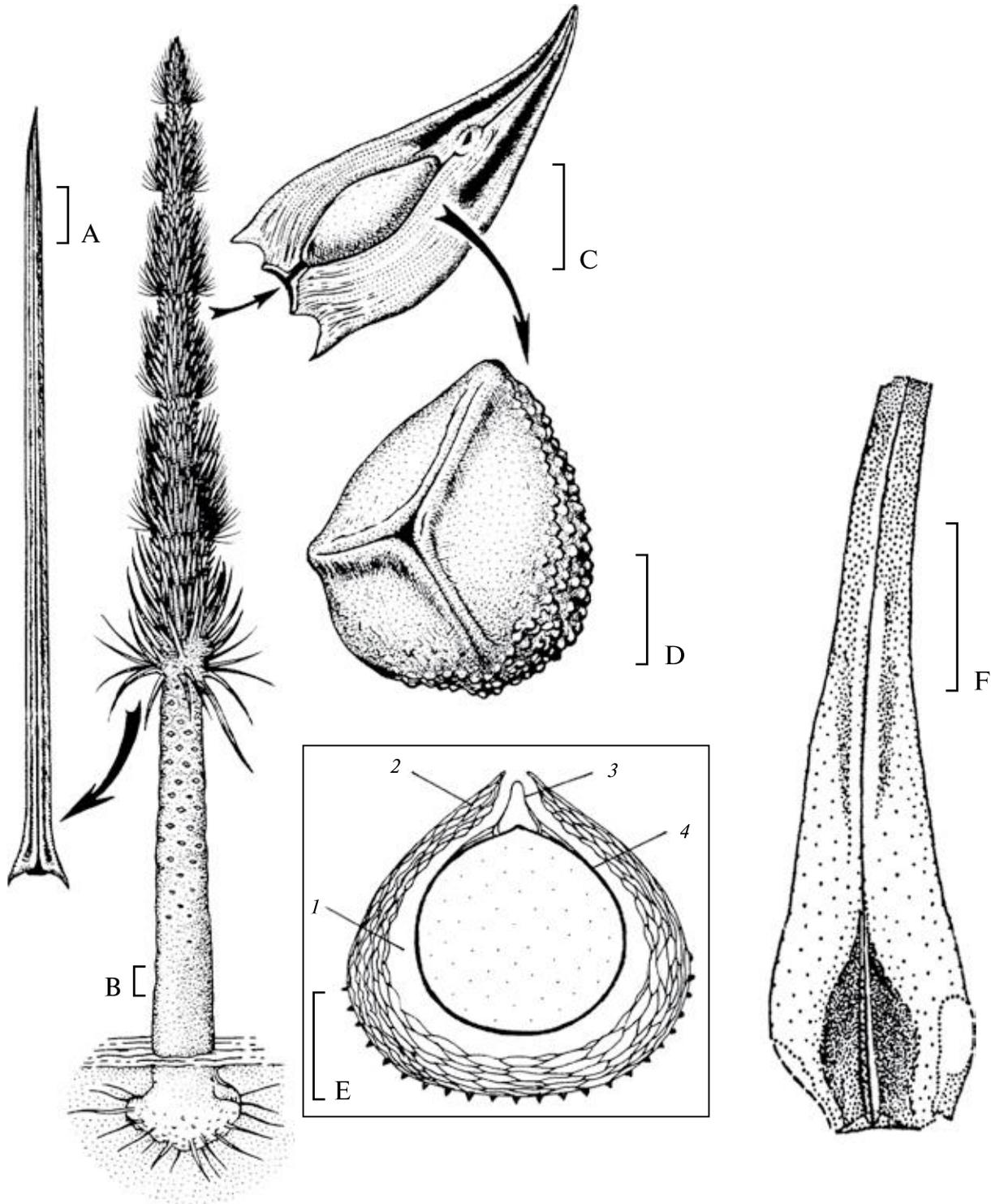


Рис. 8. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (A–E), *Sadovnikovia belemnoides* Naugolnykh (F), семейство Pleuromeiaceae, порядок Pleuromeiales, класс Isoetopsida, отдел Lepidophyta

A — филлоид; B — реконструкция общего облика растения (обратите внимание на циклически расположенные на стволе фертильные зоны, образованные относительно короткими спорофиллами); C — строение спорофилла; D — строение микроспоры *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavalova; E — строение микроспоры в сечении: 1 — каватная полость; 2 — внешний ламеллярный слой; 3 — тетрадный рубец; 4 — внутренний плотный слой; F — спорофилл садовниковии, голотип ГИН № 3773(11)/313(92). Местонахождения: Полазна, Пермский край; уфимский ярус, соликамский горизонт (A–E); Чекарда-1, слой 10, кунгурский ярус, иренский горизонт (F). Длина масштабной линейки — 1 см (A, C, F), 10 см (B), 20 мкм (D, E)



Рис. 9. Побег гетероспорового плауновидного, возможно, относящегося к новым виду и роду
Экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 94556/1. Местонахождение Мазуевка, нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см

Замечания. В нижнепермских отложениях Приуралья встречаются побеги плауновидных, внешне сходных с побегами вьчеславий, но меньшего размера и с укороченными филлоидами (рис. 9; также см. Табл. X, фиг. 2). Пока материала по этим плауновидным недостаточно для описания, однако в перспективе можно рассчитывать на появление новых данных, которые позволят в деталях изучить эти растения, пока во многом остающиеся таинственными.

Распространение. Уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье.

Род *Sadovnikovia* Naugolnykh, 1994

Sadovnikovia belemnoides Naugolnykh, 1994

Рис. 8, F

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 28].

Голотип. ГИН № 3773(11)/313(92); Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Гетероспоровые лигульные плауновидные с длинными стреловидными или шиловидными спорофиллами. На адаксиальной стороне спорофиллов расположены две продольные устьичные полосы, находящиеся по обеим сторонам от средней жилки. Спорангии округлые или продольно вытянутые овальные, располагаются на адаксиальной стороне спорофилла в его базальной части. Со спорофиллами в ассоциативной связи встречаются длинные линейные филлоиды и фрагменты коры с поперечно вытянутыми листовыми подушками, расположенными отчетливыми парастихами.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Отдел *Equisetophyta* D.H. Scott, 1900

Класс *Equisetopsida* C.Agardh, 1825

Порядок *Calamitales* (= *Calamostachyales*) Eichwald, 1852

Семейство *Calamitaceae* Unger, 1840

Род *Calamites* Suckow, 1784

Calamites gigas Brongniart, 1828

Табл. VII, фиг. 1–9; рис. 10, A–E

Избранная синонимика: *Calamites gigas* Brongniart, 1828: см. синоимику в [Наугольных, 2007, с. 103–107].

Sachyogyrus multifarius Zalessky, 1939: Zalessky, 1939b, p. 336–337, figs. 7–8.

Metacalamostachys dumasii (Zeiller, 1892) Barthel, 1989: Rossler, 2001, Bild 381–385.

Annularia carinata Gutbier, 1849: Kerp, Fichter, 1985, taf. 6, Figs. 3–6.

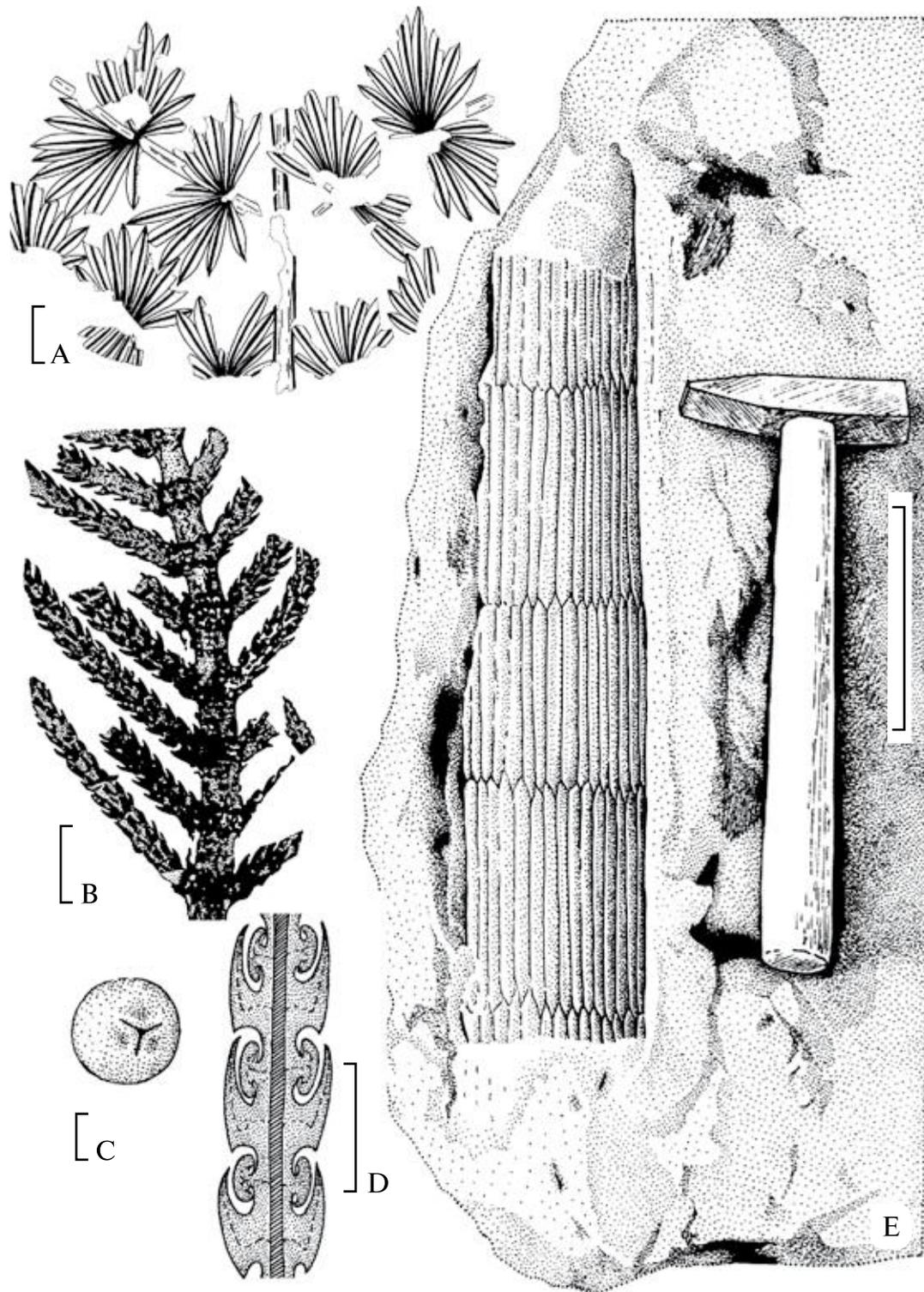


Рис. 10. *Calamites gigas* Brongniat, морфология древовидного членистостебельного, семейство Calamostachyaceae (= Calamitaceae), порядок Calamostachyales (= Calamitales), класс Equisetopsida

A — боковой облиственный побег *Annularia carinata* Gutbier, КИАХМЗ экз. ККМ № 9699/8; B — собрание спороношений *Sachyogyrus multifarius* Zalesky (= *Metacalamostachys dumasii* Zeiller), экз. ТИН № 3773(11)/278(91); C — спора *Calamospora* cf. *pedata* Kozanke; D — схематическое продольное сечение стробила; E — осевой побег

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус (A–D); Сьлива-1, средняя пермь, уфимский ярус (E). Длина масштабной линейки — 1 см (A, B, D), 10 мкм (C), 10 см (E)

Голотип. Изображен А.Броньяром [Brongniart, 1928, Pl. 27]; предположительно происходит из медистых песчаников Приуралья.

Описание. Крупные древовидные членисто-стебельные с мощным колоннообразным стволом, несущим в верхней части боковые облиственные ветви с мутовчато расположенными листьями, известными под собственным названием *Annularia carinata* Gutbier. Поверхность ствола покрыта хорошо выраженными продольными ребрами, как правило, чередующимися в узлах, но иногда проходящими через узел прямо. Спороношения представляют собой фертильные побеги, несущие в узлах стробилы, состоящие из многочисленных мутовок спорофиллов, разделенных стерильными брактелями.

Распространение. Нижняя пермь Западной и Центральной Европы; Приуралья, Ближнего и Среднего Востока, Северной Африки и, возможно, северной части Китая; средняя пермь (уфимский и казанский ярусы) Поволжья, Прикамья и Приуралья.

Порядок *Equisetales* Dumort., 1829

Семейство *Tchernoviaceae* S.Meyen, 1983

Род *Equisetino-stachys* Rasskasova, 1961

Equisetino-stachys peremensis
(Zalessky, 1934) Naugolnykh, 2007
Табл. VIII, фиг. 2; рис. 11, А, рис. 12

Синонимика: см. [Наугольных, 2007, с. 98].

Голотип. Репродуктивный побег с тремя фертильными зонами. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1934a, fig. 2]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, предположительно, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Хвоцевидные с многоярусными фертильными зонами, расположенными на междоузлиях репродуктивных побегов. Междоузлия разделены узлами, которые несут мутовки стерильных листьев, сросшихся своими основаниями и образующими короткие, но хорошо выра-

женные листовые влагалища. Свободные концы листьев длинные, заостренные, с единственной тонкой продольной центральной жилкой. Вегетативные побеги, возможно, относятся к «морфотаксону» (формальному виду) *Phyllotheca stenophylloides* Zalessky.

Замечания. Род *Equisetino-stachys* Rasskasova занимает промежуточное положение между архаичными эквизетофитами раннего карбона (*Aterocalamites*, = *Archaeocalamites*) и более высоко организованными хвоцевидными с редукцией фертильных зон до единственной фертильной зоны (см. ниже рис. 17, А, В; подробнее см. [Наугольных, 2004a]).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Phyllotheca* Brongniart, 1828

Phyllotheca campanularis Zalessky, 1937,
emend. Naugolnykh, 1998

Табл. IX, фиг. 2, 3, Табл. X, фиг. 1, 4,
Табл. XI, фиг. 4; рис. 11, В–Е, рис. 13, А,
рис. 14, рис. 15, В

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 44].

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, p. 42, fig. 4]; Среднее Приуралье, Пермский край, правый берег р. Барды, местонахождение Красная Глинка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Облиственные членистые побеги хвоцевидных от простых до имеющих два порядка ветвления, толщиной от 0,5 до 1,5 см и длиной до 40–50 см. Побеги несут листовые мутовки, располагающиеся в узлах побега. Листья сростаются своими основаниями не менее чем на половину своей длины, образуя хорошо оформленные листовые влагалища. Длина свободных частей листьев обычно небольшая и не превышает 1 см. Верхушки листьев приострены. Известна единственная на сегодняшний день находка фертильного побега этого вида (см. рис. 11, В; табл. X, фиг. 1). Спороношение представляет собой фертильные зоны, последовательно располагающиеся друг над другом на побеге и состоящие из пельтатных спорофиллов с щитками субквадратных очертаний с тесно смыкающимися краями.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

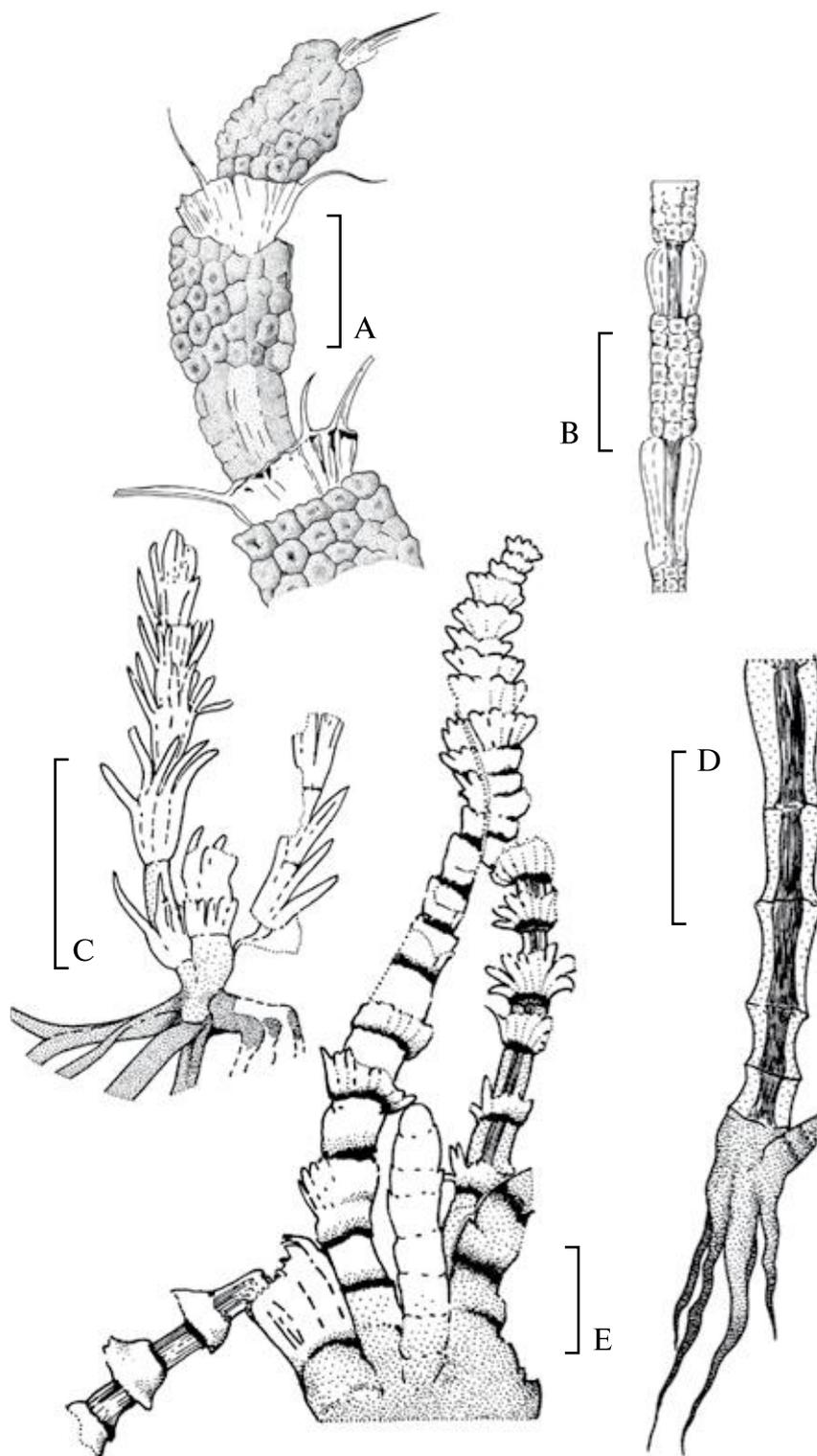


Рис. 11. Морфология хвощевидных; семейство Tchernoviaceae (= Tschernoviaceae), порядок Equisetales, класс Equisetopsida

A — *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh, фертильный побег, экз. ГИН № 2009/53; B — репродуктивный орган, принадлежавший хвощевидному с облиственными побегами *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, экз. ГИН № 3773(11)/387a(93); C–E — молодые экземпляры *Phyllothea campanularis*, проросшие в осадке: C — экз. ГИН № 4856/104, D — экз. ГИН № 4856/379, E — экз. ГИН № 3773(11)/282(91). Местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см

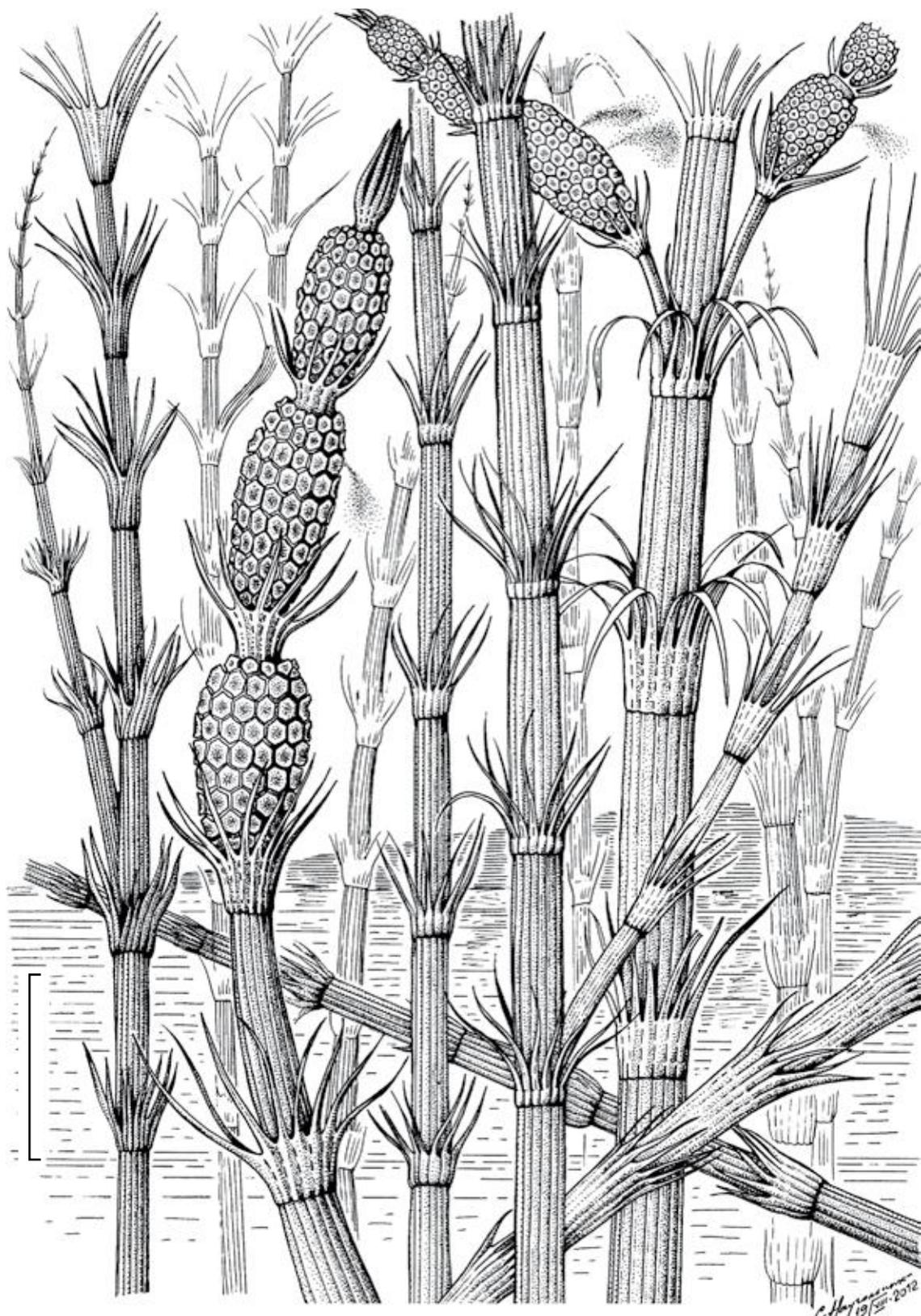


Рис. 12. Реконструкция моновидового околородного растительного сообщества, состоящего из хвощевидного с фертильными побегами *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh
Ранняя пермь, Приуралье. Длина масштабной линейки — 1 см

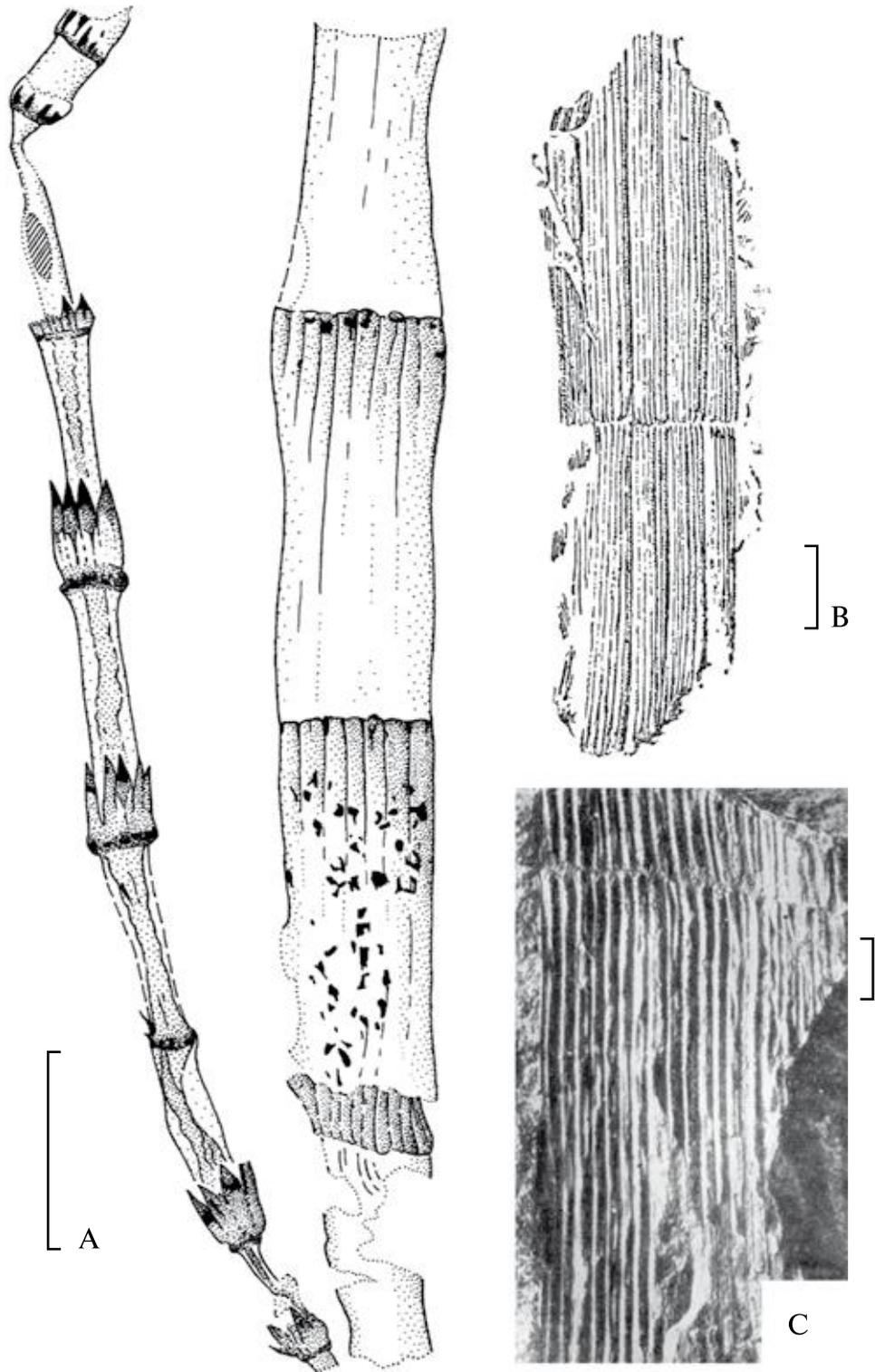


Рис. 13. Морфология хвощевидных; семейство Tchernoviaceae (= Tschernoviaceae), порядок Equisetales, класс Equisetopsida

А — два побега хвощевидного *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh. Местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус, экз. ГИН № 4856/240; В — *Paracalamites laticostatus* Zalessky (по: [Zalessky, 1934b, fig. 3]), Печорский угольный бассейн, правый берег р. Печоры, обн. 18 ниже руч. Данько-Шора; С — *Paracalamites striatus* (Schmalhausen) Zalessky, Печорский угольный бассейн, р. Аранец (по М.Д. Залесскому [1927, Табл. XL, фиг. 5]; репродуцирован М.Ф. Нейбург [1964, Табл. IX, фиг. 2]). Длина масштабной линейки — 1 см

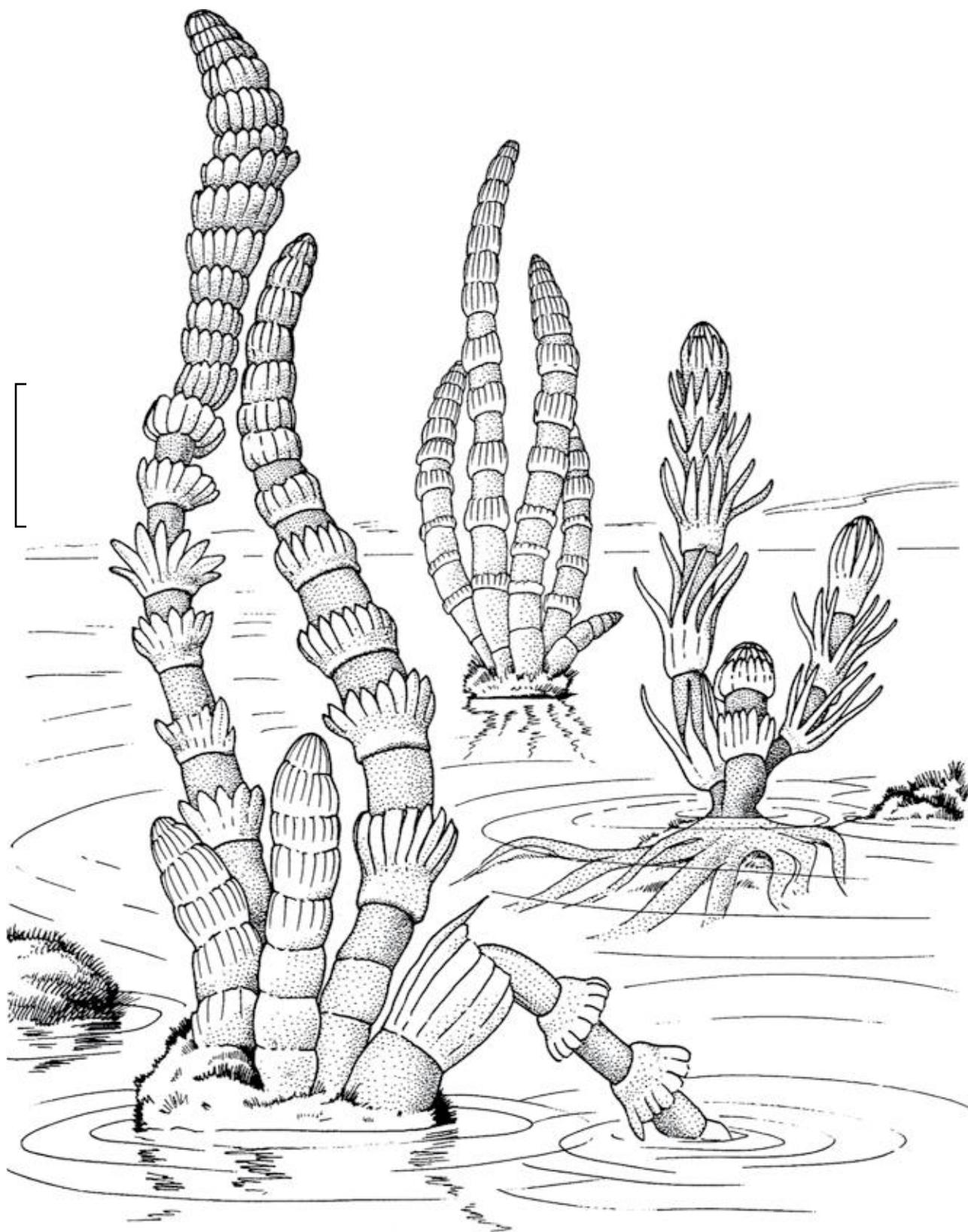


Рис. 14. Реконструкция хвощевидного *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh
Ранняя пермь, Приуралье. Длина масштабной линейки — 1 см

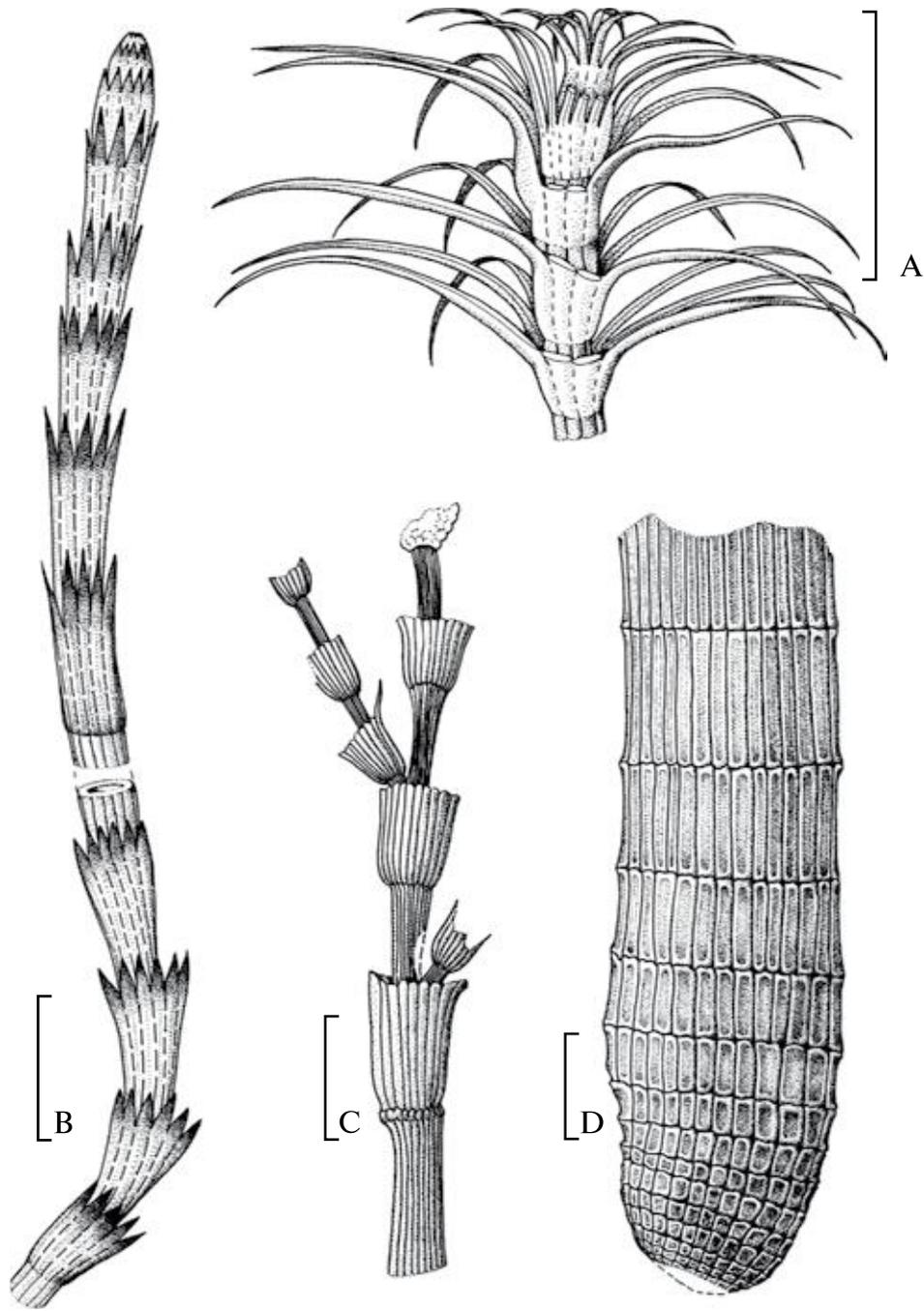


Рис. 15. Морфология хвощевидных; семейство Tchernoviaceae (= Tschernoviaceae), порядок Equisetales, класс Equisetopsida

A — *Phyllothea stenophylloides* Zalessky, апикальная часть побега, свободные части листьев длинные и узкие, листовые влагалища относительно короткие, но хорошо развитые, междоузлия апикальной части побега относительно короткие, междоузлия средней и нижней частей побега более длинные; B — *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, ювенильный побег, свободные части листьев короткие, листовые влагалища относительно длинные и узкие, очень хорошо развитые; C — *Phyllothea scyphulifera* Zalessky, часть развитого ветвящегося побега, свободные части листьев редуцированы, листовые влагалища средних размеров, относительно широкие, ширина междоузлий и размеры листовых влагалищ постепенно уменьшаются к верхушке побега; D — *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, нижняя часть побега крупного хвощевидного, продольные ребра противопоставлены друг другу в узлах побега, в зонах роста встречаются вставочные (интеркалирующие) ребра, каждое ребро несет отчетливый продольный желобок. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус (A–C); Черная Гора (Шалинский район Свердловской области), артинский ярус (D). Длина масштабной линейки — 1 см

Phyllothea stenophylloides Zalessky, 1939

Табл. IX, фиг. 1; рис. 15, А

Синонимика: *Phyllothea stenophylloides* Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 332–335, fig. 4, 5.

Голотип. В протологе обозначен не был.

Лектотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, p. 332, fig. 4]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда (Чекарда-2?); слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Хвощевидные с длинными сегментированными побегами, шириной от 0,5 до 2 см, несущими отчетливые продольные ребра, противопоставленные в узлах. Листья сростаются краями в цилиндрические влагалища. Свободные части листьев длинные, достигающие 3–4 см в длину или даже более.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Phyllothea scyphulifera Zalessky, 1937

Табл. IX, фиг. 4; рис. 15, С

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, p. 41, fig. 2]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, предположительно, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Членистостебельные с тонкими и длинными облиственными побегами с хорошо развитыми листовыми мутовками. Листья сростаются своими краями практически на всю длину, образуя хорошо выраженные листовые влагалища. Верхушки листьев закругленные. Основание листовой мутовки обычно образует утолщенное кольцо прикрепления к побегу.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Paracalamites* Zalessky, 1927

Paracalamites decoratus (Eichwald, 1854)
Zalessky, 1927

Табл. IX, фиг. 5, Табл. XI, фиг. 5, 6, Табл. XII, фиг. 4; рис. 15, D

Синонимика: см. [Нейбург, 1964, с. 26].

Голотип. Изображен Э.И. Эйхвальдом [Eichwald, 1860, Табл. XIII, фиг. 5]; фотография этого же экземпляра опубликована М.Д. Залесским [1927, Табл. I, фиг. 3].

Описание. Побеги членистостебельных с хорошо выраженными и относительно широкими продольными ребрами. Ребра противопоставлены в узлах, за исключением зон роста, обычно находящихся в основании побега, где ребра могут интеркалировать. Побеги взрослых, хорошо развитых представителей этого вида обычно достигают больших размеров, до 10–15 см в диаметре. Каждое ребро несет хорошо оформленный продольный желобок. Длина междоузлий может быть короче ширины побега (в его основании), равняться ей (в средней части побега) или незначительно ее превышать (в верхней части побега).

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы, нижняя пермь, уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Среднее и Южное Приуралье, Печорский угольный бассейн.

Paracalamites frigidus Neuburg,
1964

Табл. XII, фиг. 1, 5

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 50].

Голотип. ГИН № 3090/108, Печорский угольный бассейн, Интинское месторождение, средняя пермь, уфимский ярус, интинская свита, пакет J, голотип изображен в [Нейбург, 1964, Табл. XIII, фиг. 2].

Описание. Членистостебельные с относительно неширокими побегами, обычно не превышающими в диаметре 3–4 см, с хорошо выраженными тонкими (до 2 мм в ширину) продольными ребрами, противопоставленными в узлах. Узлы отчетливые. Междоузлия длинные, обычно превышающие длину узлов (ширину побега в узлах) не менее чем в 8–10 раз.

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы, нижняя пермь, уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Среднее и Южное Приуралье, Печорский угольный бассейн.

Paracalamites striatus
(Schmalhausen, 1879) Zalessky, 1927

Рис. 13, С

Синонимика: см. [Нейбург, 1964, с. 34].

Голотип. Изображен М.Ф. Нейбург [1964, Табл. IX, фиг. 2]; Печорский угольный бассейн, р. Ара-нец.

Описание. Членистостебельные с неширокими побегами и длинными междоузлиями, несущими относительно широкие и уплощенные продольные ребра, противопоставленные в узлах. Поверхность ребер покрыта тонкой продольной бороздчатостью.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Среднее и Южное Приуралье; кунгурский ярус, нижняя пермь, уфимский ярус, средняя пермь, Печорский угольный бассейн.

Paracalamites similis Zalessky, 1938

Табл. XII, фиг. 3

Синонимика: см. [Нейбург, 1964, с. 34].

Голотип. В протологе указан не был.

Лектотип. Избран М.Ф. Нейбург [1964, Табл. X, фиг. 1]; Печорский бассейн, правый берег р. Воркуты у пос. Рудничный.

Описание. Членистостебельные с крупными побегами, несущими толстые уплощенные продольные ребра, противопоставленные в узлах. Ребра имеют неглубокий, но отчетливый уплощенный продольный желобок. Длина междоузлий значительно превышает ширину побега.

Замечания. Не исключено, что побеги вида *Paracalamites similis* Zalessky могут соответствовать дистальным частям побегов *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Paracalamites laticostatus Zalessky, 1934

Рис. 13, В

Синонимика: см. [Нейбург, 1964, с. 30].

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1934b, p. 244, fig. 3]; р. Печора.

Описание. Крупные членистостебельные с хорошо развитыми плоскими продольными ребрами, противопоставленными в узлах. Узлы обычно несут нодальные каналы, соответствующие входу проводящих пучков в листовые мутовки и в боковые ветви.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский и казанский ярусы, средняя

пермь; Приуралье, Печорский угольный бассейн и сопредельные регионы.

Paracalamites tubicinus Naugolnykh, 2007

Табл. XI, фиг. 1–3

Синонимика: *Paracalamites tubicinus* Naugolnykh: Наугольных, 2007, с. 100, 102–103, рис. 34, А–С.

Голотип. ГИН № 3773/797, Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Катунка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филлиповский горизонт, лекская свита.

Описание. Членистостебельные средних размеров, с хорошо развитыми продольными ребрами, противопоставленными в узлах. Отличительной особенностью вида является присутствие в узлах крупных веточных рубцов округлой или овальной формы. На одном узле может находиться от одного до четырех веточных рубцов.

Распространение. Артинский ярус, кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Paracalamitina* Zalessky, 1934, emend. Naugolnykh, 2002

Paracalamitina striata Zalessky, 1934, emend. Naugolnykh, 2002

Рис. 16, А–L

Синонимика: см. [Naugolnykh, 2002b, p. 379].

Голотип. В протологе указан не был.

Неотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1934b, Fig. 1]; репродуцирован М.Ф. Нейбург [1960, с. 36, фиг. 3]; р. Печора, обн. 17 выше руч. Данько-Шора; средняя пермь, уфимский ярус.

Описание. Членистостебельные с побегами, имеющими не менее трех или четырех порядков ветвления. Осевой ствол мощный, толстый, вертикально ориентированный, до 10–15 см в диаметре, с пологими слабовыраженными продольными ребрами. В своей верхней половине ствол несет боковые ветви первого порядка, от узлов которых отходят ветви второго порядка. Ветви первого и второго порядков несут отчетливые продольные ребра, противопоставленные в узлах. Узлы ветвей несут листовые мутовки. Листовые мутовки ветвей первого порядка относительно короткие и широкие. Листья ветвей второго и третьего порядков относительно

длинные и узкие, сростающиеся основаниями в среднем не менее чем на половину своей длины, в цилиндрические листовые влагалища. В каждом листе располагается одна тонкая продольная жилка. Репродуктивные органы представляют собой фертильные зоны, состоящие из одного или, реже, двух последовательных междоузлий, покрытых пельтатными спорофиллами, с щитками округлой или субквадратной формы, разделенными радиальными желобками на четыре–девять радиальных секторов. Под каждым из секторов располагался один спорангий. Фертильный побег заканчивался терминальной листовой мутовкой.

Замечания. Автором [Наугольных, 1998, с. 54] было высказано предложение использовать род *Paracalamitina* Zalesky для отпечатков и фитолем внешних покровов побегов ангарских хвощевидных семейства черновиевых (рис. 17) с противопоставленными в узлах ребрами и с отчетливыми веточными и листовыми рубцами, располагающимися в узлах. Таким образом, род *Paracalamitina* Zalesky таксономически дополнял род *Paracalamites* Zalesky, который предлагалось использовать [Мейен, 1987, с. 98] для слепков внутренних полостей побегов хвощевидных этой же группы.

Однако в реальной практике к роду *Paracalamites* Zalesky нередко относят, помимо слепков внутренних полостей побегов, и отпечатки самих побегов (см., например: [Нейбург, 1948, Табл. VII, фиг. 3; Горелова, Радченко, 1962, Табл. X, фиг. 1–3; Нейбург, 1964, Табл. VIII, фиг. 2, 2а, Табл. X, фиг. 2, Табл. XV, фиг. 3, Табл. XVI, фиг. 1; Хахлов, 1964, Табл. 5, фиг. 17–20, Табл. 6, фиг. 21–24, Табл. 7, фиг. 25–28; и др.]).

Поэтому в настоящее время род *Paracalamitina* Zalesky эмендирован до ботанического статуса [Naugolnykh, 2002] как объединяющий стволы, облиственные побеги и репродуктивные органы, принадлежавшие одним и тем же материнским видам черновиевых.

Из кунгурских отложений Среднего и Южного Приуралья был описан ряд видов хвощевидных (*Corynophyllites setiformis* Zalesky, 1937, *Paracalamitina ignatievii* Naugolnykh, 1998; *Paracalamitina laptevae* Naugolnykh, 2011), морфологическая специфика

ка каждого из которых вполне очевидна. Однако, принимая во внимание сложную архитектуру хвощевидных в частности и членистостебельных в целом, нельзя исключать принципиальной возможности того, что каждый из этих видов может представлять разные «орган»-виды, установленные на различных частях одного или нескольких близких, филогенетически слабо обособленных естественных (т.е. «ботанических») видов.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, казанский ярус, средняя пермь; Печорский угольный бассейн, Приуралье, Поволжье. Близкие формы известны из пермских отложений Приморья (Дальний Восток).

Род *Annulina* Neuburg, 1954

Annulina neuburgiana (Radczenko, 1934)
Neuburg, 1954

Табл. X, фиг. 6, Табл. XIII, фиг. 1–3; рис. 18, А, В

Синонимика: см. [Нейбург, 1964, с. 59].

Голотип. В протологе голотип не был обозначен.

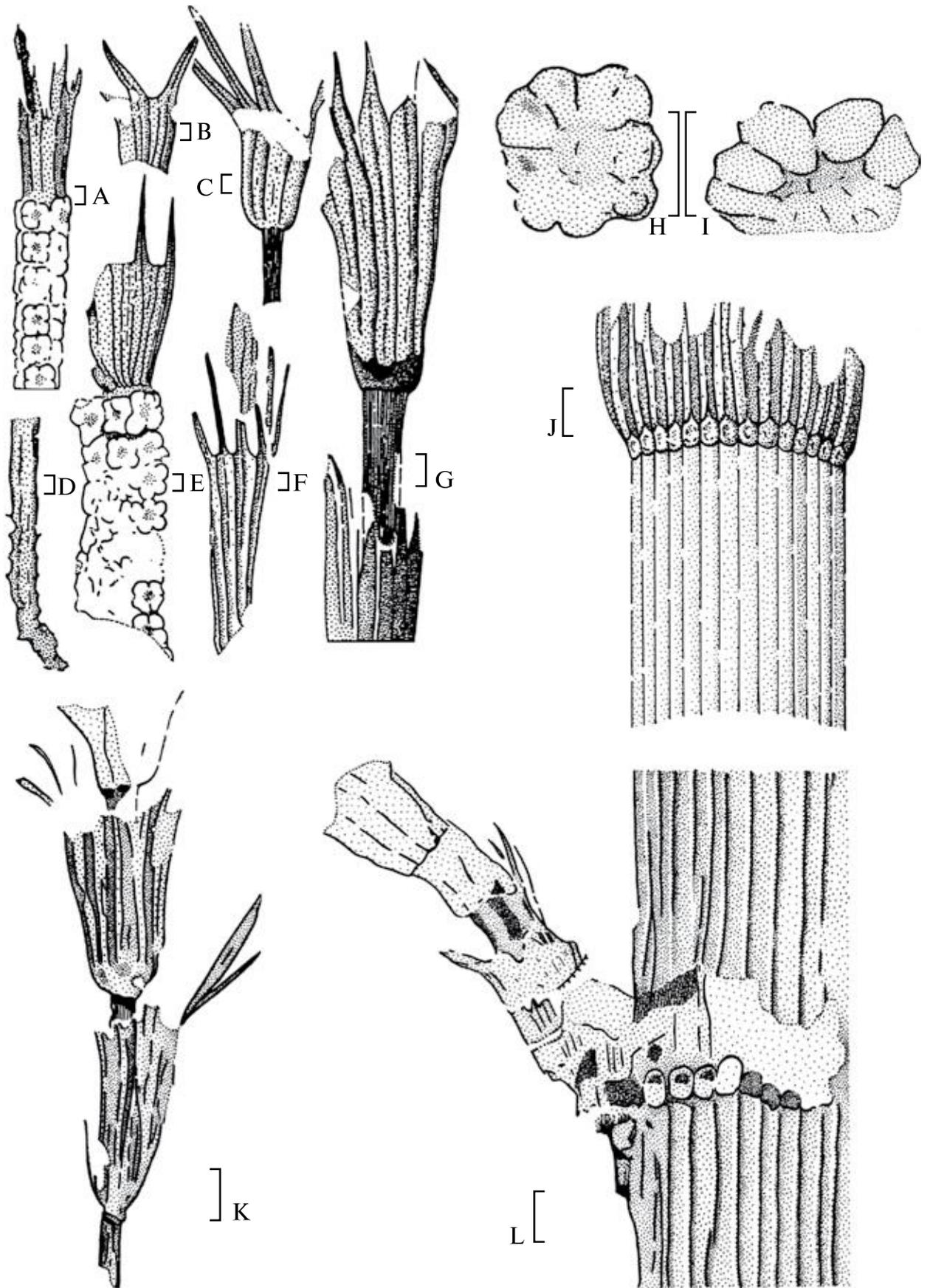
Лектотип. ГИН № 2492/327 (избран М.Ф. Нейбург [1948, с. 53]); Кузнецкий бассейн, г. Прокопьевск, отвалы пород по пласту Мощному у шахты № 5.

Описание. Членистостебельные с относительно тонкими побегами, несущими отчетливые, слегка уплощенные продольные ребра, противопоставленные в узлах. Листья длинные, ланцетовидные, собранные в распростертые мутовки и сростающиеся своими основаниями в короткое, но хорошо выраженное листовое влагалище. В каждом листе находится одна продольная жилка. Поверхность листа часто несет поперечную морщинистость. Репродуктивные органы представляют собой фертильные зоны, расположенные на междоузлиях. Фертильные зоны занимают только верхнюю часть междоузлия, обычно располагаясь не более чем на одной четвертой длины междоузлия. Каждая фертильная зона состоит из 20–28 пельтатных спорофиллов.

⇒

Рис. 16. *Paracalamitina striata* Zalesky emend. Naugolnykh, морфология хвощевидных, семейство Tschernoviaceae (= Tschernoviaceae), порядок Equisetales, класс Equisetopsida

А, Е — строение терминальных фертильных зон; В, С, F, G, К — строение отдельных листовых мутовок и фрагментов облиственных побегов; D — фертильная ось с опавшими спорофиллами; H, I — изолированные спорангиофоры; J — осевой побег с листовой мутовкой; L — осевой побег с боковой ветвью, сохранившейся в прикреплении к узлу побега. Местонахождения: Кожим-4, нижняя пермь, кунгурский ярус (L); Кожим-5, верхняя пермь, уфимский ярус (А–J). Длина масштабной линейки — 2 мм



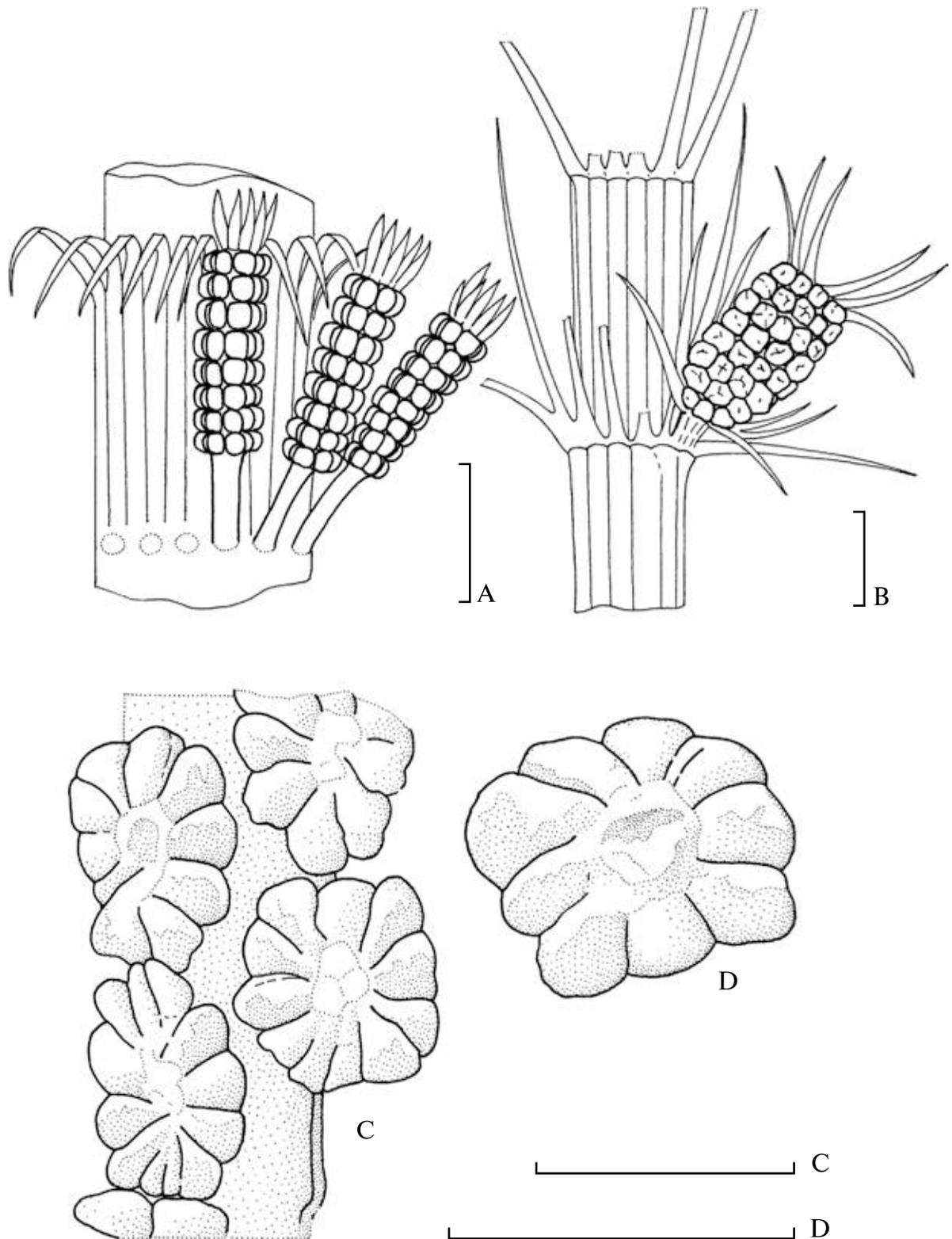


Рис. 17. Строение позднепалеозойских хвощевидных Ангариды
 А — *Sendersonia matura* S.Meyen et Menshikova (по С.В. Мейену [1987, рис. 23, д, с изменениями]); В — *Apocalamites* (по Г.П. Радченко [1957, схема на с. 43, фиг. 7, с изменениями]); С, D — *Tchernovia synensis* Zalessky, строение спорофиллов (по М.Д. Залесскому [Zalessky, 1929a, С — Plate XVI, fig. 5; F — Plate XVI, fig. 4]). Длина масштабной линейки — 1 см

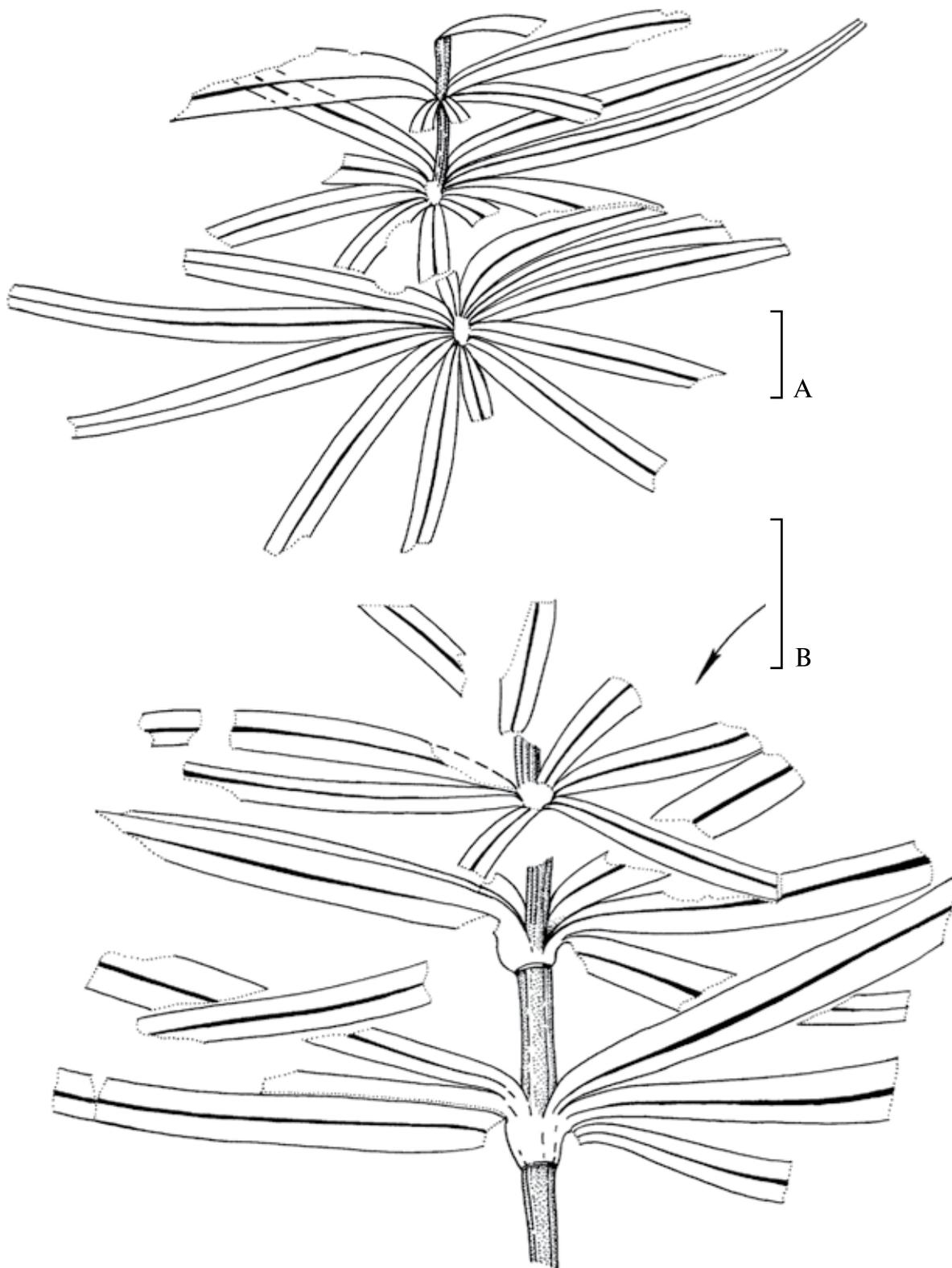


Рис. 18. *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, облиственные побеги; семейство Tchernoviaceae (= Tschernoviaceae), порядок Equisetales, класс Equisetopsida

Свободные части листьев очень длинные, хорошо развитые и относительно широкие, листовые влагалища очень короткие, но отчетливые. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A); Мазуевка, нижняя пермь, кунгурский ярус (B). Длина масштабной линейки — 1 см

Распространение. Нижняя и средняя пермь; Приуралье, Печорский угольный бассейн, Тунгусский бассейн, Кузнецкий бассейн, Приморье.

Порядок *Sphenophyllales* (= *Bowmanitales*) D.H. Campbell, 1905

Семейство *Sphenophyllaceae* (= *Bowmanitaceae*) Warm., 1891

Род *Bowmanites* Binney, 1871

Bowmanites biarmensis Naugolnykh, 1998
Рис. 19, D

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 31–33, рис. 12, D; 2003, Табл. IX, фиг. 5, Табл. X, фиг. 1, 6; 2007, Табл. XI, фиг. 1, 5, рис. 42].

Голотип. ГИН № 3773(11)/217(91); целый стробил на облиственном побеге; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды, местонахождение Крутая Катущка-2; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита. Голотип изображен в работах: [Наугольных, 1998, рис. 12, D (прорисовка); 2003, Табл. IX, фиг. 5, Табл. X, фиг. 1, 6; 2007, Табл. XI, фиг. 1, 5, рис. 42 (реконструкция)].

Описание. Терминальный стробил клинолистника, состоящий из десяти метамеров, образованных узлами и междуузлиями. К узлам прикрепляются чешуевидные брактей, в пазухах которых находятся спорангиофоры. Каждый спорангиофор несет два спорангия, обращенных к оси стробила. На верхушках брактей расположены заостренные лопастевидные выросты.

Замечания. Стробилы *Bowmanites biarmensis* Naugolnykh, скорее всего, принадлежали клинолистникам вида *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky (см. ниже), судя по прикреплению стробила го-

лотипа к удлинённому членистому побегу, несущему в базальной части мутовки листьев, морфологически близких *S. biarmicum*.

В отложениях казанского яруса Печорского Приуралья встречаются стробилы рода *Bowmanites*, существенно отличающиеся от стробиллов *Bowmanites biarmensis* и ассоциативно связанные с другими листьями сфенофиллов. Этот материал автор планирует описать в отдельной работе, посвященной клинолистникам Печорского угольного бассейна.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Sphenophyllum* Koenig, 1825

Sphenophyllum biarmicum Zalessky, 1937
Табл. XIV, фиг. 1–5, Табл. XVI, фиг. 2–4;
рис. 19, А–С, Е

Избранная синонимика: *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky: Zalessky 1937b, p. 44–46, figs. 7, 8; Владимирович, 1985, Табл. V, фиг. 86, 96, 116, 136, 14; 1986, Табл. 139, фиг. 2; Наугольных, 1998, с. 35–37, Табл. I, фиг. 4, Табл. III, фиг. 4, 5, Табл. VI, фиг. 3, Табл. VII, фиг. 6, рис. 12, А–С, Е, F, рис. 13, В, D; 2003, с. 100–105 (развернутую синонимнику см. в этой работе).

Голотип. В протологе указан не был.

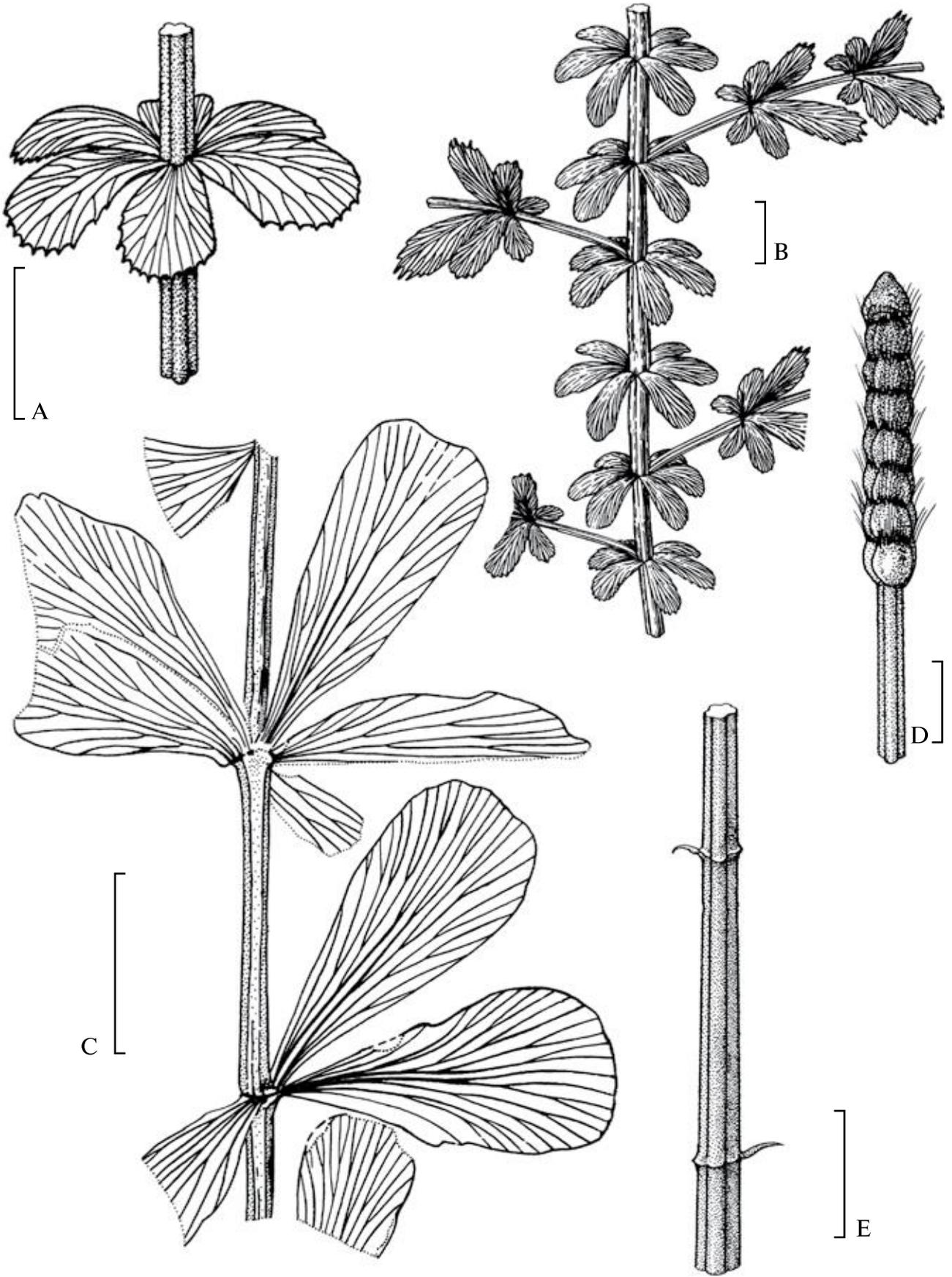
Лектотип. Автором [Наугольных, 1998] избран лектотип: [Zalessky, 1937b, fig. 7]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды, местонахождение Крутая Катущка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

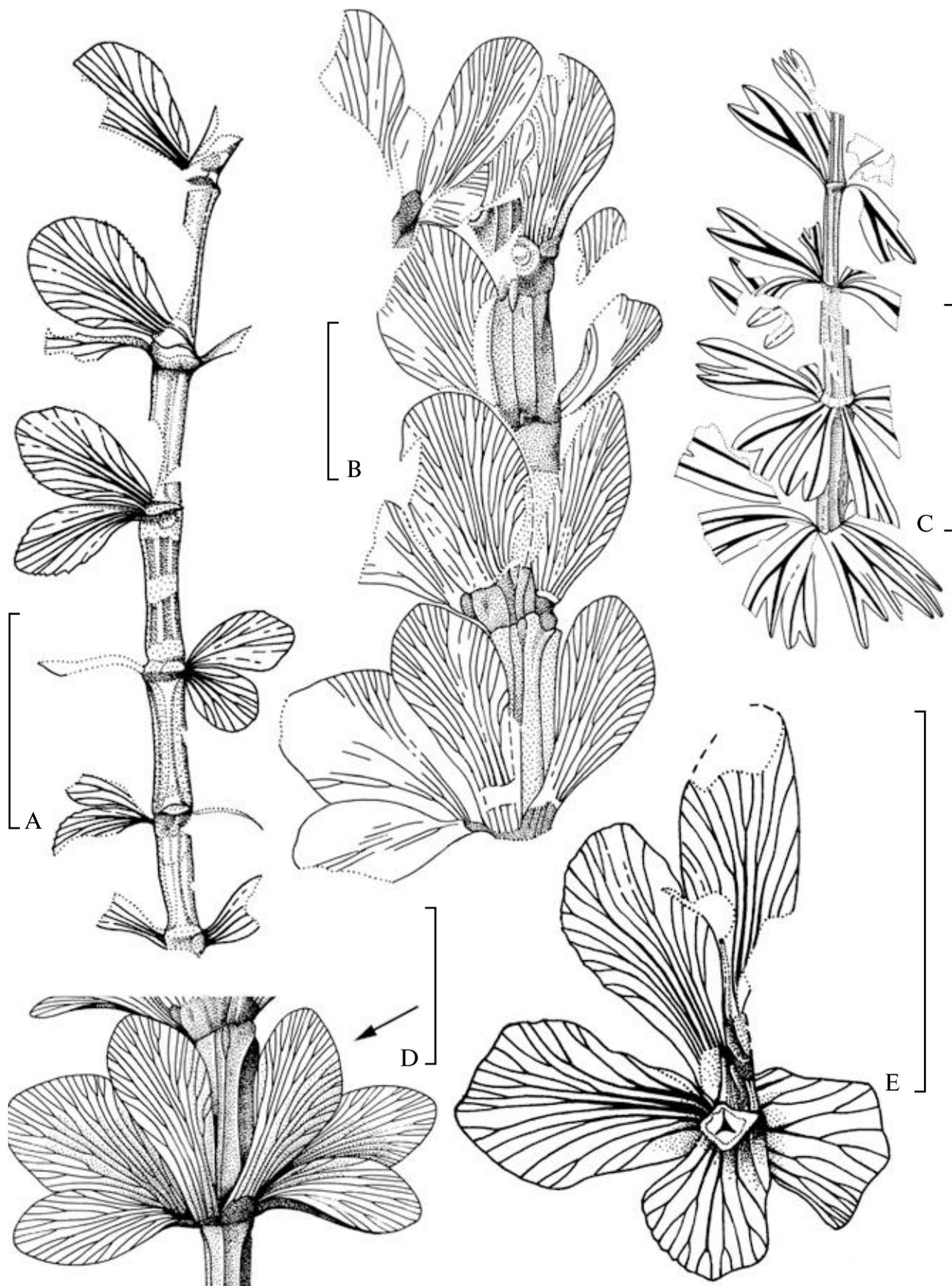
Описание. Клинолистники с относительно тонкими и длинными членистыми побегами, разделенными на узлы и междуузлия и имеющими до трех порядков ветвления. В узлах побег заметно расширяется. Побеги (стебли, оси) несут шесть продольных ребер, противопоставленных в узлах. Листья собраны в мутовки по шесть. Листья обоватные (обратнойцевидные), с узким оттянутым клиновидным основанием. Верхушка листа округлая или, реже, лопатчатая или слегка притупленная.

⇒

Рис. 19. *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, emend. Naugolnykh, семейство *Sphenophyllaceae*, порядок *Sphenophyllales* (= *Bowmanitales*), класс *Equisetopsida*

А — реконструкция листовой мутовки; В — реконструкция части растения с осевым побегом и плагиотропными ветвями с билатерально симметричными (псевдотригоидными) листовыми мутовками; С — фрагмент побега, ЦНИГРМузей № 32/12230; D — *Bowmanites biarmensis* Naugolnykh, реконструкция стробила; Е — часть побега с крючками-зацепками, расположенными в узлах. Местонахождение Чекарда-1, слой 10 (С). Длина масштабной линейки — 1 см





Край листа ровный, но верхушка может нести мелкие зубчики или так называемую терминальную бахромчатость, образованную длинными лопастевидными выростами. Листовые мутовки осевых вертикальных побегов радиально-симметричные. Листовые мутовки боковых плагиотропных побегов билатерально-симметричные, псевдотризоидные. Средний размер листьев 2×0,7 см. Реже встречаются гипертрофированные листья до 4–5 см в длину и даже более.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Sphenophyllum comiense Tchirkova, 1938

Табл. XV, фиг. 1, 3, 5–7; рис. 20, А, Е

Синонимика: *Sphenophyllum comiense* Tchirkova: Залесский, Чиркова, 1938, с. 15–16, фиг. 7–10.

Голотип. В протологе указан не был.

Лектотип: Изображен М.Д. Залесским и Е.Ф. Чирковой [1938, фиг. 9]; избран М.Ф. Нейбург [1964, с. 11]; Печорский угольный бассейн, левый берег р. Воркуты выше устья р. Аячи-Яги, обн. 49, угленосная толща, воркутская серия, уфимский ярус.

Описание. Клинолистники с длинными побегами, ветвящимися до трех раз. Вид очень близок виду *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky и даже рассматривался автором в качестве одного из синонимов *S. biarmicum* [Наугольных, 2003, с. 100]. В настоящей работе вид *Sphenophyllum comiense* Tchirkova рассматривается отдельно, поскольку, исходя из анализа массового материала, находящегося сейчас в моем распоряжении, можно твердо утверждать, что для вида *S. comiense* в целом характерны листья, существенно более мелкие и более узкие, чем листья *S. biarmicum*.

Замечания. Вместе с листьями вида *Sphenophyllum comiense* в отложениях уфимского и отчасти казанского ярусов Печорского угольного бассейна, встречаются листья клинолистников еще одного вида — *S. dianthoides* Naugolnykh (см. рис.

20, С). Кроме этого, вместе с печорскими клинолистниками найдены остатки стробила (Табл. XV, фиг. 2), довольно существенно отличающегося от *Bowmanites biarmensis* (см. выше) из кунгурских отложений Среднего Приуралья.

В качестве филогенетического потомка приуральских клинолистников из кунгурского и уфимского ярусов можно рассматривать вид *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen ([Шмальгаузен, 1887; Залесский, 1927; Фефилова, 1981]; см. здесь рис. 20, В, D).

Распространение. Уфимский ярус, казанский ярус, средняя пермь; Печорское Приуралье, Печорский угольный бассейн и сопредельные регионы.

Отдел Pteridophyta Schimper, 1879

Класс Marattiopsida Takhtadjan, 1986

Порядок Marattiales Prantl, 1874

Семейство Marattiaceae Bercht. et J.Presl, 1820

Род *Acrogenotheca* Naugolnykh, 2013

Синонимика: *Acrogenotheca* Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1388.

Типовой вид. *Acrogenotheca ramificata* Naugolnykh.

Diagnosis. Fertile pinnules without leaf lamina, possess radially symmetrical synangia consisting of four sporangia, almost completely fused by their margins. Each synangium has a basal blister. Spores monolete, sporoderm smooth.

←

Рис. 20. Род *Sphenophyllum*, семейство Sphenophyllaceae, порядок Sphenophyllales (= Bowmaniales), класс Equisetopsida

А — *Sphenophyllum comiense* Tchirkova, экз. ГИН № 4851/287; В — *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen (по: [Наугольных и др., 2014, рис. 1, В]); С — *Sphenophyllum dianthoides* Naugolnykh, экз. ГИН № 4851/291; D — *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen, реконструкция листовой мутовки; Е — *Sphenophyllum comiense* Tchirkova, экз. ГИН № 4851/281. Местонахождения: Печорский угольный бассейн, скв. ХК-157, глубина 460 м (А); с. Исаклы, Самарская область (В); Печорский угольный бассейн, скв. СДК 72, глубина 268 м (С); скв. 49, глубина 141 м (Е). Длина масштабной линейки — 1 см

Сравнение. Род *Acrogenothesca* отличается от морфологически наиболее близкого рода *Sydneia* Psenicka et al. радиально-симметричными, а не билатерально-симметричными синангиями, меньшим количеством спорангиев в синангии (у *Acrogenothesca* — четыре, у *Sydneia* — до 25), а также наличием у *Acrogenothesca* базального вздутия (basal blister). Кроме этого, рахис и синангиофоры у *Sydneia* покрыты мелкими трихомами, отсутствующими у *Acrogenothesca*.

Видовой состав. Типовой вид.

Acrogenothesca ramificata Naugolnykh,
2013

Табл. XXI, фиг. 5; рис. 21, А–Н, рис. 22, А–F

Синонимика: *Calymmothesca* (?) sp.: Naugolnykh, 1995, Fig. 6, G; Биота..., 1998, табл. XXXIII, 5.

Acrogenothesca ramificata Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1388–1390, 1392–1397, Text-figs. 5–7, Plate 2, figs. 1–6, Plate 3, figs. 1–6, Plate 4, figs. 1–6, Plate 5, figs. 1–5, Plate 6, figs. 1–5.

Голотип. ГИН № 3773(11)/318(92), Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Homosporous eusporangiate fern with compound pinnate leaves with reduced leaf lamina or even without leaf lamina. Lateral veins bear hydattodes. Some of the lateral veins of last order segments (in average, two-three per nine-ten veins) have terminally disposed synangia, consisting of four sporangia, marginally fused. Spores of round or ovoid outlines, monoletе, with smooth sporoderma, 25 µm in diameter.

Описание. Гомоспоровый эуспорангиатный папоротник со сложноперистыми фертильными листьями с редуцированной листовой пластинкой. Боковые жилки несут гидатоды. На некоторых из боковых жилок сегментов последнего порядка (в среднем, на двух-трех из девяноста жилок) терминально располагаются синангии, состоящие из четырех спорангиев, сросшихся краями. Споры округлых или овальных очертаний, монолетные, с гладкой спородермой, в среднем 25 мкм в диаметре.

В коллекции имеется единственный, но представительный и хорошо сохранившийся экземпляр (голотип) фертильной вайи, который был отнесен к новому виду и роду. Голотип представляет собой фрагмент дваждыперистого листа с

многочисленными синангиями, располагающимися на концах синангиофоров, по мнению автора, гомологичным латеральным жилкам фертильных перышек филогенетически исходной предковой формы. Никаких следов присутствия листовой пластинки не обнаруживается. Общая наблюдаемая длина фрагмента вайи составляет 10 мм, ширина — 8 мм.

Рахис вайи слабоизогнутый, почти прямой. Ширина рахиса равна 0,8 мм. В осевой части рахиса расположен желобок шириной 0,3–0,4 мм, осложненный неясно выраженными пологими складками.

От рахиса под углом 55° отходят сегменты предпоследнего порядка, очевидно, гомологичные средним жилкам перышек с редуцированной листовой пластинкой. Пять сегментов предпоследнего порядка сохранились полностью. Кроме них, наблюдаются основания еще двух сегментов предпоследнего порядка. Длина сегментов предпоследнего порядка составляет 4,5–5 мм при максимальной ширине рахисов 0,3 мм.

Каждый сегмент предпоследнего порядка несет сегменты последнего порядка, гомологичные латеральным жилкам фертильных перышек. Большая часть сегментов последнего порядка стерильна, но присутствуют и фертильные сегменты с терминально располагающимися синангиями, причем сегменты, несущие синангии (синангиофоры), обычно анатропно изогнуты. Каждый сегмент предпоследнего порядка несет от двух до трех синангиев. Некоторые из сегментов последнего порядка апикально расширяются, образуя веретеновидное утолщение, скорее всего, сформированное гидатодами. Два верхушечных (апикальных) сегмента последнего порядка образуют правильную вилку. Иными словами, апекс каждого сегмента предпоследнего порядка правильно дихотомирует. Длина сегментов последнего порядка колеблется от 2 мм (сегменты последнего порядка, располагающиеся в базальной части сегментов предпоследнего порядка) до 0,5 мм (сегменты последнего порядка, расположенные в апикальной части сегментов предпоследнего порядка). Сегменты последнего порядка прикрепляются к сегментам предпоследнего порядка под углом 40–45°.

Проводящая система состоит из тонких элементов протоксилемы, окруженных более толстой метаксилемой, образованной элементами с кольцевыми и спиральными утолщениями стенок. Внешние зоны проводящего пучка сложены механическими тканями.

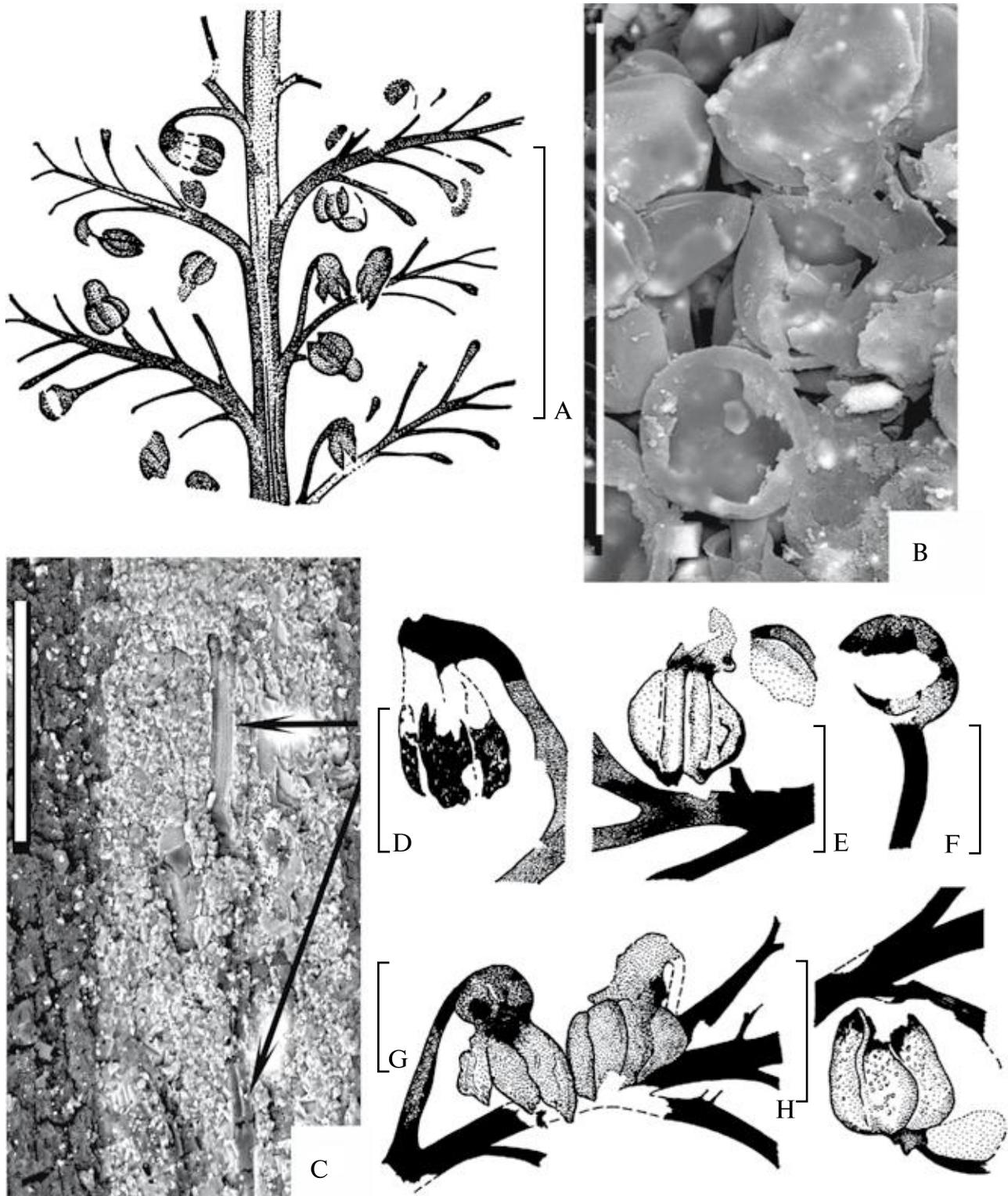


Рис. 21. Строение спороношений мараттиевого папоротника *Acrogenothea ramificata* Naugolnykh, голотип ГИН № 3773(11)/318(92), семейство Marattiaceae, порядок Marattiales, класс Marattiopsida

А — общее строение фертильного пера; В — споры, сохранившиеся in situ; С — строение проводящих тканей (стрелками отмечен проводящий элемент протоксилемы); D–H — строение синангиев. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 5 мм (А), 100 мкм (В), 200 мкм (С), 1 мм (D–H)

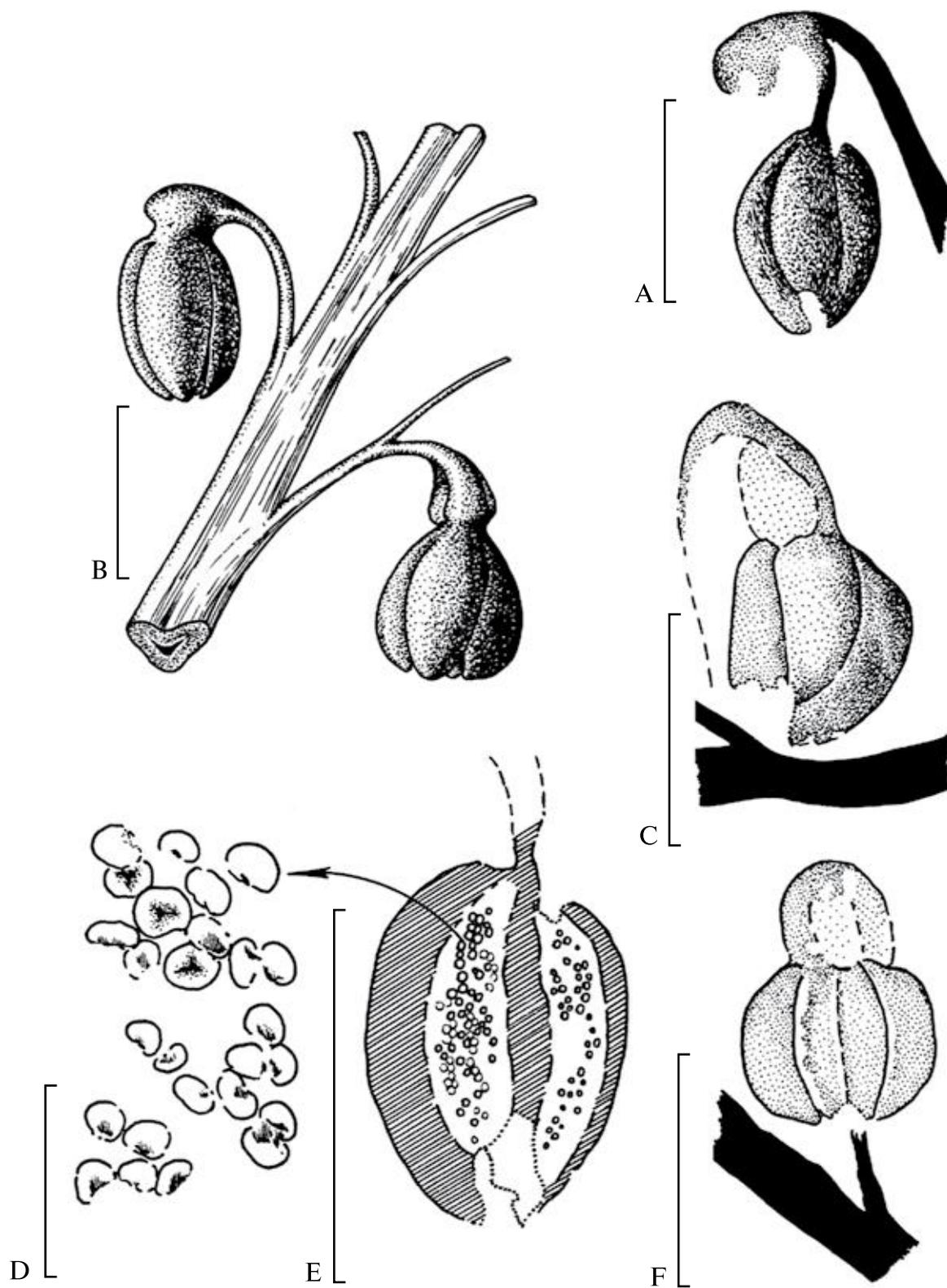


Рис. 22. Строение спороношений мараттиевых папоротника *Acrogenothecha ramificata* Naugolnykh, голотип ГИН № 3773(11)/318(92), семейство Marattiaceae, порядок Marattiales, класс Marattiopsida

А, С, F — строение сигнангиев; В — реконструкция части пера с двумя синангиями; D — споры in situ; E — строение синангия в продольном сечении. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки: 1 мм (А-С, E, F), 0,5 мм (D)

Фертильные сегменты последнего порядка (синангиофоры), несущие синангии, сильно изгибаются в своей апикальной части. При этом создается впечатление, что синангии к моменту своего созревания свисали под собственной тяжестью, не имея иной поддержки, кроме тонкого синангиофора, поскольку листовая пластинка была полностью редуцирована.

Длина синангиев составляет 1 мм при ширине 0,5–0,8 мм. Каждый синангий состоял из четырех спорангиев, практически полностью сросшихся своими краями. Лишь самые дистальные края спорангиев оставались свободными. Стенка спорангиев была многослойной и состояла, по меньшей мере, из двух-трех слоев клеток.

Почти у всех синангиев в основании наблюдается вздутие сферических или эллипсоидальных очертаний, или непосредственно примыкающее к сросшимся спорангиям, или же отстоящее от них на 0,5–0,6 мм. Размер вздутия в среднем равняется 0,3×0,4 мм. Внешне по своей форме это вздутие напоминает яркоокрашенный ариллюс плодов некоторых современных покрытосеменных семейства бересклетовых — Celastraceae (например, бересклета *Euonymus verrucosus* Scop.), предназначенный для привлечения животных-диссеminatоров.

Внутри спорангиев сохранились многочисленные споры. При подсчете в одном из наиболее хорошо сохранившихся спорангиев удалось установить присутствие 95 спор, но при жизни растения их количество, очевидно, было более значительным, поскольку данный спорангий был уже вскрыт продольной трещиной, и часть спор могла из него выпасть еще до захоронения остатка.

Споры округлых очертаний, сферические или эллипсоидальные. Диаметр спор составляет 22–25 мкм. Изредка встречаются более крупные споры до 30 мкм в диаметре. Многие споры деформированы: сложены «лодочками» или имеют вдавленную, как бы вмятую середину. Споры монолетные, однако встречаются экземпляры с дополнительным коротким лучом, придающим рубцу асимметричные трехлучевые очертания. Поверхность спородермы гладкая, но иногда может быть осложнена мелкими, слабо развитыми гранулами. Споры подобного типа известны у многих видов ископаемых и современных мараттиевых папоротников. Например, очень сходные монолетные споры были извлечены из спорангиев мараттиевского папоротника *Qasimia lanceolata* Wang et Yang, 1996 [Wang, Yang, 1996; Plate 1, 7–9].

Сравнение. Синангии *Acrogenothesa ramificata* обнаруживают много общего с синангиями *Burnithea pusilla* Meyer-Berthaud et Galtier из нижнекаменноугольных отложений Шотландии [Meyer-Berthaud, Galtier, 1986]. Основное отличие заключается в значительно большем (восемь вместо четырех) количестве спорангиев в каждом синангии. Кроме этого, синангии *B. pusilla* отчетливо асимметричны за счет того, что спорангии одной из сторон синангия значительно длиннее спорангиев другой стороны синангия, хотя длина спорангиев изменяется плавно от одной стороны синангия к другой. У *Acrogenothesa ramificata* все спорангии, входящие в один синангий, имеют примерно одинаковую длину.

Споры, обнаруженные *in situ* в спорангиях *Burnithea pusilla*, также похожи на споры *Acrogenothesa ramificata*, но отличаются отчетливой трилетностью и развитой скульптурой в виде мелких и относительно редких шипиков и бугорков.

Точное таксономическое положение *Burnithea pusilla* остается неопределенным. Авторы этого таксона склонны либо его помещать в семейство мараттиевых папоротников (Marattiaceae), либо рассматривать его как мужские фруктификации птеридоспермов, склоняясь, однако, скорее к папоротниковому родству этого растения [Meyer-Berthaud, Galtier, 1986, p. 1268].

Замечания. Исключительная редкость остатков *Acrogenothesa ramificata* в ориктоценозах, по мнению автора, объясняется произрастанием этих папоротников на значительно большем удалении от водоема (лагуны), в котором происходило образование танатоценоза, по сравнению с растениями околородного сообщества, которые преобладают в некоторых прослоях местонахождения Чекарда-1.

Материал. Голотип.

Род *Convexocarpus* Naugolnykh, 2013

Синонимика: *Convexocarpus* Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1397.

Типовой вид. *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, comb. nov.

Diagnosis. Fertile pinnules pectoid, sporangia aggregated into relatively short radially symmetrical synangia with elements of bilateral symmetry, formed by fusion of the proximal side of the synan-

gia to leaf lamina of fertile pinnule. Synangia disposed in two rows along the midvein of the fertile pinnule, on its abaxial surface.

Описание. Фертильные перышки пекоптероидные, спорангии собраны в относительно короткие радиально-симметричные синангии с элементами билатеральной симметрии, возникающей за счет прирастания проксимальной стороны синангия к листовой пластинке фертильного перышка. Синангии располагаются в два ряда вдоль средней жилки фертильного перышка, на его абаксиальной поверхности.

Сравнение. От наиболее близких родов *Eoangiopteris* Matay, *Grandeuryella* Stur и *Millaya* Marpeс род *Convexocarpus* отличается ориентировкой спорангиев в синангии: у *Convexocarpus* они ориентированы не перпендикулярно, а наклонно или даже параллельно абаксиальной поверхности листовой пластинки. От рода *Danaeites* Stur новый род отличается радиально-симметричными синангиями. От рода *Ptychocarpus* Weiss (в его первоначальном, узком смысле) новый род отличается двурядным расположением спорангиев на абаксиальной поверхности фертильных перышек. От родов *Acitheca* Schimper и *Scolecopteris* Zenker новый род отличается прирастанием дистальной стороны синангия к абаксиальной поверхности листовой пластинки фертильного перышка.

Замечания. Первоначально типовой вид рода *Convexocarpus* был отнесен к роду *Ptychocarpus* Weiss [Naugolnykh, 1995]. Формы, определявшиеся как *Ptychocarpus* sp., также ранее указывались из тех же отложений [Владимирович, 1986], но не были описаны. Объем и морфологическая диагностика рода *Ptychocarpus* в настоящее время понимаются различными исследователями существенно по-разному.

Так, например, в известном руководстве «Основы палеонтологии» [Вахрамеев и др., 1963] приведена следующая характеристика рода *Ptychocarpus*: «В ископаемом состоянии известны спороносные и стерильные листья. Листья многократно перистые, стержень мелкобугорчатый. Перья чередующиеся, линейные или линейно-ланцетные, соприкасающиеся или слегка перекрывающиеся друг друга. Перышки чередующиеся, с параллельными краями и закругленной верхушкой с цельным (или) зубчатым краем, более или менее сросшиеся между собой. Жилкование перистое, средняя жилка доходит до верхушки перышка, где делится на две части; боковые жилки всегда простые. Синангии в форме усеченного конуса, состоят из пяти-шести

спорангиев вокруг столбика, внутри которого проходит сосудистый пучок» [Вахрамеев и др., 1963, с. 567].

Исходя из этого описания, становится понятным, что оно составлено на основе морфологии вида *Scolecopteris unitus*, поскольку в работе В.А. Вахрамеева с соавторами [1963] в качестве типового вида рода *Ptychocarpus* обозначен *Ptychocarpus unitus* (Brongniart) Zeiller, но это неправильно, поскольку при установлении рода в его составе были описан единственный вид *P. hexastichus* Weiss, который и должен рассматриваться в качестве типового. Более мелкие несоответствия характеристики и приведенных в этой же работе иллюстраций (на рис. 66 в каждой синангии показано 7–8 спорангиев, в отличие от 5–6 спорангиев, указанных в описании) на этом фоне становятся несущественными.

Формы, сходные с *P. hexastichus*, изображались и из других регионов, например *Ptychocarpus* sp. из верхнекаменноугольных отложений Канады [Zodrov, McCandlish, 1980]. Однако, в отличие от классических *P. hexastichus*, приуральские птихокарпусовидные формы несли на абаксиальной поверхности фертильных перышек не шесть, а только два продольных ряда синангиев, что и было отражено автором в видовом эпитете. По целому ряду морфологических особенностей (см. описание вида *Convexocarpus distichus* ниже), вид *Ptychocarpus* был обособлен в новый род *Convexocarpus* Naugolnykh [Naugolnykh, 2013b].

Строение полных фертильных ваий папоротников рода *Convexocarpus* неизвестно, но, судя по имеющимся фрагментам, они были по меньшей мере триждыперистыми (возможно, четырьждыперистыми) и имели субтреугольные очертания.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Нижняя пермь Приуралья.

Convexocarpus distichus (Naugolnykh, 1995) Naugolnykh, 2013

Табл. XVII, фиг. 2; рис. 23, А, В

Синонимика: *Ptychocarpus distichus* Naugolnykh: Naugolnykh, 1995, p. 57–60, Pl. I, Pl. II, fig. 5, A–C; Наугольных, 1998, с. 58–60, рис. 20, А–С, табл. VIII, 1–4; Грунт и др., 1998, табл. XXXIII, 3, табл. XXXIV, 1–3, 5; Наугольных, 2007, рис. 50, А, рис. 51, F, табл. VIII, 7, табл. IX, 4, табл. XIII, 4, табл. XIV, 3, 7, табл. XVI, 4.

Ptychocarpus (?) sp.: Наугольных, 1998, табл. VIII, 1.

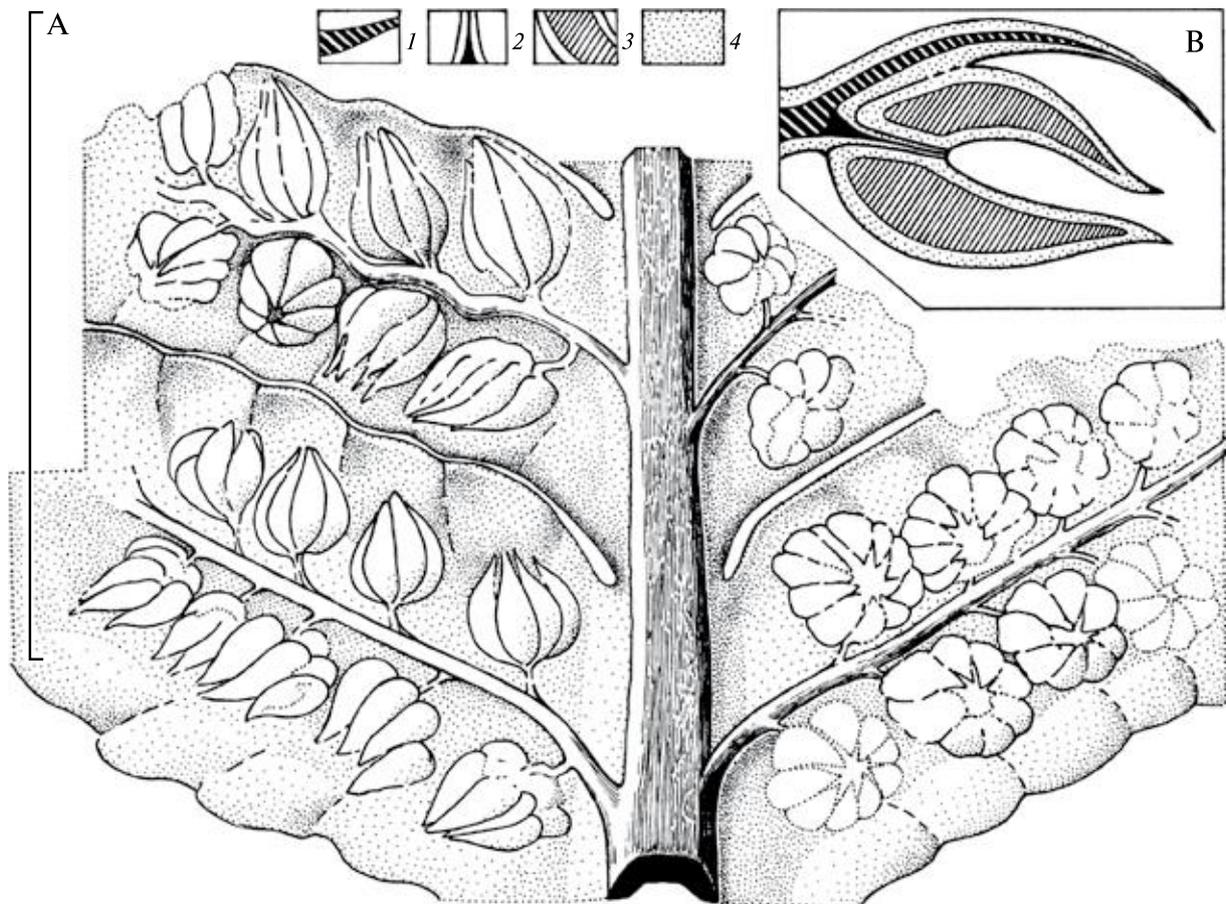


Рис. 23. Строение части фертильного пера мараттиевого папоротника *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, экз. ГИН № 4856/141, семейство Marattiaceae, порядок Marattiales, класс Marattiopsida

А — общий вид; В — схематичное продольное сечение через синангий. Условные обозначения для врезки справа (В): 1 — проводящие ткани в перышке; 2 — проводящий пучок, выходящий в рецептакулом синангия; 3 — полость спорангия; 4 — ткани мезофилла в перышке и в многослойной стенке спорангия. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см (А), В — вне масштаба

Convexocarpus distichus Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1397–1400, Plate 7, figs. 1–7, Plate 8, figs. 1, 3, Text-fig. 8.

Голотип. ГИН № 3773(11)/27(89), Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. В изученной коллекции имеется восемь в различной степени сохранившихся фертильных листьев, а также десять стерильных листьев, возможно принадлежавших этому же виду. Наиболее представительные остатки фертильных листьев принадлежат или средней части дваждыперистых ваий (голотип вида), или апикальным частям таких же ваий. Апексы

ваий имеют характерные широкотреугольные очертания и могут быть интерпретированы как терминальное перо, перышки которого по мере развития ваии преобразуются в латеральные перья последнего порядка. В отличие от широкотреугольных очертаний апикального пера ваии, латеральные перья последнего порядка имеют субпараллельные края. Латеральные перья приапикальной части ваии располагаются относительно разреженно, но в любом случае с промежутками, не превышающими ширину перьев. В средней части ваии (пера предпоследнего порядка) латеральные перья (перья последнего порядка) располагаются более тесно относительно друг друга, почти смыкаясь базальными краями, но никогда не перекрывая собой соседнее перо. Судя по субпараллельным краям перьев предпо-

следнего порядка развитых ваий, они могли образовывать перистую конструкцию следующего (третьего) порядка, и такая вайя могла иметь довольно большие размеры, достигая не менее 1 м в длину, если аппроксимировать скорость уменьшения длины перьев в направлении верхушки вайи.

Верхушка вайи (пера предпоследнего порядка) может быть преобразована в слабо выраженное терминальное перышко, сформированное за счет когерентного слияния мелких неразвитых верхушечных перышек.

Рахис вайи прямой, иногда может быть слабо изогнутым. Вдоль осевой части рахиса расположен продольный желобок. Ширина рахиса составляет 3–4 мм, максимальная ширина желобка — 2 мм. Рахис апикальной части перьев предпоследнего порядка обычно несет тонкий лимб (окрыление), образованный низбегающими основаниями апикальных перышек (перышек апикального пера вайи) и латеральных перьев. Рахис средней и базальной частей вайи голый; здесь лимб отсутствует.

От рахиса вайи (пера предпоследнего порядка) под углом 70–75° отходят перья последнего порядка (латеральные перья). Длина перьев последнего порядка постепенно увеличивается в направлении к основанию вайи и может достигать 70 мм. Ширина развитых перьев последнего порядка остается относительно постоянной, за исключением верхушки пера, и равна 10–12 мм. Ширина рахиса перьев последнего порядка не превышает 1 мм. Верхушки перьев последнего порядка закруглены. Обычно апикальные перышки пера последнего порядка когерентно срастаются, образуя единое терминальное перышко субтреугольных очертаний со скругленными верхушками лопастей, каждая из которых соответствует исходному сросшемуся перышку.

Замечания. Формальный вид *Pecopteris uralica* Zalessky, установленный на стерильном пере последнего порядка, по всей вероятности, принадлежащем мараттиевому *Convexocarpus distichus*, обладает, как это было отмечено уже при первоописании этого вида М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b], большим сходством с видом *Pecopteris unita* Brongniart из верхнего карбона и нижней перми Евразии. Существует сходство этого вида и с другими пекоптеридами из верхнего палеозоя Евразии. Так, например, *P. uralica* очень напоминает ювенильные перья вида *P. hispanica* Wagner из Стефана Испании, но отличается простыми латеральными жилка-

ми, которые у *P. hispanica* в средней и базальной частях перьев последнего порядка однократно бифуркируют ([Wagner et al., 1983], см., например [Wagner et al., 1983; Plate I, fig. 3]); жилкование хорошо заметно на правом нижнем перье последнего порядка).

Материал. Восемь фрагментов фертильных листьев средней и хорошей сохранности.

Под *Corsinopteris* Doweld, 2001

Corsinopteris dicranophorus (Naugolnykh, 1998) Doweld, 2001

Табл. XVII, фиг. 3

Синонимика: *Orthotheca* sp. (sp. nov.): Naugolnykh, 1995, Fig. 6, E.

Orthotheca dicranophora Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 57, 58, рис. 19, табл. VII, 8.

Corsinopteris dicranophorus (Naugolnykh) Doweld: Doweld, 2001, p. 1098; Naugolnykh, 2013b, p. 1402–1404, Plate 9, figs. 1, 2, 4.

Голотип. ГИН № 3773(11)/291(91); Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Frond at least bipinnate, of middle size. Rachis bears fine prolonged ribs. Prolonged decurrent pinnules are alternated, with pectopteroid bases. Pinnules have entire margins and round apex. Rachis of last order pinnae bears narrow limb. Fertile pinnules have 10–20 synangia, which are disposed on once dichotomizing lateral veins. Midvein is decurrent and runs from the middle part of pinnule base or sometimes may be disposed closer to anadromous margin of pinnule. Lateral veins are alternated, once dichotomizing near their bases.

Описание. Подробное описание этого вида было приведено автором ранее [Наугольных, 1998, с. 57–58]. Ниже оно дается в измененном и сокращенном варианте.

Общая длина фертильных ваий неизвестна. Судя по размерам листьев других видов рода *Corsinopteris*, она должна была составлять не менее нескольких десятков сантиметров.

Максимальная наблюдаемая ширина фертильного пера последнего порядка — 25 мм при неполной длине пера (с оборванной апикальной частью), составляющей 56 мм. Рахис пера слабоизогнутый, несет на адаксиальной поверхности продольный желобок, которому на абак-

сиальной поверхности соответствует пологое ребро.

Максимальная ширина рахиса пера последнего порядка — 1,4 мм. Перышки пекоптероидные, цельнокрайние, удлиненные, избегающие; прикрепляются к рахису пера под углом 65°. Верхушка закругленная. Максимальная длина перышка — 14 мм при ширине 6 мм. Рахис пера последнего порядка окрылен за счет избегающей базископической части перышка. Ширина окрыления — 1,5 мм. Средняя жилка перышка хорошо развита, доходит до края верхушки перышка. Боковые жилки отходят от средней жилки под углом 50°. Они однократно дихотомируют в своей нижней части (Табл. XVIII, 3). Выше точки дихотомии образовавшиеся ветви боковых жилок несут двурядные синангии. Синангии образованы спорангиями, сросшимися своими краями в среднем на $\frac{2}{3}$ длины. Максимальная длина синангиев — 2 мм при ширине 0,9 мм. Длина спорангиев — 0,4 мм при ширине 0,15–0,20 мм.

Материал. Голотип.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Класс Osmundopsida Takhtadjan, 1986

Порядок Osmundales Bromhead, 1838

Семейство Osmundaceae Bercht. et Presl, 1820

Род *Todites* Seward, 1900

Типовой вид. *Todites williamsonii* (Brongniart) Seward, юрские отложения Северного полушария.

Diagnosis. Tripinnate fertile fronds bear pinules abaxially covered by free stalked sporangia. Sporangia bear thick cells above the split-like stomium. Spores of *Osmundacitites* and *Todisporites* type.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Osmundopsis* отличается морфологическим сходством фертильных и стерильных листьев, а также сочетанием фертильных и стерильных перьев на одной вайе.

Замечания. Протолептоспорангиатные папоротники в местонахождениях восточной части Русской платформы и Приуралья представлены фертильными листьями, относящимися к роду *Todites*, стерильными листьями *Cladophlebis* Brongniart, а также петрифицированными стволами, принадлежавшими папоротникам семейства Osmundaceae.

Само наличие остатков протолептоспорангиатных папоротников в пермских отложениях Приуралья и восточной части Русской платформы первоначально было доказано именно по находкам минерализованных стволов, отесенных к нескольким видам: (один остаток из медистых песчаников окрестностей г. Перми был ошибочно определен как «*Lepidodendron*» [Kutorga, 1842, Taf. II, 2]), *Tubicaulis rhomboidalis* Kutorga [Kutorga, 1844], *Sphallopteris schlechtendalii* Eichwald, *Chelepteris gracilis* Eichwald, *Bathypteris rhomboidalis* Eichwald, *Anomorhoea fischerii* Eichwald [Эйхвальд, 1854]. Дополнительный, хорошо проиллюстрированный материал по минерализованным побегам осмундовых из тех же отложений был опубликован М.Д. Залесским [1927]. Позднее из уфимских и казанских отложений Печорского Приуралья в открытой номенклатуре были описаны фрагменты фертильных перьев, отнесенных к роду *Todites* [Фефилова, 1973].

На материале из нижеуфимских отложений (интинская свита) разреза по р. Кожим автором был описан новый вид *Todites lobulatus* Naugolnykh [Naugolnykh, 2002a], обладавший, в отличие от большинства остальных видов рода *Todites*, не пекоптероидными, а сфеноптероидными фертильными перышками. Дальнейшие исследования показали, что в средне- и верхнепермских отложениях Печорского Приуралья присутствуют осмундовые папоротники еще, по меньшей мере, трех типов:

— с мелкими цельнокрайними пекоптероидными фертильными перышками;

— с комбинированным сочетанием на одном перье фертильных и стерильных пекоптероидных перышек с лопастными краями и поджатыми основаниями;

— с крупными субтреугольными стерильными перышками, коалесцентно сливающимися своими основаниями.

Первый тип в предварительном порядке пока определен как *Todites* sp. [Naugolnykh, 2013b; Plate 14, fig. 4, Plate 15, fig. 4]; второй был описан как новый вид *Todites emarginatus* Naugolnykh, третий тип — как новый вид *T. coronatus* Naugolnykh [Naugolnykh, 2013b].

Х.М. Андерсон и Дж.М. Андерсоном [Anderson H.M., Anderson J.M., 2008] была предложена система реклассификации фертильных папоротников рода *Todites* с отнесением части видов к родам *Rooitodites* Anderson et Anderson, 2008, *Birtodites* Anderson et Anderson, 2008 и *Elantodites* Anderson et Anderson, 2008. Однако признаки, использованные в качестве родовых при выделении *Rooitodites*, *Birtodites* и *Elantodites*, очень вариативны и меняются в широких пределах даже у одного вида.

Естественный вопрос, который возникает при работе с листьями папоротников пекоптеридной морфологии, широко распространенными в пермских отложениях Западной Ангариды и отличающихся значительным разнообразием, связан с возможностью разграничения листьев осмундовых и мараттиевых папоротников по стерильным остаткам. По мнению автора, стерильные листья пермских осмундовых обладают более сложным жилкованием и, как правило, волнистым или лопастным краем, однако точные выводы о систематическом положении тех или иных листьев пекоптеридной морфологии могут быть сделаны только после изучения спороношений, с ними связанных.

Видовой состав. 50 видов.

Распространение. Пермь — мел, повсеместно.

Todites coronatus Naugolnykh, 2013

Табл. XVIII, фиг. 1–10, Табл. XIX, фиг. 1–5

Синонимика: Naugolnykh, 2013b, p. 1412–1423, Plate 16, figs. 1–10, Plate 17, figs. 1–6, Text-fig. 13–15.

Голотип. ГИН № 4851/203а, фертильная вайя; Печорский угольный бассейн, скважина ИК 657, глубина 532,0 м, средняя пермь, казанский ярус. Средняя часть дваждыперистой вайи (средняя часть пера предпоследнего порядка) с тремя в различной степени сохранившимися фертильными и частично фертильными перьями последнего порядка.

Diagnosis. Osmundalean fern with fertile to partly fertile last order pinnae with pectinoid pinnules. Frond rachis robust, thick, bears central adaxial furrow. Sterile pinnules pectinoid, connected by their bases and forming limb (wing), which surround rachis of last order pinna. Pinnule midrib distinct, run through $\frac{3}{4}$ of pinnule length and then dichotomizing one or two times (twice — in basal part of pinnule), or only once dichotomizing (in middle part of pinnule), or simple (in api-

cal part of pinnule). Pinnule apex round to blunt. Fertile pinnules pectinoid, but can be constricted in their bases. Each fertile pinnule bears up to fifty sporangia, disposed on pinnule abaxial surface. Sporangia clavate to fusiform, consisted of cells of two types. Basal and middle parts of sporangium consist of relatively small elongated cells with thin walls. Apical part of sporangium consists of larger cells with thick walls. Apical cells with thick walls form crown-like structure surrounding stomium of sporangium and responsible for opening the stomium. Spores in situ of *Osmundacidites*-type round to subtriangular, up to 50 μm in diameter, with punctate exine.

Описание. В изученной коллекции имеются два экземпляра папоротников, отнесенных к данному виду. Оба экземпляра сохранились на одном куске керна, но на разных плоскостях напластования, разделенных 9 мм породы. Более представительный фрагмент средней части по меньшей мере дваждыперистой вайи, избранный голотипом, был пронумерован как 4851/203а; второй экземпляр, представляющий собой базальную часть очень крупной триждыперистой вайи, был пронумерован как 4851/203б.

Вайи папоротников этого вида были триждыперистыми и очень крупными. Толщина главного рахиса триждыперистой вайи, наблюдаемая на экз. 4851/203б, равна 2 см. При этом данная толщина соответствует не самой проксимальной части главного рахиса, которая должна была быть еще больше. На имеющемся фрагменте рахиса уменьшение толщины рахиса в направлении к верхушке вайи почти не заметно и составляет менее 1 мм на 50 мм длины рахиса. Исходя из такой скорости уменьшения ширины рахиса, можно предположить, что общая длина вайи должна была составлять около 1 м.

В прикреплении к рахису вайи экз. 4851/203б сохранилось основание пера предпоследнего порядка. Ширина рахиса пера предпоследнего порядка равна 5 мм. Этот рахис прикрепляется к главному рахису вайи под углом 68° . Поверхность главного рахиса вайи и рахиса пера предпоследнего порядка покрыта тонкой продольной морщинистостью. К рахису пера предпоследнего порядка под углом 63° прикрепляется рахис пера последнего порядка. Максимальная толщина рахиса пера последнего порядка этого экземпляра равна 1 мм. К рахису пера последнего порядка под углами от 60 до 65° прикрепляются перышки. Наклон перышек к рахису пера увеличивается в направлении к

верхушке пера последнего порядка. Угол прикрепления перышек левой (по положению на Табл. XVIII, фиг. 1) стороны пера последнего порядка значительно меньше (в среднем около 40°), но это различие скорее всего спровоцировано диагенетической деформацией листовой пластинки в ходе уплотнения осадка, в котором находился растительный остаток.

Перышки пекоптероидные, коалесцентно сливающиеся своими основаниями с образованием лимба (каймы окрыления), идентичного лимбу окрыления стерильных перышек голотипа (см. ниже). По краям перышек как с анадромного (акроскопического), так и катадромного (базископического) края перышек расположены небольшие, но отчетливые лопасти, что также соответствует строению стерильных перышек голотипа. Средняя жилка перышек хорошо развита, имеет толщину около 0,4 мм, проходит вдоль $\frac{2}{3}$ общей длины перышка и затем дихотомизирует. Акроскопическая ветвь дихотомии средней жилки может дихотомизировать еще один раз. Средняя жилка несет от двух до трех пар боковых жилок, также хорошо развитых и в своем основании не уступающих по толщине средней жилке. Боковые жилки однократно дихотомизируют. В одном случае наблюдается повторная дихотомия акроскопической ветви боковой жилки.

Голотип представляет собой фрагмент средней части пера предпоследнего порядка, который можно интерпретировать либо как среднюю часть дваждыперистой вайи, либо как среднюю часть латерального пера второго порядка триждыперистой вайи. Учитывая то, что существование у данного вида триждыперистых вайй можно считать доказанным (см. выше), второй вариант интерпретации морфологии данного остатка представляется автору более предпочтительным.

Рахис пера предпоследнего порядка голотипа хорошо развит, имеет ширину 2,5–2,6 мм и несет отчетливый продольный желобок. В прикреплении к рахису пера последнего порядка сохранилось три пера последнего порядка, нижнее из которых полностью фертильное, а два верхних фертильны частично. Место прикрепления нижнего полностью фертильного пера последнего порядка к рахису пера предпоследнего порядка не сохранилось, но взаимное расположение перьев последнего порядка не оставляет сомнений в том, что все они принадлежали одной вайе. Кроме трех перьев последнего порядка, расположенных по левую (по положению на Табл.

XVIII, фиг. 1) сторону от рахиса пера предпоследнего порядка, на этом фрагменте вайи сохранилось основание рахиса еще одного пера последнего порядка, расположенного по правую сторону от рахиса пера предпоследнего порядка. В прикреплении к этому рахису наблюдается основание перышка с частично сохранившейся средней жилкой и двумя боковыми жилками. Взаимное расположение рахисов перьев последнего порядка на рахисе пера предпоследнего порядка показывает, что перья последнего порядка располагались очередно.

Рахисы перьев последнего порядка относительно тонкие, толщиной до 1 мм, гладкие, слегка изогнутые в направлении верхушки вайи. Они прикрепляются к рахису пера предпоследнего порядка под углом 65° . Наблюдаемая длина перьев последнего порядка варьирует от 36 до 40 мм.

На перьях последнего порядка располагаются до восьми пар перышек. На верхушке пера последнего порядка имеется апикальное перышко с двумя или тремя базальными лопастями, расположенными по краям перышка и в морфогенетическом плане соответствующими зачаточным перышкам, слившимся своими краями.

Стерильные перышки субтреугольных очертаний, пекоптероидные, с коалесцентно слившимися основаниями, образующими хорошо развитую кайму (лимб) окрыления рахиса. Перышки прикрепляются к рахису пера последнего порядка под углом 60° . Максимальная наблюдаемая длина стерильных перышек равна 7,5 мм при ширине 4,5 мм. Жилкование стерильных перышек заметно очень хорошо. В каждом стерильном перышке имеется хорошо развитая средняя жилка, проходящая вдоль перышка на протяжении $\frac{3}{4}$ его длины и затем дихотомизирующая. Результирующие ветви могут оставаться простыми или же одна или обе результирующие жилки дихотомизируют еще один раз.

В каждом хорошо развитом стерильном перышке располагаются от трех до четырех пар боковых жилок, в своем основании такой же толщины, как и средняя жилка, но затем быстро утончающихся. Базальные боковые жилки могут дихотомизировать один или два раза. При повторном дихотомировании обычно ветвится только акроскопическая ветвь боковой жилки; реже дихотомизируют обе ветви боковой жилки. Боковые жилки, находящиеся в средней части перышка, однократно дихотомизирующие. Изредка у них может дополнительно ветвиться акро-

скопическая ветвь. Одна или две боковые жилки, расположенные в апексе перышка ниже (проксимальнее) жилок, образованных ветвящейся верхушкой средней жилки, остаются простыми.

Края стерильных перышек от волнистых до слабогородчатых, но в базальных частях перышек могут присутствовать небольшие краевые лопасти, идентичные краевым лопастям стерильных перышек синтипа, описанного выше. Средняя жилка перышек аркообразно изгибается в направлении к основанию пера последнего порядка. Угол наклона перышек к рахису пера последнего порядка постепенно увеличивается к верхушке пера последнего порядка.

Фертильные перышки преимущественно пекоптероидные, однако перышки, расположенные в средней и проксимальной частях фертильного пера последнего порядка, могут иметь слегка поджатые края. На частично фертильных перьях последнего порядка два-три фертильных перышка располагаются в основании базископического ряда перышек. Общие очертания фертильных перышек напоминают очертания стерильных перышек, но фертильные перышки несколько более вытянутые и узкие. Максимальный размер фертильного перышка равен 8×3 мм. В направлении к верхушке фертильного пера последнего порядка длина перышек постепенно уменьшается, однако ширина остается почти прежней, очень медленно уменьшаясь до 2,7 мм. Верхушки фертильных перышек округлые; боковые края перышек субпараллельные.

Жилкование фертильных перышек заметно очень слабо. Средняя жилка располагается в середине перышка и проходит вдоль перышка на $\frac{3}{4}$ его длины.

На абаксиальной поверхности фертильных перышек располагаются многочисленные спорангии. Спорангии изолированные, не собранные в сорусы или иные собрания. На одном фертильном перышке могут располагаться не менее 50 спорангиев.

Спорангии от округло-эллиптической до булавовидной формы. Размер спорангиев варьирует от 200×100 до 400×200 мкм. Основание спорангиев клиновидно оттянуто, апикальная часть спорангиев расширена. Стенка спорангиев однослойная, состоит из удлиненных клеток полигональных очертаний, обычно — четырех- или пятиугольных. Клетки вытянуты вдоль спорангия, от его основания к верхушке. Клетки,

расположенные в основании спорангия, более вытянутые, а расположенные ближе к верхушке спорангия — более изометричные, за исключением специализированных клеток, окружающих стомиум (см. ниже). Средний размер клеток стенок спорангия составляет 50×20 мкм. В апикальной части спорангия расположен щелевидный стомиум, достигающий в длину 80 мкм. Стомиум окружен одним полным рядом или двумя неполными рядами специализированных клеток, более крупных, чем клетки стенок спорангия, и с утолщенными клеточными стенками. Специализированные клетки, очевидно, формировали механизм открытия стомиума. Размер специализированных клеток верхушки спорангия варьирует от 50×20 до 100×30 мкм.

Из спорангиев голотипа были выделены споры, сохранившиеся *in situ* (Табл. XVIII, фиг. 2–10, Табл. XIX, фиг. 2, 3). Споры от округлых до субтреугольных очертаний, с мелкобугористым («шагреновым») рельефом поверхности и отчетливым трехлучевым тетрадным рубцом. Лучи рубца (= трилетнего знака) почти достигают экватора споры. Края рубца у хорошо развитых спор могут нести губовидное утолщение (Табл. XVIII, фиг. 4, 6, 10). Диаметр спор варьирует от 15 до 25 мкм.

Сравнение. От наиболее близкого вида *Todites emarginatus* Naugolnykh описанный выше вид отличается отсутствием поджатости базальных краев стерильных перышек, субтреугольной формой перышек, более простым жилкованием стерильных перышек и гораздо сильнее развитым окрылением рахиса перьев последнего порядка. От вида *T. lobulatus* новый вид отличается пекоптероидными, а не сфеноптероидными фертильными перышками и значительно меньшим количеством спорангиев одного фертильного перышка (50 вместо 100–120).

Замечания. Как выяснилось в последнее время, осмундовые папоротники были довольно широко распространены в среднепермское время в пределах Печорского бассейна и в соседних районах Приуралья и востока Восточно-Европейской платформы. Помимо нескольких видов *Todites*, к осмундовым папоротникам относился вид *Dvinopteridium edemskii* Zalessky, emend. Naugolnykh из местонахождений Никулино и Устье Стрельны [Zalessky, 1937a; Naugolnykh, 2013b].

Материал. Голотип и синтип.

Распространение. Средняя пермь, казанский ярус Печорского угольного бассейна.

Класс Gleicheniopsida Doweld, 2001

Порядок Gleicheniales Frank, 1877

Семейство Gleicheniaceae Presl, 1825

Род *Tumidopteris* Naugolnykh, 2013

Синонимика: *Tumidopteris* Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1426.

Типовой вид. *Tumidopteris clavata* Naugolnykh.

Diagnosis. Fronds at least bipinnate. Pinnules sphenopteroid, pinna rachis has well developed limb. Pinnule apices acute. Elliptical sporangia aggregated into rosette-like soruses, 8–11 sporangia per sorus. Sporangia bases fused and attached to round receptaculum. Apical part of sporangium bears small but distinct sinus.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Prynadaeopteris* Radczenko emend. nov. новый род отличается срастанием оснований спорангиев, меньшим количеством спорангиев в сорусе (8–11 вместо 14–20), наличием апикального синуса на спорангиях, а также отчетливо сфеноптероидными фертильными и стерильными перышками. Новый род также сходен с родом *Hapalopteris* Stur, но отличается хорошо развитым окрылением рахиса фертильных перышек, приостренными, а не закругленными верхушками перышек и лопастей, а также большим количеством спорангиев в сорусе — не менее восьми, в отличие от четырех-пяти спорангиев в сорусах *Hapalopteris*. Детали строения спорангиев *Hapalopteris*, так же, как и точное систематическое положение этого рода, остаются неизвестными. Стерильные перышки *Tumidopteris* отличаются от морфологически близких стерильных перышек рода *Geperapteris* S. Meyen (и *Prynadaeopteris*) своей отчетливо сфеноптероидной формой.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Средняя и верхняя пермь Печорского угольного бассейна, Печорского Приуралья и, возможно, Сибири и Монголии.

Tumidopteris clavata Naugolnykh, 2013

Табл. XX, фиг. 1–6; рис. 24, А–С

Синонимика: *Tumidopteris clavata* Naugolnykh: Naugolnykh, 2013b, p. 1428–1435, Plate 20, figs. 1–6, Plate 21, figs. 1–6, Plate 22, figs. 1–4.

Голотип. ГИН № 4851/167, фрагмент фертильной вайи; Печорский угольный бассейн, Халмерьюсское месторождение, скв. ХК-1137, глубина 244,2 м; табл. XX, фиг. 1–4, 6.

Diagnosis. Same as that for the genus.

Описание. Фертильные листья сфеноптероидные, с хорошо развитой листовой пластинкой. Рахис фертильных перьев последнего порядка слегка изогнут в направлении верхушки вайи. Рахис несет пологий, но отчетливый продольный желобок, расположенный на адаксиальной поверхности рахиса. Всегда присутствует хорошо развитое окрыление рахиса (лимб).

К рахису пера последнего порядка под углом 45–55° прикрепляются перышки. Перышки сфеноптероидные, с оттянутым основанием и приостренной верхушкой. Перышко рассечено на четыре или пять лопастей, которые, в свою очередь, несут лопасти второго порядка. Глубина рассечения листовой пластинки перышка на лопасти первого порядка обычно не превышает половины расстояния от верхушки лопасти до средней жилки перышка. Средняя жилка перышка прямая, отчетливая, но относительно тонкая.

В апикальной части перышка средняя жилка может слабо ундулировать.

От средней жилки перышка в лопасти первого порядка под углом 45–50° отходят боковые жилки, последовательно дихотомирующие до трех раз. На окончаниях боковых жилок фертильных перышек расположены розетковидные сорусы, состоящие из восьми–одиннадцати свободных эллиптических спорангиев, слабо срастающихся основаниями, которые прикреплены к хорошо развитому округлому рецептакулюму.

В апикальной части спорангиев располагается небольшой sinus, возможно, соответствующий месту раскрытия спорангия после созревания спор. Диаметр сорусов варьирует от 0,7 до 1 мм. Длина спорангия меняется от 400 до 450 мкм при максимальной ширине 300 мкм. Стенка спорангиев тонкая, состоящая из одного слоя клеток. Клетки стенки спорангия удлиненные. Их средний размер составляет 25×100 мкм. Иногда встречаются гипертрофированные клетки длиной до 210 мкм. Клетки вытянуты вдоль оси спорангия, и только около его верхушки в районе апикального синуса они могут слегка изгибаться в направлении синуса. Стенки клеток спорангия тонкие, прямые или слегка изогнутые.

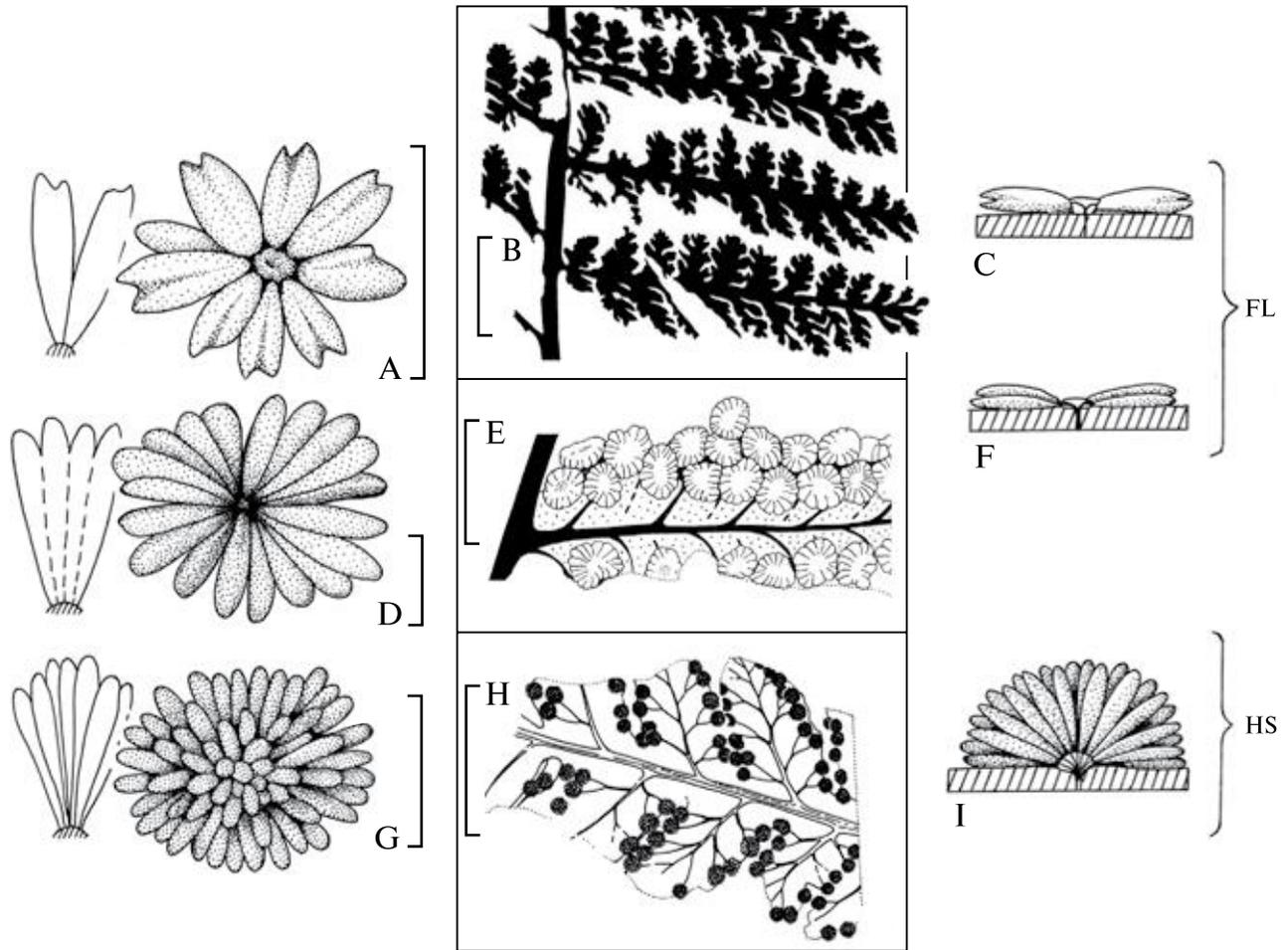


Рис. 24. Сравнительная морфология родов *Tumidopteris* Naugolnykh (A–C), *Prynadaopteris* Radczenko (D–F), *Geperapteris* S. Meyen (G–I), по [Naugolnykh, 2013b]

Слева — строение соросов в плане; по середине — строение листьев; справа — строение соросов в поперечном сечении. FL — уплощенные соросы; HS — полусферические соросы. Длина масштабных линеек: 1 см (B, H), 5 мм (E), 1 мм (A, D), 0,5 мм (G)

У голотипа было изучено эпидемально-кутикулярное строение абаксиальной стороны листовой пластинки фертильного перышка. Костальные (наджилковые) клетки очень длинные (до 300 мкм в длину) и узкие (в среднем около 10–15 мкм в ширину). Интеркостальные клетки изометричные, округлые или слегка вытянутые вдоль жилок, шести- или семиугольные. Стенки клеток тонкие, прямые или слабоизогнутые. Устьица относительно равномерно распределены по поверхности интеркостальных полей. Устьичные аппаратуры ориентированы в одном направлении, вдоль соседних жилок перышка, между которыми располагается интеркостальное поле. Замыкающие клетки имеют длину 40–50 мкм при ширине 15–20 мкм. Побочные клетки неспециализированные. Какие-либо трихомные образования отсутствуют.

Помимо фертильных имеются стерильные перья предпоследнего порядка (Табл. XX, фиг. 5; рис. 24, B). Характерная отчетливо сфеноптероидная форма перышек с хорошо развитым окрылением рахисов перьев последнего порядка позволяют предположить, что эти перья принадлежали тому же материнскому растению. Небольшие вариации в строении листовой пластинки (изменение ширины перышек и глубины рассечения края перышек) могут объясняться внутривидовой изменчивостью.

Замечания. Общей конструкцией сфеноптероидных фертильных перышек (особенно — расположением соросов на окончаниях латеральных жилок) этот вид сходен с *Oligocarpia brongniartii* Stur [Stur, 1883, S. 688, Fig. 16], но отличается отсутствием аннулюса, удлинённой формой спорангиев и расположением спорангиев в одной плоскости.

Материал. Средняя часть ферильной дваждыперистой вайи, три ферильных пера и четыре стерильных пера предпоследнего порядка.

Распространение. Средняя пермь, казанский ярус Печорского Приуралья.

Формальные роды и виды папоротников

Род *Pecopteris* Brongniart, 1822

Pecopteris uralica Zalesky, 1939

Табл. XVII, фиг. 5, Табл. XXII, фиг. 4;
рис. 25, F, рис. 26, E

Синонимика: Zalesky, 1939b, p. 337, fig. 9; Наугольных, 2007, Табл. IX, фиг. 5; Naugolnykh, 2013b, Plate 7, fig. 8, Plate 10, fig. 6, Text-fig. 29, f.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1939b, fig. 9]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Катушка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Стерильные вайи мараттиевых папоротников (предположительно, со спороношениями *Convexocarpus distichus*). Вайи триждыперистые. Перышки прикрепляются к рахису пера последнего порядка под тупым (открытым) углом, иногда приближающимся к прямому. Перышки пекоптероидные, срастающиеся своими основаниями обычно на половину длины. Верхушка перышек закругленная. Средняя жилка прямая, хорошо развитая. Боковые жилки простые. Средний размер перышек составляет 2×5 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Pecopteris anthriscifolia (Goepfert, 1845) Zalesky, 1918

Табл. XVI, фиг. 1, Табл. XVII, фиг. 1,
Табл. XXI, фиг. 1, 3, 7, Табл. XXII, фиг. 3; рис. 25, D

Синонимика: см. [Фефилова, 1973, с. 66].

Голотип. Изображен Х.Р. Геппертом [Goepfert, 1845, Tabl. 28, fig. 9], репродуцирован М.Ф. Ней-

бург [1948, табл. XIX, фиг. 4] и Г.П. Радченко [1955, IX, фиг. 1]. Пермские отложения Кузнецкого бассейна.

Diagnosis. Fronds tripinnate. Last order pinnae alternating, attached to penultimate pinna rachis at an angle 65–70°. Pinnules attached to last order pinna rachis at an angle 65–75°. Pinnules pecopteroid, lobate, fused by their bases, with acuted apexes. Venation pinnate, midvein comes up to pinnule apex. Lateral veins dichotomizing, acroscopical branches dichotomize once more.

Описание. Этот вид папоротников, пожалуй, является самым широко цитируемым в палеоботанической литературе, посвященной пермским флорам Ангариды и окружающим ее районам Субангарского экотонного пояса. Наверное, ни один из ангарских позднепалеозойских папоротников не вызывал столько таксономических и номенклатурных споров среди палеоботаников.

В качестве фактологической основы для описания этого вида автор настоящей работы использовал объединенную коллекцию стерильных листьев папоротников, отнесенных к *Pecopteris anthriscifolia*, которая была собрана в Южном, Среднем и Печорском Приуралье, а также в Печорском угольном бассейне (см. раздел «Материал»). В коллекции, помимо отдельных перьев последнего порядка и в различной степени сохранившихся дваждыперистых вайй (перьев предпоследнего порядка), имеются и части триждыперистых вайй, позволяющие утверждать, что листья этого вида были по меньшей мере триждыперистыми. Об этом же говорят описанные ранее М.Д. Залесским и Е.Ф. Чирковой листья *Pecopteris anthriscifolia* из пермских отложений Печорского угольного бассейна [Залесский, Чиркова, 1938]. Триждыперистая конструкция листьев *Pecopteris anthriscifolia* из пермских отложений Кузбасса была отмечена М.Ф. Нейбург [1948]. Среди изображенных позднее Л.А. Фефиловой листьев этого вида из пермских отложений Печорского бассейна нет триждыперистых вайй, однако триждыперистая конструкция листьев *Pecopteris anthriscifolia* указана в описании и введена в диагноз в качестве одного из диагностических признаков [Фефилова, 1973, с. 66].

Рахисы перьев предпоследнего порядка хорошо развиты, с пологим слабовыраженным продольным адаксиальным желобком. Иногда рахисы перьев предпоследнего порядка могут нести лимб — узкую полоску окаймления, но обычно рахис перьев предпоследнего порядка голый.

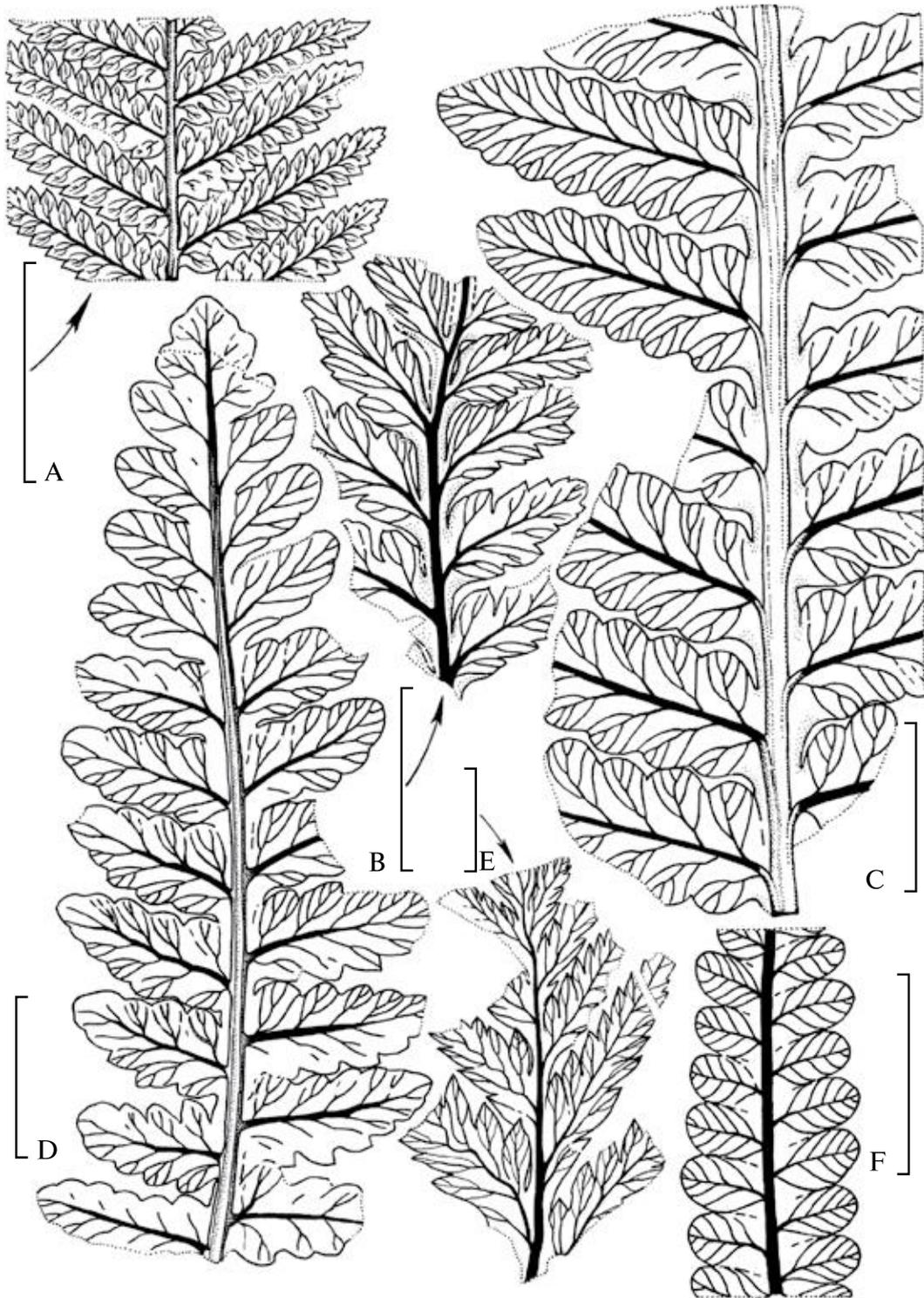


Рис. 25. Папоротники; морфологическая группа пекоптерид; обобщенная морфология стерильных листьев (см. Табл. XVII, XXI, XXII)

A — *Pecopteris tchekardensis* Vlad.; B — *Ovopteris* sp.; C — *Pecopteris helenaeanae* Zalessky; D — *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky; E — *Pecopteris synica* Zalessky; F — *Pecopteris uralica* Zalessky. Местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см

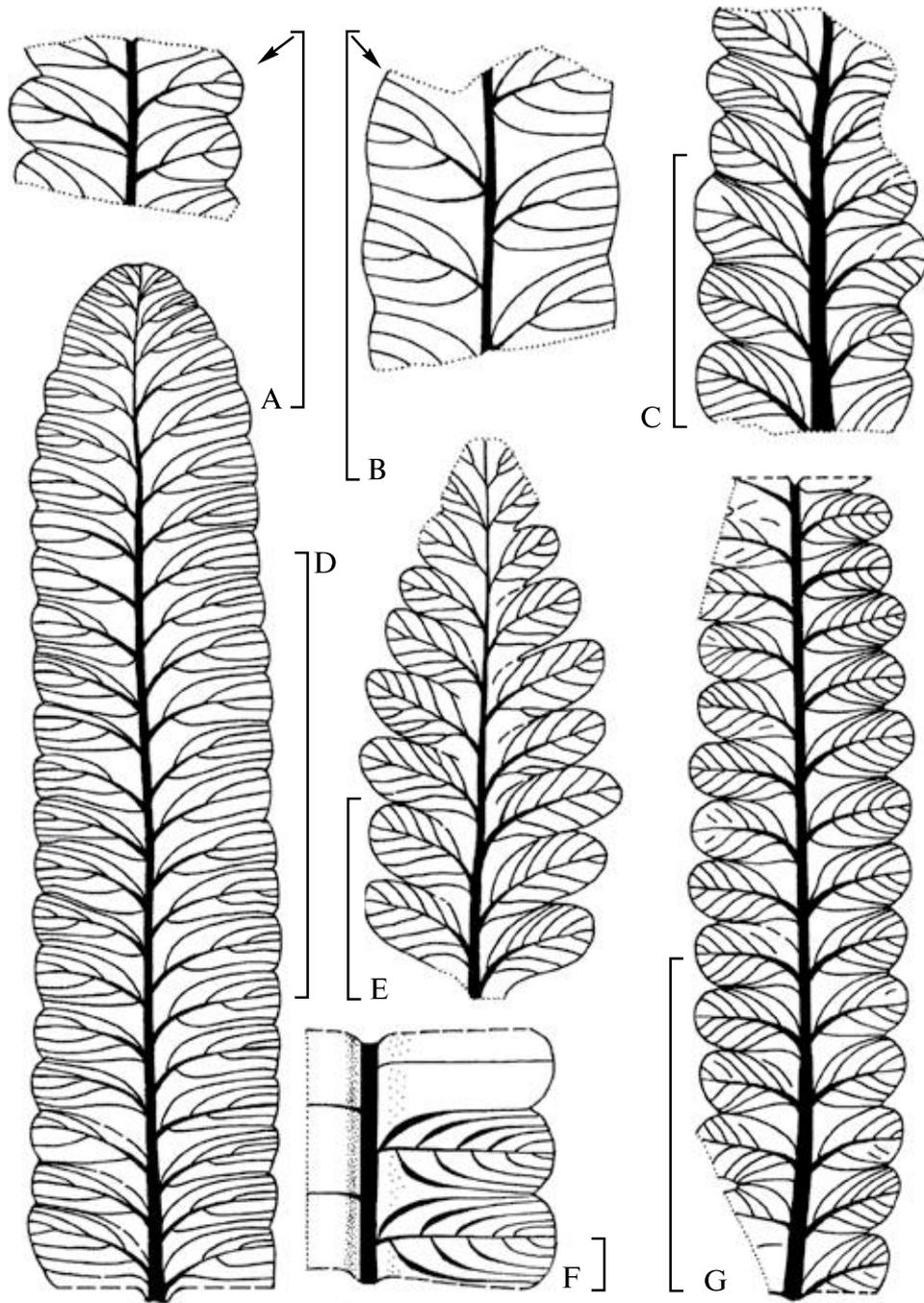


Рис. 26. Папоротники группы «*Pectopteris unita*» Brongniart

A — *Pectopteris unita* Brongniart (по [Brongniart, 1828, Plate 116 (CXVI), Fig. 1, A]), нижняя пермь, ротлигенд, Саарбрюкен, Германия; B — *P. longifolia* Brongniart (по [Brongniart, 1828, Plate 83, Fig. 2, A]), нижняя пермь, ротлигенд, Саарбрюкен, Германия; C — *Pectopteris (Ptychocarpus) unita* Brongniart (по [Сикстель и др., 1975, Табл. XXVIII, фиг. 8]), верхний карбон, гжельский ярус, Южная Фергана, урочище Акчагак; D — *Diplazites longifolius* (Brongniart) Goerpert (по [Castro, 2005, Lam. 25, fig. 6]), верхний карбон, стефаний, Испания; E — *Pectopteris uralica* Zalesky (по [Zalesky, 1939b, fig. 9]), Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Катущка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита; F — *Diplazites emarginatus* Goerpert (по [Stur, 1883, fig. 28]), нижняя пермь, Веттин, Саксония-Анхальт, Германия; G — *Pectopteris (Scoleopteris?) unita* Brongniart (по [Wagner et al., 1983, Plate 43, fig. 2]), верхний карбон, Испания. Длина масштабной линейки — 1 см (A–F), 2 мм (F)

Наиболее полно сохранившееся перо предпоследнего порядка (в коллекции автора) имеет длину 19 см при ширине 6 см, однако, судя по имеющимся фрагментам, перья предпоследнего порядка этого вида папоротников могли достигать и существенно более крупных размеров. Размер самой вайи, имевшей триждыперистую конструкцию, мог превышать 50–60 см в длину. Пропорции перьев предпоследнего порядка могли несколько варьировать, по всей видимости, в зависимости от положения, которое перо занимало на рахисе вайи. У многих современных папоротников (например, у *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken) базальные перья предпоследнего порядка имеют более широкие пропорции по сравнению с приапикальными.

К рахису перьев предпоследнего порядка под углом 65–70° в очередном порядке прикрепляются рахисы перьев последнего порядка, которые обычно заметно изгибаются в направлении верхушки пера предпоследнего порядка. Ширина рахиса перьев последнего порядка обычно меньше ширины рахиса пера предпоследнего порядка в четыре раза. Максимальная наблюдаемая ширина рахиса пера последнего порядка составляет 1,5 мм. Рахисы перьев последнего порядка всегда несут хорошо развитое окрыление, особенно отчетливо наблюдаемое на экземплярах с относительно широко расставленными перышками. Ширина каймы окрыления обычно равна ширине рахиса пера последнего порядка; таким образом, при ширине рахиса в 1 мм ширина рахиса вместе с каймой окрыления составляет 3 мм (лимб по 1 мм с каждой стороны рахиса). Длина развитых перьев последнего порядка обычно составляет около 8–10 см при ширине 2–2,5 см.

К рахисам перьев последнего порядка под углом 65–75° в очередном порядке прикрепляются перышки. Перышки пекоптероидные с лопастным краем. Основание базальных перышек может быть слегка пережато так, что эти перышки приближаются по своей морфологии к сфеноптероидным. Размер наиболее развитых и крупных перышек в среднем составляет 8×16 мм. Размер перышек постепенно уменьшается к верхушке пера последнего порядка. В этом же направлении уменьшается и угол прикрепления перышек к рахису. В среднем, на одном развитом пере последнего порядка могут располагаться до 12–14 пар перышек.

Жилкование перистое. От хорошо выраженной средней жилки, идущей до верхушки перышка, обычно слегка ундулирующей, в очеред-

ном порядке отходят боковые жилки. В каждом перышке обычно располагаются четыре-пять пар боковых жилок. Все боковые жилки дихотомизируют, при этом акроскопическая ветвь этой дихотомии ветвится еще один раз. У базальных боковых жилок может дихотомизировать и базископическая ветвь. В каждую лопасть перышка обычно выходят три окончания боковых жилок, среднее из которых выходит непосредственно в верхушку лопасти.

У одного из экземпляров имеющейся выборки благодаря частичной минерализации листовой пластинки удалось изучить эпидермально-кутикулярное строение абаксиальной стороны стерильного листа. Покровные клетки эпидермы вытянуты вдоль средней жилки перышка. Они имеют удлинненно-трапецевидные или удлинненно-полигональные (обычно, гексагональные и гектагональные) очертания. Средний размер покровных клеток равен 40×90 мкм. Устьица простые, непогруженные; побочные клетки немодифицированные. Апертуры устьиц узкие, щелевидные, ориентированы в одном направлении с покровными клетками эпидермы. Замыкающие клетки имеют губовидные утолщения.

К сожалению, в имеющейся коллекции отсутствуют фертильные листья, которые можно было бы со всей определенностью сопоставить со стерильными листьями *Pecopteris anthriscifolia*. Именно поэтому было решено рассматривать этот вид, вслед за М.Д. Залесским, в составе формального рода *Pecopteris*.

Сравнение. Наиболее близок виду *Pecopteris anthriscifolia* другой вид пекоптерид *Pecopteris leptophylla* Bunbury, особенно характерный для нижнепермских флор Западной и Центральной Европы, но также отмечаемый для нижней перми Западной Ангариды (Субангарской экотонной области), в артинских и кунгурских отложениях [Владимирович, 1986; Наугольных, 1998], а также в открытой номенклатуре как *Pecopteris* ex gr. *leptophylla* в казанских отложениях [Игнатъев, Наугольных, 2001; Наугольных, Кулешов, 2005].

Высказывалось мнение о синонимичности видов *Pecopteris anthriscifolia* и *P. leptophylla* (обсуждение см. в [Нейбург, 1948, с. 118]). Если исходить из канонического изображения типовых образцов *Pecopteris leptophylla* [Ribeiro, 1853], репродуцированных в работе [Wagner, Lemos de Sousa, 1983], то основные различия между видами *Pecopteris anthriscifolia* и *P. leptophylla* заключаются в более узких пропорциях перышек у *P. leptophylla*, в их

более сильном срастании краями (обычно не менее, чем на половину длины перышка), а также в менее развитых лопастях и более простом жилковании. В этой связи вызывает сомнения определение папоротника в работе В.П. Владимирович [1986, Табл. 138, фиг. 1], который, вопреки мнению этого автора, должен быть отнесен не к *P. leptophylla*, а к *P. anthriscifolia*.

Замечания. В приуральских пермских флорах особенно часто встречаются листья папоротников, относящихся к виду *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, если найдены только стерильные листья. В том случае, когда встречены листья со спороношениями, их обычно определяют как *Prynadaeopteris anthriscifolia* (Goepfert) Radczenko. Детали строения спороношений *Pecopteris (Prynadaeopteris) anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, необходимые для выяснения точного систематического положения этого папоротника, до сих пор остаются неизвестными. Их изучение — важная задача будущих исследований пермских папоротников Приуралья.

К настоящему времени известно только, что спороношения этого папоротника представляют собой сорусы [Радченко, 1955], внешне несколько напоминающие строение сорусов *Oligocarpia*, рода папоротников, нередко встречающихся в верхнекаменноугольных (стефанских) и нижнепермских (отэнских) отложениях Западной и Центральной Европы [Stur, 1883; Grauvogel-Stamm, Doubinger, 1975; Wagner, Lemos de Sousa, 1983; Barthel, Rösler, 1995; Pšenička, Bek, 2001; Barthel, 2005], Северной Америки [Zodrow, McCandlish, 1982], Китая [Wang et al., 1999; Wang, Wu, 1999] и Южной Америки [Cesari et al., 1998].

Остатки олигокарпий особенно характерны для тех районов, где в конце палеозоя существовала низкоширотная теплолюбивая растительность, охарактеризованная флорами евразийского типа. Род *Oligocarpia* является достаточно типичным представителем лептоспорангиатных глейхениевых папоротников (семейство Gleicheniaceae). Если сходство *Prynadaeopteris anthriscifolia* с некоторыми видами *Oligocarpia* не вызвано конвергенцией, то можно предположить, что *P. anthriscifolia* (вместе с другими представителями рода *Prynadaeopteris*) близок семейству глейхениевых и, таким образом, относится к лептоспорангиатным папоротникам.

Материал. 15 экземпляров, представленных изолированными перышками и фрагментами перьев последнего и предпоследнего порядка, а также одним целым пером предпоследнего порядка и фрагментом триждыперистой вайи.

Распространение. Пермские отложения Ангариды и Субангарского экотонного пояса; артинский, кунгурский, уфимский и казанский ярусы Приуралья, Печорского угольного бассейна, Сибири, Монголии и, возможно, Северного Китая.

Pecopteris helenaeana Zalessky, 1934

Табл. XXII, фиг. 2; рис. 25, С

Синонимика: см. [Фефилова, 1973, с. 77–78].

Голотип. В протологе указан не был.

Лектотип. Изображен М.Д. Залесским [Залесский, Чиркова, 1938, с. 25, рис. 29]; Печорский угольный бассейн, Воркутинские рудники; средняя пермь, уфимский ярус.

Описание. Вайя дваждыперистая, возможно, может развиваться до триждыперистой. Перышки пекоптероидные, относительно крупные, до 2 см в длину и до 0,8 см в ширину, с закругленной верхушкой. Средняя жилка перышек хорошо развита, проходит почти по всей длине перышка, но бифуркирует, не доходя до верхушки перышка. Боковые жилки перышек сначала дихотомируют один раз, затем акроскопическая ветвь дихотомирует еще один раз. В базальных перышках хорошо развитых перьев последнего порядка базископическая ветвь второй дихотомии боковой жилки может дихотомировать еще один раз.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь, уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Приуралье.

Pecopteris synica Zalessky, 1934

Табл. XXI, фиг. 6; рис. 25, Е

Синонимика: см. [Фефилова, 1973, с. 92].

Голотип. В протологе указан не был.

Неотип. Коми филиал РАН, г. Сыктывкар, № 301/44 (23-2/1), Печорское Приуралье, р. Щугор, обн. 23; средняя и верхняя пермь.

Описание. Вайя дваждыперистая, возможно, триждыперистая. Перышки пекоптероидные, субтреугольных или даже ланцетовидных очертаний, с мелкими острыми лопастями по краю и приостренной верхушкой. Средний размер перышка варьирует от 7 до 10 мм в длину при ширине 4–5 мм. Рахис вайи, так же, как и рахисы перьев последнего порядка, может ундулировать.

Жилкование перистое. Средняя жилка тонкая, но отчетливая, доходит до верхушки перышка. Боковые жилки простые или однократно дихотомирующие.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь, уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Приуралье.

Pecopteris tchekardensis Vladimirovich, 1986

Табл. XXII, фиг. 1; рис. 25, А

Синонимика: *Pecopteris tchekardensis* Vladimirovich: Владимирович, 1985, табл. V, фиг. 2–3, табл. VI, фиг. 1–3 (изображения без описания).

Pecopteris tchekardensis Vladimirovich: Владимирович, 1986, с. 34, табл. 139, фиг. 6.

Голотип. ЦНИГРмузей № 3/122330, Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Мелкоперышковый представитель пекоптерид с длиной перышек, обычно не превышающей 5 мм при максимальной ширине 3 мм. Вайя триждыперистая. Перышки пекоптероидные, субтреугольных очертаний, с приостренной верхушкой. На хорошо развитых перышках присутствуют краевые лопасти. Перья последнего порядка имеют субпараллельные очертания и располагаются очень близко друг к другу, почти вплиты, в отличие от других пекоптерид из пермских отложений Приуралья. Жилкование перистое. Тонкая средняя жилка доходит до верхушки перышка. Боковые жилки простые, реже — однократно дихотомирующие.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Sphenopteris* Brongniart, 1822

Sphenopteris sp.

Табл. XXI, фиг. 2

Описание. Строение вайи неизвестно. Перышки сфеноптероидные, субтреугольных или ланцетовидных очертаний, с отчетливыми боковыми лопастями. Длина перышек обычно не превышает 1,5 см при ширине 0,9 мм. Основание перышек клиновидно оттянуто. Средняя жилка

хорошо развита, доходит до верхушки перышка. Боковые жилки простые или однократно дихотомирующие. Окончания боковых жилок выходят в краевые лопасти перышка.

Замечания. В пермских отложениях Приуралья нередко встречаются фрагментарные остатки сфеноптерид, обычно представленные изолированными перышками или небольшими фрагментами перьев последнего порядка, которые условно можно отнести к роду *Sphenopteris* Brongniart, поскольку перышки у этой категории остатков имеют отчетливо клиновидное основание. Видовая принадлежность этих остатков по-прежнему остается неопределенной. Возможно, в перспективе их следует описать в качестве нового вида.

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы Среднего и Южного Приуралья.

Род *Ovopteris* Potonie, 1893

Ovopteris sp.

Табл. XVII, фиг. 4; рис. 25, В

Описание. Как и в случае с листьями *Sphenopteris* sp., листья, отнесенные здесь и в предыдущих работах автора [Наугольных, 1998, Табл. VII, фиг. 2, 7; 2007] к *Ovopteris* sp., представлены, преимущественно, изолированными перышками, реже — небольшими фрагментами перьев последнего порядка. Перышки овальных очертаний, с клиновидно суживающимся основанием, остающимся, тем не менее, слишком широким для отнесения этих листьев к роду *Sphenopteris*. Перышки довольно крупные. Их средние размеры варьируют от 1,5 до 1,8 см в длину при ширине 0,8–1 см. Края перышек лопастные. Каждое перышко несет до трех-четырёх пар лопастей. Средняя жилка отчетливая, хорошо развитая, изгибающаяся в направлении верхушки пера или ундулирующая. Боковые жилки простые или однократно дихотомирующие. Их окончания выходят в верхушки краевых лопастей.

Замечания. К роду *Ovopteris* Potonie относятся стерильные листья папоротников переходного морфологического типа от рода *Pecopteris* к роду *Sphenopteris*, совмещающего признаки обоих этих родов. Очертания перышек этого формального рода обычно овальные, что и послужило основой для родового названия.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего и Южного Приуралья.

Отдел Noeggerathiophyta Zimmermann, 1959

Репродуктивные органы неггератиевых. Общие замечания

Рис. 27, рис. 28, рис. 29

Из нижнепермских флор Приуралья М.Д. Залесский описал роды *Craspedosperma* Zalessky, 1937b и *Thysanosperma* Zalessky, 1937b.

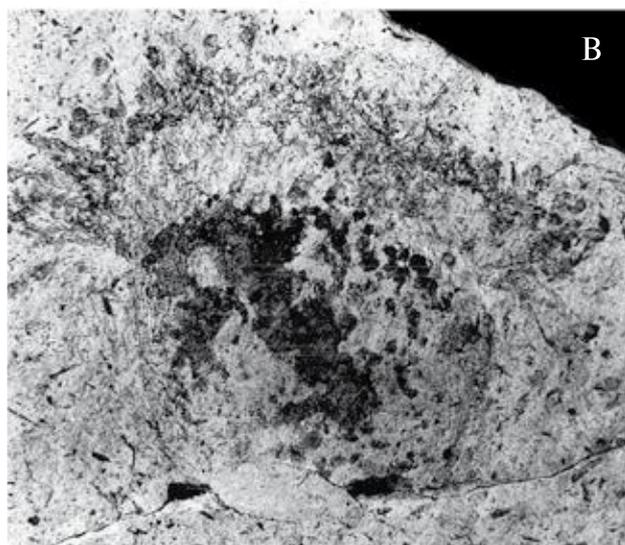


Рис. 27. Предполагаемый спорофилл неггератиофита, экз. ГИН № 3773(11)/368a(93)

А — графическая дешифровка фотографии, изображенной на фиг. В. Местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см

Эти роды интерпретировались как семена голосеменных ближе неустановленного систематического положения. Отличительной особенностью этих родов является наличие «хохолка» из длинных и узких выростов. Позднее к родам этой группы был добавлен род *Hirsutospermum* Naugolnykh, описанный автором [Наугольных, 2008в].

Принадлежность рода *Hirsutospermum* семенам голосеменных, пусть даже и очень своеобразных, особых сомнений не вызывает. В отношении же морфологической природы родов *Craspedosperma* и *Thysanosperma* сохраняется много вопросов, несмотря на то, что в составе первого рода мной выделен еще один вид — *Craspedosperma filiferum* Naugolnykh, традиционно интерпретированный как изолированные семена с хохолком.

В имеющейся коллекции имеется несколько остатков, внешне сходных с родом *Craspedosperma*, но которые я сейчас склонен интерпретировать как спорофиллы неггератиофитов (см. рис. 27–29). Монографическому описанию этих остатков планируется посвятить специальную работу.

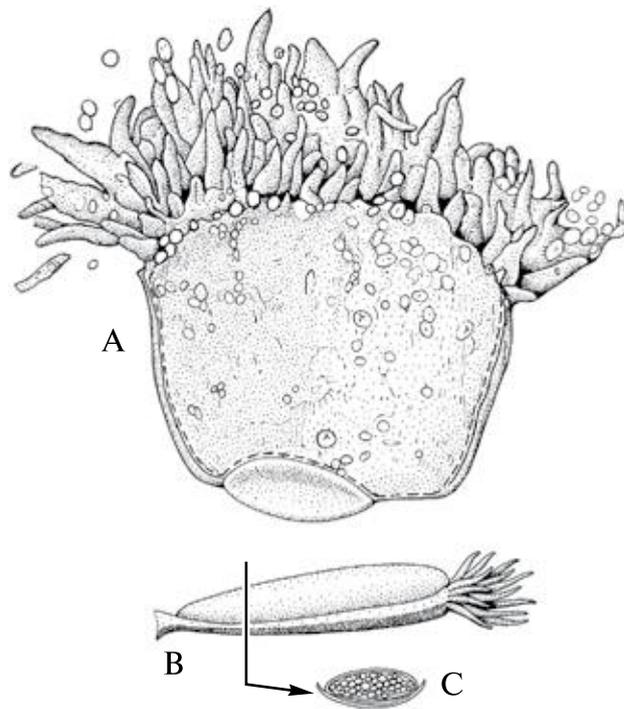


Рис. 28. Реконструкция спорофилла, изображенного на рис. 27

А — строение спорофилла, фронтальный вид; В — вид сбоку; С — схематичное поперечное сечение

Семенные

Голосеменные (Gymnospermae)

Отдел Pteridospermatophyta (= Lyginopteridophyta)

Класс Lyginopteridopsida

Порядок Lyginopteridales

Репродуктивные и вегетативные органы лигиноптеридиевых.

Общие замечания

Рис. 30

В составе нижнепермских флор Приуралья были обнаружены перистые листья, определенные как *Eusphenopteris* aff. *neuropteroides* (Boulay) Novik [Наугольных, 2007, с. 128–129]. Этот вид с уверенностью относится к порядку лигиноптеридиевых (Lyginopteridales), широко представленных в каменноугольных флорах Евразийской флористической области (см., например [Wagner, 2001]; информация о листьях *Eusphenopteris* — на с. 59–60).



Рис. 30. Лигиноптеридиевые птеридоспермы, семейство Lyginopteridaceae, порядок Lyginopteridales, класс Pteridospermopsida; кунгурский ярус, Среднее Приуралье (А, В, D, E) и близкие формы из верхнекаменноугольных отложений Евразии (С, F)

А — строение ископаемого остатка семенной купулы; В — предполагаемая реконструкция купулы, изображенной на А; С — строение листа *Eusphenopteris neuropteroides* (Boulay) Novik (по [van Amerom, 1975]; из [Cleal, Thomas, 1994], с изменениями); D — строение листа *Eusphenopteris* aff. *neuropteroides* (Boulay) Novik; на перышке справа внизу видны гидатоды; E — предполагаемое внутреннее строение купулы лигиноптеридиевого птеридосперма из нижней перми Приуралья; стрелками показано направление движения пыльцы при оплодотворении семязачатка; сам семязачаток отмечен косой штриховкой; F — *Eusphenopteris obtusiloba* (Brongniart) Novik (по [van Amerom, 1975]; из [Cleal, Thomas, 1994], с изменениями); А, В, D, E — местонахождение Чекарда-1, нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 мм (А, В, E), 10 мм (С, D, F)

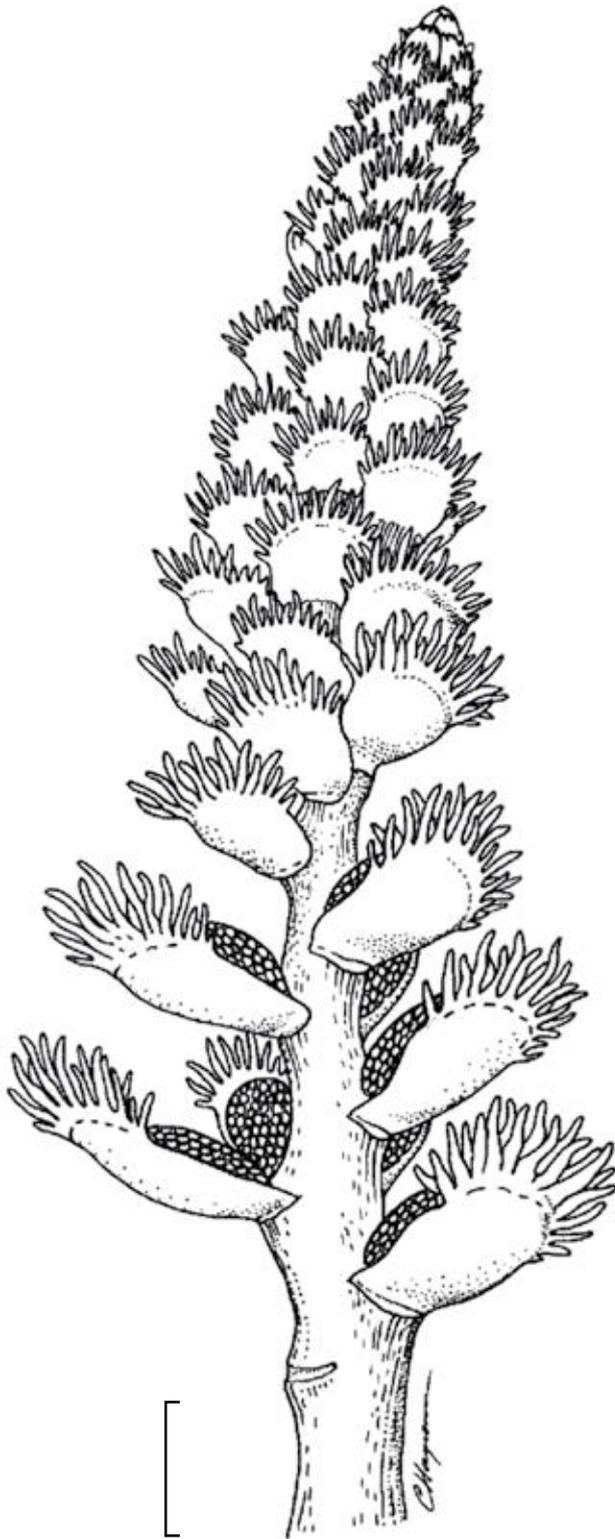
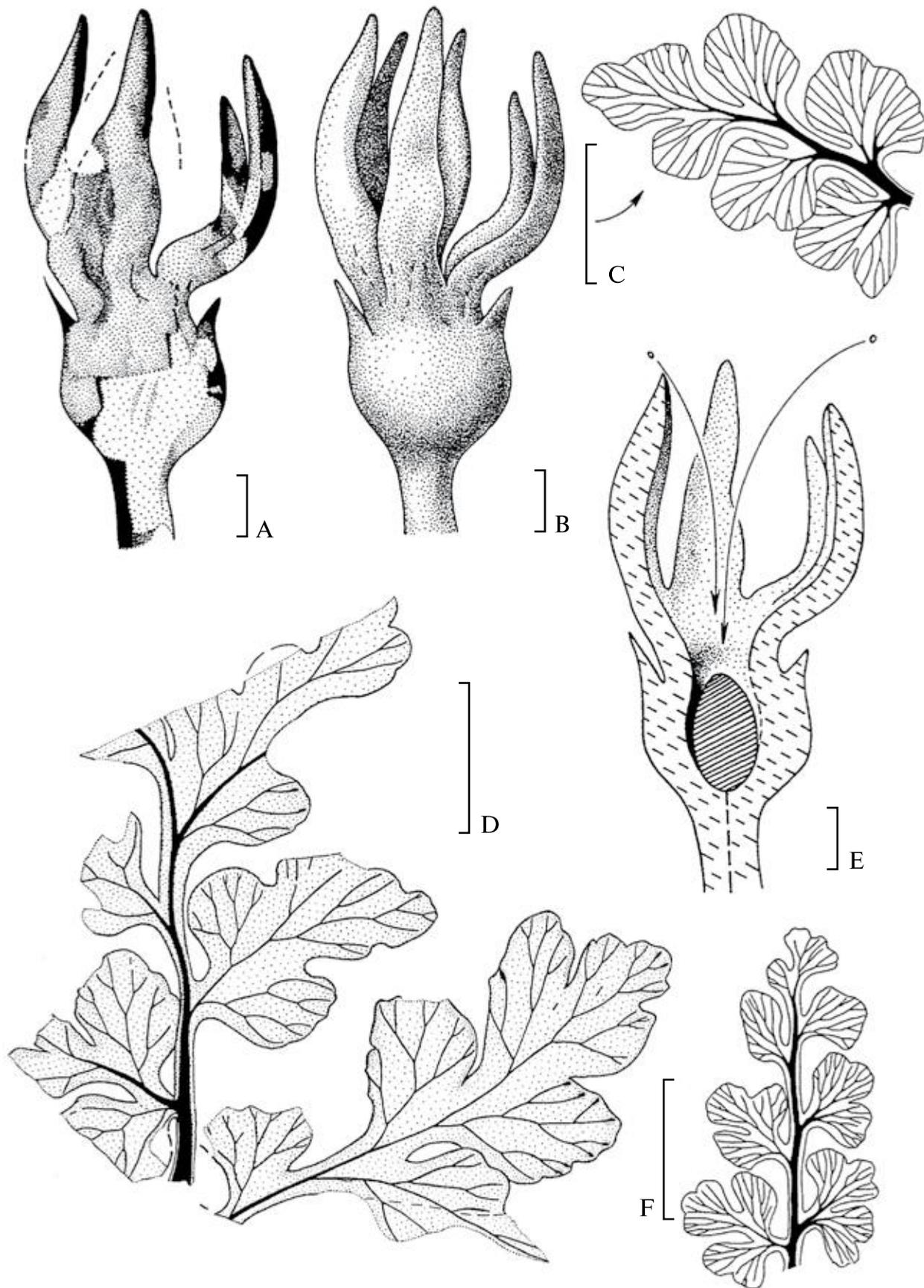


Рис. 29. Реконструкция побега негератиофита
Ранняя пермь, Приуралье. Длина масштабной линейки — 1 см



Совместно с листьями в местонахождении Чекарда-1 был обнаружен семязачаток, располагавшийся в купуле с хорошо выраженными апикальными выростами в виде лопастей (см. здесь рис. 30, А, В, Е; фото опубликовано в [Наугольных, 2007, рис. 54, В]).

Пока имеющихся материалов по купулам кунгурских лигиноптеридиевых недостаточно для полноценного описания их в качестве нового таксона. Ниже приведена общая характеристика купулы, найденной в Чекарде-1.

Купула относительно небольшого размера. Длина (вместе с терминальными лопастями) — 9 мм, ширина вместилища семязачатка — 3 мм, ширина апикальной части, рассеченной на лопасти, — 4 мм. В основании купулы находится короткая, но хорошо обособленная ножка. Апикальная часть купулы несет шесть лопастей с оттянутыми верхушками. В средней части купулы располагается поперечный пережим, коррелирующий с верхним краем камеры, в которой при жизни растения формировался семязачаток. Ниже пережима присутствуют мелкие одиночные шиповидные выросты.

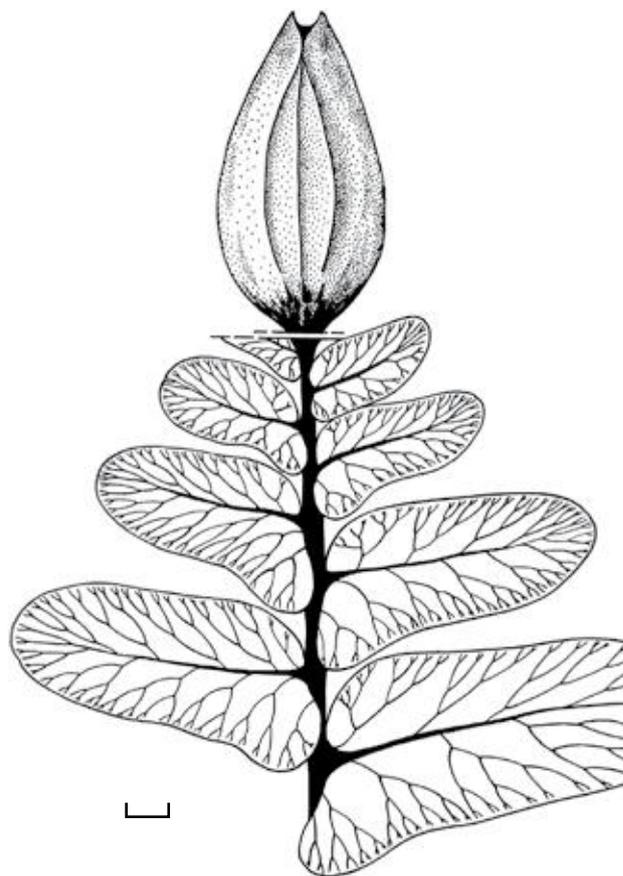


Рис. 31. *Demetrocarpus limbatus* Naugolnykh, семязачаток и его предполагаемое положение на фертильной вайе с перышками типа *Neuropteris* Brongniart. Представитель тригонокарповых (= медуллозовых) птеридоспермов, семейство Trigonocarpaceae s.l. (= Medullosaceae), порядок Trigonocarpales (= Medullosales), класс Pteridospermopsida

Реконструкция создана на основе образцов из местонахождения Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 2 мм

Порядок
Medullosales Havlena, 1961
(= **Trigonocarpales S.Meyen**)

Семейство
Neuropteridaceae Goepfert, 1842

Род *Demetrocarpus* Naugolnykh, 1997

Demetrocarpus limbatus Naugolnykh,
1997

Рис. 31

Синонимика: *Trigonocarpus* sp.: Владимирович, 1985, табл. IX, фиг. 17–18.

Demetrocarpus limbatus Naugolnykh: Наугольных, 1997, с. 83–85; рис. 1, е, ж, рис. 1, л–п, рис. 2, а–в; 1998, с. 63, рис. 23, А, Е, F; рис. 24, А–Е; 2007, Табл. LVIII, фиг. 2, 3.

Голотип. ГИН № 3737/161; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена средних размеров, до 1 см в длину при ширине 0,6–0,7 см, эллиптической формы, с приостренной микропилярной частью, округлым или слабовыемчатым основанием, уплощенные. Каждая сторона семени несет три отчетливых продольных ребра, очевидно связанных с васкуляризацией покровов семени.

Замечания. Совместно с семенами встречаются редкие изолированные перышки, сходные с формальным родом *Neuropteris* sp., возможно принадлежавшие тому же материнскому растению.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Класс
Peltaspermopsida Cronquist, 1981

Порядок
Peltaspermales Taylor, 1981

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

Род *Gracilopteris* Kerp,
Naugolnykh et Haubold, 1991

Gracilopteris lonchophylloides Naugolnykh,
1998

Табл. XXIII, фиг. 2–4, табл. XXVIII, фиг. 6;
рис. 32, В–D

Синонимика: *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 102–104, Табл. XV, фиг. 1, 3, 4, Табл. XVII, фиг. 2, рис. 61, А–С; 2007, Табл. XXXI, фиг. 4.

Mauerites gracilis Zalessky: Наугольных, 2007, Табл. XXXIII, фиг. 5.

Голотип. ГИН № 3773(110)/303(91), изображен в [Наугольных, 1998, Табл. XV, фиг. 3; рис. 61, В, С]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Вайи от дваждыперистых до триждыперистых.

Промежуточные (интеркалирующие) перышки идентичны обычным перышкам, расположенным на рахисах перьев последнего порядка. Перышки, сфеноптероидные, ланцетовидные, прикрепляются к рахису под углом 45–50°. Край перышек рассечены на линейные сегменты (лопасти).

Жилкование веерообразное. В каждый сегмент входит одна жилка.

Замечания. Поскольку репродуктивные органы, принадлежавшие растениям с листьями *Gracilopteris* и *Sylvia*, пока не известны, эти роды отнесены к семейству Peltaspermaceae с некоторой долей условности.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Sylvia* Zalessky, 1937

Sylvia striata Zalessky, 1937

Рис. 32, E

Синонимика: *Sylvia striata* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 66–67, fig. 28.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, fig. 28]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Листья простоперистые, однако не исключено, что при жизни растения они могли формировать сложноперистую конструкцию. Рахис листа несет тонкую, но отчетливую кайму окрыления. Перышки сфеноптероидные, ромбической или ланцетовидной формы. Средняя жилка очень слабо развита или может отсутствовать. В последнем случае жилкование становится веерообразным. Боковые жилки тонкие, многочисленные, от простых до дихотомизирующих.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Permocallipteris* Naugolnykh,
2014

Permocallipteris artipinnata
(Zalessky, 1937) Naugolnykh, 2014

Табл. XXIII, фиг. 1, Табл. XXIV, фиг. 1–8,
Табл. XXV, фиг. 1, 3–6; рис. 32, А

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 97].

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, fig. 21]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды, местонахождение Крутая Катюшка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Вайя дваждыперистая, реже триждыперистая. Рахис вайи несет интеркалирующие перышки, идентичные обычным перышкам, расположенным на перьях последнего порядка. Перышки удлиненные, ланцетовидные, с приостренной верхушкой. Угол прикрепления перышек к рахисам перьев последнего порядка острый; он варьирует в интервале от 30 до 70°.

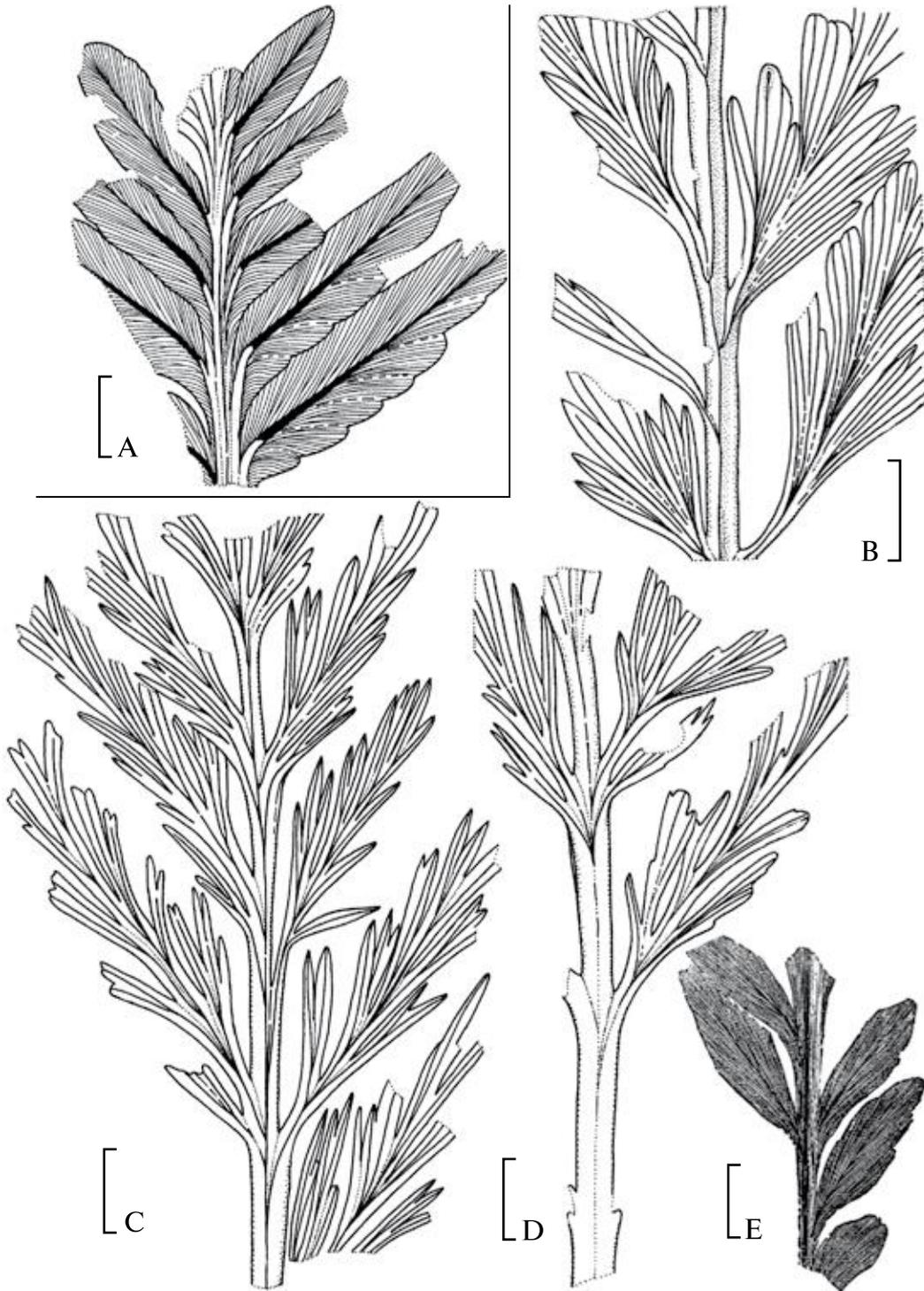


Рис. 32. Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство Peltaspermaceae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

A — *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, средняя часть пера последнего порядка с длинными ланцетовидными перышками, жилкование перистое с боковыми жилками, отходящими от средней под относительно острым углом, экз. ГИН № 4856/501a; B–D — *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, фрагменты триждыперистых листьев с линейноланцетными лопастями сегментов последнего порядка: B — экз. ГИН № 4856/498, C — экз. ГИН б/н, D — экз. ГИН № 3737/238; E — *Sylvia striata* Zalessky, фрагмент пера последнего порядка (по [Zalessky, 1937b, fig. 28]). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (A, C–E), слой 7 (B); нижняя пермь, кунгурский ярус (для фиг. E слой указан предположительно). Длина масштабной линейки — 1 см

Жилкование перистое. Средняя жилка тонкая, слабо выраженная, обычно не превышает по длине $\frac{1}{3}$ длины перышка. Боковые жилки многочисленные, тонкие, прямые, простые или однократно дихотомирующие. Боковые жилки отходят от средней жилки под острым углом от 30 до 60°.

Абаксиальная (функционально нижняя) эпидерма тонкая, с многочисленными устьицами. Трихомные образования не обнаружены. Адаксиальная (функционально верхняя) эпидерма более толстая, устьица на ней не обнаружены. Покровные клетки эпидермы формируют отчетливые костальные или интеркостальные ряды.

Замечания. К сожалению, автор не имел возможности обнаружить фотографию образца *Permocallipteris artipinnata*, с которого были получены препараты кутиулы, изученные с применением как оптического, так и электронного сканирующего микроскопа [Наугольных, 2007]. Это досадное упущение явилось следствием того, что по ряду причин доступ к моей коллекции оригиналов, хранящейся в комнате 339 Геологического института РАН, был для меня затруднен. Архивное изображение этого экземпляра, по моим сведениям, по-прежнему хранящегося в ГИН РАН, вместе с фотографиями других экземпляров, отнесенных к этому виду, приведено в настоящей работе на Табл. XXIV, фиг. 4.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего и Южного Приуралья. Экземпляры, относимые ранее к этому виду из местонахождений уфимского и казанского ярусов Приуралья и Прикамья, скорее всего, принадлежат другому виду, близкому «*Sphenopteris erosa*» Morris.

Permocallipteris retensoria
(Zalessky, 1939) Naugolnykh, 2014

Табл. XXVI, фиг. 1–4, Табл. XXVII, фиг. 1–4,
Табл. XXVIII, фиг. 1–5; рис. 33, В–Е

Синонимика: *Callipteris retensoria* Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 342, fig. 16.

Callipteris bella Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 339–340, fig. 12; Владимирович, 1986, Табл. 140, фиг. 5, 6.

Callipteris pubescens Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 340–341, fig. 13, 14; Владимирович, 1986, Табл. 141, фиг. 3.

Callipteris cuspidata Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 341–342, fig. 15.

Callipteris bardensis Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 342–343, fig. 17–18; Владимирович, 1986, Табл. 141, фиг. 1.

Callipteris patula Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 343, fig. 19–20.

Callipteris plumosa Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 344, fig. 21.

Callipteris angustata Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 345, fig. 12; Владимирович, 1986, Табл. 141, фиг. 5.

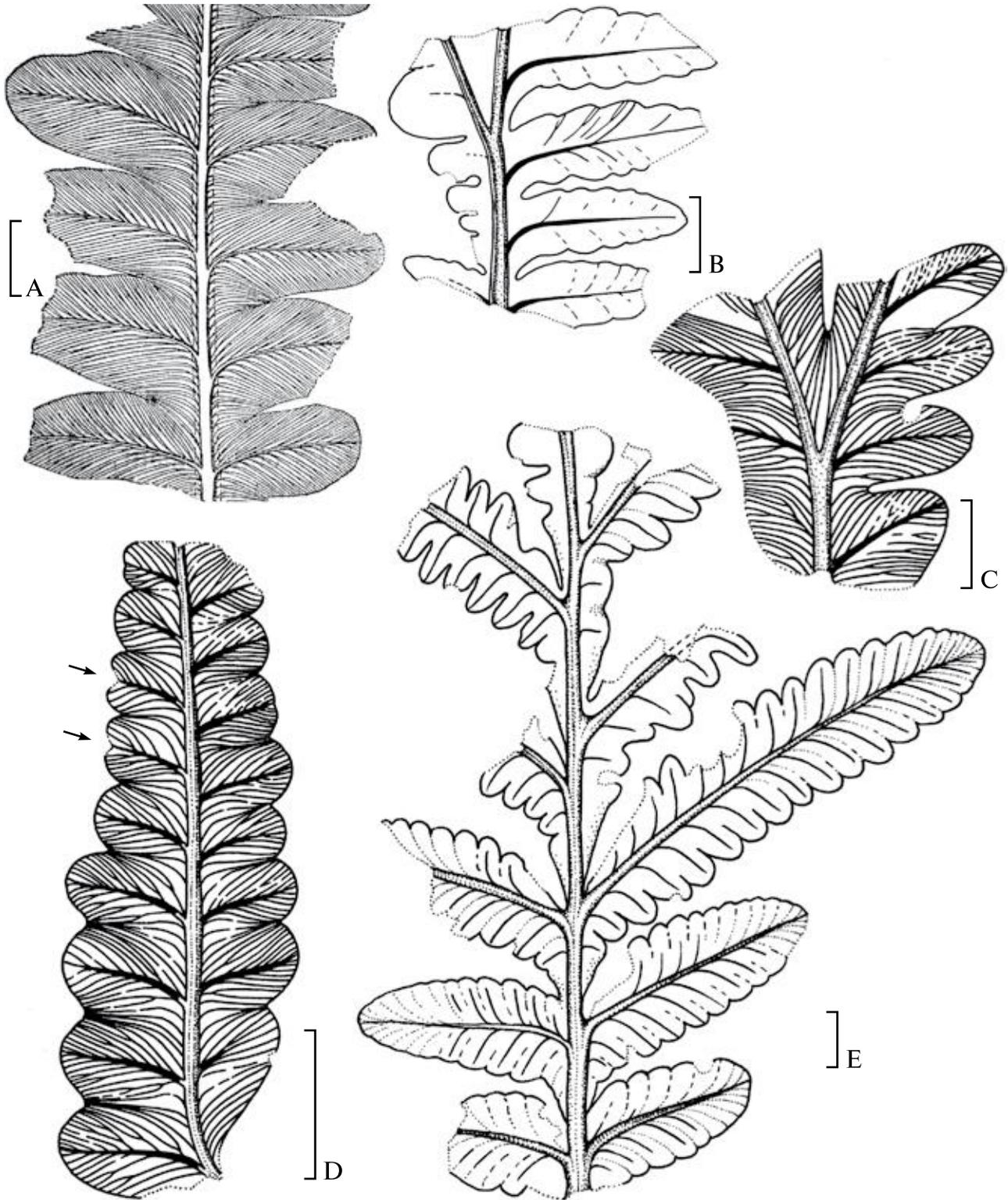
Rhachiphyllum retensorium (Zalessky) Naugolnykh: Наугольных, 1991, с. 45–47, рис. 3; 1992а, с. 31–34, Табл. I, фиг. 2, 3, Табл. IV, фиг. 1–3, 7–8, Табл. V, фиг. 1–6, Табл. VI, фиг. 1–5, рис. 11–13; 1993, Табл. II, фиг. 4; Naugolnykh, 1992, Fig. 1, A–I; 2009, Plate I, C.

Peltaspermum retensorium (Zalessky) Naugolnykh et Kerp: Naugolnykh, Kerp, 1996, p. 41–59, Plate I, figs. 1–10, Plate II, figs. 1, 4, Plate III, figs. 1–9, Plate IV, figs. 1–8, Plate V, figs. 1–11,; Text-Figs. 3–6, A–C.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, p. 342, fig. 16]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Вайи от дваждыперистых до триждыперистых. Ювенильные слаборазвитые вайи могут иметь простоперистую конструкцию. Слаборазвитые перья последнего порядка ювенильных вайи могут напоминать длинные апикальные перышки развитых вайи, но такие перья с зачаточными перышками всегда имеют уникальное жилкование и волнистый или городчатый край. Каждый «городок» края соответствует одному зачаточному перышку. Верхушка хорошо развитых вайи обычно псевдодихотомирует за счет перевершинивания (overtopping) одного из апикальных перьев, иногда до двух или даже трех раз. Верхушка молодых слаборазвитых вайи обычно простая, непарноперистая.

Перышки пекоптероидные, с широко закругленными верхушками. Перышки в базальной части вайи обычно относительно короткие и широкие; перышки приапикальных перьев вайи более вытянутые и узкие. Рахис вайи несет интеркалирующие (промежуточные) перышки, внешне сходные с обычными перышками, расположенными на перьях последнего порядка, но с менее выраженными средними жилками. Как обычные перышки, так и интеркалирующие перышки обычно сливаются своими основаниями, образуя кайму окрыления рахиса. Перышки прикрепляются к рахису под углом от 70 до 90°. Жилкование перистое. Средняя жилка хорошо развита, обычно проходит почти до верхушки перышка. Боковые жилки, от простых до дихотомирующих, отходят от средней жилки под углом от 60 до 80°.



Листья амфистоматные. Функционально верхняя и нижняя эпидермы дифференцированы. Нижняя (абаксиальная) эпидерма относительно тонкая. Она несет многочисленные устьица с сильной проксимальной кутинизацией и много-

численными папиллами. Клеточные стенки очень тонкие. Верхняя (адаксиальная) сторона более толстая; устьица на ней тоже присутствуют, но располагаются только рядом с краем листа. Клеточные стенки толстые. Они разделены



Рис. 33. Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство Peltaspermaeae, порядок Peltaspermiales, класс Peltaspermopsida

А — *Permocallipteris polyneura* (Zalessky) Naugolnykh, средняя часть пера последнего порядка (по [Zalessky, 1937b, p. 51–52, fig. 16]); В–Е — *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh: В, С — апикальные части вай с вильчатой верхушкой (псевдодихотомией или перевершиниванием), D — перо последнего порядка (стрелками отмечены повреждения верхушек двух перышек, возможно, нанесенные насекомыми-фитофагами), Е — представительный фрагмент крупной, хорошо развитой вайи, коллекция Суксунского краеведческого музея, Пермский край. Местонахождения: Крутая Катюшка-1 (А); Чекарда-1, слой 10 (В–D); Суксун (Е). Длина масштабной линейки — 1 см

поперечными пережимами на отдельные сегменты («четковидная», похожая на четки, форма клеточных стенок). В мезофилле присутствуют смоляные тельца округлой или овальной формы.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Permocallipteris polyneura
(Zalessky, 1937) Naugolnykh, 2014

Рис. 33, А

Синонимика: *Callipteris polyneura* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 51–52, fig. 16; Владимирович, 1986, Табл. 140, фиг. 4.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, p. 51, fig. 16]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды, местонахождение Крутая Катюшка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Вайи по меньшей мере дваждыперистые. Перышки крупные, до 3 см в длину при ширине около 1 см. Жилкование перистое. Средняя жилка толстая, хорошо выраженная, доходит до верхушки перышка. Боковые жилки дихотомируют от одного до трех раз.

Сравнение и замечания. *Permocallipteris polyneura* отличается от морфологически близкого вида *Permocallipteris retensoria* существенно более крупными размерами перышек и более густым жилкованием. Простые боковые жилки, обычные для *Permocallipteris retensoria*, у *Permocallipteris polyneura* встречаются исключительно редко. Возможно, смена вида *Permocallipteris polyneura*, в основном характерного для нижней части кунгурского яруса (лекская свита), на вид *Permocallipteris retensoria*, характеризующийся в целом более мелкими перышками и редким жилкованием, отражает постепенную аридизацию климата, усиливавшуюся к границе кунгурского и уфимского веков.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Permocallipteris helenaeanae
(Zalessky, 1939) Naugolnykh, 2014

Рис. 34, А–D

Синонимика: *Callipteris helenaeanae* Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 338–339.

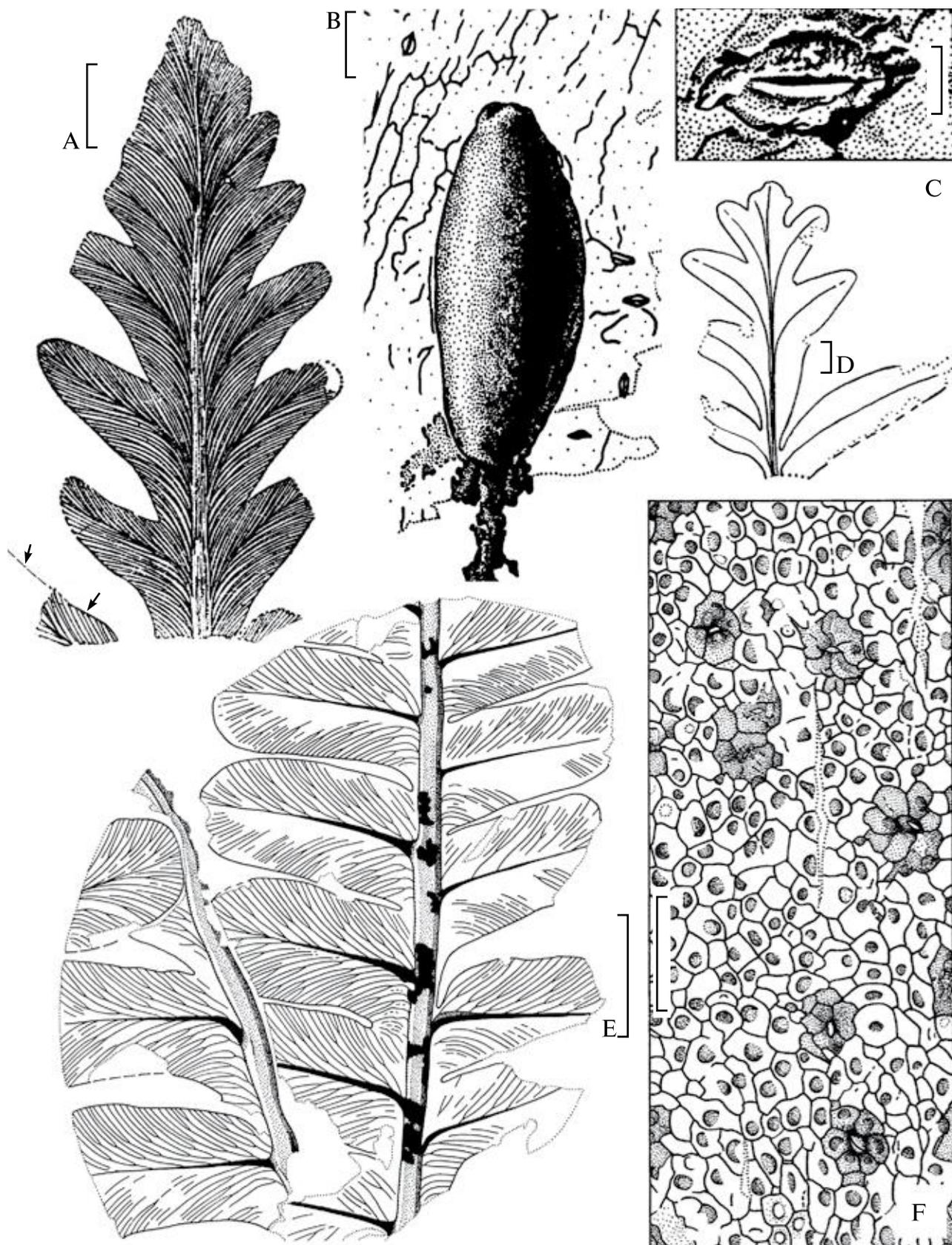
Rhachiphyllum (?) sp. SVN-1: Наугольных, 1998, с. 101–102, рис. 60, А–Е; 2007, Табл. XVII, фиг. 1–5.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, p. 338, fig. 11]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Юлаево; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Листья перистые (сложноперистые?) с очень широкими перьями последнего порядка. Перышки длинные, ланцетовидные, в апикальной части пера последнего порядка образующие терминальную пластинку ромбических или субтреугольных очертаний. Жилкование перистое. Жилки отчетливые, но очень тонкие, сильно избегающие. Кутикула тонкая; клеточные стенки заметны очень слабо. Устьица непогруженные, с губовидными утолщениями на замыкающих клетках и «бабочковидной» кутинизацией полярных клеток. В мезофилле имеются крупные секреторные (смоляные) тельца сферической или эллипсоидальной формы, иногда с подводящими секреторными каналами.

Сравнение и замечания. Особенностью строения этого вида являются очень длинные перышки, обычно изогнутые в направлении верхушки пера последнего порядка, и хорошо развитая терминальная субромбическая пластинка с уникальным жилкованием, образованная коалесцентно слившимися апикальными перышками.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.



Род *Peltaspermum* Harris, 1937*Peltaspermum petaloides* Naugolnykh,
sp. nov.

Табл. XXIX, фиг. 1–6, Табл. XXX, фиг. 1–8,
Табл. XXXI, фиг. 4–6; рис. 35, А–D, рис. 36, А–F,
рис. 37, А–D, рис. 38, рис. 39, рис. 40, рис. 41,
рис. 42, А–H

Избранная синонимика: *Peltaspermum* sp.: Науголь-
ных, 2007, Табл. XXXVII, фиг. 5, 6.

Peltaspermum (?) sp.: Наугольных, 2007, Табл. XX,
фиг. 1, 2; 2008б, Табл. XI, фиг. 3.

Derivato nominii: от *petalum* (лат.) — лепесток;
по лепестковидной форме краевых лопастей се-
меносного диска.

Голотип. ГИН № 4856/148 и № 4856/148а
(Табл. XXIX, фиг. 6; рис. 35, А–D); Среднее
Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сыл-
вы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; ниж-
няя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт,
кошелевская свита.

Diagnosis. Peltasperms with racemose seed-bear-
ing organs, consisting of radially-symmetrical pel-
toids (stalked seed-bearing discs or = megasporo-
phylls) aggregated into cone-like structure. Discs
large, up to 2,5 cm in diameter. Each peltoid con-
nected to cone axis by well-developed stalk, at-
tached to center or near-margin area of adaxial sur-
face of peltoid. Seed-bearing discs round to ovoid,
often slightly asymmetrical because of near-margin
position of peltoid stalk. Disc margins have well-de-
veloped marginal festoons or even lobes with round
tips. Lobes isometrical to long, well-pronounced.
Each disc has 20–25 radial sectors corresponding to
marginal festoons or lobes. Seed scars are disposed
at base of festoons or lobes, in average distance of
 $\frac{3}{4}$ of disc radius from disc stalk. Seed scars round
to ovoid, with small point-like raphe of conducting
strand in scar center. Small concentric folds around
central depression on abaxial surface of seed-bear-
ing discs.



Рис. 34. Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство Peltaspermeae, порядок Peltaspermiales, класс Pelta-
spermopsida

А–D — *Permocallipteris helenaeanae* (Zalessky) Naugolnykh: А — апикальная часть пера последнего порядка (по [Zalessky, 1939b,
fig. 11]), В — секреторное (смоляное) тело с подводющим каналом, экз. ГИН № 3773(11)/386-1А, С — отдельное устье с гу-
бовидной кутинизацией замыкающих клеток, экз. ГИН № 3773(11)/386-1А, D — макроморфология образца, с которого были
получены препараты кутикулы (см. фиг. В, С, а также кутикулы, изображенные в работе [Наугольных, 2007, Табл. XVII, фиг.
1–3, 5]); Е — *Permocallipteris adzvensis* (Zalessky) Naugolnykh, два апикальных пера последнего порядка, экз. ГИН № 5851/242;
F — *Permocallipteris adzvensis* (Zalessky) Naugolnykh, кутикула функционально нижней (абаксиальной) стороны листа, экз. ГИН
№ 4851/219. Местонахождения: Юлаево (А); Крутая Катужка-1 (В–D); Печорский угольный бассейн, скв. НСК-218, глубина
156,2 м (Е), скв. НСК-210, глубина 158,0 м. Длина масштабной линейки — 1 см (А, D, Е), 100 мкм (В), 10 мкм (С), 50 мкм (F)

Ovules ovoid, with acute apex and round base,
sometimes with limb formed by deformation of mar-
ginal part of sarcotesta. Small resin bodies of fusi-
form or round shape in sarcotesta.

Cuticles of adaxial and abaxial sides of seed-
bearing disc different. Abaxial cuticle thicker, with
rare stomata. Adaxial cuticle thinner, with numer-
ous stomata. Stomata of both leaf sides monocyc-
lic, slightly sunken, with proximal cutinisation of
subsidiary cells. Bases of trichomes occur on lower
(adaxial) surface of peltoid.

Описание. Пельтаспермовые с кистевидны-
ми семеносными органами, состоящими из ради-
ально-симметричных пельтоидов (семеносных
дисков или = мегаспорофиллов, снабженных
ножками), образующих стробилоподобные струк-
туры. Диски крупные, до 2,5 см в диаметре. Каж-
дый пельтоид присоединялся к оси стробила по-
средством хорошо развитой ножки, прикреплен-
ной к центру или ближе к краю адаксиальной
поверхности пельтоида. Семеносные диски от
округлых до овальных, часто слегка асиммет-
ричных за счет близкого к краевому положения
ножки пельтоида. Края диска имеют хорошо раз-
витые краевые фестоны или даже лопасти с окру-
лыми верхушками. Лопасты от изометричных до
удлиненных, хорошо обособленных. Каждый
диск имеет 20–25 радиальных секторов, соответ-
ствующих краевым фестонам или лопастям.
Семенные рубцы располагаются в основании фе-
стонов или лопастей, в среднем на дистанции $\frac{3}{4}$
от длины радиуса, от ножки пельтоида. Семенные
рубцы круглые или овальные, с маленьким то-
чечным рубчиком от выхода проводящих тканей
в центре рубца. Небольшие концентрические
складки расположены вокруг центрального по-
нижения на абаксиальной поверхности семенос-
ного диска.

Семена овальные, с приостренной верхушкой
и округлым основанием, иногда с каймой, обра-
зованной деформацией краевых частей саркоте-
сты. В саркотесте расположены мелкие смоляные
тельца веретеновидной или округлой формы.

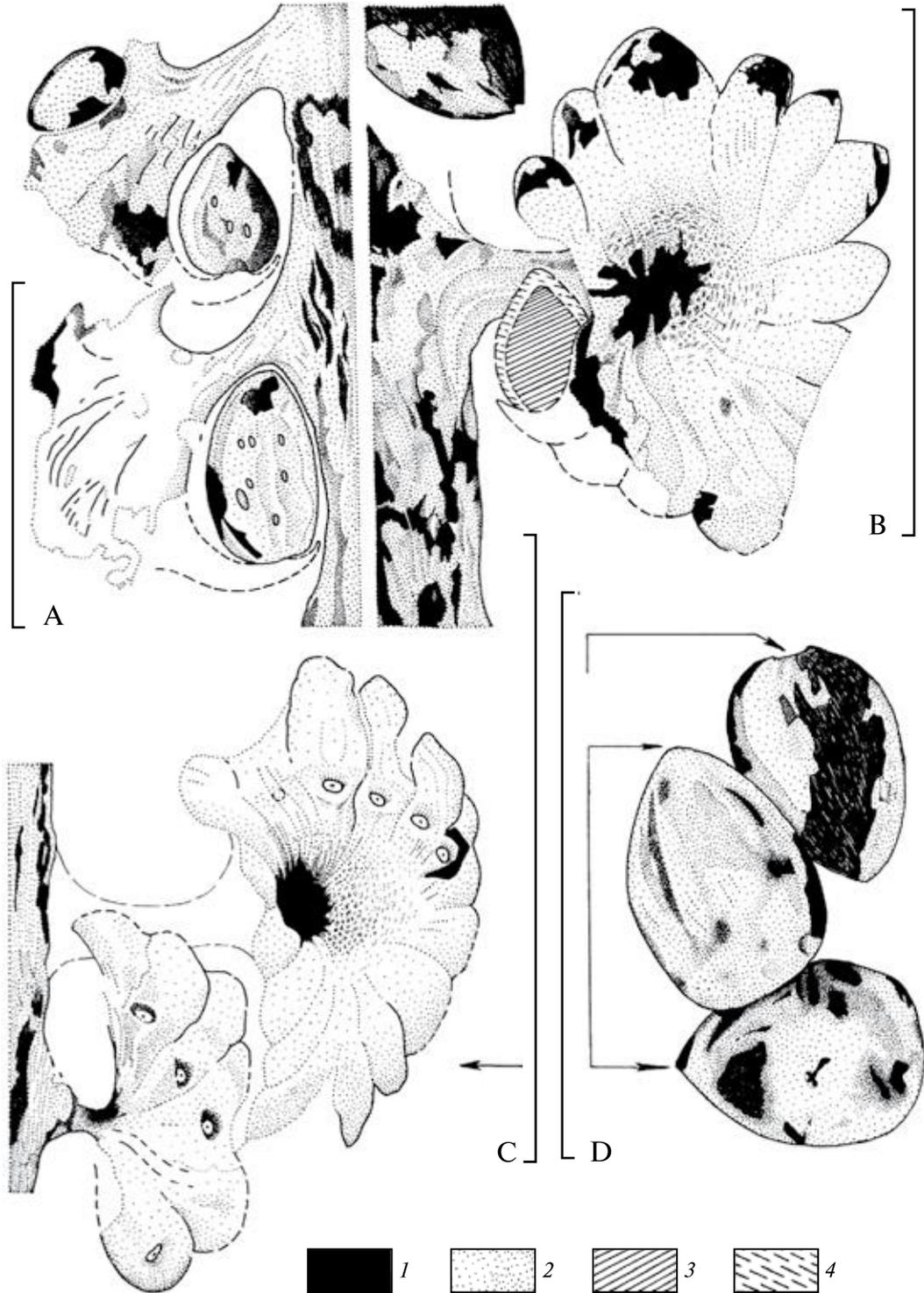


Рис. 35. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermataceae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida. Строение голотипа ГИН № 4856/148 (также см. Табл. XXIX, фиг. 6)

А — два соседних семенных диска в продольном сечении; В — отдельный семенной диск, наблюдаемый в плане, вид на абаксиальную поверхность; С — два соседних семенных диска, вид с адаксиальной стороны; видны семенные рубцы; D — три семени *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см.

1 — сохранившаяся фитолейма; 2 — естественная поверхность растительного остатка, сохранившаяся в виде отпечатка; 3 — нуцеллярная часть семязачатка (реконструкция); 4 — интегументальная часть семязачатка (реконструкция)



Рис. 36. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermeae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida. Строение семеносного органа, экз. ГИН № 4856/82

A — общий вид семеносного органа (асимметричного семеносного диска); B — область, показанная на детальной прорисовке (см. ниже рис. 37, D); C — строение адаксиальной поверхности края семеносного диска; хорошо видны семенные рубцы; D — поперечное сечение через краевые лопасти; E — положение растительного остатка в матриксе; F — продольное сечение через радиальный сектор. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

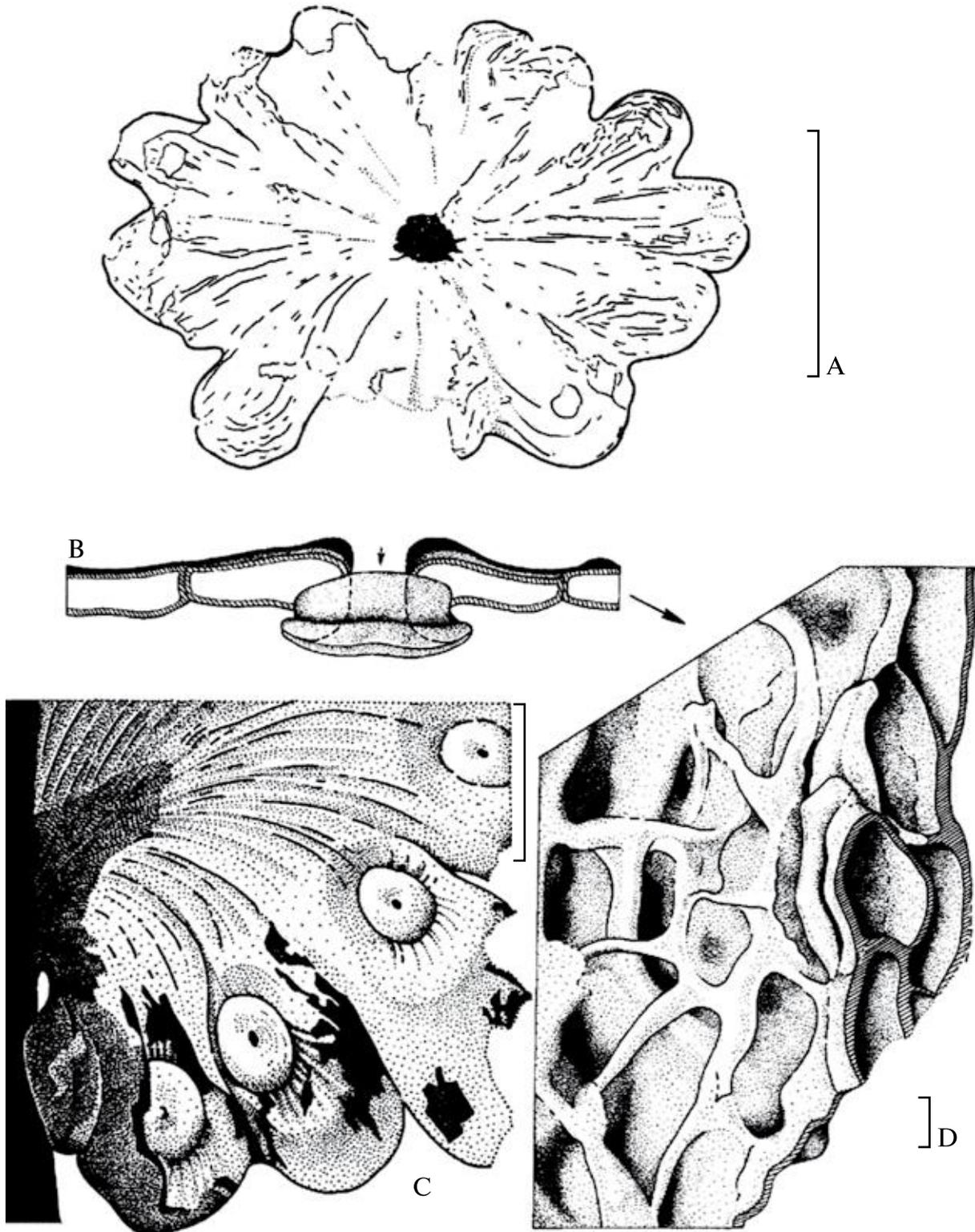


Рис. 37. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermataceae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

A — практически полностью сохранившийся семенной диск, экз. ГИН № 4856/83; B — схема строения устьица в сечении, по рис. 37, D; C — детальная прорисовка области, отмеченной на рис. 36, B, экз. ГИН № 4856/82; D — устьице, строение замыкающих и побочных клеток, экз. ГИН № 4856-256а. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см (A), 50 мкм (B, D), 1 мм (C)

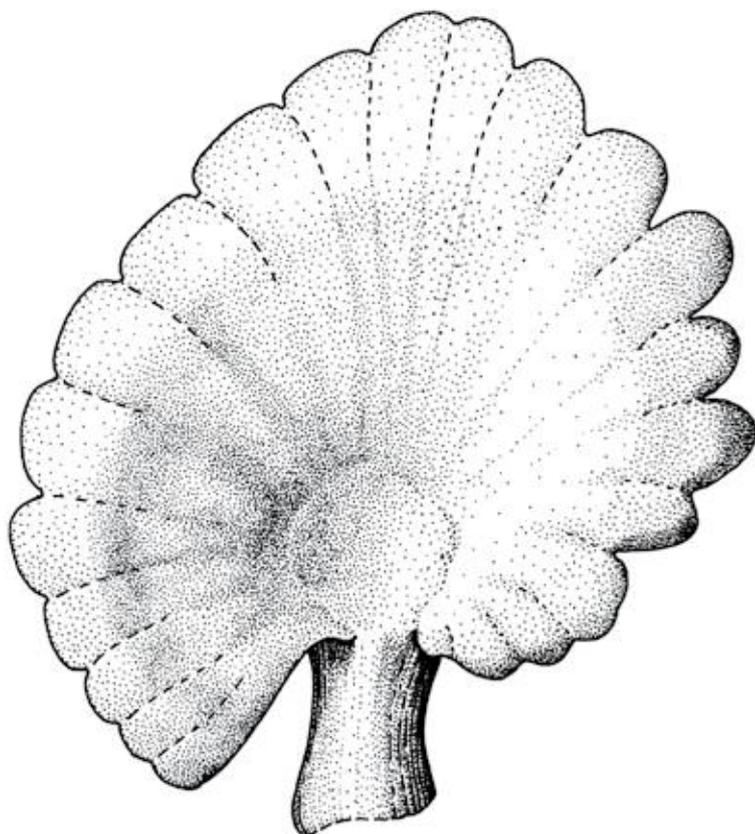


Рис. 38. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermeae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

Реконструкция семенного органа, по экз. ГИН № 4856/82; вид с абаксиальной стороны. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

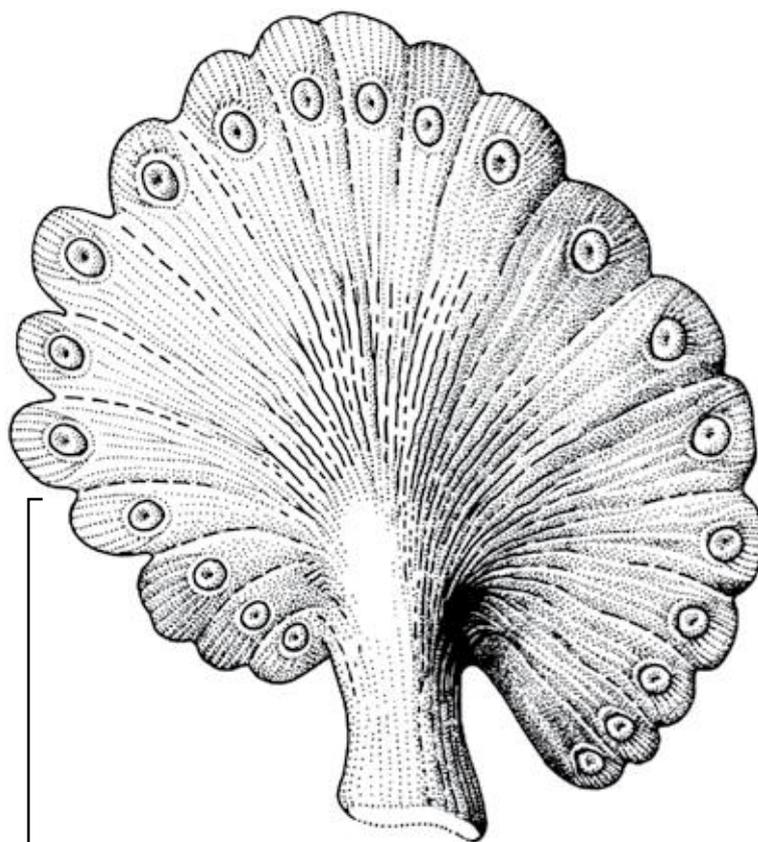


Рис. 39. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermeae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

Реконструкция семенного органа, по экз. ГИН № 4856/82; вид с адаксиальной стороны. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

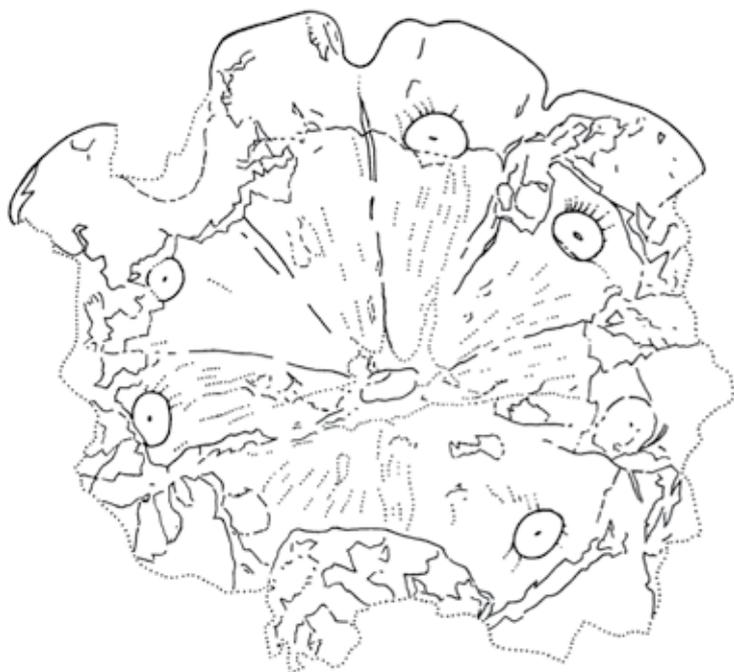


Рис. 40. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermaceae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

Прорисовка семенного диска по методике line-tracing; экз. ГИН № 4856/256. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

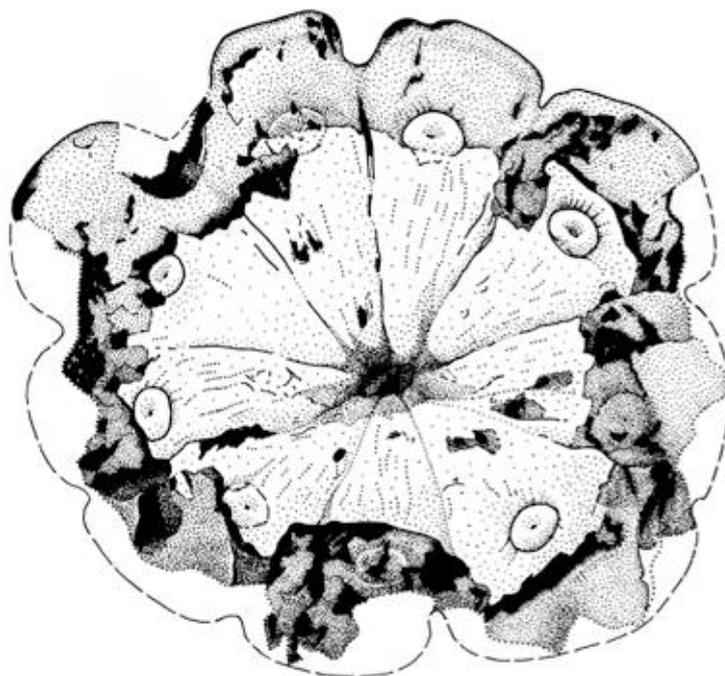


Рис. 41. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermaceae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

Детальная прорисовка семенного диска; хорошо видны семенные рубцы; экз. ГИН № 4856/256. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Кутикулы адаксиальной и абаксиальной сторон семенного диска различаются. Абаксиальная кутикула толще, с редкими устьицами. Адаксиальная кутикула тоньше, с многочисленными устьицами. Устьица обеих сторон семенного диска моноциклические, слегка погруженные, с проксимальной кутинизацией побочных клеток. На нижней (адаксиальной) поверхности пельтоида имеются основания трихом.

Понимание морфологии вида *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov. сложилось в процессе многолетнего изучения экземпляров семенных органов различной сохранности, происходящих из нескольких местонахождений растительных остатков кунгурского возраста (Чекарда-1, Крутая Катушка-1, Крутая Катушка-2, Красная Глинка, Рахмангулово), расположенных в Приуралье.

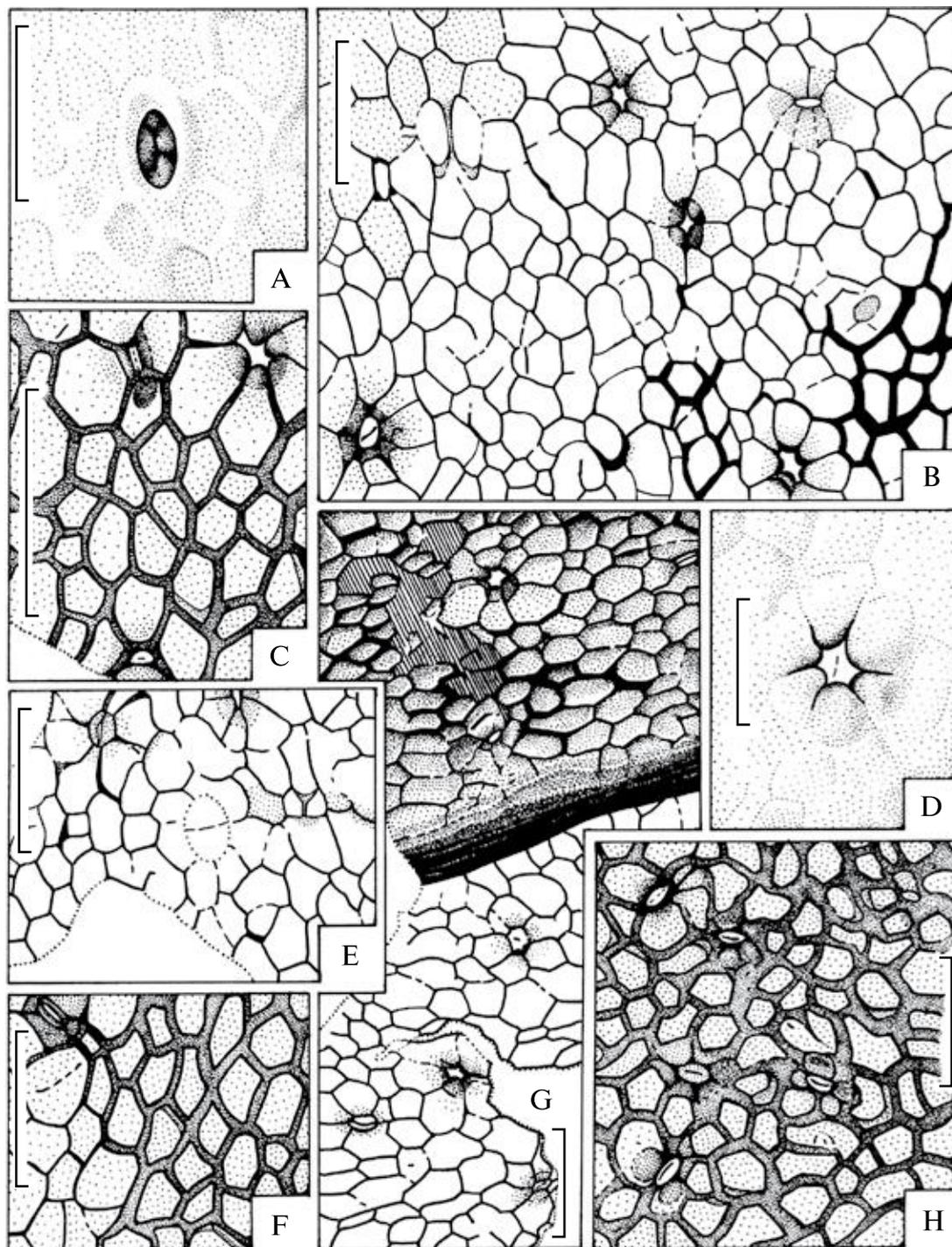


Рис. 42. Пельтаспермовые птеридоспермы *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семейство Peltaspermeae, порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

Препараты кутикулы, полученные с экземпляра, изображенного на Табл. XXIX, фиг. 4 и рис. 40, 41; экз. ГИН № 4856-256а: А — устьице с валикообразным утолщением вокруг апертуры; В — нижняя кутикула; видны устьица с проксимальной кутинизацией побочных клеток, а также зоны с неравномерной кутинизацией радиальных стенок покровных клеток эпидермы; С — верхняя кутикула с толстыми радиальными стенками покровных клеток, видны три устьица; D — устьице с папиллами, проксимально располагающимися на побочных клетках; E — нижняя кутикула, в центре — основание трихомы; F — верхняя кутикула с неравномерной кутинизацией радиальных стенок покровных клеток эпидермы; G — контакт верхней и нижней кутикул на крае семеносного органа; H — верхняя кутикула с толстыми радиальными стенками покровных клеток эпидермы. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (A, D), 100 мкм (B, C, E–H)

Первоначально представлялось, что исходная выборка семенных органов пельтаспермовых из кунгурского яруса Приуралья относительно гомогенна и имеющиеся экземпляры незначительно различаются между собой размерами семенных дисков и количеством радиальных секторов. Однако по мере накопления дополнительного материала выяснилось, что имеющаяся выборка разбивается на несколько морфологических «плексусов» (сплетений признаков, конгрегационных общностей), разделенных признаковыми гиатусами и не имеющих между собой отчетливо выраженных переходных форм.

На основании этих наблюдений был сделан вывод о принадлежности каждого из наблюдающихся плексусов различным исходным видам пельтаспермовых, обладавших различными типами листьев. Точное соотношение типов листьев и пельтоидов, относящихся к разным морфологическим плексусам, остается не вполне определенным, хотя и очевидно, что подавляющее большинство пельтоидов принадлежало растениям с листьями каллиптеридной морфологии, относящимся в соответствии с формальной систематикой к родам *Permocallipteris* Naugolnykh (*Callipteris* Brongniart; in part. — *Rhachiphyllum*), *Sylvia* Zalessky, *Sylvopteris* Zalessky и др.

Один из этих плексусов, представленный в имеющейся коллекции наибольшим количеством экземпляров, описывается под собственным видовым названием — *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov.

Для этого вида характерны относительно крупные семенные диски, достигающие в диаметре 1,5 см и формирующие довольно компактные кистевидные собрания, состоящие из центральной оси и 25–30 семенных дисков, прикрепляющихся ножками к центральной оси по спирали. Очевидно, до созревания семян края соседних дисков тесно примыкали друг к другу, и только после созревания семян они приподнимались, расправляя краевые лопасти (см. ниже), позволяя пыльце проникнуть под края дисков для оплодотворения семязачатков.

Несмотря на сильную уплощенность семенных дисков, которая может объясняться диагенетическим уплотнением осадка вместе с растительными остатками, представляется высоковероятным, что семенные диски при жизни растения были более толстыми и мясистыми. Форма дисков меняется от почти идеально округлой до овальной или даже полукруглой за счет смещения ножки пельтоида к одной из сторон диска. Асимметрия семенного диска у

P. petaloides — это не исключение из правила, а норма, широко распространенная и встречающаяся в той или иной степени у подавляющего большинства экземпляров этого вида. Именно поэтому этот признак введен в видовую диагностику *P. petaloides*.

И адаксиальная, и абаксиальная поверхности семенных дисков несут радиальные секторы, образованные на абаксиальной поверхности относительно узкими бороздами и расположенными между ними более широкими возвышениями (валиками). На адаксиальной поверхности семенного диска наблюдается обратная картина. Здесь валикам соответствуют пологие понижения, разделенные более узкими радиальными ребрами, соответствующими узким бороздам абаксиальной поверхности диска. Максимальная ширина одного радиального сектора обычно не превышает 1,5 мм.

Количество радиальных секторов в пределах одного семенного диска варьирует от 16–17 (у голотипа) до 22 (см. рис. 36, А; Табл. XXIX, фиг. 2). Изредка встречаются экземпляры с меньшим количеством радиальных секторов (см. рис. 37, А (14 секторов) и рис. 40, 41; Табл. XXIX, фиг. 4 — даже 9 секторов). Несмотря на такой широкий разброс этого признака (от 9 до 22), все эти экземпляры отнесены к одному виду, поскольку другие признаки этих экземпляров во многом совпадают.

Край семенного диска рассечен на отчетливые, хорошо выраженные лопасти. Верхушки лопастей обычно закругленные (см. рис. 37, А, С), реже — лопатчатые (см. рис. 40, 41). Иногда встречаются экземпляры, у которых на верхушке имеется мелкий шиповидный вырост — мукро. Лопасти могут быть удлиненными ланцетовидными, с длиной, превышающей ширину в два раза. Линейные размеры таких ланцетовидных лопастей могут достигать 1×2 мм. В других случаях лопасти имеют более изометричную форму, размером 1×1 мм или меньше. Оба типа лопастей могут присутствовать на одном и том же семенном диске (см. рис. 36, А; 37, С; Табл. XXIX, фиг. 2). При этом лопасти изометричных очертаний располагаются на краю семенного диска, к которому смещена ножка пельтоида. Лопасти противоположного края семенного диска, наиболее удаленного от ножки, напротив, могут быть гипертрофированы вместе с дистальными частями радиальных секторов, как это показано на реконструкции (см. рис. 38, 39). Адаксиальная поверхность диска вокруг ножки может нести радиальную морщинистость (см.

рис. 36, А). Абаксиальная поверхность диска несет вокруг центрального понижения мелкие концентрические складки (см. рис. 35, В, С).

В основании каждой лопасти на адаксиальной поверхности семеносного диска расположены семенные рубцы, по одному на каждую лопасть и соответственно на один радиальный сектор. Рубцы имеют округлую форму и могут быть изометричными либо слегка вытянутыми как вдоль радиальных секторов (см. рис. 36, А; 37, С), так и поперек или, иными словами, вкрест радиального сектора (см. рис. 35, С; 37, А; 40; 41). В центре каждого семенного рубца расположен рубчик выхода проводящих тканей. Форма семенного рубца указывает на то, что семена были сидячими, без какого-либо подобия семяножек, что подтверждается и находками семян, сохранившихся в естественном прикреплении к семеносному диску (см. рис. 35, А; Табл. XXIX, фиг. 6). Дистальное ограничение семенного рубца обычно несет тонкую радиальную ребристость (рис. 35, С; 36, С; 37, С; 40 и 41). Адаксиальная поверхность радиального сектора вокруг семенного рубца может быть слегка приподнята, образуя пологий валик (см. рис. 36, F; 37, С).

Семена, обнаруженные в естественном прикреплении к семеносному диску *Peltaspermum petaloides* (см. рис. 35, А, D; Табл. XXIX, фиг. 6), имеют овальную форму, с закругленным основанием и слегка приостренной верхушкой. Крылатка отсутствует. Край семени может быть слегка уплощенным, очевидно, за счет диагенетической деформации и уплотнения саркотестальных тканей. В изолированном состоянии семена этого типа обычно определяются как *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya [Наугольных, 1992а, 1998; Naugolnykh, Kerp, 1996].

У одного из наиболее представительных экземпляров выборки семеносных дисков *Peltaspermum petaloides* (см. рис. 40; 41; Табл. XXIX, фиг. 4) было изучено эпидермально-кутикулярное строение. Полученные в результате мацерации кутикулы были изучены как в электронном сканирующем, так и в оптическом микроскопах. Были изучены кутикула адаксиальной стороны семеносного диска и абаксиальная кутикула.

Внешне адаксиальная и абаксиальная кутикулы сходны, но абаксиальная (функционально верхняя) кутикула толще. Далее адаксиальная и абаксиальная кутикулы описываются отдельно.

Адаксиальная кутикула относительно тонкая (см. рис. 42, А, В, D, E, G — нижняя часть рисунка). Покровные клетки эпидермы полигональных очертаний, обычно пентагональные и

гексагональные, реже — гептагональные. Размер покровных клеток варьирует в широких пределах от 20×30 мкм до 50×60 мкм. Клетки преимущественно изометричных очертаний, но иногда немного вытянутые, ориентированные своими длинными осями вдоль радиальных секторов семеносного диска. Мелкие и крупные покровные клетки формируют неправильные пятна, но крупные клетки чаще располагаются вокруг устьиц. Таким образом, зоны плотного расположения мелких клеток возможно соответствуют зонам вставочного (интеркалярного) роста мегаспорофилла. Изредка встречаются основания трихом, состоящие из двух тесно смыкающихся клеток, разделенных общей очень тонкой радиальной клеточной стенкой (рис. 42, В, E). Сами трихомы не сохранились. Высока вероятность того, что эти трихомы несли на концах секреторные (пахучие?) органы, которые после завершения функционирования отпадали от эпидермы. Две подобные трихомы, обнаруженные на листе *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, показаны в работе [Naugolnykh, Kerp, 1996, Plate V, fig. 11].

На отдельных участках адаксиальной кутикулы встречаются участки с покровными клетками, обладающими утолщенными радиальными стенками (см. рис. 42, В, справа внизу).

Устьичные аппараты моноциклические, слабо погруженные. Замыкающие клетки сохраняются очень редко. Побочные клетки полигональные, обычно от тетрагональных до гексагональных, с отчетливой проксимальной кутинизацией. Иногда присутствуют слабо развитые проксимальные папиллы. Количество побочных клеток у одного устьица варьирует от пяти до восьми. Устьица ориентированы незакономерно относительно друг друга. Апертура устьица может быть окружена кутиновым валиком (см. рис. 42, А) или проксимальными папиллами, расположенными на побочных клетках (см. рис. 42, D).

На одном из полученных препаратов кутикулы хорошо видна граница между адаксиальной и абаксиальной кутикулами (см. рис. 42, G). Темная полоса в середине соответствует месту перегиба семеносного диска на его крае. Абаксиальная кутикула значительно толще, чем адаксиальная, причем сильнее кутинизированы не только радиальные, но и периклиальные стенки клеток. Присутствуют устьица, сходные с устьицами адаксиальной стороны семеносного диска, но сильнее кутинизированные. Изредка встречаются сдвоенные устьица с общими побочными клетками.



Сравнение. Новый вид отличается от вида «*Peltaspermopsis*» *magna* Goman'kov [Гоман'ков, 2010] отсутствием семяножек или отчетливых возвышений, на которых сидят семязачатки, а также кистевидными, а не головчатыми собраниями семенных дисков. В отличие от семенных дисков «*Peltaspermopsis*» *magna* семенные диски нового вида обычно в той или иной степени асимметричны, со смещением ножки к одному из краев диска и с одновременной редуциацией радиальных секторов с той стороны диска, к которому смещена ножка пелтоида. Еще одним важным отличием между новым видом и «*Peltaspermopsis*» *magna* является расположение семенных рубцов, которые у нового вида находятся в основании лопастей и отделены от края семенного диска значительным расстоянием, как правило, превышающим максимальное измерение семенного рубца более чем в два-три раза, а иногда, и более. Род *Peltaspermopsis* представляется излишним при обнаружении (подробнее см. [Naugolnykh, 2012]).

Замечания. Необходимо отметить, что описанным выше видом не исчерпывается разнообразие женских фруктификаций рода *Peltaspermum*, встречающихся в пермских отложениях Приуралья, но они еще ждут своего исследования и монографического описания. В отношении форм роста ангарских пельтаспермовых есть все основания предполагать, что они были относительно невысокими пахикаульными растениями с крупными сложноперистыми листьями (рис. 43).

Эпидермально-кутикулярные признаки *Peltaspermum petaloides* обнаруживают много общего со строением листьев каллиптерид вида *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh. Не исключено, что это различные органы одного и того же растения, как и предполагалось в более широком контексте ранее [Наугольных, 1991, 1992a; Naugolnykh, Керп, 1996].

Позднепермские семенные диски, встречающиеся как изолированно, так и в виде головчатых и кистевидных собраний, ассоциативно связаны с ланцетовидными листьями *Pursongia* Zalessky (в качестве младшего синонима которого автор рассматривает родовое название *Tatarina*

S. Meyen) во многих местонахождениях, например в Аристово, Завражье, Соколках, Чижевской линзе и др. [Zalessky, 1937a; Гоман'ков, Мейен, 1986; Naugolnykh, 2001], однако в более молодых отложениях владимирского яруса (разрез Соковка) вместе с семенными дисками встречаются и перистые листья *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Материал. Шесть изолированных семенных дисков и одно кистевидное собрание семенных дисков с семенами, сохранившимися в прикреплении.

Семейство Angaropeltaceae (Doweld, 2001, orf. incorr.) Naugolnykh, 2012

Род *Permoxylocarpus* Naugolnykh, 2007

Permoxylocarpus trojanus Naugolnykh, 2007

Табл. XXXI, фиг. 1; рис. 44, А, В, D

Синонимика: *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naugolnykh et Керп (in part.): Наугольных, 1998, Табл. XI, фиг. 9.

Permoxylocarpus trojanus Naugolnykh: Наугольных, 2007, с. 155–160, Табл. XXXVII, фиг. 4, Табл. XXXVIII, фиг. 1–3, Табл. XXXIX, фиг. 1–6, Табл. XL, фиг. 1–9, рис. 70–73, А–Е; 2008б, Табл. XI, фиг. 5; Naugolnykh, Oskolski, 2010, p. 32–37, Fig. 2, А, В, D, Fig. 3, А–Е, Fig. 4, А–I.

Galinotheca marginata S. Meyen et Goman'kov (in part.): Гоман'ков, 2010, с. 41, Табл. 6, фиг. 1–4; рис. 3.

Голотип. ГИН № 3773(11)/224(90); изображен в [Наугольных, 2007, рис. 70, Табл. XXXVII, фиг. 4]; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Катущка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.



Рис. 43. Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство Peltaspermaceae, порядок Peltaspermiales, класс Peltaspermopsida

Реконструкция общего облика пельтаспермового с листьями каллиптеридной морфологии *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov. Ранняя пермь Приуралья. Длина масштабной линейки — 10 см

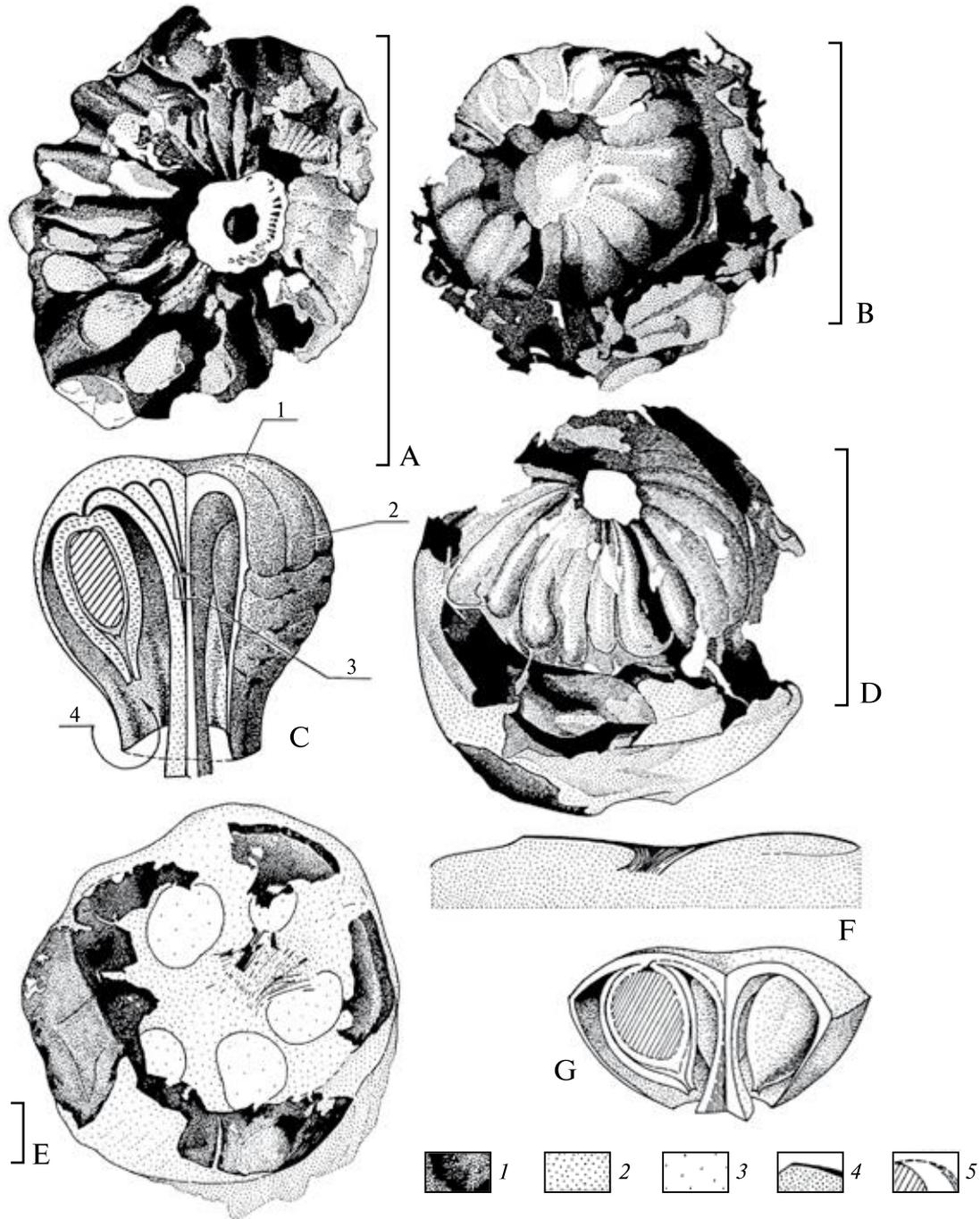


Рис. 44. Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство Angaropeltaceae (= Angaropeltidiaceae nom. ungramm.), порядок Peltaspermiales, класс Peltaspermopsida

A, B, D — *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, семенные капсулы, возможно, принадлежавшие растению с листьями *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh (A — голотип, вид с адаксиальной стороны); C — обобщенная реконструкция семенной капсулы ангаропельтового: 1 — абаксиальная поверхность капсулы; 2 — маргинальная (экваториальная) часть капсулы; 3 — проводящие пучки, идущие к семенам; 4 — предполагаемый путь проникновения насекомых-опылителей к микропиле семян (подробнее см. [Naugolnykh, Oskolski, 2010]); E–G — *Sylvocarpus armatus* Naugolnykh: E — голотип, F — схема поперечного сечения семенного щитка голотипа, погруженного в осадок, G — реконструкция семенного органа.

1 — поверхность фитолеймы; 2 — внешний шлейф семенной капсулы; 3 — осадок; 4 — поверхность отпечатка; 5 — проводящий пучок, подходящий к основанию семени, нуцеллюс показан косой штриховкой.

Местонахождения: Крутая Катущка (A), Чекарда-1, слой 10 (B, D, E, F), нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см (A, B, D), 1 мм (E)

Описание. Семеновые капсулы сферической формы, слегка сплюснутые в вертикальном направлении. В центре капсулы располагается ножка, прикрепляющаяся к адаксиальной поверхности семеносного диска (мегаспорофилла), края которого изгибаются книзу, почти смыкаясь у ножки и формируя, таким образом, семеновую капсулу. Семена (семязачатки) располагались внутри капсулы радиально вокруг ножки, прикрепляясь к адаксиальной поверхности мегаспорофилла.

Количество семян варьировало от 12 до 14. Семена с одной стороны могли быть недоразвиты, что придавало самой капсуле слегка асимметричный облик. По экватору семеносной капсулы располагалась кольцевая складка, соответствующая месту перегиба зонтика. На внешней поверхности фруктификации эта складка была выражена в виде ребра, напоминавшего краевой вырост-оторочку плодов современного держидерева (*Paliurus spina-christi* Mill.). Внешняя поверхность семеносной капсулы несла радиально расходящиеся ребра, число которых соответствовало числу семян.

Средний размер капсул — от 1 до 1,5 см в диаметре. Кутикула внешней эпидермы семеносной капсулы толстая. Клеточные стенки отчетливые, относительно толстые. Очертания клеток гексагональные и гептагональные. В центре периклиальной стенки на ее внешней поверхности может располагаться папилла, нередко разделенная поперечной бороздой надвое. Кутикула внутренней эпидермы семеносной капсулы тонкая, с редкими папиллами. Проводящая система ножки семеносной капсулы состоит из трахеид с кольцевыми утолщениями и трахеид с многочисленными окаймленными порами.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Praephylladoderma* Naugolnykh, 2007

Praephylladoderma leptoderma Naugolnykh, 2007

Рис. 45, G, справа

Синонимика: *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh: Наугольных, 2007, с. 160–163, Табл. XXXVIII, фиг. 4–6; рис. 74; Naugolnykh, Oskolski, 2010, fig. 3, F.

Голотип. ГИН № 3773(11)/275(91); Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; ниж-

няя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Линейно-ланцетные или обоватно-ланцетовидные листья относительно небольших размеров: в среднем, до 10–15 см в длину при максимальной ширине 1 см. Верхушка листа широкоокруглая или лопатчатая, притупленная. Основание листа клиновидно оттянуто. В основание листа входят две довольно толстые жилки, которые затем расходятся к краям листа, постепенно утоньшаясь. От внутренней стороны главных (исходных) жилок, направленной к середине листа, отходят вторичные жилки, которые почти синхронно дихотомизируют до двух или, реже, трех раз. Листья располагались на несущем побеге по разреженной спирали.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Sylvocarpus* Naugolnykh, 2008

Sylvocarpus armatus Naugolnykh, 2008

Табл. XXXII, фиг. 1–5, 6, B, C, 7; рис. 44, E–G, рис. 45, F, рис. 46, B

Синонимика: *Sylvocarpus armatus* Naugolnykh: Наугольных, 2008б, с. 97–99, Табл. XI, фиг. 2, Табл. XII, фиг. 1–6, рис. 2, a–в, рис. 3, б.

Голотип. ГИН № 4856/161; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семеновые капсулы сферической или эллипсоидальной формы, уплощенные в вертикальном направлении. К адаксиальной поверхности мегаспорофилла прикреплялась ножка, а края мегаспорофилла были подвернуты книзу и практически смыкались вокруг ножки, образуя замкнутую (до созревания расположенных в ней пяти–семи семязачатков) капсулу. Поверхность капсулы гладкая, ровная. В экваториальной части капсулы располагалось концентрическое ребро жесткости, соответствующее месту перегиба пластинки мегаспорофилла. Кутикула внешней эпидермы семеносной капсулы толстая, хорошо развитая, несет мелкие папиллы.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

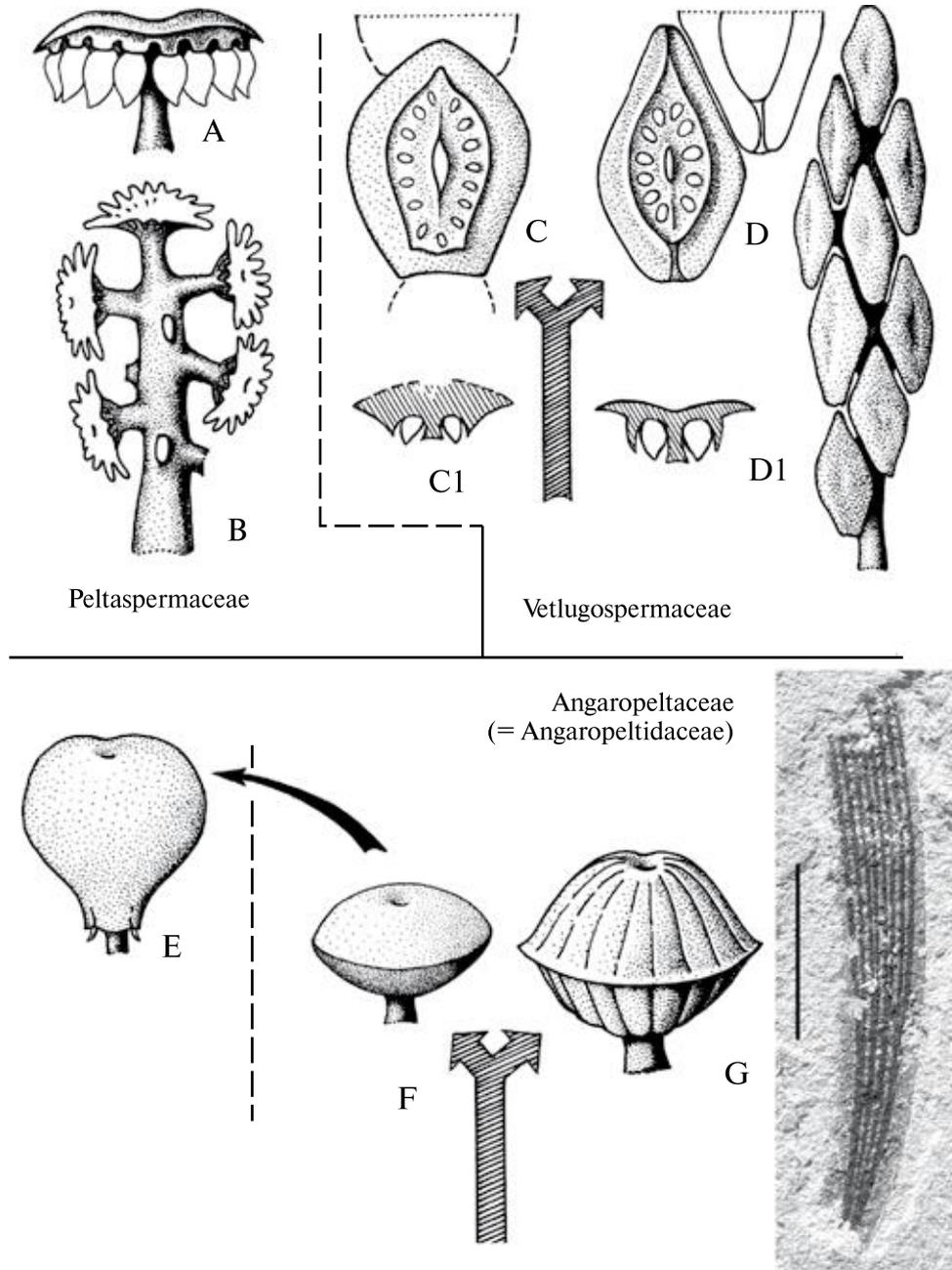


Рис. 45. Сравнительная морфология пельтаспермовых птеридоспермов, семейство Peltaspermaceae (A, B), семейство Vetlugospermaceae (C–D1), семейство Angaropeltaceae (= Angaropeltidiaceae nom. ungramm.) (E–G), порядок Peltaspermales, класс Peltaspermopsida

A — изолированный мегаспорангиатный диск *Peltaspermum* (= семенной диск, пельтоид) с семенами в прикреплении; B — кистевидное собрание семенных дисков *Peltaspermum* с глубоко рассеченными щитками, рассечение образует пальцеvidные лопасти; реконструкция на основе экземпляров из верхнепермских отложений Печорского угольного бассейна; C — *Navipelta* (рисунок по реконструкции, опубликованной в [Karasev, 2009, Fig. 1, 2]), C1 — поперечное сечение, верхнепермские отложения Русской платформы, местонахождение Недуброво; D — *Vetlugospermum*, D1 — поперечное сечение (слева), реконструкция части кистевидного собрания семенных органов (справа), нижний триас Русской платформы; E — *Angaropeltum* (раннее — *Cardiolepis*; рисунок основан на реконструкции, опубликованной С.В. Мейеном [Me yen, 1982, 1984]), средняя пермь, казанский ярус, Печорский угольный бассейн; F — *Sylvocarpus* (по [Naugolnykh, 2008, Fig. 2, C, Fig. 3, B]), нижняя пермь, кунгурский ярус, Среднее Приуралье; G — *Permoxylocarpus*: семенная капсула (слева), лист *Praephylladoderma leptoderma* (фото справа) (по [Наугольных, 2007, рис. 70–72, Табл. XXXVII, фиг. 4; Табл. XXXVIII, фиг. 1–3]), нижняя пермь, кунгурский ярус, Среднее Приуралье

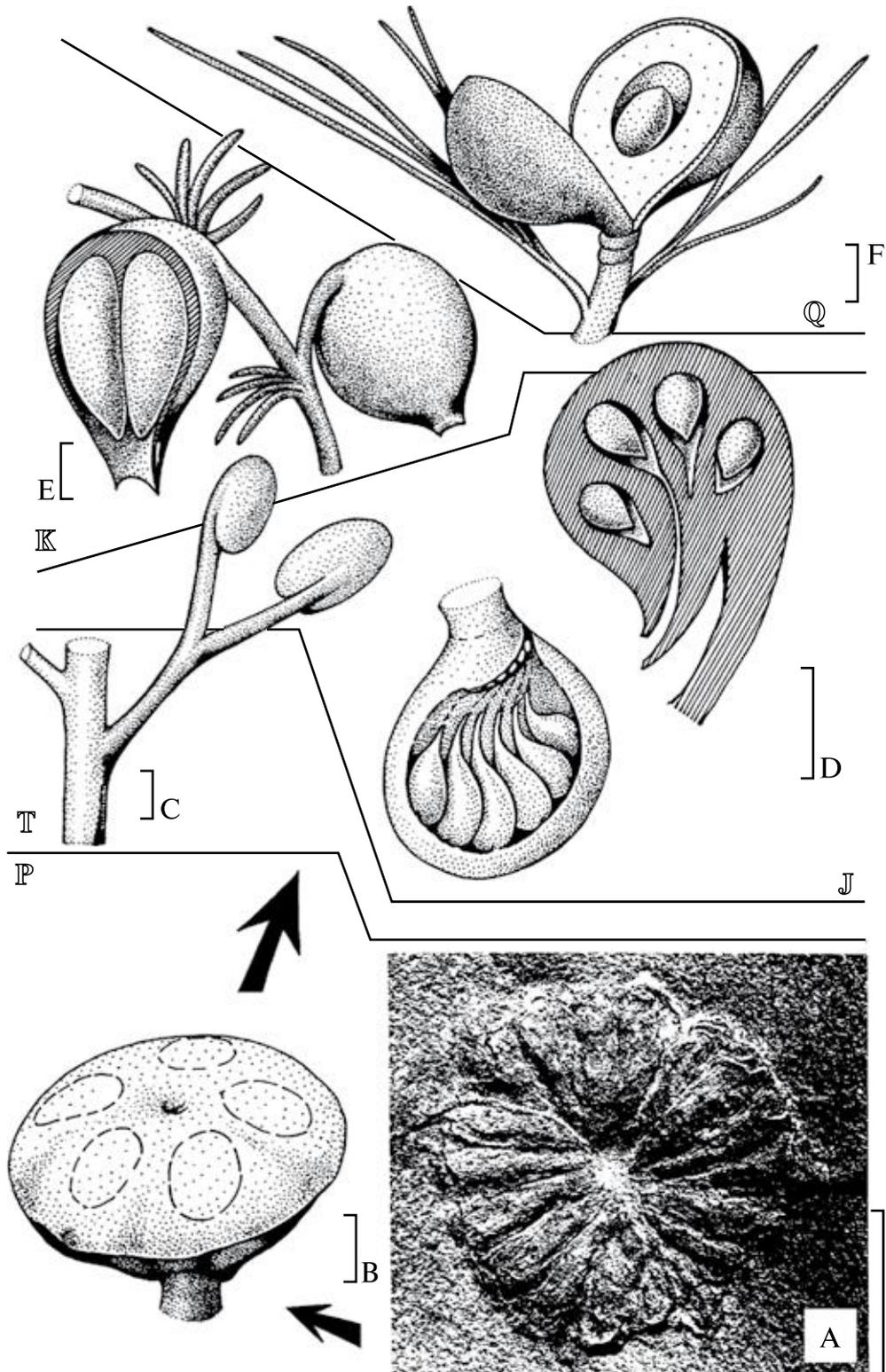


Рис. 46. Морфогенетический тренд в эволюции семенных органов голосеменных, предпокрытосеменных и покрытосеменных растений

A — *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov. (экз. ГИН № 4856/123, Кругая Катущка-2); B — *Sylvocarpus armatus* Naugolnykh; C — *Petriella* (по [Taylor et al., 1994]); D — *Caytonia* (слева — по [Красилов, 1972], справа — по [Harris, 1933]); E — *Kialenia* (по [Taylor, Archangelsky, 1985]); F — *Hakea* (по [Bommer, 1903]); P — пермь, T — триас, J — юра, K — мел, Q — антропоген. Длина масштабной линейки — 1 мм (B, E), 1 см (A, C, D, F)

Семейство *Incertae sedis*

Род *Zamiopteris* Schmalhausen, 1879

Zamiopteris svetlanae Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 47, А–D

Синонимика: *Zamiopteris* (?) sp.: Биота..., 1998, табл. XXXV, фиг. 7.

Zamiopteris sp.: Наугольных, 2007, Табл. XLVIII, фиг. 4.

Zamiopteris sp. AVG-1: Гоманьков, 2011, с. 28-31, Табл. I, фиг. 4, 5, Табл. IV, фиг. 3, 4, Табл. V, фиг. 1–3.

Derivato nominii: в честь Светланы Кирилловны Пухонто, описавшей ряд новых видов в составе рода *Zamiopteris* Schmalhausen на материале из пермских отложений Печорского угольного бассейна.

Голотип. ГИН № 4856/516; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Сылвы, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита (рис. 47, В, D).

Diagnosis. Leaves lanceolate, maximal width in upper third part of leaf. Leaf base cuneate, apex

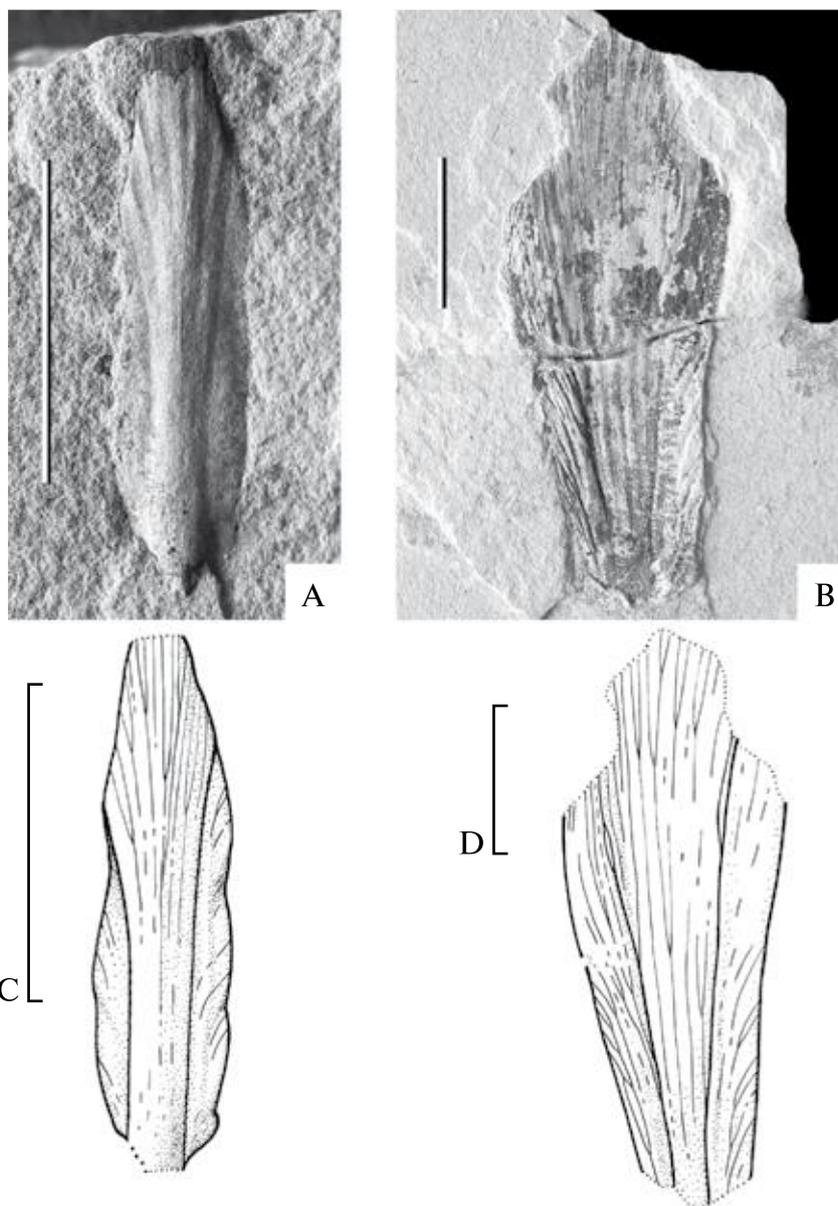


Рис. 47. *Zamiopteris svetlanae* Naugolnykh, sp. nov. Строение листьев

А, В — фото; С, D — графическая дешифровка; А, С — экз ГИН № 4856/437; В, D — голотип ГИН № 4856/516. Местонахождение: Таежное-1 (А, С); Чекарда-1, слой 10 (В, D). Длина масштабной линейки — 1 см

acute. Venation fan-shaped. Medial strand of veins in middle axial part of leaf. Lateral veins come from medial strand. Veins simple to twice dichotomizing. Veins straight to arc-shaped. 5–6 lateral veins per 1 cm of leaf margin.

Описание. Листья ланцетовидные, с максимальной шириной, располагающейся в верхней трети листа. Основание листа клиновидное, верхушка приостренная. Крупные листья могут достигать длины 11 см при максимальной ширине 1,7 см. Жилкование веерообразное. В центральной части листа расположен широкий медиальный пучок жилок, от которого отходят боковые жилки. Медиальный пучок проходит от основания листа до его верхней четверти, а затем расходится на отдельные жилки. Жилки от простых до дважды дихотомирующих. Жилки почти прямые или аркообразно изгибающиеся. На 1 см края листа приходится 6–7 окончаний жилок.

Края листа могут слегка подгибаться. В базальной части листа боковые части листовой пластинки по обе стороны от медиального пучка могут быть гофрированными. Гофры соответствуют расположению боковых жилок. Край листа на этих участках не ровный, а слабоволнистый.

Сравнение. От наиболее близкого вида *Zamiopteris glossopteroides* Schmalhausen новый вид отличается хорошо выраженным широким медиальным пучком жилок.

Замечания. Изображение одного из экземпляров выборки впервые было опубликовано мной в коллективной монографии [Биота..., 1998, табл. XXXV, фиг. 7] под названием *Zamiopteris* (?) sp. Позднее, в работе «Пермские флоры Урала» [Наугольных, 2007], этот остаток был вновь изображен с тем же определением, но без знака вопроса: *Zamiopteris* sp. [Наугольных, 2007, Табл. XLVIII, фиг. 4].

Именно этот остаток имеет большое значение для корреляции кунгурского яруса Среднего Приуралья с одновозрастными отложениями Кожимского разреза, что детально обсуждалось в литературе (см., например [Биота..., 1998, с. 212]). Тем не менее без каких-либо ссылок на мое определение данного остатка и его опубликованные изображения, А.В. Гоманьков повторил это определение, почему-то приписав к нему свои инициалы [Гоманьков, 2011]. Это тем более удивительно, что по меньшей мере моя работа 2007 г. Гоманькову была знакома, поскольку именно из нее заимствована в качестве графической основы одна из иллюстраций

[Наугольных, 2007, рис. 61, С]. В той же статье Гоманьковым перепутаны ссылки на местонахождения изученных растительных остатков, однако анализ этих ошибок выходит за рамки задач настоящей работы.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь, Среднее Приуралье.

Материал. Три листа хорошей сохранности.

Отдел *Ginkgophyta* Bessey, 1907

Класс *Ginkgoopsida* Engler, 1897

Порядок *Ginkgoales* Goroschankin, 1904

Семейство *Psymgophyllaceae* Zalesky 1937, emend. Naugolnykh, 2007

При описании листьев психмофиллоидов, имеющих несколько порядков рассеечения листовой пластинки, лишь в редких случаях можно установить, имеется в распоряжении исследователя целый лист, или же только фрагмент более крупного листа, поскольку многие листья этого типа имели отчетливо фрактальное строение. Части таких листьев обычно повторяют своими общими очертаниями, а иногда и деталями строения, очертания целого листа.

С одной стороны, эти свойства сложных листьев играют положительную роль, поскольку, исходя из строения небольшой части листа, можно высказать предположение о строении всего листа в целом.

Но, с другой стороны, это явление создает некоторую терминологическую неопределенность, особенно — при описании фрагментарного материала.

Мне представляется, что пока и поскольку не доказано обратное, можно рассматривать в качестве целых или почти целых листьев те экземпляры, которые обнаруживают типологическую общность с целыми листьями других видов того же рода. В случае с *Psymgophyllum*

intermedium в качестве типологических моделей использовались хорошо сохранившиеся и практически целые листья видов *Psygmaephyllum expansum* (Brongniart) Schimper [Наугольных, 1998, с. 74, рис. 29, В, С] и *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper [Наугольных, 1998, с. 81, рис. 37, А, С; с. 82, рис. 38, А, В, рис. 39, А, В].

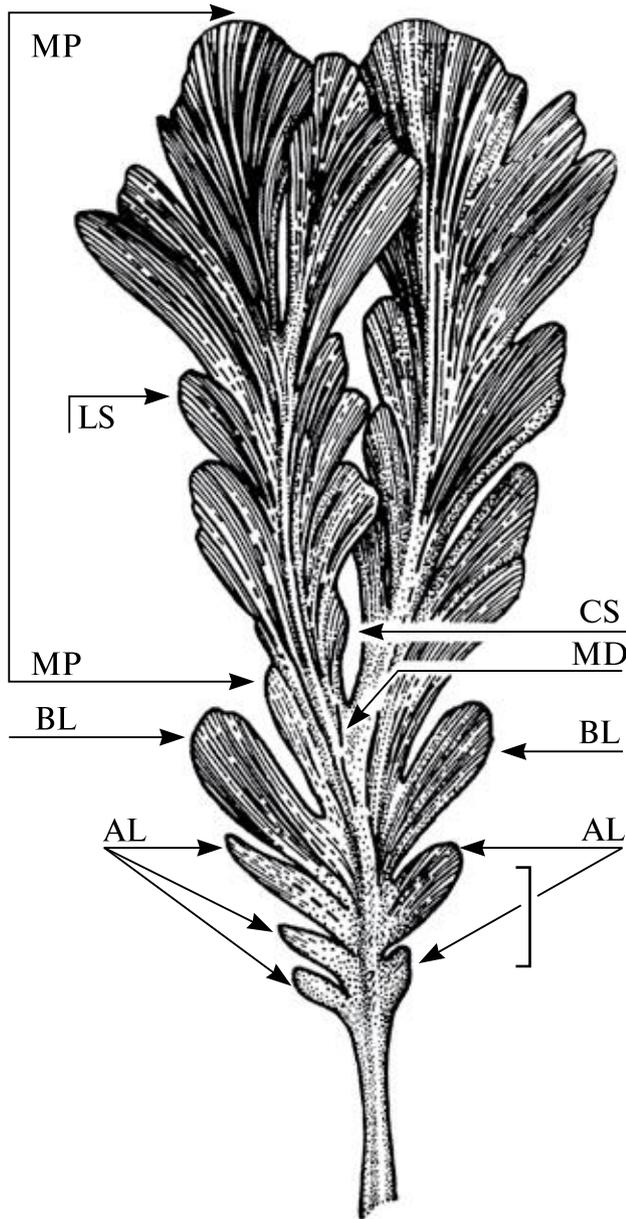


Рис. 48. Терминологическая система для описания морфологии листьев псигомфиллоидов (на примере *Psygmaephyllum intermedium* Naugolnykh)

MP — перо первого порядка; LS — сегмент последнего порядка (перышко); CS — центральный синус рассечения; MD — место главной дихотомии; BL — базальные лопасти; AL — дополнительные лопасти. Длина масштабной линейки — 1 см

В описательной морфологии сложных листьев (возможно, кладодиев) псигомфиллоидов различают следующие элементы (рис. 48):

— черешок — часть рахиса ниже точки его главной (основной) дихотомии, в том случае, если эта часть не облекается листовой пластинкой; в последнем случае лист рассматривается как бесчерешковый, с оттянутым основанием;

— базальные лопасти — две лопасти, располагающиеся симметрично относительно друг друга на черешке ниже точки главной дихотомии рахиса; обычно, но не всегда, базальные лопасти морфологически (формой или размером) отличаются от обычных лопастей или сегментов последнего порядка того же листа;

— перья первого порядка (в некоторых работах, см., например [Бураго, 1976, 1982], рассматриваются как стержни первого порядка) — две условные «ветви», обычно облиственные, образующиеся после (и вследствие) главной дихотомии рахиса;

— перья второго порядка — сегменты, являющиеся производными от ветвления перьев первого порядка;

— перышки — сегменты последнего порядка, располагающиеся как на перьях первого порядка, так и на перьях второго порядка.

При фрагментарной сохранности листа, когда невозможно точно определить порядок перистости, корректнее говорить о сегментах последнего, предпоследнего и предпредпоследнего порядков.

Высока вероятность веточного (кладоидного) происхождения листоподобных органов псигомфиллоидов. Под кладодиями понимаются фотосинтезирующие модифицированные побеги, функционально заменяющие листья [Гиляров, 1999].

С.В. Мейен высказывал осторожное предположение, что листья псигомфиллоидов мо-

⇒

Рис. 49. Сравнительная морфология листьев *Psygmaephyllum expansum* (Brongniart) Schimper (А, В) и *Psygmaephyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (С, D)

А — ювенильный лист *Psygmaephyllum expansum* var. *expansum* Naugolnykh; В — развитый лист *Psygmaephyllum expansum* var. *cuneatum* Naugolnykh; С — хорошо развитый лист *Psygmaephyllum cuneifolium* с широкими терминальными лопастями (терминальными сегментами); D — *Psygmaephyllum cuneifolium* с узкими терминальными сегментами. Артинский, кунгурский и уфимский ярусы Приуралья. Вне масштаба

гут быть филлодиями [Мейен, 1987, с. 244], т.е. расширяющимися черешками листьев [Хржановский, 1969], однако этому противоречит полное отсутствие у этих растений той части или ее рудиментов, которые могли бы быть гомологичными листовой пластинке *sensu stricto*.

В соответствии с установившейся терминологической традицией в описании псигмофиллоидов и до получения данных о строении проводящих тканей псигмофиллоидов, автору представляется оправданным условно рассматривать эти листоподобные органы в качестве листьев.

Род *Psymphyllum* Schimper, 1870,
emend. Saporta, 1878

Psymphyllum expansum
(Brongniart, 1845) Schimper, 1870

Табл. XXXIII, фиг. 1–3, Табл. XXXIV, фиг. 1–3,
Табл. XXXV, фиг. 1–4, Табл. XXXVI, фиг. 2, 3,
Табл. XXXIX, фиг. 2, 4, 6, 7, Табл. XL, фиг. 2, 3,
Табл. XLI, фиг. 6; рис. 49, А, В, рис. 50, С,
рис. 51, А–D, рис. 54, В (см. ниже)

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, р. 73–74].

Голотип. В протологе указан не был.

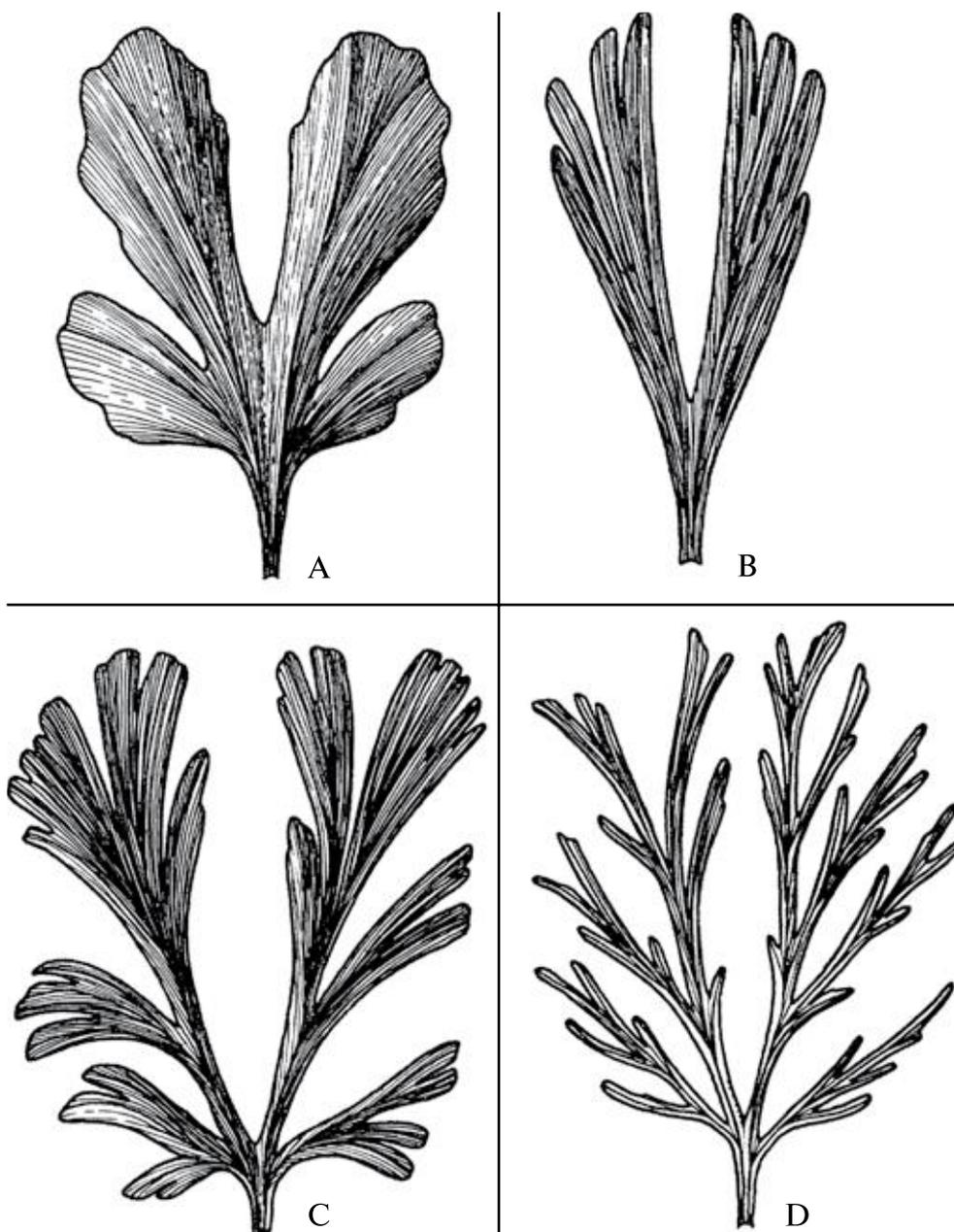




Рис. 50. Семейство Psymphyllaceae Zalesky emend. Naugolnykh, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida
А — реконструкция побега *Psymphyllodendron uralensis* Naugolnykh, с листом *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, показанном в прикреплении к побегу; В — побег *Psymphyllodendron uralensis* (фото), голотип ГИН № 4856/80; С — *Psymphyllum expansum*, крупный хорошо развитый лист (рисунок по фотографии, опубликованной в [Абросимова, 2012, Табл. II, фиг. 1]). Местонахождения: Криулино (В); Рахмангулово-2 (С). Длина масштабной линейки — 1 см



Рис. 51. Семейство Psymnophyllaceae Zalesky emend. Naugolnykh, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida
А — *Psymnophyllum expansum* var. *cuneatum* Naugolnykh; В — *Psymnophyllum expansum* var. *expansum* Naugolnykh, молодое растение в ландшафте уфимского века в Приуралье (на заднем плане — лежащий ствол *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky (ближе к наблюдателю) и *Calamites gigas* Brongniart (за вячеславией)); С, D — *Psymnophyllum expansum* var. *expansum* Naugolnykh: С — хорошо развитый лист, D — ювенильный лист. Средняя перья, казанский ярус, Южное Приуралье (С, D). Длина масштабной линейки — 1 см

Лектотип. Экземпляр, изображенный А.Броньяром [Brongniart, 1845, Plate V, fig. 4a] был избран в качестве лектотипа (изображение репродуцировано в работе [Наугольных, 2002, с. 45, рис. 15, С]). Лектотип хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (г. Москва), ГГМ 469-69 ФЛ-02657 (номер МГРИ П-2-2-34-79). В настоящее время образец экспонируется в витрине, посвященной палеоботанической коллекции Вангенгейма фон Квалена. Нижнетроицкий рудник, бассейн р. Кармы, Башкортостан; средняя пермь, казанский ярус. Ранее автором ошибочно в качестве голотипа вида *Psygtophyllum expansum* был указан экземпляр, изображенный А.Броньяром на другой фигуре [Brongniart, 1845, p. 9, pl. A, fig. 3].

Описание. Листовая пластинка разделена главным синусом рассечения на две главные большие лопасти. Ниже синуса рассечения (иными словами, ниже точки главной дихотомии основного проводящего пучка) у хорошо развитых листьев располагаются субтреугольные или ромбические базальные лопасти. У молодых листьев лопасти могут быть выражены слабо. Нередко они могут соединяться с главными лопастями. Края главных лопастей волнистые или городчатые. По мере роста листа главные лопасти могут разделяться на лопасти второго и третьего порядков. Жилкование от веерообразного до перистого (у хорошо развитых листьев). Листья амфистоматные. Строение адаксиальной (функционально верхней) эпидермы и абаксиальной (функционально нижней) эпидермы очень сходно.

Замечания. Вид *Psygtophyllum expansum* очень близок виду *Psygtophyllum interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh (подробнее см. [Наугольных, 2012, с. 106]), однако данных по строению последнего вида пока недостаточно для полноценного сравнения этих двух таксонов.

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы, нижняя пермь; уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Приуралье и сопредельные регионы.

Psygtophyllum cuneifolium

(Kutorga, 1838) Schimper, 1870

Табл. XXXIII, фиг. 4, Табл. XXXVI, фиг. 4;
рис. 49, С–D; рис. 68, А

Синонимика: см. [Наугольных, 1998, с. 81].

Голотип. Изображен С.С. Куторгой [Kutorga, 1838, Plate VII, fig. 3], пермь Приуралья.

Описание. Листовая пластинка разделена главным синусом рассечения на две симметричные части, каждая из которых разделена на многочисленные линейные или ланцетовидные сегменты, образующие систему с двумя, тремя или даже четырьмя порядками рассечения. Терминальные части листьев могут быть субтреугольными клиновидными, с веерообразным жилкованием (см. рис. 49, С), либо линейными с единственной центральной жилкой (см. рис. 49, В). Ниже точки главной дихотомии располагаются базальные лопасти, образованные линейными или ланцетовидными повторно дихотомирующими сегментами.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, казанский ярус, средняя пермь; Приуралье и сопредельные регионы.

Psygtophyllum intermedium Naugolnykh, 2012

Табл. XXXV, фиг. 5, XXXVII, фиг. 1–5,
Табл. XXXVIII, фиг. 1–8; рис. 52, А–J, рис. 53, А–С

Синонимика: Наугольных, 2012, с. 100–106; Табл. IX, фиг. 1–6, табл. X, фиг. 1–8; Naugolnykh, 2013a, Fig. 4, B, Fig. 7.

Голотип. ГИН № 4856/248 (Табл. XXXVIII, фиг. 3, 5, 8) [Наугольных, 2012, рис. 3, а, в, г, рис. 4, в–д; табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1–8]; Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Diagnosis. Leaves compound, with dichotomizing main rachis. Leaf lamina is dissected into lanceolate lobes connected by their bases. There are basal lobes and additional intercalating lobes located under place of main dichotomy of main rachis. Leaves are amphistomatic. Cuticles of both leaf sides are similar, but lower epidermis is thinner and it bears more stomata. Stomata are monocyclic, with lips-like thickenings on guard cells. Subsidiary cells are simple or bearing small papillae and ring-shaped thickenings.

Описание. Голотип *Ps. intermedium* представляет собой почти полностью сохранившийся лист (Табл. XXXVIII, фиг. 3; см. рис. 52, А), с которого были получены препараты кутикулы (Табл. XXXVIII, фиг. 5, 8; см. рис. 52, D, E, G–I).

Наблюдаемая длина листа составляет 100 мм, ширина — 55 мм. Лист черешковый. Длина черешка 48 мм при максимальной ширине 4 мм. Черешок покрыт тонкой продольной ребристостью.

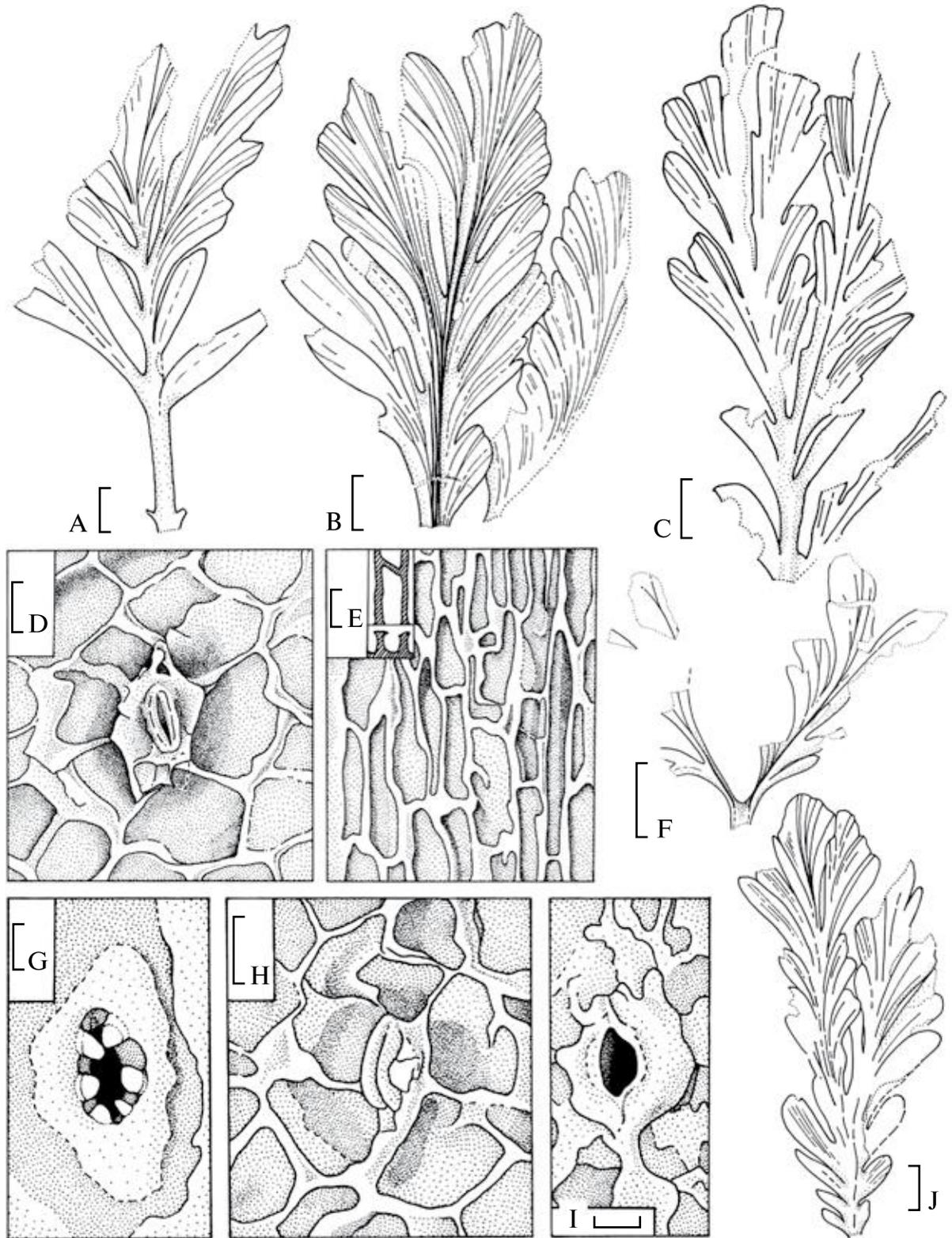


Рис. 52. *Psymnophyllum intermedium* Naugolnykh, семейство Psymnophyllaceae Zalessky emend. Naugolnykh, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A, D, E, G–I — голотип ГИН № 4856/248; B — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9461/11; C — экз. КИАХМЗ ККМ ИК 9655/9; F — экз. ГИН № 4856/249; J — экз. КИАХМЗ и ККМ ИК 9590/10. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, D, E, G, H, I); Мазуевка (B, C, J), Урма-2 (F). Длина масштабной линейки: 1 см (A–C, F, J), 10 мкм (D, E, G–I)

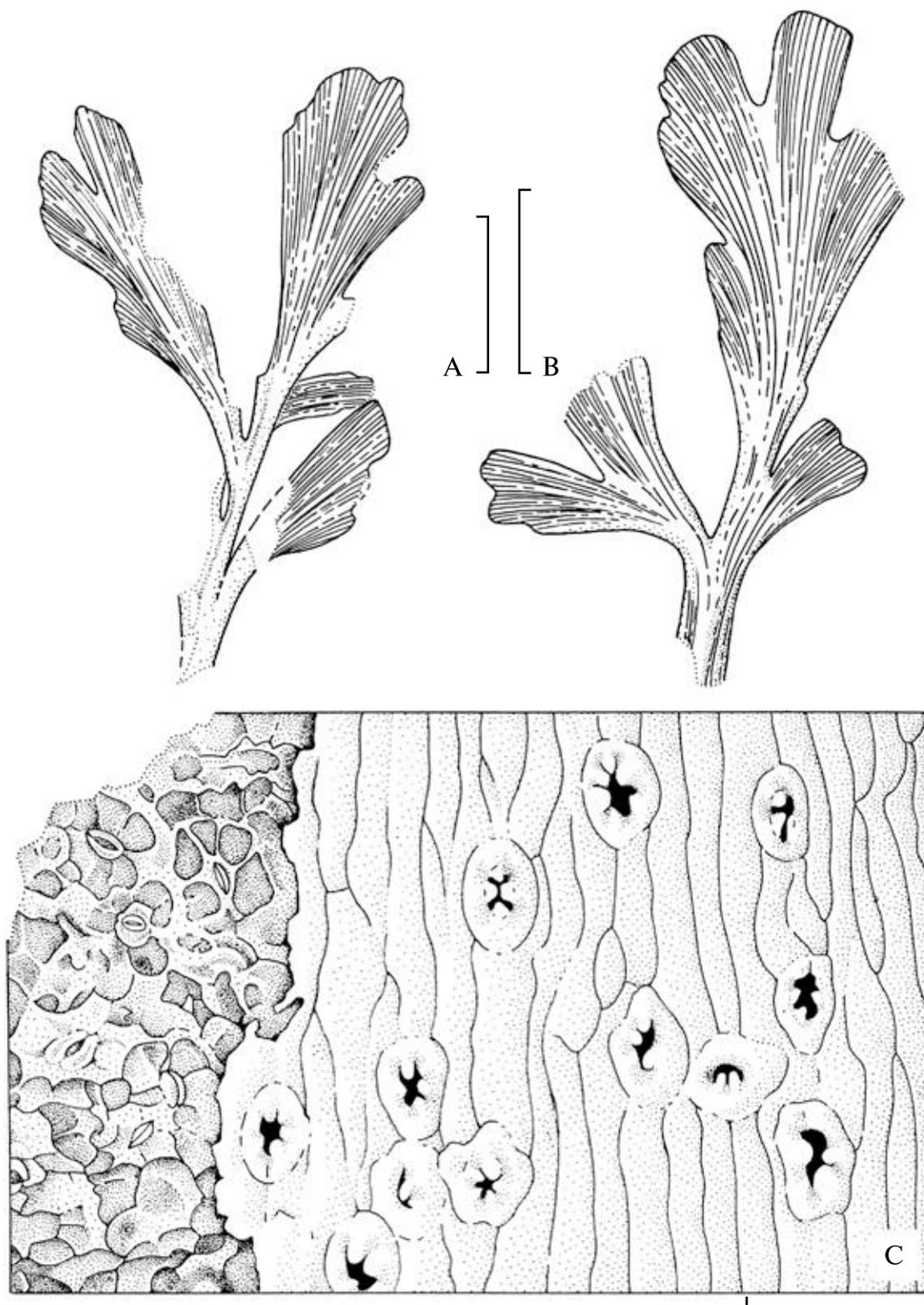


Рис. 53. *Psymphyllum intermedium* Naugolnykh, семейство Psymphyllaceae Zalessky emend. Naugolnykh, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida; макроморфология (А, В) и эпидермально-кутикулярное строение (С)

А — практически целый молодой лист, экз. ГИН № 4856/412; В — почти целый ювенильный лист с частично утраченным левым пером, экз. ГИН № 4856/263; С — голотип ГИН № 4856/248, эпидермально-кутикулярное строение. Местонахождения: Крутая Кагушка-2 (А); Чекарда-1, слой 10 (В, С). Длина масштабной линейки — 1 см (А, В), 100 мкм (С)

Ширина черешка остается постоянной почти на всем его протяжении, и только к точке (месту) главной дихотомии листа уменьшается до 2,5 мм.

От точки главной дихотомии отходят два пера первого порядка. Угол расхождения перьев равен 35° . Перья слегка изогнуты в направлении к центральному (главному) синусу расщепления. Перья первого порядка несут слабо обособленные перья второго порядка и сегменты последнего порядка, которые хорошо выражены только в базальной части левого (по положению на рис. 52, А) пера, где наблюдаются два ланцетовидных перышка с несохранившимися верхушками. На остальных участках перьев первого порядка сегменты последнего порядка срстаются краями более чем на половину своей длины, формируя коалесцентную листовую пластинку с уникальным жилкованием. Можно сказать, что листовая пластинка двух перьев первого порядка надрезана на лопасти. Длина левого пера первого порядка составляет 45 мм, правого — 53 мм. Ширина — 16 мм и 15 мм соответственно. Угол прикрепления перышек к перьям первого порядка меняется в пределах от 25° в приверхушечной части перьев до 40° в базальной части перьев.

Ниже точки главной дихотомии к черешку прикрепляется пара хорошо развитых базальных лопастей, имеющих ланцетовидные очертания. Верхушка левой (по положению на рис. 52, А) базальной лопасти дихотомизирует. Апексы базальных лопастей не сохранились, поэтому установить их полную длину не представляется возможным. Наблюдаемая длина левой базальной лопасти равна 32 мм при максимальной ширине 14 мм. Наблюдаемая длина правой базальной лопасти равна 24 мм при максимальной ширине 11 мм.

Между точкой главной дихотомии и основными базальными лопастями располагается пара дополнительных, интеркалирующих лопастей, сохранившихся полностью. Левая интеркалирующая лопасть имеет несколько меньшие размеры, чем правая, и расположена под более острым углом к черешку. Интеркалирующие лопасти имеют ланцетовидные очертания, с максимальной шириной, расположенной в верхней (дистальной) четверти листа. Длина левой интеркалирующей лопасти равна 13 мм, при максимальной ширине 4 мм, длина правой — 20 мм при максимальной ширине 6 мм. Левая интеркалирующая лопасть прикреплялась к черешку листа под углом 34° , правая — под углом 48° .

У самого основания черешка расположены два симметричных выроста длиной 2 мм и шириной 1 мм, возможно, соответствующих местам прикрепления еще двух дополнительных лопастей, которые не сохранились.

Жилкование маскируется тонкой продольной ребристостью листовой пластинки, по всей вероятности, образованной тяжами гиподермальной ткани. В среднюю часть основания каждой лопасти и каждого перышка входит средняя жилка, от которой под углом $20\text{--}25^\circ$ отходят боковые жилки. Боковые жилки дихотомизируют один или два раза. На пять миллиметров ширины листовой пластинки в среднем приходится 7–8 жилок.

Второй экземпляр из имеющейся выборки представляет собой фрагмент более крупного листа (Табл. XXXVII, фиг. 2; см. рис. 52, В). Сохранилось левое перо первого порядка с повторно дихотомизирующим рахисом, а также часть правого пера первого порядка, очевидно принадлежавшего тому же листу.

Угол расхождения перьев первого порядка от точки главной дихотомии точно установить невозможно, поскольку место соединения перьев не сохранилось, однако его можно определить, аппроксимируя направление рахисов перьев. Этот угол равен 35° , т.е. он полностью соответствует углу расхождения перьев первого порядка у голотипа. Наблюдаемая длина листа равна 96 мм, однако длина листа вместе с черешком должна была быть больше по меньшей мере на треть. Максимальная ширина левого пера первого порядка равна 54 мм. Таким образом, ширина всего листа должна была составлять 108 мм. Листовая пластинка этого экземпляра рассечена на лопасти, идентичные лопастям листовой пластинки голотипа, но несколько большего размера. Базископический край многих лопастей слегка выгибается в направлении к основанию пера и может нести дополнительные мелкие лопасти. Жилкование в целом близко жилкованию голотипа, однако за счет слабого развития средней жилки в сегментах последнего порядка оно от перистого переходит к веерообразному.

Как на голотипе, так и на других экземплярах имеющейся выборки, сегменты последнего и предпоследнего порядков, расположенные на перьях первого порядка, заметно сильнее развиты с внешней стороны перьев, чем с внутренней, обращенной к центральному синусу расщепления листовой пластинки, образованному главной дихотомией рахиса.

Третий из наиболее полно сохранившихся экземпляров этого вида представляет собой практически целый лист (см. рис. 52, J), но без черешка и с оборванной верхушкой правого пера первого порядка. Общая длина листа составляет 105 мм при ширине листа 45 мм. Угол расхождения перьев первого порядка равен 25° .

Строение этого листа в целом повторяет строение голотипа и второго экземпляра, подробно описанного выше, за одним важным исключением. У этого экземпляра ниже базальных лопастей расположены дополнительные лопасти (три с левой стороны и две с правой), размер которых постепенно уменьшается в направлении к основанию листа.

Морфологическое строение четвертого, относительно полно сохранившегося экземпляра выборки (Табл. XXXV, фиг. 5; см. рис. 53, C) также в общих чертах повторяет характеристику экземпляров, описанных выше. Наблюдаемая длина этого листа равна 96 мм при максимальной ширине 38 мм. Угол расхождения перьев первого порядка этого экземпляра равен 25° .

К этому же виду были отнесены два ювенильных листа близкого строения, но с гораздо большим углом расхождения перьев первого порядка — 68° (см. рис. 52, F) и 62° . Такое существенное различие между этим параметром у молодых и более развитых листьев ($25\text{--}35^\circ$), на мой взгляд, может объясняться постепенным изменением формы листовой пластинки по мере ее онтогенетического развития. Очевидно, в ходе своего роста листовая пластинка сильно вытягивалась в длину. При этом пропорции листа менялись от относительно изометричных к сильно вытянутым, удлинненным, таким образом, что листовая пластинка могла быть вписана в равнобедренный треугольник с сильно оттянутой верхушкой, ориентированной к черешку листа. Существенное изменение морфологии листовой пластинки псигмофиллоидов в ходе ее онтогенетического развития на примере вида *Psygmothylum expansum* (Brongn.) Schimper уже было установлено ранее [Naugolnykh, 2007, p. 135, fig. 10].

Длина более полно сохранившегося ювенильного листа равна 41 мм при максимальной ширине 40 мм. Базальные лопасти этого экземпляра еще не обособлены. На противоположной апикальной части правого пера хорошо видно жилкование. От отчетливой средней жилки, входящей в сегменты последнего порядка, отходят боковые жилки. Угол отхождения боковых жилок в основании и средней части сегментов равен 20° ; в апикальной части сегментов он

уменьшается до 10° . Боковые жилки в базальной части сегментов последнего порядка однократно дихотомируют. Боковые жилки апикальной части сегментов простые.

Лопастни или протоперышки (сегменты последнего порядка), расположенные в дистальных частях перьев первого порядка, достигают 16–17 мм длины при максимальной ширине 6 мм.

Наблюдаемая длина второго ювенильного экземпляра равна 95 мм, но, поскольку основание листа не сохранилось, длина листа при жизни растения (= первоначальная длина) должна была превышать 100 мм. Благодаря тому, что левое перо первого порядка сохранилось почти полностью, аналитическим путем можно установить первоначальную ширину листа, которая соответствовала 74–76 мм. Рахис перьев первого порядка несет тонкую продольную ребристость. Максимальная наблюдаемая ширина рахиса равна 4 см.

Сегменты последнего порядка от ланцетовидных до лентовидных. В каждый сегмент из рахиса пера входит несколько жилок (обычно, не более трех-четырех), из которых центральная (средняя) жилка более развита. От средней жилки отходят боковые жилки, однократно дихотомирующие или простые.

Угол прикрепления сегментов последнего порядка к рахису пера первого порядка варьирует в пределах от 25° (у апикальных сегментов) до 30° (у сегментов, прикрепляющихся к базальным или средним частям перьев первого порядка).

Помимо относительно целых экземпляров, в коллекции имеются фрагментарно сохранившиеся экземпляры, морфологические особенности которых заставляют отнести их к этому же виду.

Один из таких фрагментарных экземпляров представляет собой часть листа с сохранившимися черешком, главной дихотомией рахиса и правым пером первого порядка (Табл. XXXVIII, фиг. 2, 4). Общая длина листа равна 162 мм. Предполагаемая ширина листа, исходя из ширины правого пера первого порядка, должна была составлять 130 мм. Наблюдаемая длина черешка листа (до точки главной дихотомии рахиса) равна 38 мм при максимальной ширине черешка 6 мм, которая располагается у точки главной дихотомии. Угол расхождения перьев первого порядка равен 52° .

Длина правого (единственного сохранившегося) пера последнего порядка равна 128 мм при максимальной ширине 35 мм, располагающейся в апикальной части пера. Максимальная наблюдаемая ширина рахиса пера первого порядка равна 5 мм. От рахиса пера первого порядка отходят

рахисы перьев второго порядка, расположенные только с внешней (по отношению к центральному синусу рассечения) стороны пера первого порядка. Угол прикрепления перьев второго порядка к рахису пера первого порядка имеет тенденцию к постепенному уменьшению в дистальном направлении. Он составляет 40, 45, 35 и 28° последовательно, в направлении от проксимальной части пера первого порядка к его верхушке.

В апикальной части пера первого порядка, а также по внутренней стороне пера первого порядка, обращенной к главному синусу рассечения, располагаются перышки (сегменты последнего порядка), имеющие ланцетовидную форму и клиновидное основание. Размер перышек постепенно увеличивается в направлении к верхушке пера первого порядка и меняется от 12×3 до 25×4 мм. Перышки, расположенные на апикальных перьях второго порядка, почти полностью срастаются своими краями, формируя единую уникогерентную или коалесцентную листовую пластинку. Перышки прикрепляются к рахису под углом 20°. Жилкование преимущественно веерообразное, с элементами перистого. На 5 мм поперечного сечения перышка приходится пять жилок.

У голотипа было изучено эпидермально-кутикулярное строение (Табл. XXXVIII, фиг. 5, 8; см. рис. 52, D, E, G–I, рис. 53, C). Листья амфистоматные. Строение обеих сторон листа сходно, однако кутикула верхней стороны листа несколько более толстая, а нижняя сторона листа несет большее количество устьиц, расположенных более плотно относительно друг друга. Покровные клетки эпидермы сгруппированы в участки двух типов. Участки первого типа (интеркостальные) образованы клетками относительно изометричных очертаний, как правило, пятиугольными, реже — четырех- или шестиугольными. Клеточные стенки прямые или слабоизогнутые. Средний размер клеток составляет 15×25 мкм. Участки второго типа (костальные) образованы клетками удлиненных очертаний, размером 10×35 мкм, иногда сильнее вытянутыми, размером до 8×45 мкм. Размер клеток в пределах одного костального поля меняется закономерно. Иногда по внутреннему краю радиальных стенок покровных клеток эпидермы идут тонкие, но отчетливые выступы («карнизы»; см. рис. 52, E, врезка слева вверху). Клеточные стенки прямые, иногда — слабоизогнутые.

Устьица располагаются в пределах интеркостальных участков эпидермы неравномерно, образуя небольшие группы из двух-трех устьиц или ряды из четырех-пяти устьиц. В одном случае

наблюдались близкорасположенные ряды устьиц (три отчетливых параллельных ряда), отделенных друг от друга рядами покровных клеток, с шириной каждого ряда в одну клетку. Устьица в пределах одного ряда ориентированы апертурами в одном направлении, вдоль ряда (вдоль направления жилки).

Устьица моноциклические, актиноциклические. Средний размер устьиц (вместе с побочными клетками) равен 55×70 мкм. Побочные клетки специализированные, сильнее кутинизированы по сравнению с обычными покровными клетками эпидермы. Количество побочных клеток в среднем колеблется от пяти до семи. Размер побочных клеток варьирует от 10×12 до 15×20 мкм, причем побочные клетки разного размера могут наблюдаться у одного и того же устьица. Устьичные щели могут быть окружены кутиновым кольцом, образованным за счет усиления проксимальной кутинизации побочных клеток. Побочные клетки обычно несут небольшие, но отчетливые папиллы. Замыкающие клетки снабжены губовидными утолщениями.

Сравнение. От наиболее близких видов *Psygmyphyllum expansum* (Brongn.) Schimper и *Ps. interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh этот вид отличается более узкими взрослыми листьями, узкими ланцетовидными сегментами последнего порядка, наличием дополнительных интеркалирующих лопастей, располагающихся ниже точки главной дихотомии; от вида *Psygmyphyllum expansum* — отсутствием угловых шипиков на покровных клетках эпидермы, отсутствием кутиновых протуберанцев на побочных клетках устьиц, продольной ориентировкой апертур устьиц вдоль направления костальных рядов (вдоль направления жилок). От вида *Psygmyphyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper этот вид отличается более широкими сегментами последнего порядка, имеющими ланцетовидную форму, в основание которых входит не одна, а несколько жилок, а также наличием дополнительных интеркалирующих лопастей, располагающихся на черешке. От вида *Psygmyphyllum incertum* Tschirkova [Zalessky, 1939] этот вид отличается более узкой формой взрослых листьев, более широкими и длинными сегментами последнего порядка и существенно слабее развитыми перьями последнего (второго) порядка. Строение базальной части листа и эпидермально-кутикулярная характеристика вида *P. incertum* остаются неизвестными.

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы Среднего Приуралья.

Род *Psygmophylloidenron* Naugolnykh, 2007

Psygmophylloidenron uralensis Naugolnykh, 2007

Рис. 50, А, В

Синонимика: *Psygmophylloidenron uralensis* Naugolnykh: Naugolnykh, 2007, p. 138–139, Fig. 13, a, c, Plate 1, fig. 4; Наугольных, 2007, с. 137–140, Табл. XX, фиг. 3, рис. 62.

Голотип. ГИН № 4856/80, Свердловская область, Красноуфимский район, левый берег р. Уфы, местонахождение Криулино; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание. Побеги со слабоморщинистой перидермой и округлыми листовыми рубцами, расположенными по рыхлой неотчетливой спирали. Рубцы несут двойной листовой след. Размер и форма листовых рубцов соответствуют форме оснований листьев *Psygmophyllum expansum*.

Замечания. Описание и диагнозы вида и рода *Psygmophylloidenron uralensis* Naugolnykh были опубликованы автором на английском языке [Naugolnykh, 2007, p. 138–139, Fig. 13, a, c; Plate 1, fig. 4].

Практически одновременно с публикацией протолога *Psygmophylloidenron uralensis*, сведения об этом таксоне были помещены в другую монографию автора, которая вышла в том же году [Наугольных, 2007, с. 137–140, рис. 62; табл. XX, фиг. 3], но на русском языке с обширным французским резюме. Поскольку к этому моменту работа на английском языке еще не вышла, и точные сроки выхода ее из печати не были известны, во избежание путаницы автор [Наугольных, 2007] был вынужден не приводить синонимику и не давать ссылок на год опубликования рода и вида в русскоязычной работе.

Распространение. Артинский, кунгурский, уфимский и казанский ярусы Среднего и Южного Приуралья.

Род *Bardia* Zalessky, 1933

Bardia mauerii Zalessky, 1933

Табл. XXXIX, фиг. 5, Табл. XL, фиг. 4; рис. 54, С

Синонимика: *Bardia mauerii* Zalessky, Zalessky, 1933, p. 284–286, fig. 1; Наугольных, 2005а, рис. 4, В.

Bardia aff. *mauerii* Zalessky: Наугольных, 1998, с. 84–86, рис. 41, 42; 2005а, Табл. I, фиг. 1, 2.

Bardia gracilis Zalessky: Zalessky, 1939а, p. 709–711, fig. 2.

Bardia insignis Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 350–353, fig. 29.

Syniopteris expansa var. *typica* Vladimirovich: Владимирович, 1985, Табл. VIII, фиг. 8.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1933, fig. 1]; Пермский край, Кишертский район, р. Кишертки, с. Пятково, Саламатский овраг; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Листья черешковые, билобатные, разделенные центральным синусом рассечения на две симметричные главные лопасти. Главные лопасти разделены на ланцетовидные лопасти следующего порядка, которые могут оставаться простыми или дихотомировать до двух раз. Жилкование веерообразное. В каждую лопасть последнего порядка входит одна или две жилки, которые далее могут дихотомировать до трех раз. Черешок отчетливо обособлен от листовой пластинки. Длина черешка обычно превышает длину листовой пластинки не менее чем в полтора-два раза. Листья прикрепляются к укороченным побегам (брахибластам).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Alternopsis* Naugolnykh, 1992

Alternopsis stricta Naugolnykh, 1992

Табл. XLI, фиг. 4, 5

Синонимика: *Alternopsis stricta* Naugolnykh: Naugolnykh, 1992, p. 69–73; Наугольных, 1998, с. 66–68, рис. 27, А, С; Биота..., 1998, Табл. XXXVII, фиг. 1; Naugolnykh, 2007, fig. 18, f, fig. 20, f, fig. 21, b; 2013, Fig. 4, А.

Голотип. ГИН № 3773(11)/33(89); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Фолиарные семенные органы, представляющие собой семенные пластинки с краевыми лопастями. Верхнее (апикальное) ограничение фертильных лопастей является семенным рубцом, к которому прикреплялся семязачаток с широким плоским основанием. Семенные пластинки простые или ветвящиеся.

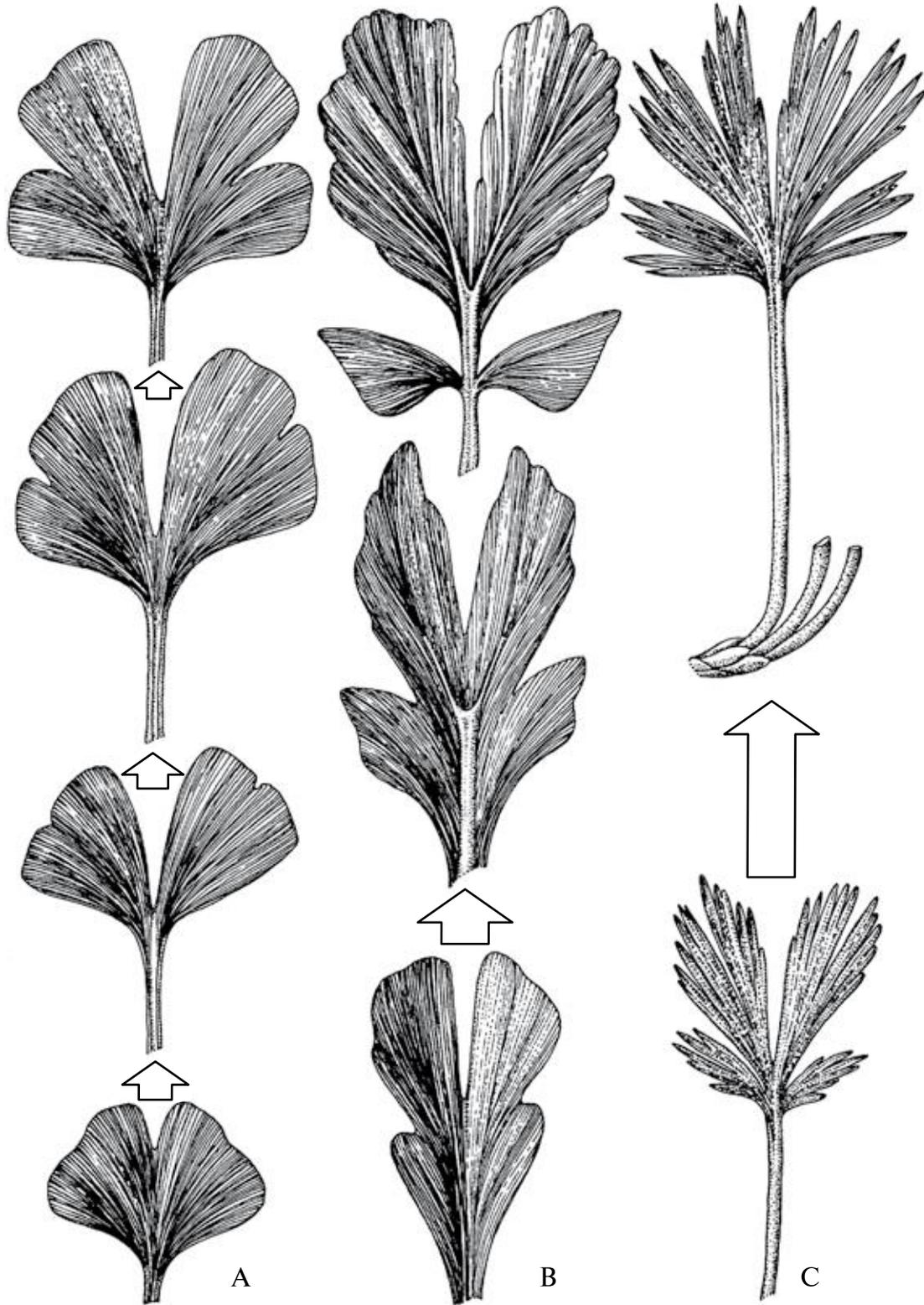


Рис. 54. Семейства Karkeniaceae Krassilov (A) и Psymphyllaceae Zalessky emend. Naugolnykh (B, C), порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

Изменение морфологии листовой пластинки в ходе онтогенеза у примитивного гинкгофита *Kerpia macroloba* Naugolnykh (A) и прегинкгофитов *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper (B) и *Bardia mauerii* Zalessky (C); нижняя пермь, кунгурский ярус, Среднее Приуралье. Вне масштаба

К виду также относятся стерильные листья близкого строения, но без отчетливых семенных рубцов (см. здесь Табл. XLI, фиг. 4, 5).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Flabellifolium* Stone, 1973

Flabellifolium lamellatus Naugolnykh,
sp. nov.

Табл. XL, фиг. 5; рис. 68, E (см. ниже)

Синонимика: *Flabellifolium* sp.: Наугольных, 1998, с. 86–87, рис. 43; 2007, Табл. XXXI, фиг. 5; Naugolnykh, 2007, Plate 6, fig. 4.

Derivatio nominii: от *lamellatus* (lat.) — пластинчатый.

Голотип. ГИН № 3773(11)/227(90); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 7), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт (Табл. XL, фиг. 5).

Diagnosis. Leaves flabelliform, without stalk, with cuneate base. Leaf lamina is dissected into short linear lobes. Leaf width longer than leaf length. Venation is fan-shaped. seven veins come into leaf base. Leaf size is about 2×2,5 cm.

Описание. К виду отнесены листья округлой или субтреугольной формы, бесчерешковые, с оттянутым основанием. Край листа рассечен на короткие линейные лопасти. Ширина листа обычно превышает длину листа, пусть даже и незначительно. Жилкование веерообразное. В основании листа входит семь жилок. Размер листовой пластинки варьирует в широких пределах. Средний размер листьев — 2 см в длину при ширине 2,5 см.

Сравнение. От всех других видов рода отличается пропорциями листьев, у которых ширина обычно превышает длину.

Материал. Один полностью сохранившийся лист и три фрагмента.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Семейство

Cheirocladaceae Naugolnykh, 2007

Род *Cheirocladus* Naugolnykh, 2007

Cheirocladus longicheirus Naugolnykh, 2007

Табл. XLII, фиг. 1–4; рис. 55, B–D,
рис. 65, B (см. ниже)

Синонимика: *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh: Naugolnykh, 2007, p. 825–829, Plate I, fig. 2, Plate 2, figs. 1–4, Text-figs. 2–4.

Голотип. ГИН № 4856/159, полностью сохранившийся фолиарный семенной орган; Пермская область, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Фолиарные семенные органы примитивных гинкгофитов, состоящие из уплощенной семенной пластинки, обычно достигающей длины в 5–7 см при ширине 0,7–0,8 см. Семенная пластинка может быть простой или ветвящейся. Апикальная часть пластинки рассечена на терминальные лопасти, количество которых может варьировать от трех до семи. В апикальной части лопастей на их предполагаемой абаксиальной стороне расположены округлые семенные рубцы.

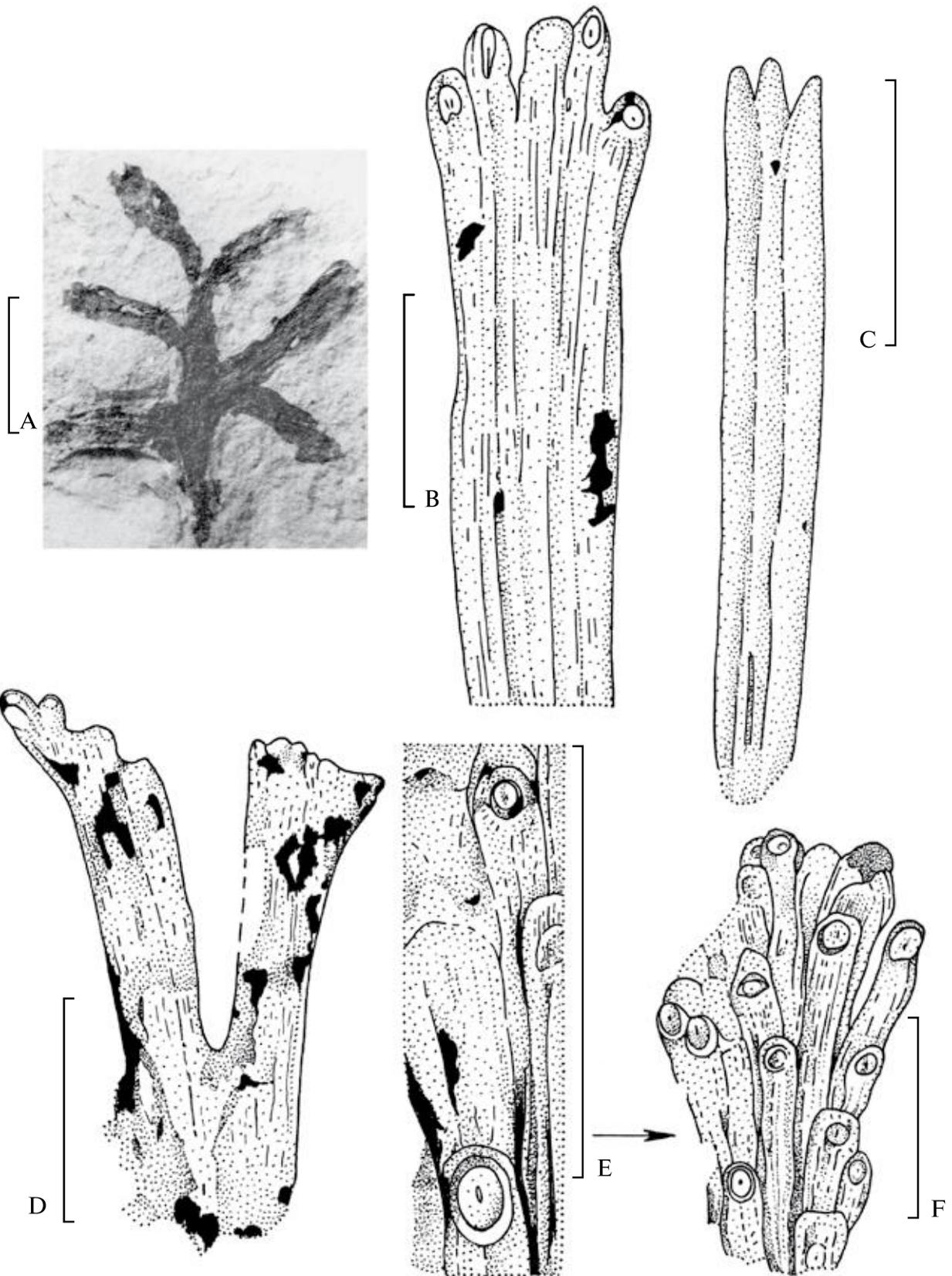
Замечания. Первоначально в распоряжении автора имелся единственный экземпляр этого вида, избранный голотипом. К настоящему времени найдены дополнительные экземпляры этого вида, позволившие расширить морфологическую характеристику *Cheirocladus longicheirus*. В частности, выяснилось, что апикальные выросты могли быть стерильными, а сами семенные органы могли образовывать ветвящиеся собрания.

Возможная прижизненная связь семенных фолиарных органов *Cheirocladus* и близких типов (*Alternopsis*, *Biarmopteris*) с листьями гинкгофитов была подтверждена находками в пермских отложениях Доломитовых Альп (местонахождение Bletterbach; Южный Тироль, Италия) листьев *Sphenobaiera* и фолиарных органов с сохранившимися в прикреплении семенами [Fischer et al., 2010].

⇒

Рис. 55. Семейство Cheirocladaceae Naugolnykh, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A — *Biarmopteris pulchra* Zalesky, семенной орган, экз. ГИН № 4856/84; B–D — *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh, фолиарный семенной орган; B — голотип ГИН 4856/159, C — стерильный побег, экз. ГИН № 4856/254, D — дихотомизирующий семенной орган, экз. ГИН № 4856/255; E, F — *Cheirocladus* sp., семенной (?) орган, экз. КИАХИМЗ № ККМ Н/В 3734/93 (старый номер 2/85), мемориальная коллекция Г.Т. Мауэра; E — детальная прорисовка части органа, F — общий вид. Местонахождения: Чекарда-1 слой 7 (A), слой 10 (B–F). Длина масштабной линейки — 1 см



Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Biarmopteris* Zalesky, 1937

Biarmopteris pulchra Zalesky, 1937

Рис. 55, А

Синонимика: *Biarmopteris pulchra* Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 47, 48, Text-fig. 11; Мейен, 1983, с. 10 (замечания без описания), рис. 3п; Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 17, фиг. з, рис. 18, фиг. 2; Мейен, 1987, рис. 44, фиг. 2, рис. 45, е–к; 1992, с. 36, 37 (замечания без описания), рис. 6.3п, с. 69, рис. 7.13д, с. 125, рис. 9, 4 к–н, Табл. I, 7; Наугольных, 1998, с. 64–66, рис. 25А–25С; 2007, Табл. XXXII, фиг. 1, 2; Naugolnykh, 2007, p. 829, Plate 3, figs. 1, 4, Text-fig. 18, с–е, Text-fig. 20, h, Text-fig. 21, с.

Aphlebia speciosa Zalesky: Zalesky, 1939b, p. 359, fig. 37.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1937b, fig. 11]; Среднее Приуралье, Пермский край, правый берег р. Барды, местонахождение Красная Глинка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Фолиарные семенные органы ранних гинкгофитов, представляющие собой уплощенные ветвящиеся мегаспорофиллы (кладоспермы, по терминологии С.В. Мейена) или кладоидные системы с округлыми семенными рубцами, расположенными на абаксиальной поверхности их терминальных частей. Возможно, частично замещали стерильные листья или их отдельные сегменты.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Семейство

Каркениевые Krassilov, 1972

Род *Karckenia* Archangelsky, 1965

Karckenia permiana Naugolnykh, 2011

Табл. XLI, фиг. 1; рис. 56, Е

Синонимика: *Karckenia* sp.: Naugolnykh, 2007, p. 846–848, fig. 14, a, b, fig. 20, j; Наугольных, 2007, рис. 64.

Karckenia permiana Naugolnykh: Naugolnykh, 2011, p. 26–27, Plate I, figs. 1, 3, 5, Plate II, fig. 1, Text-figs. 2, 5–1, справа.

Голотип. ГИН № 3737/63, Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Семенные органы в виде кистевидных собраний семян. Семена прикрепляются к фертильной оси посредством коротких семяножек.

Семена инвертированы, развернуты микропилярной частью в направлении оси собрания семян (оси стробила).

Семена неокрыленные, но, возможно, с мягкими саркотестальными тканями, если судить по деформации краевой части семян, окружающей плотную склеротесту. Размер семян варьирует от 5 до 10 мм в длину при ширине 4–8 мм. Длина стробилов достигает 10 см при ширине 3–4 см.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье. Сходные формы, вероятно, относящиеся к новому виду рода *Karckenia*, известны из отложений казанского яруса в Поволжье [Наугольных и др., 2013], где они ассоциативно связаны с листьями *Kerpia belebeica* Naugolnykh.

Род *Kerpia* Naugolnykh, 1995

Kerpia macroloba Naugolnykh, 1995

Табл. XXXIX, фиг. 3, Табл. XL, фиг. 6, Табл. XLI, фиг. 2; рис. 54, А, рис. 56, А–D, рис. 57, А–Н

Синонимика: *Kerpia macroloba* Naugolnykh: Наугольных, 1995, с. 112–115, Табл. VIII, фиг. 1–3, рис. 1–4, 46; 1998, с. 109–111, Табл. XXIV, фиг. 1, 24, рис. 63, М, рис. 64, рис. 65; 2007, Табл. XXXVI, фиг. 1–6; рис. 65–1, слева.

Голотип. ГИН № 3773(11)/157(89); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 7), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Листья отчетливо билобатные, черешковые. Листовая пластинка разделена главным синусом расчленения на две главные лопасти,

которые у хорошо развитых листьев могут быть разделены вторичными синусами рассечения на лопасти следующих порядков. Черешок длинный и относительно тонкий, обычно превышающий длину листовую пластинку более чем в полтора раза. Из черешка в основание листа входят две жилки. Кутикула тонкая, с мелкими

папиллами. Устьица несут проксимальные папиллы.

Замечания. Листья *Kerria macroloba*, по всей видимости, принадлежали ранним гинкгофитам с семеносными органами *Karkenia permiana*.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

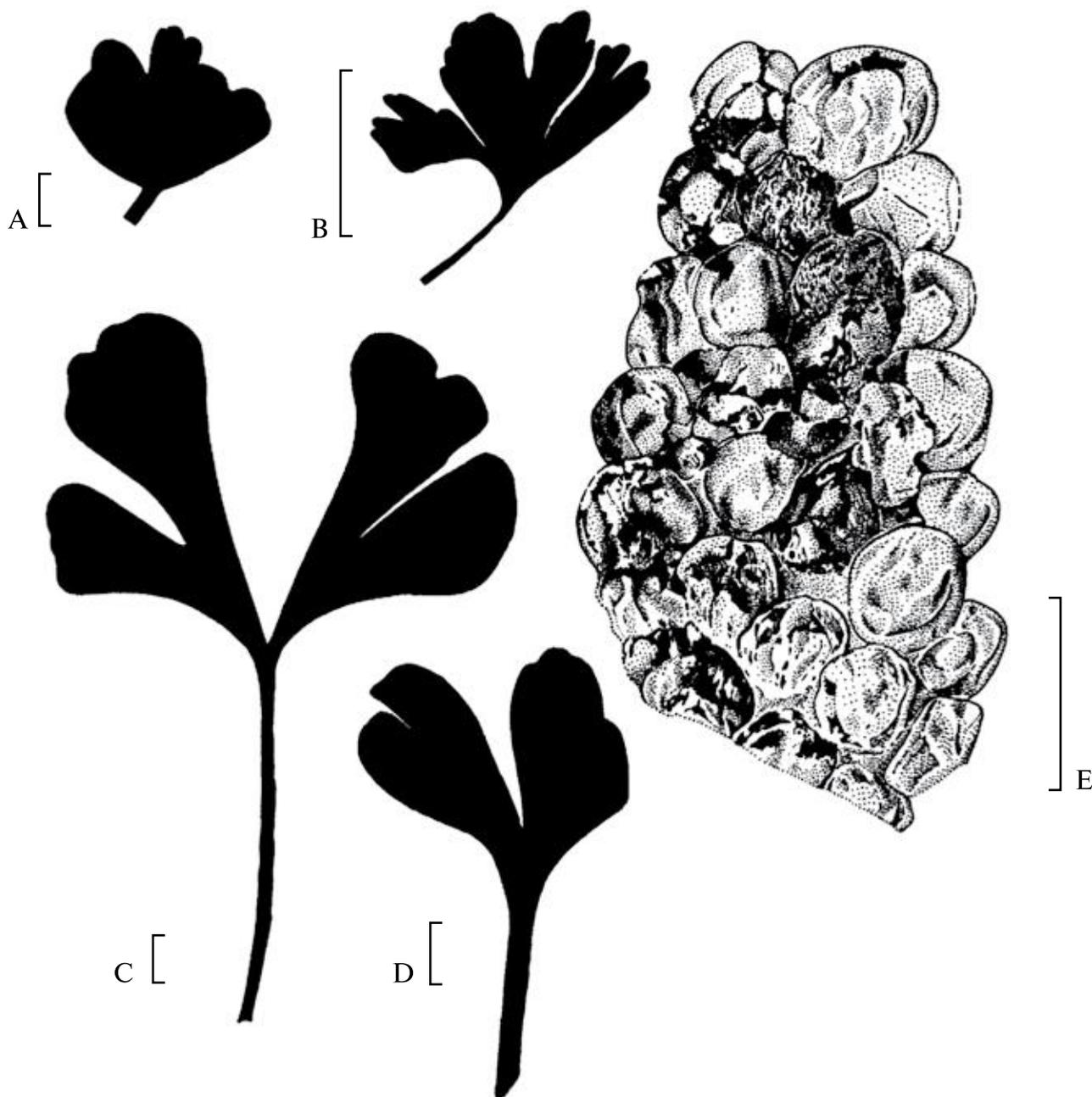


Рис. 56. Семейство Karkeniaceae Krassilov, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A–D — *Kerria macroloba* Naugolnykh: A — ювенильный лист, экз. ГИН № 3773(11)/307(91), B — ювенильный лист, экз. ГИН № 4856/438, C — голотип ГИН № 3773(11)/157(89); D — экз. ГИН № 4856/540 (PSU 197); E — *Karkenia permiana* Naugolnykh, голотип ГИН № 3737/63. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, E), слой 7 (C); Таежное-1 (B); Молебка (D). Длина масштабной линейки — 1 см

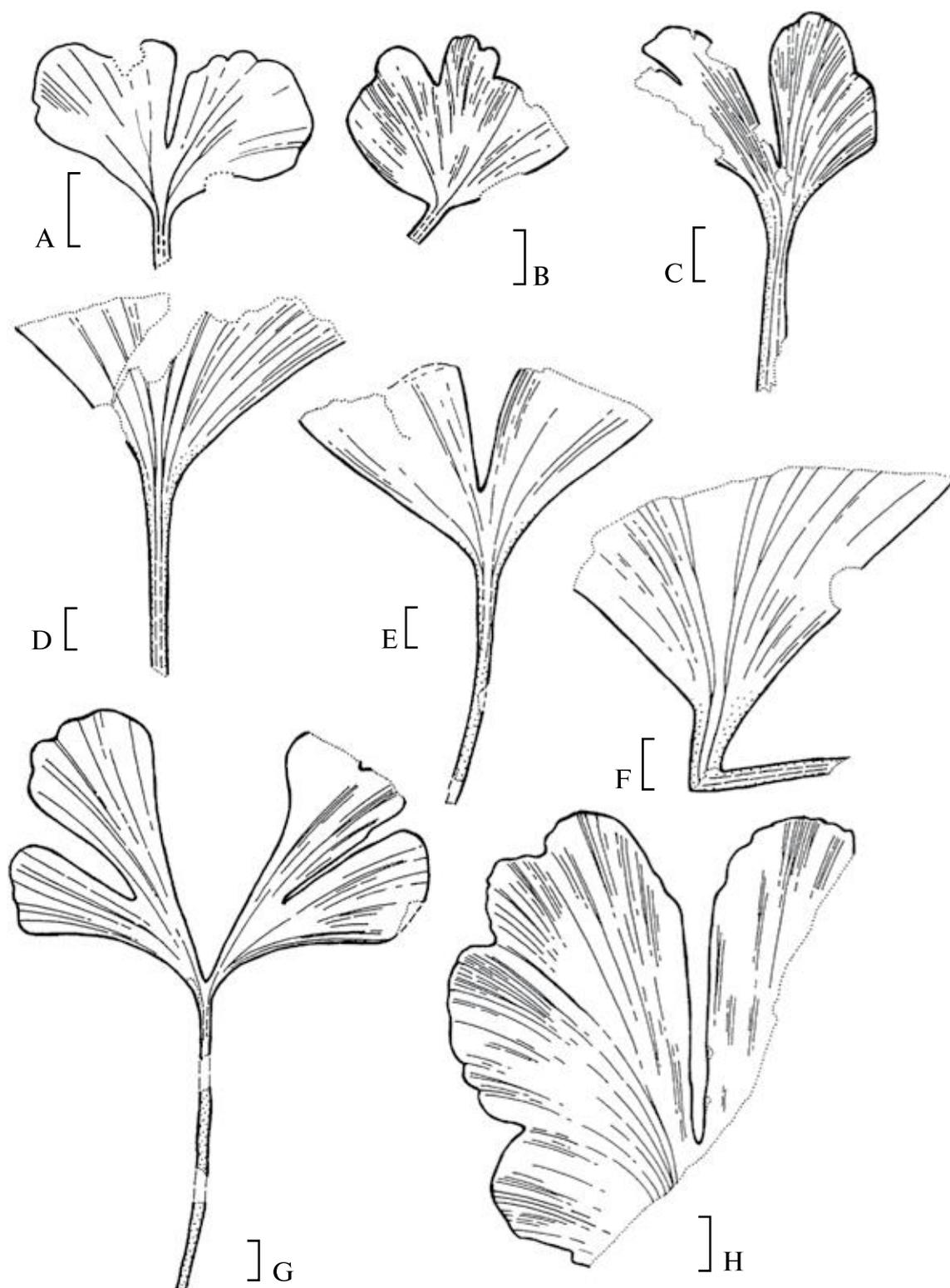


Рис. 57. Семейство Karkeniaceae Krassilov, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A–H — *Kerria macroloba* Naugolnykh, изменчивость листьев: A — экз. УГМ № 2173 (рисунок по фотографии, опубликованной в [Абросимова, 2012, Табл. II, фиг. 2]), B — экз. ГИН № 3773(11)/307(91), C — экз. ГИН № 4856/540 (PSU 197), D — экз. ГИН № 4856/38, E — экз. ГИН № 3773(11)/224(90), F — экз. ГИН № 3773(11)/280(91), G — голотип ГИН № 3773(11)/157(89), H — экз. VZC/2, коллекция В.А. Цимбала. Местонахождения: Рахмангулово (A, D), Чекарда-1, слой 10 (B, F, H), слой 7 (G), слой 1 (E); Молебка (C). Длина масштабной линейки — 1 см

Листья гинкгофитов ближе не установленного систематического положения

Род *Sphenobaiera* Florin, 1936

Sphenobaiera kungurica Naugolnykh,
sp. nov.

Табл. XLI, фиг. 3, Табл. XLIII, фиг. 1–6,
Табл. XLIV, фиг. 1–3, 6; рис. 58, А–F,
рис. 59, А–F, рис. 60, А–F

Derivatio nominii: от г. Кунгур и кунгурского яруса нижнего отдела пермской системы.

Голотип. ГИН № 4856/461; Среднее Приуралье, Пермский край, левый берег р. Барды, местонахождение Крутая Катушка-2; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита (Табл. XLIII, фиг. 1–6; рис. 58, А–F).

Diagnosis. Leaves divided into linear segments. Segments bifurcate up to four times. Two veins come into leaf base. Then these basal veins go into lobes of first order (initial segments), which resulted from first bifurcation of leaf lamina.

Cuticles of both leaf side are similar to each other, but lower cuticle is slightly thicker. Leaves amphistomatic. Cuticles of two basic types. First type is costal cuticle with prolonged cells with thin cell walls, commonly without stomata. Second type is intercostal cuticle with more isometric cells of irregular outlines and curved or waved relatively thick cell walls. Stomata are disposed on the intercostal fields of epidermis. Stomata monocyclic, unsunken. Subsidiary cells very weakly specialized, with slightly thicker anticlinal and periclinal cell walls. There are rare hairs (trichomes) uni- or dicellular, with apical widenings (Drüsenhaare).

Сравнение и замечания. Специализированные трихомы *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov. с апикальным расширением, очевидно, содержащим при жизни растения ароматические вещества, очень напоминают трихомы некоторых современных высших растений, например, пеларгонии, *Pelargonium odoratissimum* (L.) L'Herit [Eschrich, 1995, S. 217, Abb. 6.35]. Длинные, изолированно расположенные трихомы встречаются на листьях и других органах многих гинкгофитов (см., например: [Вахрамеев, Долуденко, 1961, Табл. XLVIII, 3: *Ginkgo* ex gr. *huttonii* (Sternberg) Heer; Костина, 2004, Табл. XXVIII: *Ginkgo tabaniensis* Kostina; Табл. XXX, 5–8: *Ginkgo capillata* Kiritchkova et Kostina; Табл. XXXI, 5, 6: *Ginkgo heerii* Doludenko et Rasskazova]), особенно — на нижней поверхности листьев.

Весьма симптоматично то, что *Sphenobaiera kungurica* обнаруживает сходство с мезозойскими представителями этого рода, с которыми кунгурский вид, по мнению автора, находится в прямом, хотя и отдаленном родстве. Общим габитусом непогруженных моноциклических устьичных аппаратов с хорошо выраженными замыкающими клетками новый вид напоминает экземпляры *Sphenobaiera* aff. *pulchella* (Heer) Florin из верхнеюрских отложений р. Умальты, Буреинский бассейн [Вахрамеев, Долуденко, 1961, с. 106–107, Табл. LI, 1–6], но отличается макроморфологией листьев. У *Sphenobaiera* aff. *pulchella* сегменты бифуркируют не более двух раз, имеют ланцетовидную форму и до 20 продольных жилок в каждом сегменте.

Sphenobaiera kungurica напоминает группу видов *Sphenobaiera* с узкими и длинными сегментами — *S. pontifolia* Anderson et Anderson, *S. africana* (Baldoni) Anderson et Anderson, *S. schenkii* (Feistmantel) Florin, *S. steinmannii* (Solms-Laubach) Anderson et Anderson. Помимо макроморфологии, у некоторых из этих видов есть существенное сходство и в микроструктуре видов *Sphenobaiera kungurica*, *S. pontifolia* и *S. africana*, покровные клетки эпидермы которых, в отличие от *S. schenkii*, не несут папилл, однако по совмещению на одном листе четко дифференцированных костальных участков с длинными вытянутыми клетками и интеркостальных с изометричными клетками *S. kungurica* больше похожа на *S. schenkii*.

По общему строению листовой пластинки, форме сегментов и эпидермально-кутикулярному строению, новый вид напоминает *Sphenobaiera kazachstanica* Doludenko [Долуденко, Орловская, 1976, с. 110–111, Табл. LXIX, 2–8].

Сходством верхней и нижней эпидермы листа и отсутствием папилл новый вид напоминает экземпляры *Sphenobaiera* aff. *czekanowskiana* (Heer) Florin, изображенные в работе [Костина, 2004, Табл. XXXVII, 1–7], но отличается менее ангулярной формой клеток, с не прямыми, а изогнутыми клеточными стенками, свойственными *Sphenobaiera kungurica*.

Среди кунгурских *Sphenobaiera*-подобных гинкгофитов еще следует отметить вид *Viarmobaiera uralensis* Zalessky, отличающийся весьма характерными крупными и широкими лентовидными сегментами (Табл. XLV, фиг. 1–6, Табл. XLVI, фиг. 1–5, Табл. XLVII, фиг. 1–7, Табл. XLVIII, фиг. 1–7, Табл. XLIX, фиг. 1–10, Табл. L, фиг. 1–5; рис. 61, А–Е, рис. 62, А–G, рис. 63, А–G, рис. 64, А–С, рис. 65, А). Подробнее этот вид описан ниже.

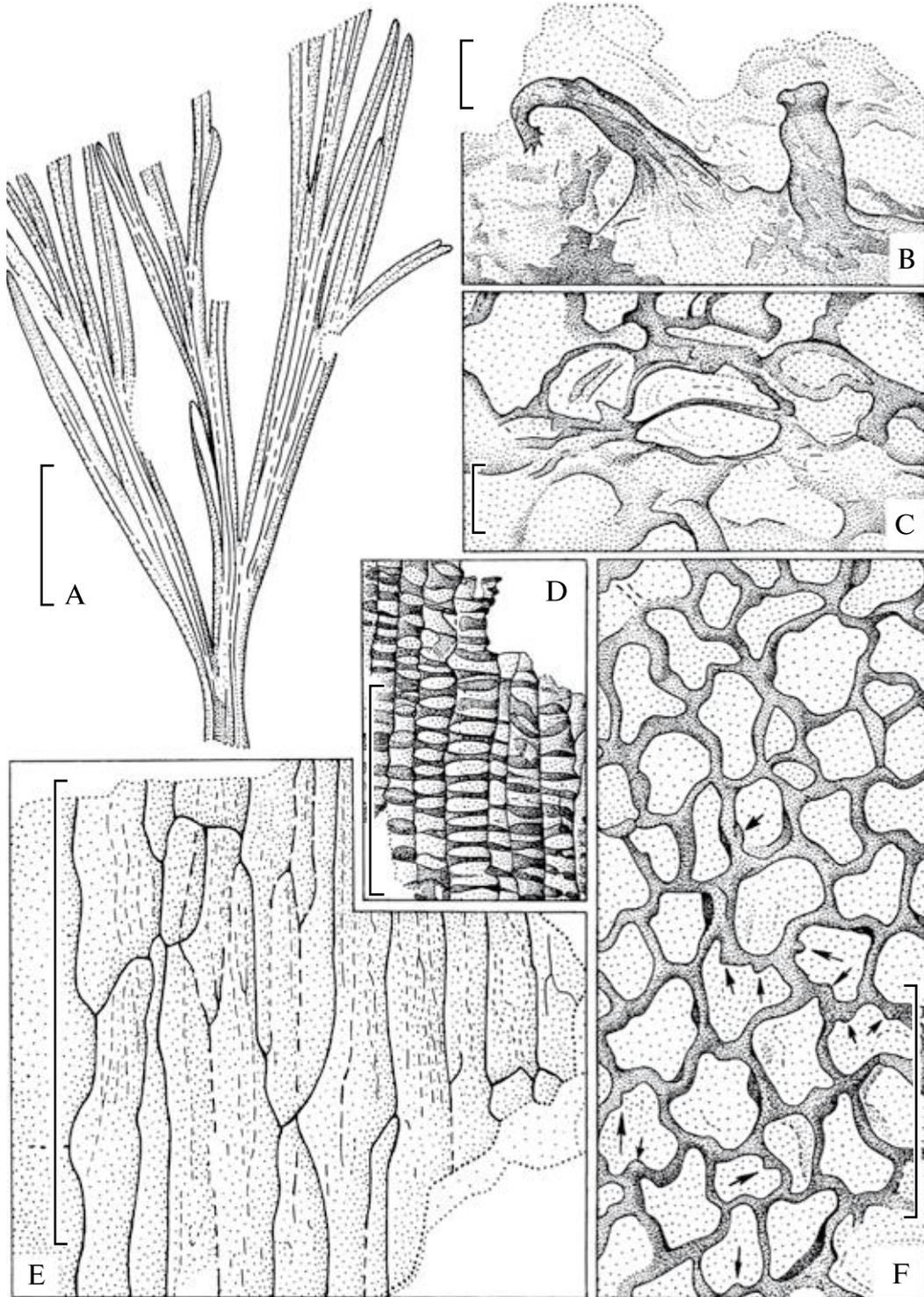


Рис. 58. *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., голотип ГИН № 4856/461, семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A — общий вид листа, с которого были получены препараты кутикулы; B — две трихомы с апикальными расширениями, у левой трихомы расширение разорвано; C — строение устьица; D — строение проводящих тканей листа, видны трахеиды с кольцевыми утолщениями стенок; E — кутикула костального ряда, предположительно принадлежавшая функционально нижней стороне листа; F — интеркостальная кутикула функционально верхней стороны листа, стрелками отмечены выросты и выпячивания на радиальных стенках покровных клеток эпидермы. Местонахождение: Крутая Катущка-2. Длина масштабной линейки — 1 см (A), 10 мкм (B, C), 100 мкм (D–F)

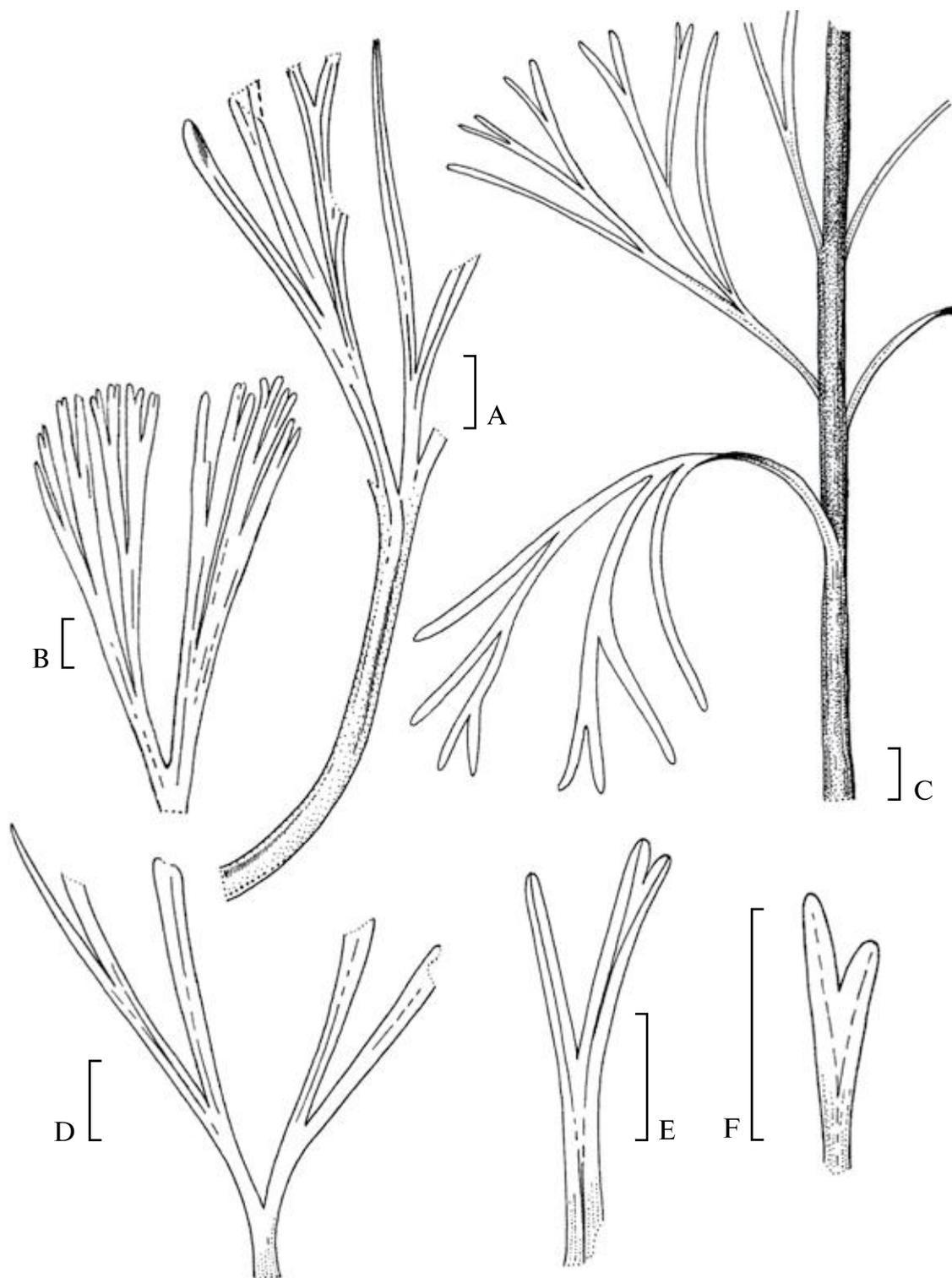


Рис. 59. *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A — почти целый лист с длинным черешком, экз. ГИН № 3773/427; B — лист с пятью порядками рассечения листовой пластинки, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10234/5; C — реконструкция побега гинкгофита с листьями *Sphenobaiera kungurica*; D — лист с тремя порядками рассечения листовой пластинки, экз. ГИН б/н; E — лист с неравно дихотомизирующими сегментами, экз. ГИН № 4856/402; F — однократно дихотомизирующий лист, экз. ГИН б/н. Местонахождения: Крутая Катущка-2 (A, E, F); Таежное-1 (B); Чекарда-1, слой 10 (D). Длина масштабной линейки — 1 см

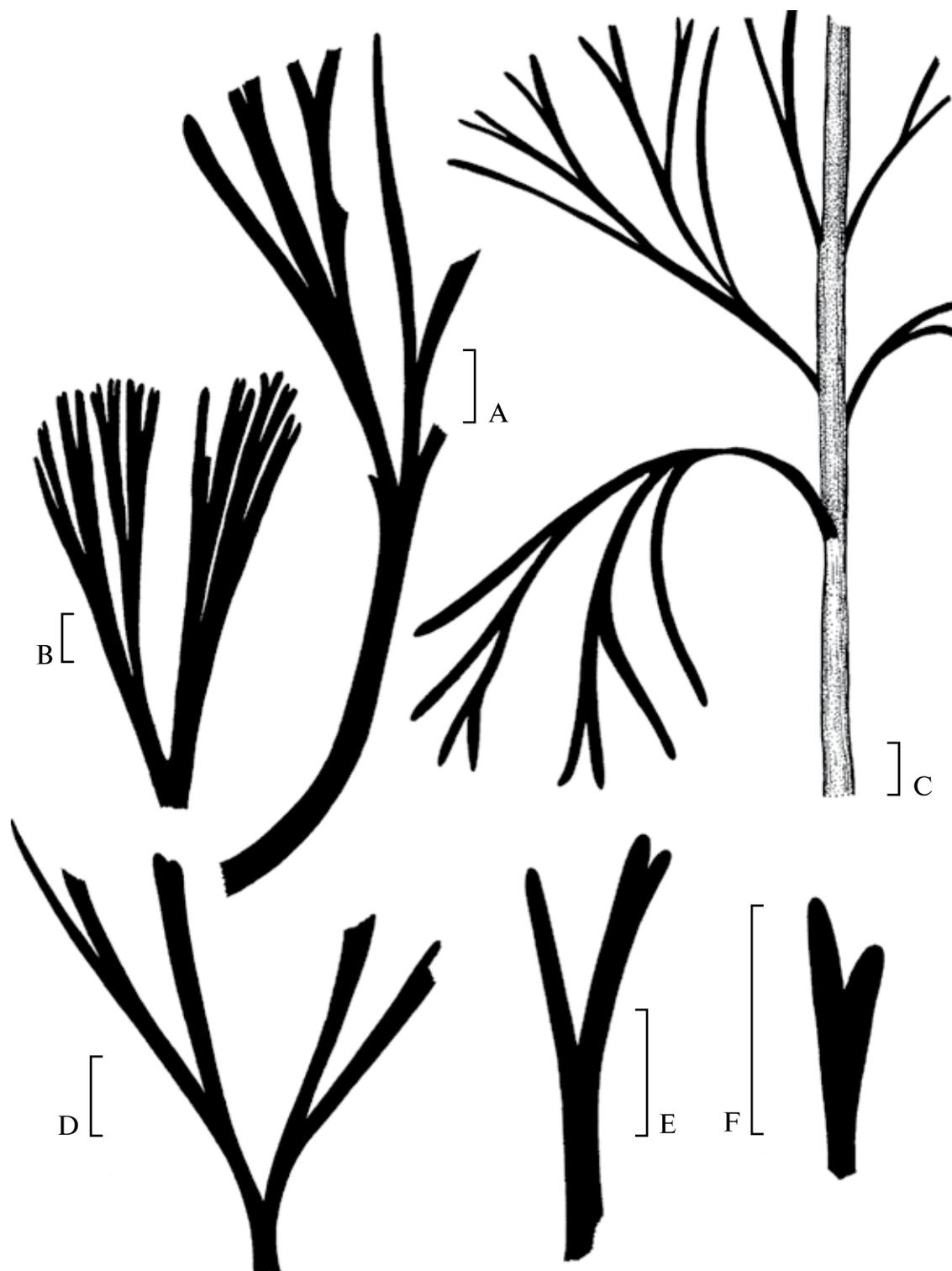


Рис. 60. *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida; теньевые диаграммы (shadow diatamms)

A — почти целый лист с длинным черешком, экз. ГИН № 3773/427; B — лист с пятью порядками рассечения листовой пластинки, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10234/5; C — реконструкция побега гинкгофита с листьями *Sphenobaiera kungurica*; D — лист с тремя порядками рассечения листовой пластинки, экз. ГИН б/н; E — лист с неравно дихотомирующими сегментами, экз. ГИН № 4856/402; F — однократно дихотомирующий лист, экз. ГИН б/н. Местонахождения: Крутая Катущка-2 (A, E, F); Таежное-1 (B); Чекарда-1, слой 10 (D). Длина масштабной линейки — 1 см

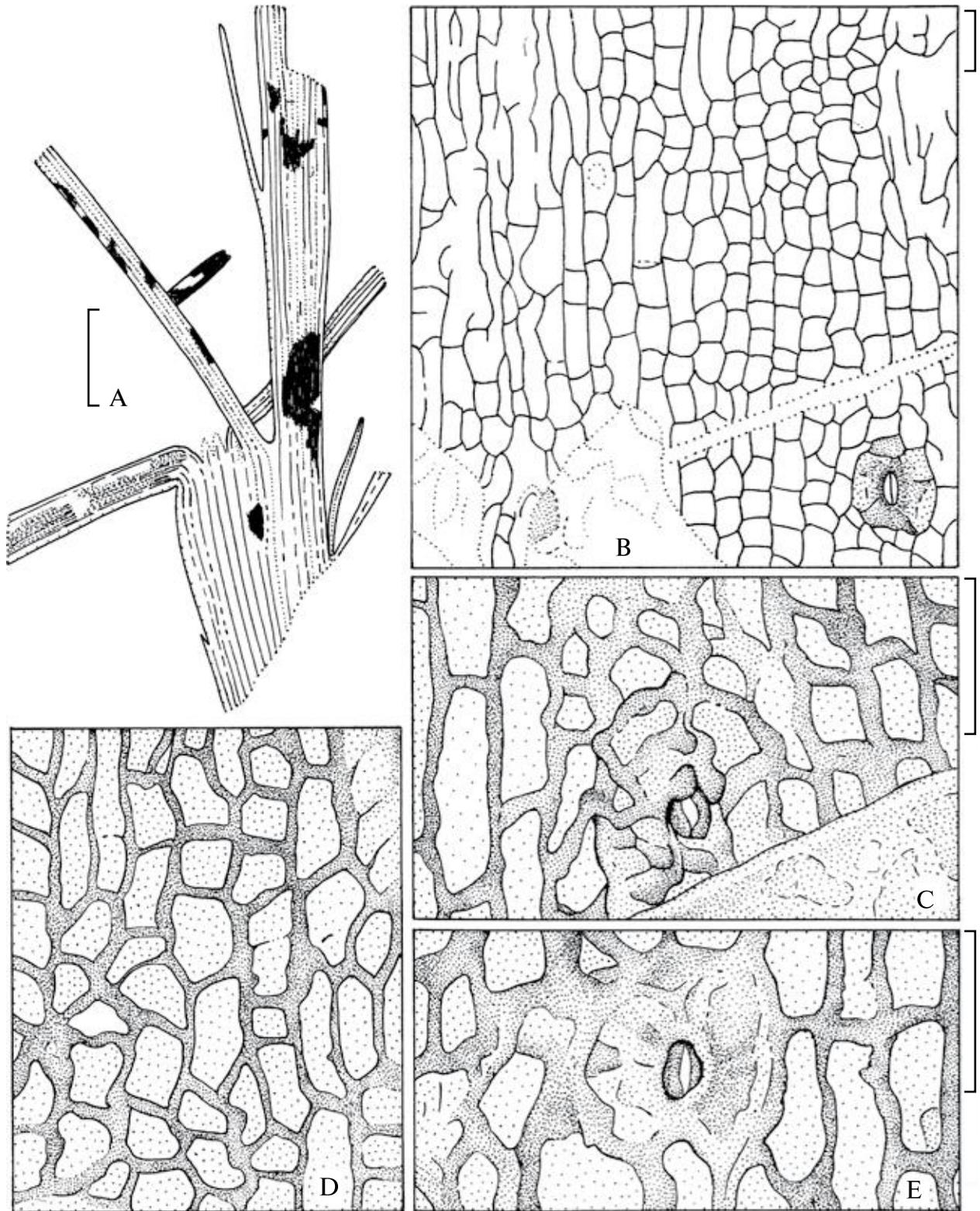


Рис. 61. *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, emend. nov., семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A — макроморфология экземпляра, с которого были получены препараты кутикулы, экз. ККМ ИК 10184/10; B — общая топология кутикулы; C — покровные клетки эпидермы; D, E — строение устьиц. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см (A), 50 мкм (B–E)

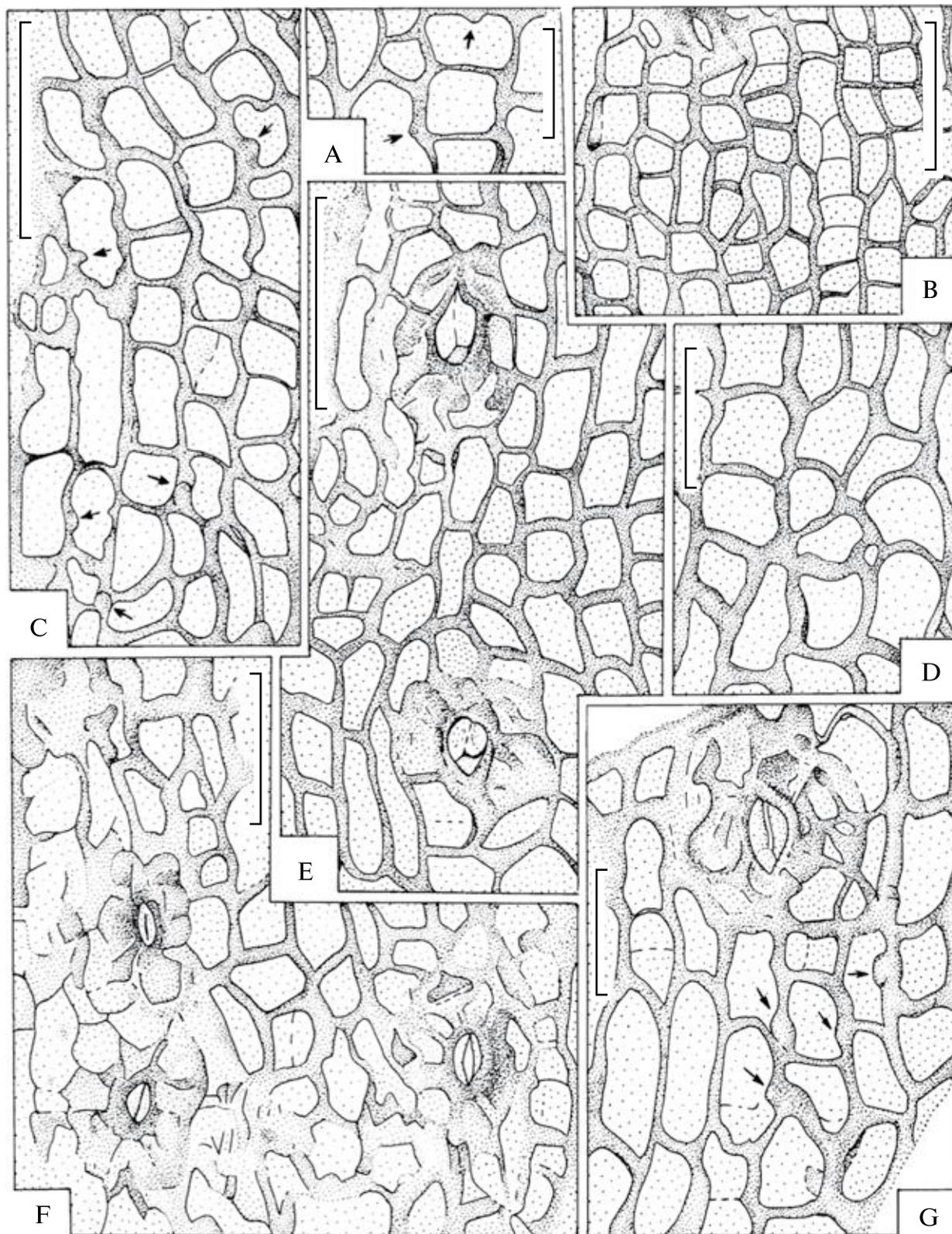


Рис. 62. *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, emend. nov., экз. ККМ ИК 10184/10, семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

Стрелками отмечены выросты и выпячивания на радиальных стенках покровных клеток эпидермы. Местонахождение: Чекарда-1, слой 1. Длина масштабной линейки — 50 мкм (А, D, G), 100 мкм (B, C, E, F)

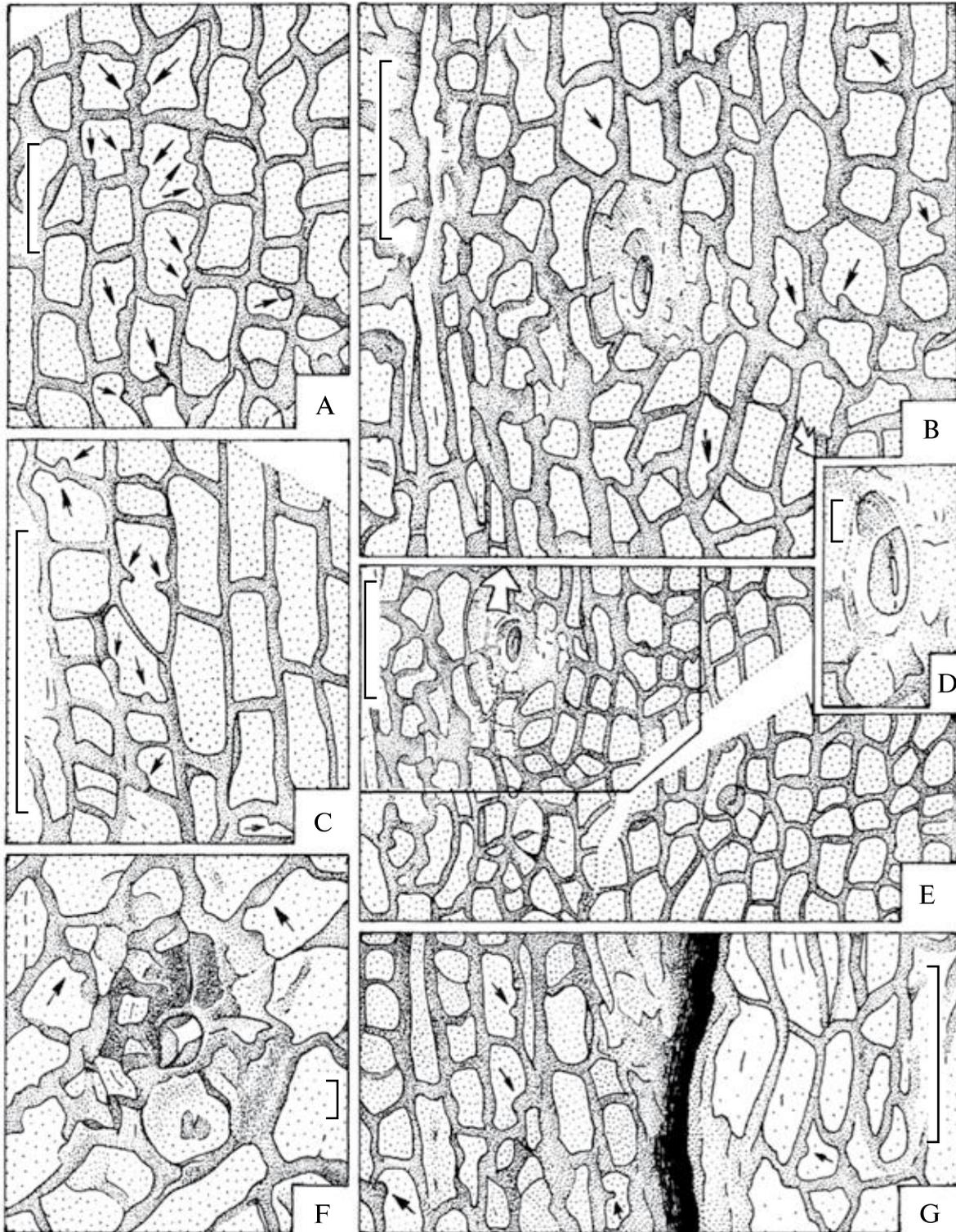


Рис. 63. *Biarmobaiera uralensis* Zalesky, emend. nov., экз. ККМ ИК 10184/10, семейство Incertae sedis, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

А, С — покровные клетки эпидермы; В, Е — устьице, расположенное в интеркостальном поле; D — детальная прорисовка устьица, изображенного на В и Е; F — устьице с сильной кутинизацией побочных клеток; G — верхняя (слева) и нижняя (справа) кутикулы со складкой (черная заливка), соответствующей краю листа. Стрелками отмечены выросты и выпячивания на радиальных стенках покровных клеток эпидермы. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (А), 100 мкм (В, С, Е, G), 5 мкм (D), 10 мкм (F)



Рис. 65. Семейства *Incertae sedis* (A) и *Cheirocladaceae* (B), порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*
 A — *Biartobaiera uralensis* Zalesky, emend. nov., реконструкция облиственного побега; B — *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh, реконструкция семеносного органа. Ранняя пермь Приуралья, кунгурский век. Длина масштабной линейки — 1 см

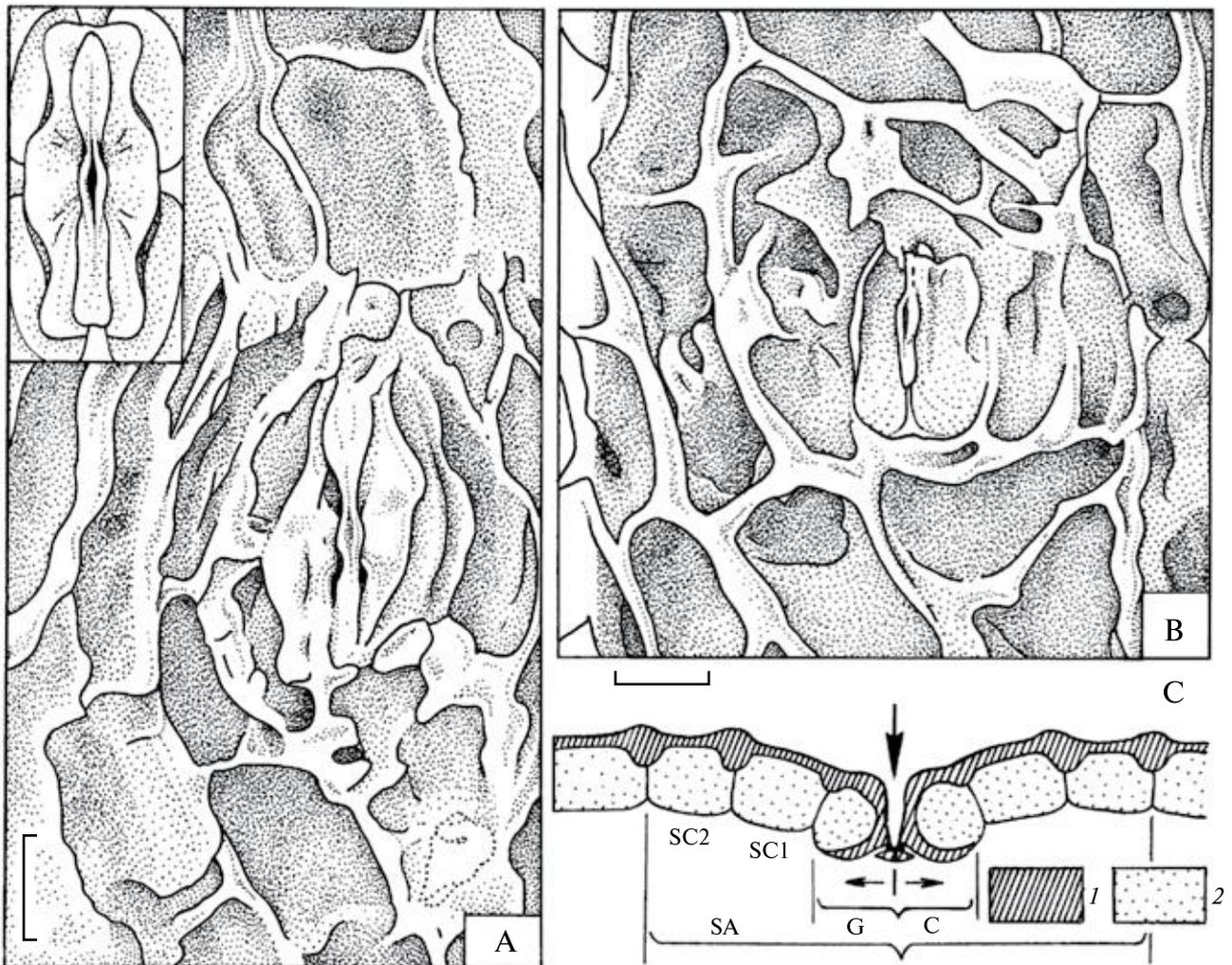
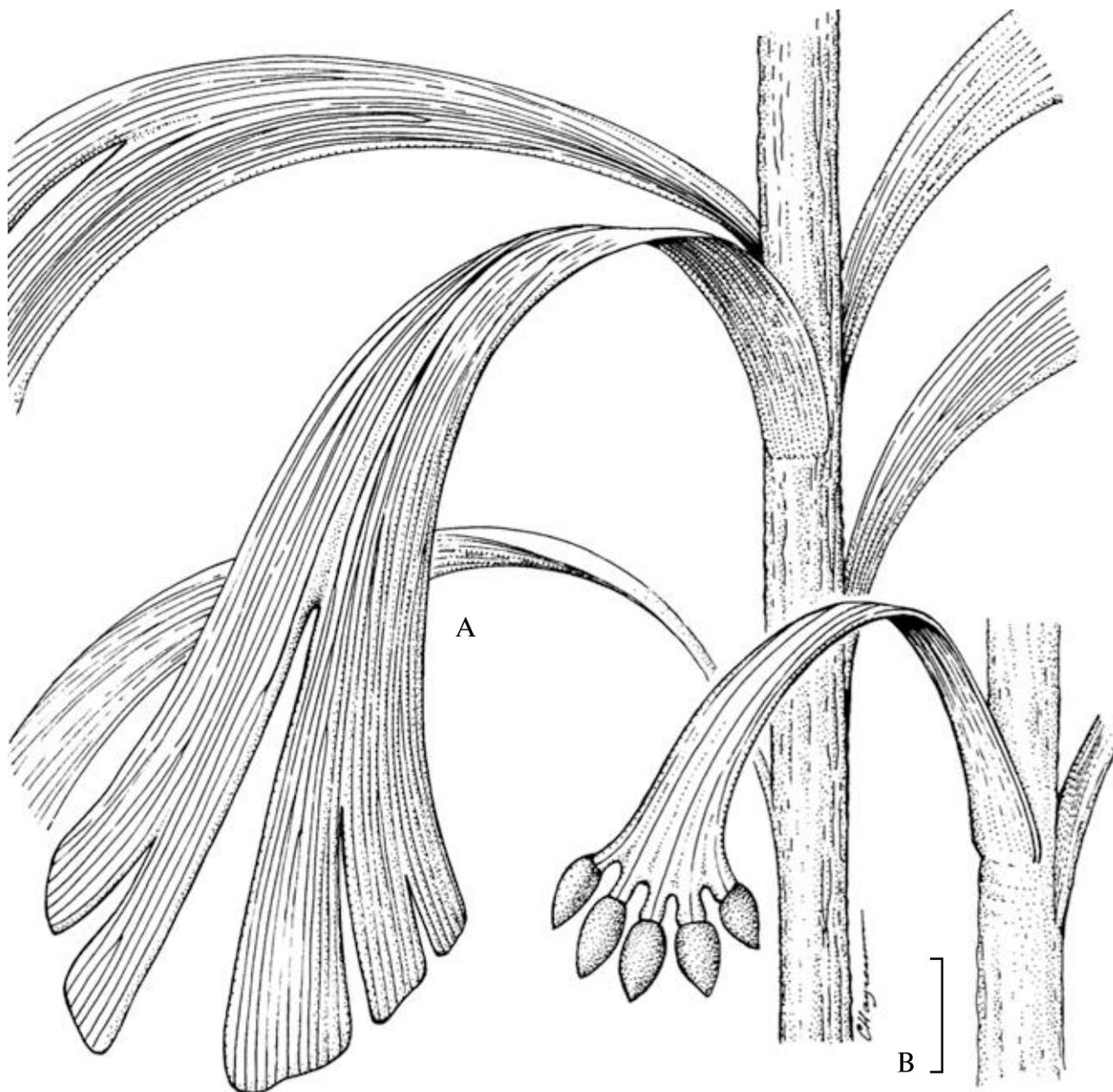


Рис. 64. *Biartobaiera uralensis* Zalesky, emend. nov., экз. ККМ ИК 10184/10, семейство *Incertae sedis*, порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*; строение устьиц (по материалам изучения в СЭМ; см. Табл. L)

A, B — устьица, вид изнутри, видны замыкающие клетки (на врезке показано генерализованное строение устьица *Biartobaiera uralensis*); C — схематическое сечение через устьице: 1 — кутикула, 2 — эпидермальные клетки.

Сокращения: SC1 — побочные клетки первого цикла, SC2 — побочные клетки второго цикла; GC — замыкающие клетки; SA — устьичный аппарат. Местонахождение: Чекарда-1, слой 1. Длина масштабной линейки — 20 мкм



Материал. 10 экземпляров.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Baruligyna* Krassilov et Doludenko, 2004

Baruligyna sp.

Табл. XLIV, фиг. 5; рис. 66, А, В, рис. 67

Описание. В коллекции автора имеется единственный остаток, в предварительном порядке отнесенный к роду *Baruligyna* Krassilov et Dolu-

denko, который представляет собой относительно толстую ось (рахис) шириной 7 мм. К нему в правильно чередующемся порядке перисто прикрепляются боковые отростки, расположенные довольно близко друг к другу, на расстоянии от 8 до 10 мм, которое постепенно уменьшается в дистальном направлении. В средней части рахиса имеется осевой желобок шириной около 1 мм, идущий строго прямо и не заходящий в боковые ответвления, в отличие от рахисов птеридофиллов с перистым строением листьев. Ось покрыта тонкими продольными ребрами, идущими, не прерываясь, вдоль всего рахиса.

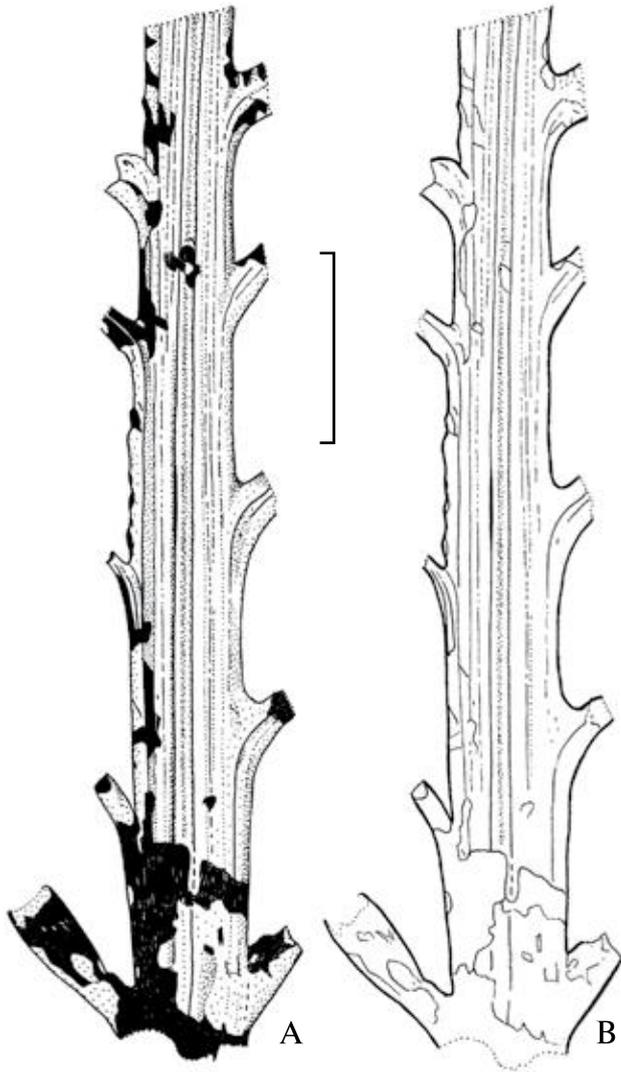


Рис. 66. Фолиарный семенной орган *Baruligyna* sp., экз. ГИН б/н, семейство *Incertae sedis*, порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*

А — детальная прорисовка; В — дешифровка фотографии (см. Табл. XLIV, фиг. 5). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Наблюдается по пять боковых отростков на обеих сторонах оси. Никаких следов присутствия листовой пластинки на имеющемся остатке не наблюдается, однако следует отметить, что самый нижний левый (по положению на рис. 66) боковой отросток обладает несколько иной формой по сравнению с остальными. Он имеет большую длину (верхушка отростка оборвана) и ланцетовидную форму.

Замечания. Очень тесное расположение боковых отростков на побеге заставляет усомниться в том, что на них располагались листья или какие-либо другие уплощенные фотосинтезирующие

органы, поскольку в этом случае они налегали бы друг на друга и препятствовали бы эффективной инсоляции и транспирации. Логично предположить поэтому, что на боковых отростках располагались какие-то репродуктивные органы.

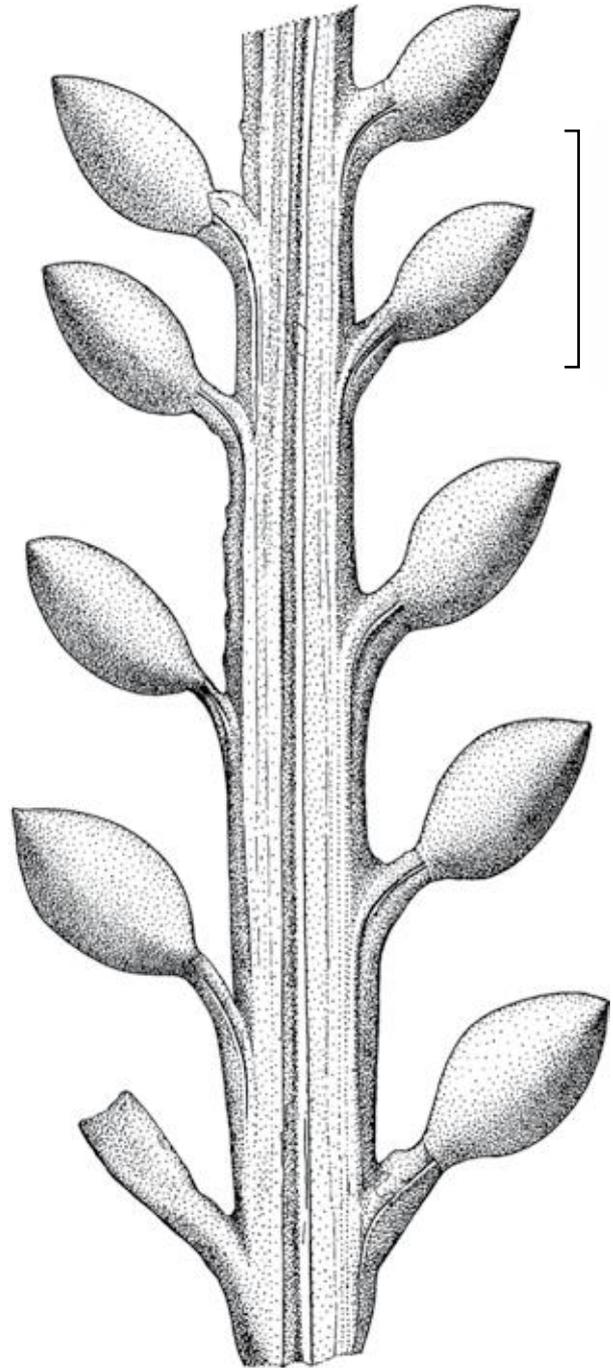


Рис. 67. Фолиарный семенной орган *Baruligyna* sp. (предполагаемая реконструкция), семейство *Incertae sedis*, порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*

Ранняя пермь Приуралья, кунгурский век. Длина масштабной линейки — 1 см

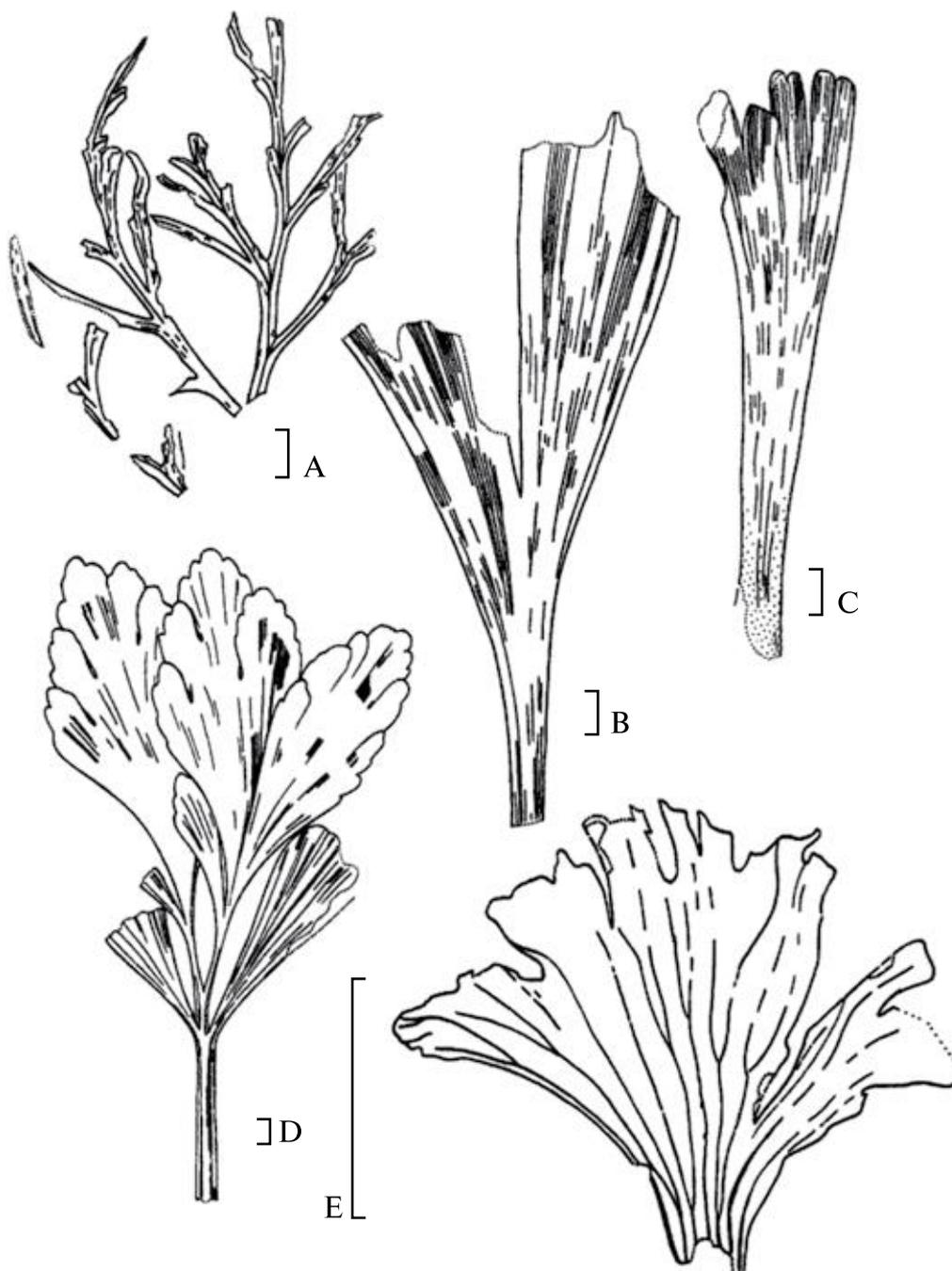


Рис. 68. Морфологическое разнообразие листьев гинкгофитов из пермских отложений Приуралья, порядок Ginkgoales, класс Ginkgoopsida

A — *Psymphyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, экз. ГИН № 3773(11)/213(96); B — *Baiera gigas* Schmalhausen (по [Шмальгаузен, 1887, Табл. V, фиг. 10]); C — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, emend. nov.; D — *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, реконструкция листа (по [Эйхвальд, 1854, Табл. XIII, фиг. 17]); E — *Flabellofolium lamellatus* Naugolnykh, sp. nov., голотип № 3773(11)/227(90). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A), слой 7 (E); Каргалинские рудники (B); Крутая Катунка-1 (C). Длина масштабной линейки — 1 см

Внешне описанный выше остаток обнаруживает большое сходство с перистыми семеносными органами, описанными В.А. Красиловым и М.П. Долуденко как *Baruligyna disticha* Krassilov

et Doludenko [Krassilov, Doludenko, 2004] из юрских отложений Кавказа. Семеносные органы *B. disticha* ассоциативно связаны с листьями *Pachypteris*. Сходные листья изредка встречаются

ся и в нижнепермских отложениях Приуралья, где они были описаны как *Lomatopteris superba* Zalessky [Zalessky, 1937b]. Вместе с тем, семенные органы этого типа могут быть сопоставлены с фоллиарными семеносными органами ранних гинкгофитов, таких, как *Alternopsis* Naugolnykh, *Flabellosemen* Tsymbal [Цимбал, 2014] или *Cheirocladus* Naugolnykh. Именно поэтому описание *Baruligyna* sp. в настоящей работе помещено среди гинкгофитов ближе не установленного родства, разнообразие которых в пермских отложениях Приуралья весьма высоко (рис. 68, А–Е).

Единственный имеющийся в моем распоряжении экземпляр, предварительно определенный в открытой номенклатуре как *Baruligyna* sp., пока не позволяет принять окончательное решение о его таксономической атрибуции.

Материал. Один экземпляр из местонахождения Чекарда-1, слой 10.

Род *Biarmobaiera* Zalessky, 1939

Biarmobaiera uralensis Zalessky, 1939 emend. nov.

Табл. XLV, фиг. 1–6, Табл. XLVI, фиг. 1–5,
Табл. XLVII, фиг. 1–7, Табл. XLVIII, фиг. 1–7,
Табл. XLIX, фиг. 1–10, Табл. L, фиг. 1–5; рис. 61, А–Е,
рис. 62, А–Г, рис. 63, А–Г, рис. 64, А–С

Синонимика: *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, 1939: Zalessky 1939b, p. 361, fig. 40.

Uralobaiera biarmica Zalessky 1939: Zalessky, 1939b, p. 361, fig. 41.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, p. 361, fig. 40]; Чекарда (Чекарда-2?).

Diagnosis. Ginkgophyte leaves of strap-like shape, once or twice bifurcating, wide, with 6–10 veins per segment of last order. Leaves amphistomatic; adaxial and abaxial cuticles similar to each other, but functionally lower (abaxial) cuticle thinner. Common epidermal cells quadriangular, rectangular, isometric to slightly prolonged along leaf axis (along leaf length). Cell walls relatively thick, straight or slightly curved, sometimes possessing lateral bulbs on radial walls. Stomata monocyclic, with strong cutinisation of subsidiary cells. No trichomes observed, with exception of rare proximal papillae on subsidiary cells.

Описание. Листья гинкгофитов лентовидной формы, бифуркирующие один или два раза, широкие, с шестью–десятью жилками в каждом сегменте последнего порядка. Листья амфистоматные, кутикулы адаксиальной и абаксиальной

сторон листа сходны друг с другом, но функционально нижняя (абаксиальная) кутикула тоньше. Покровные клетки эпидермы прямоугольные, четырехугольные, изометричные или слегка вытянутые вдоль оси листа. Клеточные стенки относительно толстые, прямые или слабо искривленные, с боковыми выростами на радиальных стенках. Устьица моноциклические, с сильно кутинизированными побочными клетками. Трихомы не обнаружены, за исключением редких проксимальных папилл на побочных клетках.

Листья *Biarmobaiera uralensis* Zalessky встречаются в нижнепермских отложениях Приуралья относительно редко, но они легко узнаются по своим лентовидным сегментам с многочисленными субпараллельными продольными жилками. В ходе изучения выборки из пяти экземпляров удалось дополнить характеристику этого вида, первоначально описанного М.Д. Залесским по одному экземпляру.

Листья крупные, до 20–25 см в длину, с максимальной шириной до 3 см, лентовидные, реже — узкоклиновидные, с параллельными краями. Первая бифуркация листовой пластинки происходит в верхней трети листа. Результирующие сегменты могут дихотомировать еще один раз. Верхушки сегментов последнего порядка обычно простые, закругленные или лопатчатые, реже — имеющие срединную выемку. Нередко за счет естественной мацерации растительных тканей в водной среде до захоронения листа в осадке листовая пластинка может быть разорвана на отдельные полосы.

В основание листа входят пять–шесть жилок, которые могут оставаться простыми на всем протяжении листа, либо дихотомируют до двух раз.

Листья амфистоматные. Изучены кутикулы обеих сторон листа, причем в коллекции препаратов имеется фрагмент кутикулы края листа, развернутый в виде книжки и дающий представление о строении адаксиальной и абаксиальной кутикул одной части листа (табл. XLVIII, фиг. 7; рис. 63, G). Кутикулы были изучены как в оптическом, так и в электронном сканирующем микроскопах.

Покровные клетки эпидермы характерных прямоугольных очертаний, обычно четырехугольные, что довольно часто встречается у различных представителей ископаемых гинкгофитов (см. ниже раздел «Замечания»). Размер клеток в среднем составляет 30×40 мкм, но встречаются и многочисленные отклонения от средних значений как в виде маленьких клеток в предполагаемых зонах роста, так и в виде очень длин-

ных клеток длиной до 100 мкм, расположенных в костальных (наджилковых) полях. Покровные клетки эпидермы образуют ряды, направленные вдоль оси листа. Кутикула функционально нижней (абаксиальной) стороны листа незначительно тоньше адаксиальной кутикулы. Клеточные стенки толстые, могут немного утоньшаться в месте прикрепления к соседней стенке. На радиальных стенках присутствуют небольшие (около 5–7 мкм по наибольшему измерению) округлые выросты («бульбы»).

Устьица моноциклические или неполно дициклические, практически не погруженные, ориентированы апертурами в одном направлении — вдоль клеточных рядов, т.е. вдоль оси листа. Обычно устьице имеет семь побочных клеток, реже — на одну больше или меньше. Замыкающие клетки в плане имеют характерные веретеновидные очертания (см. рис. 64, А, В). Побочные клетки сильно кутинизированы, могут быть снабжены кутиновым кольцом, расположенным вокруг апертуры устьица (см. рис. 61, Е) или могут нести проксимальные папиллы (см. рис. 61, С).

Замечания. Листья, внешне сходные с *Biarmobaiera uralensis*, встречаются в пермских и, в особенности, триасовых флорах по всему миру, но их видовая и родовая атрибуция очень сильно варьируют от региона к региону и в зависимости от принадлежности палеоботаника, делающего определения, к той или иной научной школе.

Biarmobaiera uralensis обнаруживает некоторое сходство по макроморфологическим признакам с листьями вида *Sphenobaiera browniana* Anderson et Anderson и, в меньшей степени, с листьями видов *S. stormbergensis* (Seward) Frenquelli и *S. helvetica* Anderson et Anderson, однако листья *Biarmobaiera uralensis* существенно отличаются от этих видов (как, впрочем, и от других видов рода *Sphenobaiera*) своими изогнутыми клеточными стенками и наличием «бульбообразных» выростов на них. Неравномерное утолщение клеточных стенок наблюдается у некоторых экземпляров *S. helvetica* [Anderson J.M., Anderson H.M., 1989, Plate 89, fig. 5], но эти утолщения все-таки не преобразуются в латеральные выросты.

Листья близкой морфологии, определенные как *Sphenobaiera* cf. *browniana* Anderson et Anderson, описаны из среднетриасовых отложений угольного бассейна Нимбоида, Австралия [Holmes, Anderson, 2007]. Довольно часто листья, внешне сходные с листьями *Biarmobaiera uralensis*, встречаются в юрских и нижнемеловых отложениях Северной Евразии, где их обычно от-

носят к эндемичным видам сборного рода *Sphenobaiera* Florin [Киричкова, 1985].

Распространение. Нижняя пермь Приуралья.

Материал. Пять экземпляров, сохранившихся в различной степени.

Мужские фруктификации пельтаспермовых и ранних гинкгофитов

Род *Permotheca* Zalesky, 1929

Permotheca disparis (Zalesky, 1937)

Naugolnykh, 1998

Табл. LI, фиг. 1

Синонимика: см. [Наугольных, 2007. с. 154].

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1937b, fig. 45]; Пермский край, пос. Казариновский, нижнее течение р. Сылвы; средняя пермь, уфимский ярус, предположительно, шешминский горизонт, юговская свита.

Описание. Изолированные мужские синангиатные репродуктивные органы, имеющие розетковидную форму и содержащие от шести до десяти спорангиев, сросшихся своими основаниями. Средний размер синангиев равен 10–12 мм в диаметре. Спорангии удлиненные, эллипсоидальные, нередко с грубыми продольными изгибающимися складками. Длина спорангиев в среднем равна 5 мм при максимальной ширине 3 мм. Апекс спорангиев приостренный, реже — закругляющийся. На адаксиальной стороне синангия в его центре находится диск прикрепления с круглым рубцом, образованным отдельными тканями.

Замечания. В пермских отложениях Приуралья встречается несколько видов пермотек, относящихся к видам *Permotheca sardyensis* Zalesky (типовой вид рода), *P. bifurcata* Naugolnykh, *P. colovratica* Naugolnykh, *P. disparis* (Zalesky) Naugolnykh, *P. fimbriata* (Zalesky) Naugolnykh. Еще три вида пермотек описаны из верхнепермских отложений: *P. striatifera* S.Meyen et Gomankov, *P. vesicasporoides* S.Meyen, Esaulova et Gomankov, *P. vittatinifera* S.Meyen et Gomankov [Гоманьков, Мейен, 1986]. Вид *P. helbyi* Retallack описан из нижнетриасовых отложений Австралии, где эти микроспорангиатные органы ассоциативно свя-

заны с листьями *Lepidopteris callipteroides* (Carpentier) Retallack и с женскими семеносными органами *Peltaspermum townrovi* Retallack [Retallack, 2002].

В одной из своих публикаций [Наугольных, 2007, с. 142–155] автор достаточно подробно описал виды пермотек из нижней перми Среднего Приуралья, поэтому в настоящей работе даны описания только двух видов, дающих хорошее представление о морфологии этого рода в целом.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь, Приуралье.

Permotheca colovratika Naugolnykh, 2013

Табл. LI, фиг. 2–4, 6, 7, Табл. LII, фиг. 1–9; рис. 69, A–G, рис. 70, A–D

Синонимика: *Permotheca* sp.: Наугольных, 1992а, с. 21, табл. IV, фиг. 4, 5; Naugolnykh, 1992, р. 69, Fig. 2, C.

Permotheca disparis (Zalessky) Naugolnykh, in part.: Наугольных, 1998, с. 95, рис. 54, B, G; Наугольных, 2007, с. 150–151, рис. 68, K.

Permotheca colovratika Naugolnykh: Наугольных, 2013, с. 94–100, табл. XIV, фиг. 1–10, табл. XV, фиг. 1, 5–8.

Голотип. ГИН № 4856/243; Пермская область, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Diagnosis. Microsporangiate (male) reproductive organs of gymnosperms, consist of four sporangia connected by their bases. Sporangia elliptic, with acute acuminate apex and cuneate base. Synangium adaxial surface bears small round disc of attachment with concentric circular scar in its central part. Sporangium wall consist of long cells of trapezoid shape arranged in spiral order regarding long axis of sporangium. There are prolonged secretorial (resin) channels disposed along sporangium wall cells

Описание. Мужские микроспорангиатные репродуктивные органы представляют собой синангии, состоящие из четырех спорангиев, сросшихся своими основаниями. Спорангии эллипсоидальные, с приостренной или слабо оттянутой верхушкой и клиновидным основанием. На адаксиальной поверхности синангия в его центральной части располагается небольшой, не всегда отчетливо выраженный диск прикрепления с имеющимся на нем округлым

рубцом. Стенка спорангиев состоит из длинных покровных клеток трапецевидных очертаний. Эти клетки расположены по спирали в отношении продольной оси спорангия, которая является, таким образом, осью их навивания. В мезофилле располагались длинные секреторные (смоляные) каналы, идущие вдоль направления продольных осей клеток или, реже, несколько косо в отношении рядов клеток. Такие секреторные каналы направлены прямо от основания спорангия к его верхушке. Сами спорангии, как правило, могут быть изогнуты слева направо, если смотреть на синангий с абаксиальной стороны, но встречаются синангии и с практически прямыми, неизогнутыми спорангиями.

Голотипом был избран экземпляр, наиболее полно демонстрирующий все признаки, характерные для данного вида: наличие срастающихся основаниями четырех спорангиев, изогнутых в одном направлении относительно своей оси.

Поскольку голотип ориентирован к наблюдателю своей адаксиальной стороной, на нем хорошо виден прикрепительный диск с круглым рубцом, очевидно образованным отделительной тканью. Сходные диски с рубцами известны и у других представителей рода *Permotheca* (см., например [Наугольных, 2007, рис. 68, J; табл. XXXIV, фиг. 2, 3, 4, 9]). Длина спорангиев голотипа равна 3 мм, ширина — 1,5 мм. Диаметр прикрепительного диска составляет 0,4 мм, диаметр рубца прикрепления — 0,3 мм. Эллипс, в который может быть вписан этот синангий, имеет большую ось, равную 6 мм и малую ось — 5 мм. Максимальная ширина спорангиев голотипа располагается в их нижней трети. Таким образом, сами спорангии приобретают овоидный (яйцевидный, оватный) облик. Апикальные части спорангиев голотипа приострены и слегка оттянуты.

Второй экземпляр имеющейся выборки обладает несколько более крупными размерами. Эллипс, в который может быть вписан синангий, имеет длину осей 9×4 мм. Длина спорангиев этого экземпляра составляет 5 мм при ширине 2 мм. Диск прикрепления на этом экземпляре не виден, поскольку синангий ориентирован к наблюдателю своей абаксиальной стороной. Спорангии этого экземпляра прямые, неизгибающиеся. В отличие от голотипа, они более вытянутые и слегка сближены по два.

Третий экземпляр выборки по своей морфологии занимает промежуточное положение между голотипом и вторым экземпляром. У него несколько более оттянутые верхушки спорангиев.

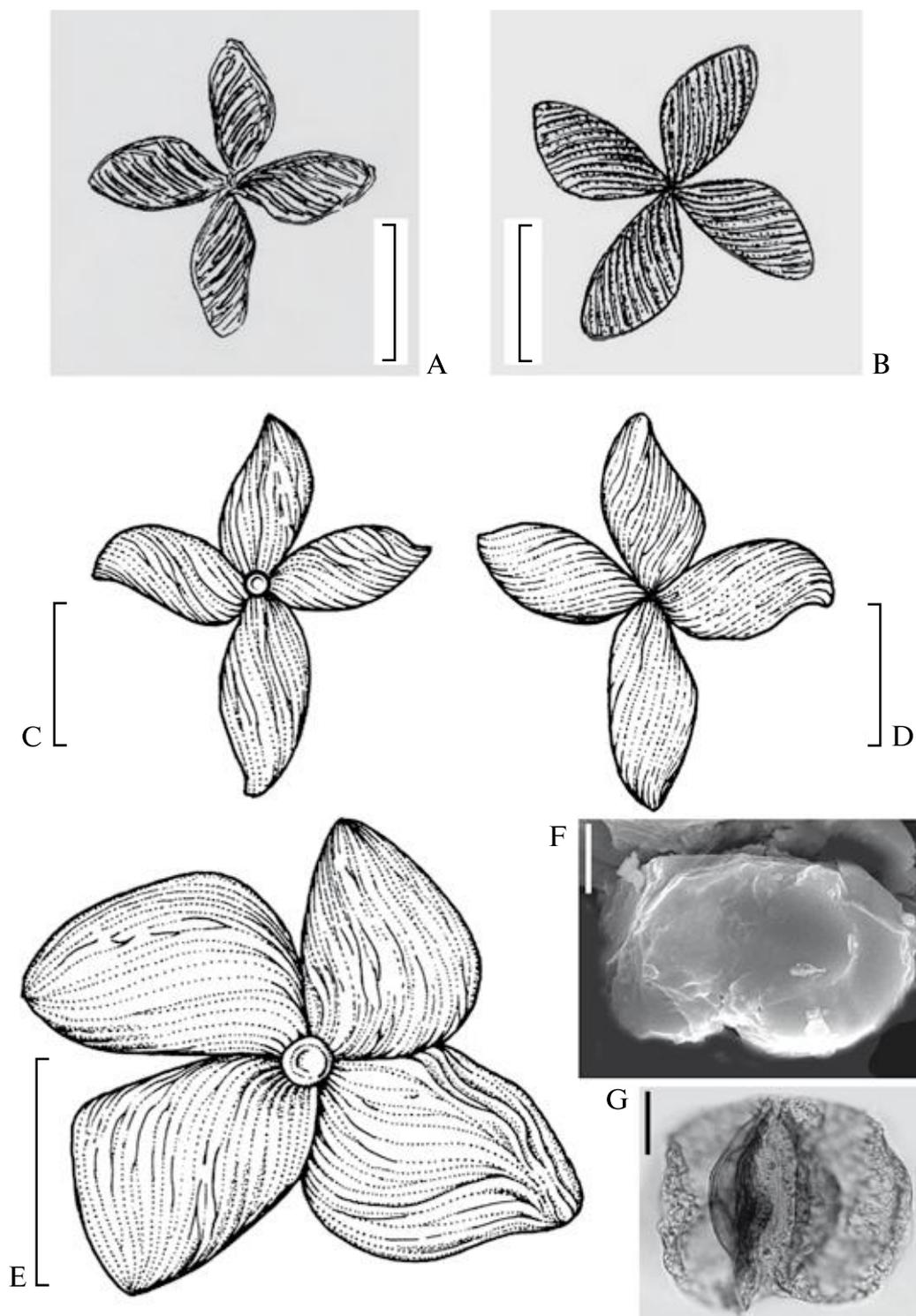


Рис. 69. *Permotheca colovratika* Naugolnykh, строение микроспорангиатных органов

А, В — строение синангиев по М.Д. Залесскому (из неопубликованных материалов; подробнее см. [Наугольных, 1998, с. 6]); С–Е — морфология мужских репродуктивных органов; генерализованные реконструкции по экземплярам: С — экз. № 3773(11)/144(89), D — экз. № 3773(11)/144a(89), E — № 4856/243 (голотип); F — пыльцевое зерно *Falcisporites*, извлеченное из микроспорангия *Permotheca colovratika* Naugolnykh, экз. № 4856/247; G — дисперсное пыльцевое зерно *Falcisporites* из кунгурского споро-пыльцевого спектра, отчетливо виден сулькус, препарат № 4856/291. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (А–Е, G; для А и В послышная привязка предположительна); Куединские Ключики (F). Длина масштабной линейки: 2 мм (А–Е), 10 мкм (F, G)

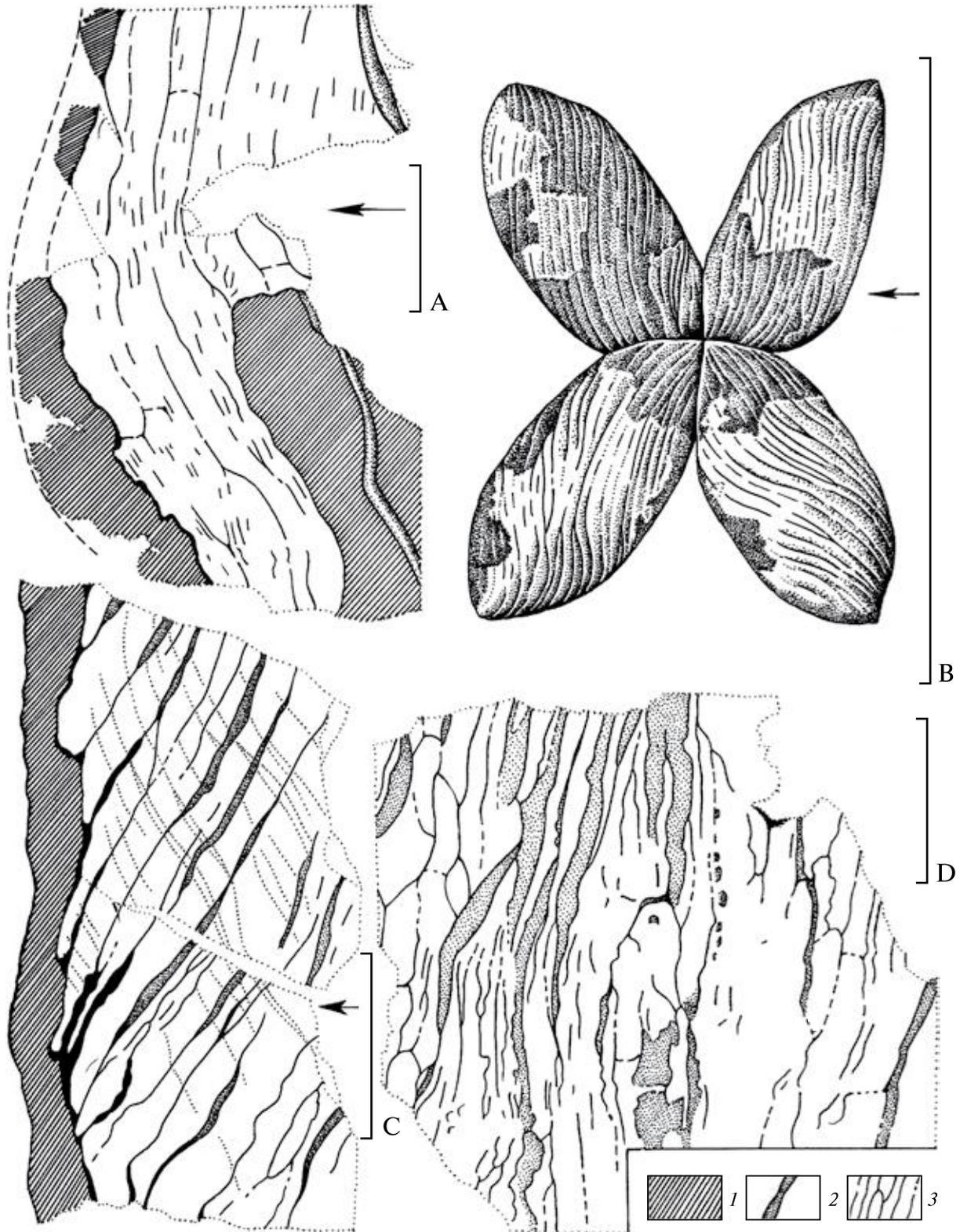


Рис. 70. *Permothecha colovratika* Naugolnykh, строение кутикулы и морфология синангия, экз. ГИН № 4856/244
 А — кутикула нижней (базальной) части спорангия; В — макроморфология синангия, с которого были получены препараты кутикулы; С, D — кутикулы средней части спорангия.
 1 — секреторные (смоляные) каналы; 2 — кутиновые ребра жесткости; 3 — очертания покровных клеток эпидермы.
 Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — А, С, D — 100 мкм, В — 1 см

Кроме этого, один из спорангиев имеет много более крупные размеры, чем остальные спорангии этого синангия.

Еще два экземпляра, изображенные, но не описанные М.Д. Залесским (см. здесь рис. 69, А, В), несмотря на некоторую схематичность рисунков, не оставляют сомнений в том, что они должны быть отнесены к этому же виду.

У второго экземпляра выборки (экз. № 4856/244, рис. 70, А–D, Табл. LI, фиг. 3, 6) было изучено эпидермально-кутикулярное строение. Были получены кутикулы из базальной и средней частей спорангия.

Кутикулы адаксиальной и абаксиальной сторон спорангия очень сходны, но адаксиальная кутикула немного тоньше. Покровные клетки удлиненные, располагающиеся правильными продольными рядами, ориентированными в спиральном направлении относительно оси спорангия, которая является осью навивания рядов покровных клеток. Длина клеток составляет от 60 до 90 мкм, изредка может немного превышать 100 мкм, при ширине в среднем около 20–30 мкм. Устьица отсутствуют. На отдельных участках наблюдаются мелкие папиллы, рассеянные по поверхности спорангия или, реже, образующие продольные ряды, причем размер папилл в одном ряду несколько увеличивается к середине ряда, а затем снова уменьшается. Продольные ряды клеток обычно разграничены плотными кутиновыми ребрами, по всей видимости, с одной стороны, придававшими спорангию механическую прочность до момента созревания, но с другой стороны, возможно, способствовавшими раскрытию спорангия после его созревания. Между соседними ребрами жесткости располагались от трех до семи продольных рядов покровных клеток.

Кутиновые ребра жесткости проходят вдоль всего спорангия от его основания до верхушки. Обычно они простые, но иногда могут бифуркировать до двух, реже, трех раз. Ребра жесткости на спорангии хорошо видны макроскопически и при небольших увеличениях. Ширина кутинового ребра обычно варьирует от 5 до 20 мкм.

В стенке спорангиев располагались редкие продольные смоляные каналы. Изредка встречаются отдельные смолистые выделения, достигающие 250 мкм в длину при ширине до 100 мкм. В одном случае наблюдается смоляной канал, проходящий через такое секреторное тело. Диаметр смоляных каналов обычно равен 20–30 мкм, но встречаются и более тонкие, около 5 мкм в диаметре (Табл. LII, фиг. 7; см. рис. 70, А). Самый

длинный из наблюдаемых смоляных каналов превышает 200 мкм при диаметре 5–7 мкм. На отдельных участках абаксиальных кутикул наблюдаются мелкие перфорации, окруженные кутиновыми уплотнениями. Сходные перфорации ранее были описаны у синангиев *Permotheca deodara* Naugolnykh [Наугольных, 2007, рис. 68, N]. Возможно, эти перфорации были оставлены челюстными стилетами насекомых, питавшихся пыльцой пермотек.

Из одного из экземпляров выборки были выделены пыльцевые зерна, сохранившиеся *in situ* (см. рис. 69, F).

Пыльца от протомоносаккатной до протодисаккатной, с неребристым телом и отчетливым поперечным сулькусом. Размер пыльцевых зерен в среднем составляет 30×60 мкм. Протосаккус моносаккатных зерен разделен на два баллона, соединенных двумя латеральными перемычками. Такие же перемычки присутствуют и у условно дисаккатных зерен. Таким образом, от монопротодисаккатных пыльцевых зерен *Permotheca colovratica* к протодисаккатным зернам существует плавный переход, обусловленный различной степенью развития перемычек между баллонами и степенью развития самих баллонов. Ячейки сетки протосаккуса неправильных очертаний, в среднем размером около 2×3 мкм. Они полностью занимают весь объем мешка, несколько уменьшаясь в размерах по мере приближения к центральному телу пыльцевого зерна.

Сравнение. От типового вида *Permotheca sardyensis* Zalesky вид *P. colovratica* Naugolnykh отличается отсутствием спорангиев булавовидной формы и меньшим числом спорангиев в синангии (у *P. sardyensis* количество спорангиев в синангии в среднем составляло шесть-семь, но могло превышать и десять); от вида *P. bifurcata* Naugolnykh новый вид отличается меньшим количеством спорангиев в синангии (у *P. bifurcata* — восемь-девять) и значительно более резким рельефом поверхности спорангия, образованным у *P. colovratica* хорошо развитыми продольными кутиновыми ребрами; от *P. deodara* Naugolnykh, как и от *P. disparis* (Zalesky) Naugolnykh, *P. colovratica* отличается количеством спорангиев в синангии (у *P. deodara* — восемь-девять, у *P. disparis* — шесть-семь); от *P. fimbriata* (Zal.) Naugolnykh новый вид отличается менее удлиненными и гораздо более широкими спорангиями, а также их существенно меньшим количеством в одном синангии (у *P. fimbriata* — четырнадцать-шестнадцать). От видов *P. striati-*

fera S.Meyen et Gomankov, *P. vesicasporoides* S. Meyen, Esaulova et Gomankov и *P. (?) vittatinifera* S.Meyen новый вид отличается розетковидной формой синангиев и меньшим числом спорангиев в синангии.

Замечания. Пыльцевые зерна, очень сходные с инситной пылью *Permotheca colovraticea*, были извлечены из мужских фруктификаций *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh и описаны в работе В.А. Красиловой с соавторами [Krassilov et al., 1999], однако в этой работе допущена ошибка: проталлиальные клетки мужского гаметофита ошибочно интерпретированы как грибковые зооспорангии.

В дисперсном состоянии пыльца близких морфологических типов обычно относится к родам *Falcisporites* Leshik emend. Klaus, *Alisporites* Daugherty emend. Nilsson и *Vesicaspora* Schemel emend. Wilson et Venkatachala [Jizba, 1962; Wilson, Venkatachala, 1963; Clarke, 1965; Jansonius, 1971; Millay, Taylor, 1974; Foster, 1979; Balme, 1995]. В пермских отложениях Приуралья достаточно часто встречается дисперсная пыльца (рис. 69, G), сходная с пылью, обнаруженной в спорангиях *Permotheca colovraticea*.

Пыльца близких типов в дисперсном состоянии указывалась и изображалась из казанского яруса разреза Набережные Челны под названием *Alisporites nuthallensis* Clarke [Фадеева, 1990, табл. XXI, 13]. Этот же вид в той же работе был отмечен для перми Кузбасса [Фадеева, 1990, табл. XXX, 5]. Еще большее сходство с пылью *Permotheca colovraticea* обнаруживают пыльцевые зерна, определенные как *Alisporites tenuicarpus* Balme [Фадеева, 1990, табл. XXX, 4, 7] из верхнепермских отложений (ускатская и ленинская свиты) Кузбасса. Пыльца *A. tenuicarpus* ближе к пыльцевым зернам *Permotheca colovraticea* за счет более изметричных пропорций, в отличие от заметно удлиненных зерен *A. nuthallensis*, хотя изучение пыльцы этого типа показывает, что пропорции пыльцевых зерен могут меняться в довольно широких пределах даже в одном микроспорангии.

Род *Alisporites* с типовым видом *A. opii* Daugherty был установлен из верхнетриасовых отложений Северной Америки. Пыльца этого типа считается характерной для пельтаспермовых в широком смысле (sensu С.В. Мейен [1987]), а также для преимущественно позднепалеозойских и мезозойских хвойных семейств Ullmanniaceae, Voltziaceae и Podocarpaceae [Balme, 1995]. Одной из отличительных особенностей рода *Alisporites* является отсутствие хорошо выраженного суль-

куса (обсуждение см. в [Ошуркова, 2003]), который более свойствен роду *Falcisporites*.

Род *Falcisporites* с типовым видом *F. zapfei* (Potonie et Klaus) Leschik был описан на материале из верхнепермских отложений Австрии [Leschik, 1956].

Оба рода очень близки морфологически; они относятся к группе дисаккатных (= бисаккатных) атэниатных пыльцевых зерен. Третий близкий род *Vesicaspora*, но не с протодисаккатным, а с протомоносаккатным строением пыльцевых зерен, с типовым видом *V. wilsonii* Schemel был описан из верхнепермских отложений Северной Америки [Schemel, 1951], но также встречается и в верхнекаменноугольных (пенсильванских) отложениях этого региона [Hall, Stidd, 1971]. Как первоначально предполагалось, пыльца этого рода принадлежала представителям каллистофитовых (см. [Balme, 1995]), однако сходные пыльцевые зерна, охарактеризованные как протомоносаккатные, были выделены из мужских фруктификаций *Permotheca vesicasporoides* S.Meyen, Esaulova et Gomankov [Гоманьков, Мейен, 1986]. На фотографии пыльцевого зерна, изображенного на табл. XIV, фиг. 7 в работе А.В. Гоманькова и С.В. Мейена [1986] виден отчетливый сулькус, что отмечено и в подписи к этой фототаблице. По всей видимости, то же пыльцевое зерно, но снятое с другой глубиной резкости, определенное как *Vesicaspora*, с отчетливым сулькусом, хорошо видным на фотографии, было изображено С.В. Мейеном [Meyen, 1988; Мейен, 1992, табл. III, фиг. 1, 2] при характеристике репродуктивной сферы голосеменных с листьями *Phylladoderma* Zalessky (по современной номенклатуре, семейство Angaropeltaceae). По мнению Б.Бальма [Balme, 1995, p. 214], эти пыльцевые зерна более справедливо было бы отнести к роду *Falcisporites*.

Пыльца рода *Alisporites* была обнаружена в мужских фруктификациях *Pterispermastrobis gimnitanus* Remy, характерных для нижнепермских отложений Германии [Remy, 1954]. Фруктификации *Pterispermastrobis* ассоциативно связаны с листьями и женскими репродуктивными органами пельтаспермового *Autunia conferta* (Sternberg) Kerp [Kerp, 1988].

Пыльцевые зерна, сходные с *Alisporites*, были выделены из спорангиев *Polytheca elongata* Pant et Nautiyal из пермских отложений Индии [Pant, Nautiyal, 1960]. В самом общем плане эти репродуктивные органы сближались с порядком Glossopteridales [Balme, 1995], хотя их точное систематическое положение остается неизвестным.

В некоторых случаях, как, например, для пыльцевых зерен, обнаруженных *in situ* в мужских фруктификациях *Lelestrombus pennatus* Srivastava из триасовых отложений Индии [Srivastava, 1984], показано, что пыльца одного растения могла быть отнесена как к роду *Falcisporites*, так и к роду *Alisporites*.

Пыльцевые зерна, относимые к *Falcisporites*, но также обнаруживающие много общего с родом *Alisporites*, были обнаружены в мужских фруктификациях *Pteruchus africanus*, относимых к користоспермовым (умкомазиевым) из триасовых отложений Южной Африки [Taylor T.N., Taylor E.M., 1987]. Пыльца *Falcisporites* была встречена *in situ* и в микроспорангиях других видов *Pteruchus*: *P. dubius* Thomas, *P. indicus* Pant et Basu, *P. nidpurensis* Srivastava, *P. petastatus* Townrow, *P. septentrionalis* Kirchner et Müller (обзор см. в [Balme, 1995]), большинство из которых известно из триасовых отложений Гондваны, за исключением вида *P. septentrionalis*, описанного из юрских отложений Германии [Kirchner, Müller, 1992].

Дисперсные дисаккатные пыльцевые зерна, близкие по морфологии зернам рода *Alisporites*, были извлечены в ходе мацерации женской фруктификации *Telemachus elongatus* Yao et al. из триасовых отложений Антарктиды [Yao et al., 1993].

Помимо родов *Alisporites*, *Falcisporites* и *Vesicasporea*, близкие по морфологии пыльцевые зерна изредка относятся и к другим, редко цитируемым в палеоботанической и палинологической литературе, таксонам. Так, например, пыльцевое зерно, практически идентичное инситу пыльце *Permotheca colovratica*, было изображено Г.П. Дюпиной [Чувашов, Дюпина, 1973, табл. XX, 6] под названием *Kosankeisporites* sp. из верхнекаменноугольных отложений бассейна р. Уфы (выше с. Шемахи), а другое зерно из верхнеартинских отложений бассейна р. Сылвы было определено как *Limitisporites monstruosus* (Luber) [Чувашов, Дюпина, 1973, табл. XXVII, 4]. Двумешковые модификации пыльцы *Permotheca colovratica* общей формой в боковой проекции внешне напоминают некоторые из зерен *Pinaceae* с нечетко выраженными границами щита [Кремпп, 1967, табл. 12, фиг. 220].

Распространение. Кунгурский–казанский ярусы Приуралья.

Материал. Голотип и шесть синтипов (три — из коллекции автора (местонахождения Чекарда-1, Куединские Ключики), один — из коллекции А.А. Сидорова (местонахождение Новый Кувак), два — изображенные М.Д. Залесским).

Отдел Pinophyta Reveal, 1996

Класс Vojnovskyopsida Naugolnykh, 2010

Порядок Vojnovskyales Neuburg ex Emberger, 1968

Семейство Vojnovskyaceae Neuburg, 1963

Род *Vojnovskya* Neuburg, 1965

Vojnovskya paradoxa Neuburg, 1965,
emend. nov.

Табл. LIII, фиг. 2, 4; рис. 71, А

Избранная синонимика: *Vojnovskya paradoxa* Neuburg: Нейбург, 1965, с. 57–62, Табл. XXV, Табл. XXVI, Табл. XXVII, Табл. XXVIII, Табл. XXIX, Табл. XXX, Табл. XXXI, 2, 3, текстовой рис. (фиг.) 2; Мейен, 1982а, 1982б, Табл. IX, фиг. 11; рис. 3, ж–и, рис. 4, е; 1987, рис. 58, и; 1992, рис. 9.13; Наугольных, 1998, рис. 67, В; 2001, рис. 3, а, б, рис. 4.

Голотип. ГИН № 3039/194; Печорский угольный бассейн, Халмерьюсское месторождение, шахта 3, пласт J₉; средняя пермь, уфимский ярус.

Описание. Фертильные побеги с располагающимися по рыхлой спирали обратноконическими или субцилиндрическими латеральными мужскими стробилами, находящимися в пазухах чешуевидных брактеев. Брактеи в изолированном состоянии относятся к формальному роду *Nephropsis* Zalesky. Стробилы покрыты плотно располагающимися рубцами от опавших боковых защитных стерильных чешуй. Как правило, часть чешуй сохраняется на апикальной расширяющейся части стробила. Микроспорангии располагались на округлой терминальной площадке микростробила, формируя правильные пересекающиеся парастихии. Пыльца мелкая (около 20–30 мкм в диаметре), сферической или эллипсоидальной формы, беспертурная (анасулькатная), с гладкой или шагреновой поверхностью.

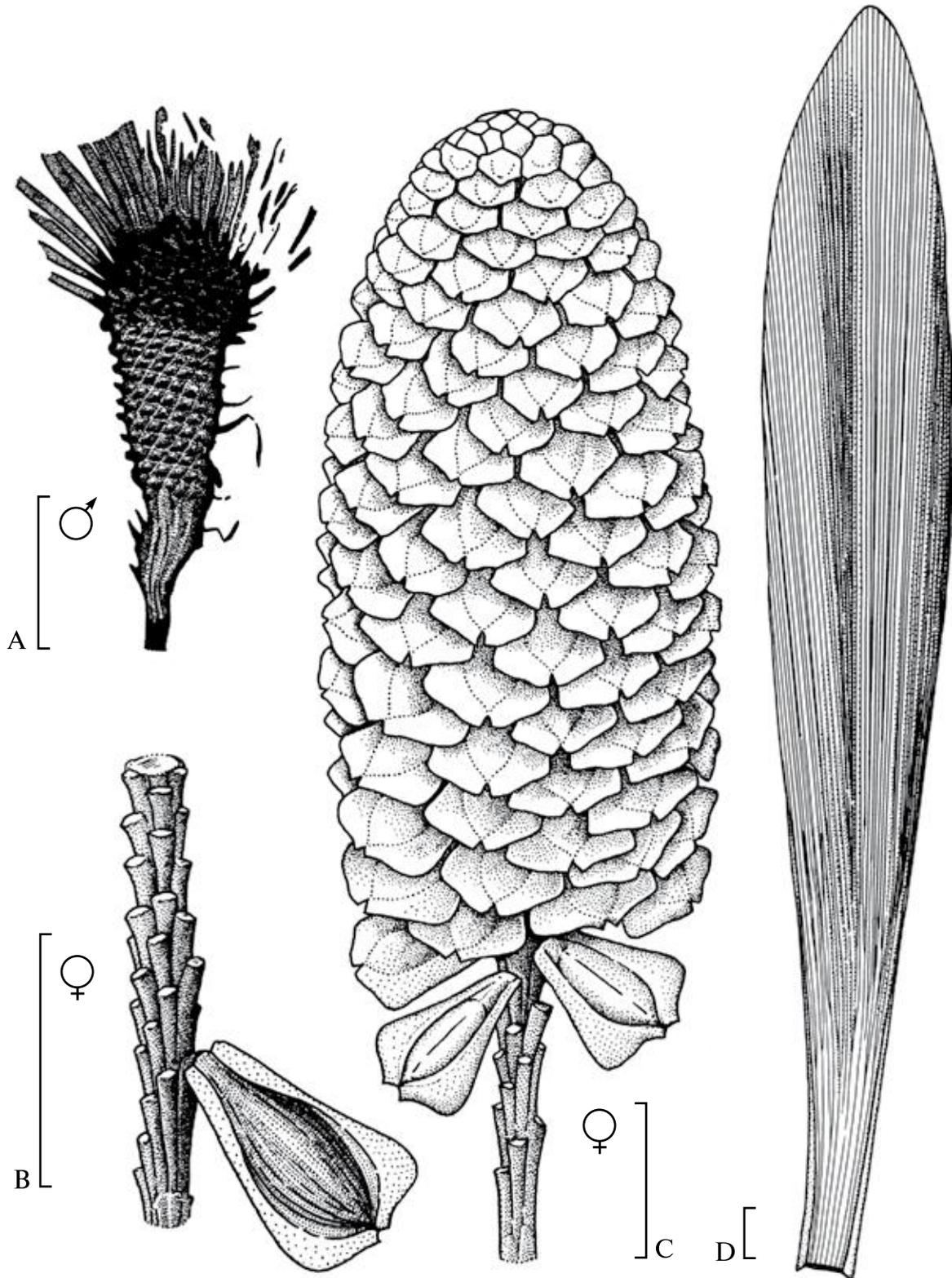


Рис. 71. Семейство Vojnovskyaceae, порядок Vojnovskyales, класс Vojnovskyopsida
 А — мужской латеральный стробил *Vojnovskya paradoxa* Neuburg; В — семязачаток *Samaropsis triquetra* Zalessky в прикреплении к фертильной оси *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh; С — женский стробил *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh; D — лист *Ruffloria derzavini* (Neuburg) S.Meyen. Местонахождения: Печорский угольный бассейн, средняя пермь, уфимский ярус (А); Среднее Приуралье, нижняя пермь, кунгурский ярус (В-D). Длина масштабной линейки — 1 см

Брактеи субромбической формы с веерообразным жилкованием. На абаксиальной поверхности (функционально нижней или «дорзальной», по терминологии С.В. Мейена) брактеи располагаются устьичные («дорзальные») желобки, идентичные устьичным желобкам родов *Ruffloria* S.Meyen [Мейен, 1962, 1963, 1966] и *Noeggerathiopsis* Festmantel [McLoughlin, Drinnan, 1996].

Замечания. Из пермских отложений Кузбасса был описан род *Asteropetalum* Gorelova с типовым видом *A. mirabile* Gorelova [Горелова, 1957]. В протологе это растение изображено только на рисунках, но и они демонстрируют очевидное сходство этих остатков с латеральными стробилами *Vojnovskya*. Позднее сама С.Г. Горелова [1962] перенесла вид *A. mirabile* в состав рода *Vojnovskya*, тогда еще не обнародованного, организовав новую комбинацию *Vojnovskya mirabilis* (Gorelova) Gorelova. Очевидно, что род *Asteropetalum* Gorelova обладает номенклатурным приоритетом перед родом *Vojnovskya*, однако в целях сохранения стабильности номенклатуры, согласно нормам МКБН, представляется оправданным дальнейшее использование рода *Vojnovskya*, широко вошедшего в палеоботаническую литературу.

Распространение. Уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье.

Род *Suchoviella* Ignatiev et S.Meyen, 1989

Suchoviella triquetraphora Naugolnykh, 1998

Табл. LIV, фиг. 2, 3, 5; рис. 71, С

Избранная синонимика: *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 112–114, рис. 67, D, рис. 68, А–С; 2007, Табл. LIX, фиг. 3.

Голотип. ГИН № 3773(11)/332(9); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Кистевидные собрания семян, состоящие из прямой оси, к которой по плотной спирали прикрепляются семена с хорошо развитой крылаткой. Семена субтреугольных очертаний, с оттянутым основанием и расширяющейся приапикальной частью. В изолированном состоянии эти семена относятся к виду *Samaropsis triquetra* Zalessky (Табл. LIV, фиг. 4, Табл. LV, фиг. 1–9; рис. 72, А–I, см. ниже рис. 99, D, E, F, G).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Astrogaussia* Naugolnykh, 2014

Избранная синонимика: *Gaussia* Neuburg, 1934 (in part.), non *Gaussia* Wendland, 1865: Нейбург, 1934, с. 35; 1948, с. 264–265; Мейен, 1982, с. 110.

Типовой вид. *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh; нижняя пермь, кунгурский ярус, Приуралье.

Diagnosis. Round to ovoid slightly flatten head-like aggregations of seed stalks and linear sterile bracts or scales of lanceolate shape connected by their bases and attached to short common base (fertile axis). Seed-stalks and bracts are free for the most of their length, but basal seed-stalks can be fused by their bases. Seeds orthotropic, with well-developed integumental wing.

Замечания. При первоописании рода *Gaussia*, опираясь на морфологию типового вида *Gaussia scutellata* Neuburg, М.Ф. Нейбург [1934] дает следующую характеристику этих репродуктивных органов (в протологе дана и на русском, и на английском языках): «Репродуктивный орган в виде радиально-симметричного щитка или диска до 40 мм в диаметре на толстом черешке; многочисленные линейные пластинки (микроспорофиллы) с параллельной нервацией идут радиально от центра, черепитчато располагаясь, вероятно, в мутовках или спирально, внутренние пластинки короткие, наружные — длиннее, на верхушке подковообразно расширены (микроспорангии)» [Нейбург, 1934, с. 36].

Позднее Нейбург приводит расширенную характеристику рода *Gaussia*: «Репродуктивные органы, представляющие собрания микроспорофиллов в виде радиально-симметричных щитков или дисков, снабженных ножкой, отходящей от центра их основания. Микроспорофиллы многочисленные, узкотреугольные или почти линейные, от центра радиально расходящиеся, сросшиеся между собой в основании или свободные, черепитчато расположенные, вероятно, в мутовках или спирально. Микроспорангии помещаются на верхушках микроспорофиллов» [Нейбург, 1948, с. 264].

Как ясно из приведенных выше цитат, Нейбург считала репродуктивные органы *Gaussia* мужскими, однако позднее С.В. Мейен в целом ряде работ [1982а, 1982б, 1987, 1992 и др.] показал, что это женские фруктификации.

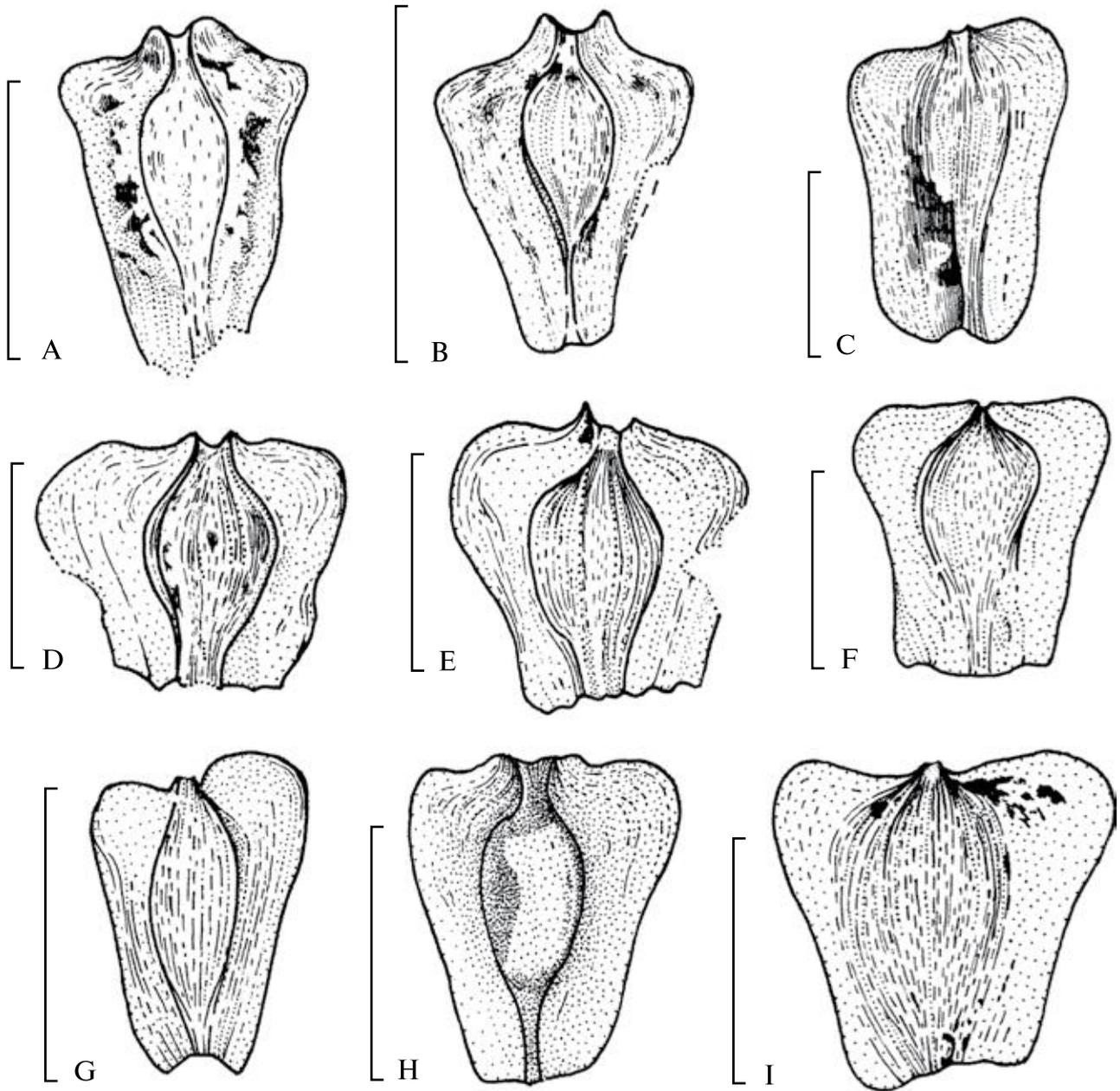


Рис. 72. *Samaropsis triquetra* Zalessky, морфологическое разнообразие семян, семейство Vojnovskyaceae, порядок Vojnovskyales, класс Vojnovskyopsida

А — экз. ГИН № 4856/309; В — экз. ГИН № 4856/308; С — экз. ГИН № 4856/305; D — экз. ГИН № 4856/299; Е — экз. ГИН № 4856/298; F — экз. ГИН № 4856/304; G — экз. ГИН № 4856/301; H — экз. ГИН № 4856/300; I — экз. ГИН № 4856/307. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 5 мм

Одна из базовых проблем, связанных с интерпретацией репродуктивных органов *Astrogaussia*, заключается в том, рассматривать ли их как зонтиковидные или головчатые собрания семяножек и/или семяножек и стерильных чешуй.

С.В. Мейен [1982a] указывает, что у *Gaussia cristata* наблюдается укороченная расширяющаяся вверх ось, от которой по всей длине отходят

семяножки (= семяножки), загнутые на концах; нижние семяножки несут недоразвитые семена, а верхние — семенные рубцы. «Семяножки были уплощены и складываются в правильный зонтик, под которым прятались семена» [Мейен, 1982a, с. 110]. В работе 1987 г. Мейен пишет: «...Ось... сильно укорочена, а семяножки складываются в зонтик (*Gaussia*)» [Мейен, 1987,

с. 205]. Эта же интерпретация использована и в других работах Мейена [1992 и др.]. При таком понимании морфологии рода *Gaussia* Мейеном подразумевалось, что верхние семяножки этих фруктификаций были самыми длинными, а в центре репродуктивного органа на его абаксиальной стороне располагалось понижение, лишенное каких-либо дополнительных придатков [Мейен, 1982а, рис. 2, ж–к; 1987, рис. 59, и, к].

Иная интерпретация женских репродуктивных органов *Gaussia* дана в работах В.А. Красилова и В.И. Бурого [Krassilov, Burago, 1981] и В.А. Красилова [1989], в которых эти органы рассматриваются как «головчатые собрания овулифоров и стерильных брактей» [Красилов, 1989, с. 61]. Отдельно указано, что «поскольку овулифоры и брактее располагались на значительно утолщенной верхушке рецептакула (фертильной оси. — С.Н.), они, по общепринятой классификации соцветий, относятся к категории головок, а не зонтиков» [Красилов, 1989, с. 61]. Далее Красилов справедливо подчеркивает, что Мейен на своих реконструкциях репродуктивных органов рода *Gaussia* не показывает стерильные чешуи.

Поскольку материалы по этим репродуктивным органам, имеющиеся в распоряжении автора, со всей определенностью указывают на наличие хорошо развитых стерильных чешуй разной длины на абаксиальной поверхности (стороне) репродуктивного органа *Astrogaussia* (*Gaussia* [nom. illeg.]; in part.), а также учитывая присутствие укороченных семяножек в базальной части адаксиальной стороны репродуктивного органа, автор использует термин «головчатый» для характеристики фруктификаций *Astrogaussia*, а также гомологичных им органов родов *Taibia* Zalessky и *Niazonaria* Radczenko. Конституционально сходные фруктификации, но образующие неуплощенные головчатые собрания с семенами, прикрепленными к абаксиальной, а не к адаксиальной стороне репродуктивного органа, были описаны из верхнекаменноугольных (стефанских) отложений Северной Америки [Rothwell et al., 1996].

В качестве возможной предковой формы голосеменных с репродуктивными органами рода *Astrogaussia* можно рассматривать растения с розетковидными фруктификациями *Hissarocarphyllum* L.Savitzkaja, описанными из нижнекаменноугольных отложений Средней Азии [Савицкая, 1970].

В работе, посвященной морфологии репродуктивных органов войновскиевиных [Наугольных, 2001], фруктификации родов *Gaussia* (сейчас —

Astrogaussia, in part.) и *Vojnovskya* были охарактеризованы мной как морфологически близкие. Однако по последним данным [Наугольных, 2010] фруктификации *Vojnovskya* должны рассматриваться как мужские. Сходство в морфологии фруктификаций *Astrogaussia* и *Vojnovskya*, возможно, связано с архетипическим единством стробилоидных органов этой группы голосеменных. Такое же базовое сходство наблюдается в строении женских и мужских стробиллов многих кониферофитов.

Сравнение. От рода *Taibia* Zalessky, 1937 новый род отличается радиально-симметричной формой фруктификаций и наличием отчетливых округлых семенных рубцов на семяножках адаксиальной стороны фруктификации. От рода *Niazonaria* Radczenko, 1933 отличается отсутствием оттянутых (капельных ?) верхушек чешуй и семяножек. Детали строения семяножек репродуктивных органов *Taibia* и *Niazonaria* остаются неизвестными. Нельзя исключать возможности, что репродуктивные органы *Niazonaria* являются мужскими. Об этом косвенно свидетельствуют продольные щели разверзания длинных и узких (предполагаемых. — С.Н.) микроспорофиллов [Нейбург, 1948, Табл. LXXII, фиг. 3, 4].

От рода *Paravojnovskya* Doweld, 2004 новый род отличается присутствием хорошо развитых линейных или ланцетовидных стерильных чешуй и свободным взаимным расположением как чешуй, так и семяножек (за исключением семяножек, расположенных в базальной части фруктификации, которые могут срастаться краями на половину или, реже, на две трети своей длины).

Видовой состав. *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, *A. cristata* (Neuburg) Naugolnykh, *A. relaxata* (Radczenko) Naugolnykh.

Распространение. Карбон и пермь Ангариды и Субангарской экотонной области.

Astrogaussia imbricata (Naugolnykh, 1998) Naugolnykh, 2014

Табл. LVI, фиг. 1–5, Табл. LVII, фиг. 1–9,
Табл. LX, фиг. 1, 2; рис. 73, А–С, рис. 74, В,
рис. 75, А–В, рис. 76, А, I, рис. 77, рис. 78,
рис. 79, рис. 80

Синонимика: *Gaussia imbricata* Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 116–119, Табл. XXVIII, фиг. 3, рис. 69, 70; 2001, с. 98–99, Табл. IX, фиг. 2, Табл. X, фиг. 1, 4, рис. 1, а–г, рис. 2, б, в; 2007, с. 163–167, Табл. XLI, фиг. 3, Табл. XLIX, Табл. LIII, фиг. 3, 6, Табл. LV, фиг. 6, Табл. LVI, фиг. 1, 3, 4, рис. 75, В, С, рис. 77, А, С–Е.

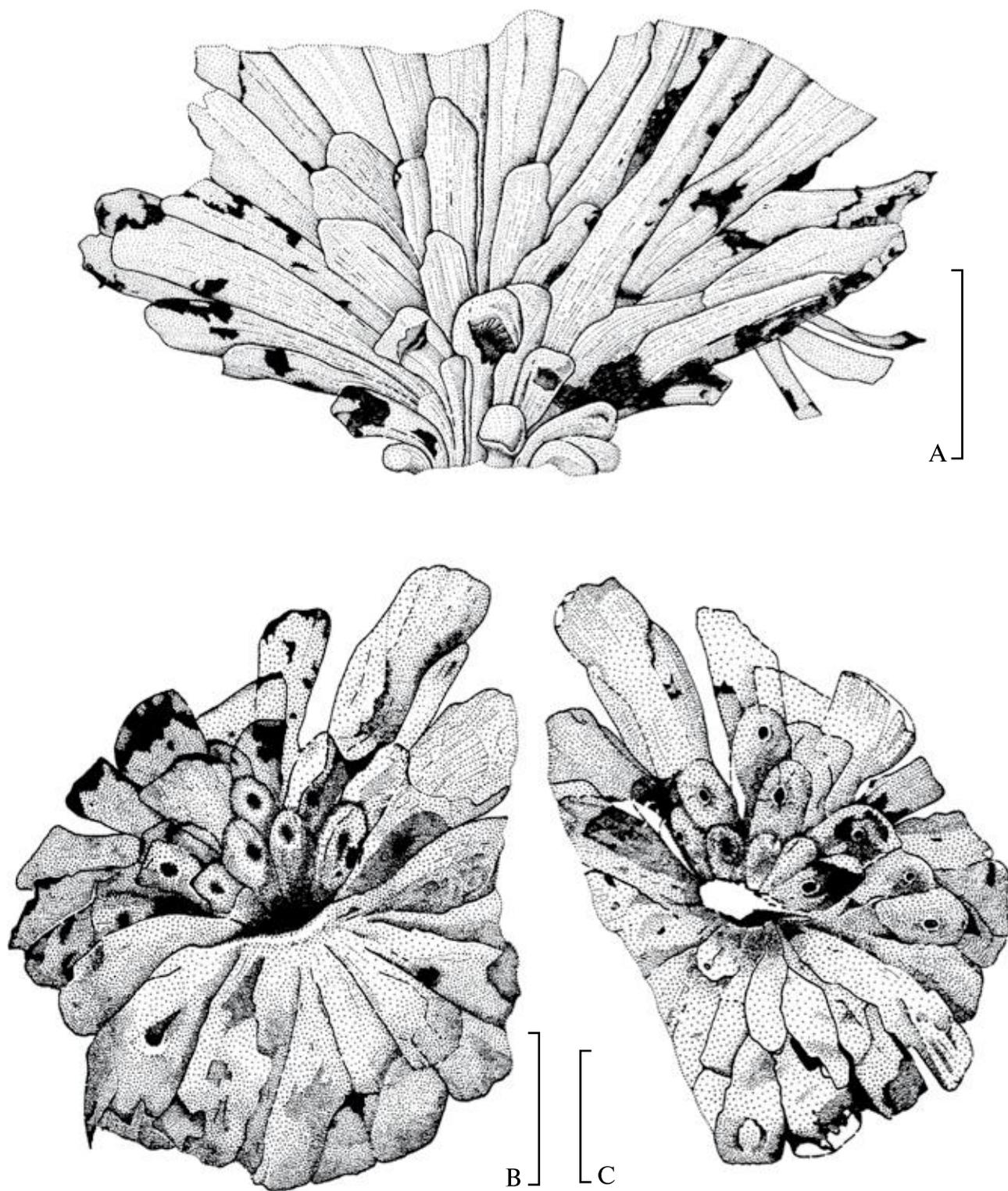


Рис. 73. Морфология семеносного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh
А — экз. ГИН № 4856/553; В, С — экз. ПОКМ (см. [Наугольных, 1998, Табл. XXVIII, фиг. 3, рис. 70, А, В]). Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

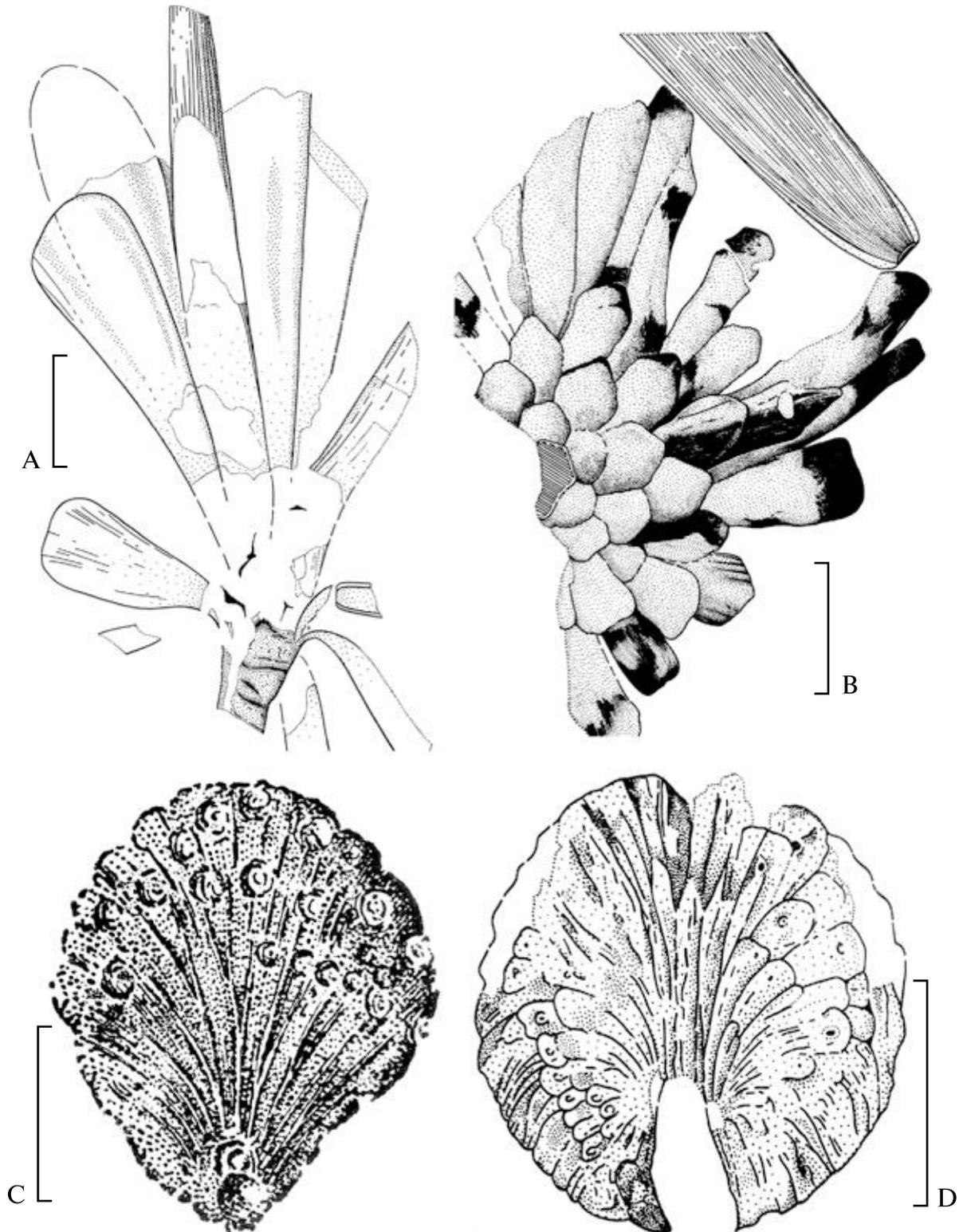


Рис. 74. Морфология вегетативных и репродуктивных органов, порядок Vojnovskyales, класс Vojnovskyopsida
 А — *Rufloria rasskasovae* S.Meyen, листья, собранные в розетку на укороченном побеге, экз. ГИН № 3773(11)/401(96); В — *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, строение семеносного органа; рядом сохранился лист *Rufloria recta* (Neuburg) S.Meyen, экз. ГИН № 4856/557; С — *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, изображение голотипа в протологе (по [Zalessky, 1937b, Fig. 47]); D — *Scirostrobos pterocerum* (Naugolnykh) Doweld et Naugolnykh, голотип ГИН № 3773(11)/82a(89). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (А, В, D); Красная Глинка (С). Длина масштабной линейки — 1 см

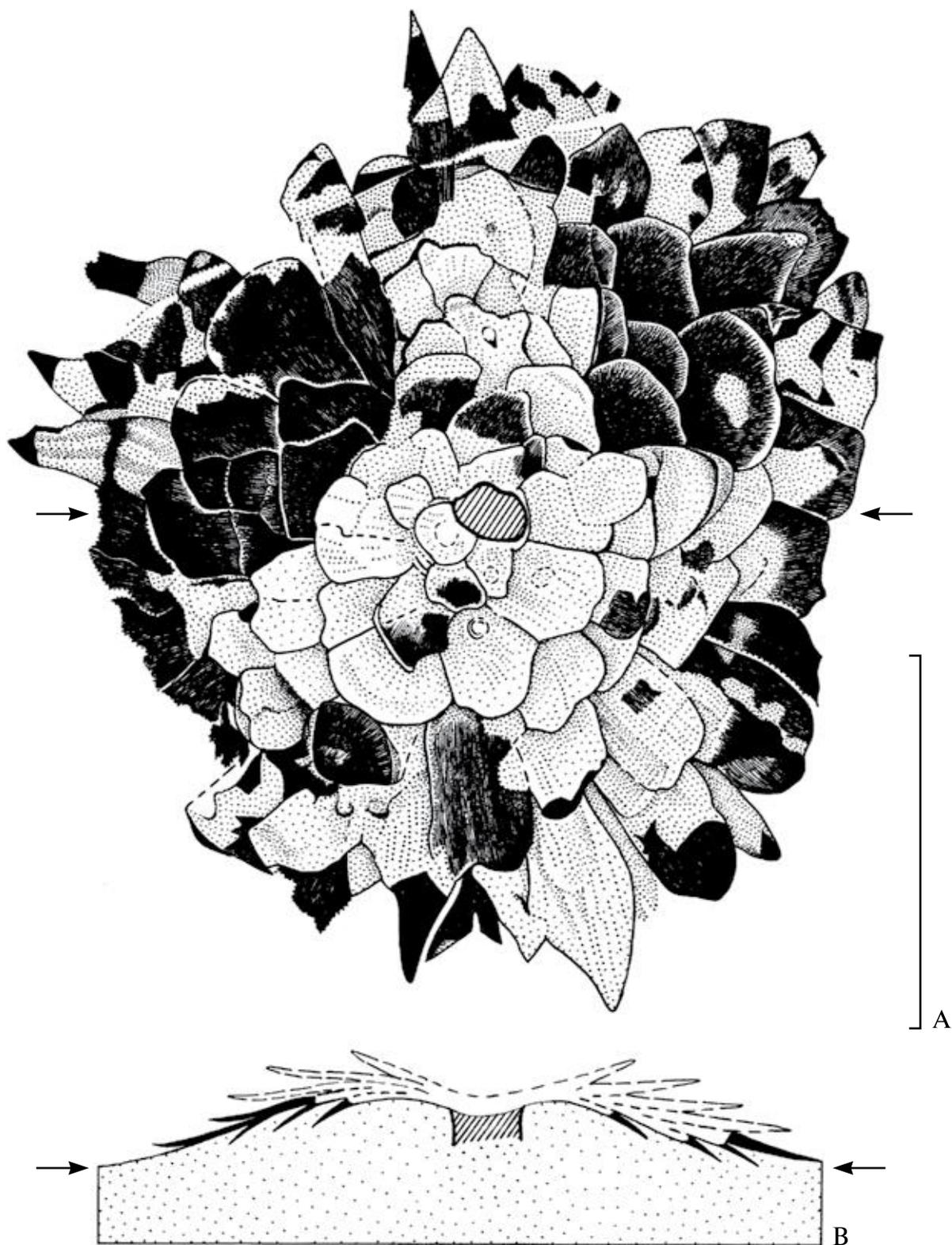


Рис. 75. Морфология семенного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, экз. ГИН № 4856/163

А — строение семенного органа, с которого были получены препараты кутикулы см. ниже (рис. 76; Табл. LVI, фиг. 1; Табл. LVII, фиг. 1–9); В — гипотетическое сечение через остаток по линии, отмеченной стрелками. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

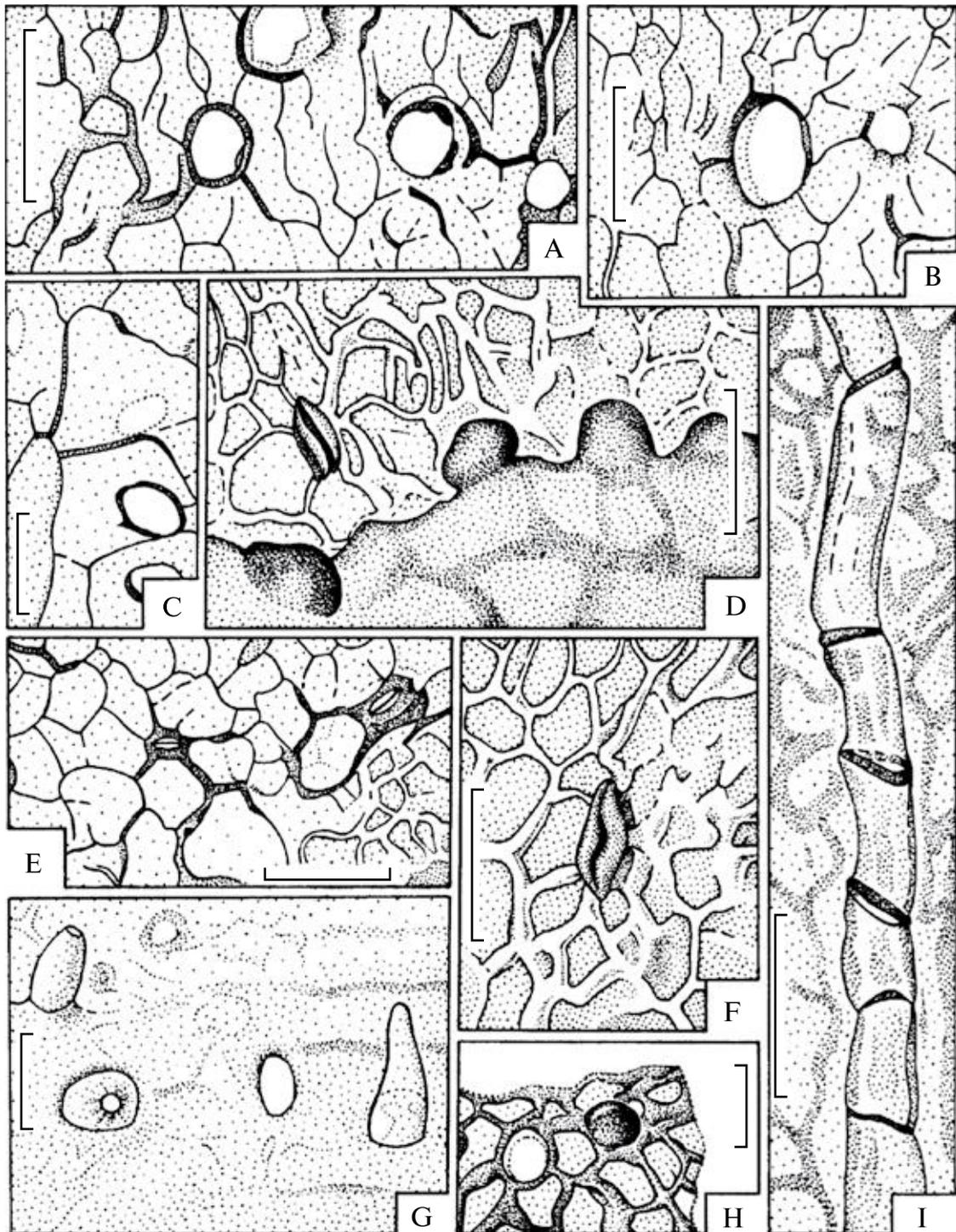


Рис. 76. Эпидермально-кутикулярное строение семеносного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh (экз. ГИН № 4856/163)

А — общая топология эпидермы, видны основания трех трихом; В — основание трихомы; С — покровные клетки эпидермы с основаниями трихом; D — частично изогнутая кутикула, видно одно устьице (слева) и полусферические одноклеточные трихомы (вид сбоку; в центре и справа); Е — два устьица со слабо специализированными побочными клетками; F — устьице, хорошо видны замыкающие клетки с губовидными утолщениями; G — внешняя поверхность кутикулы с основаниями трихом и с двумя одноклеточными трихомами (слева сверху — бочонковидной, справа — конической), сохранившимися в прикреплении; H — фрагмент кутикулы с основаниями двух трихом (слева сверху — бочонковидной, справа — конической); I — проводящий элемент с кольцевидными утолщениями. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм



Рис. 77. Морфология семенного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh
Контурная прорисовка, экз. ГИН № 4856/292. Местонахождение Крутая Катуська-2, слой 3. Длина масштабной линейки — 1 см

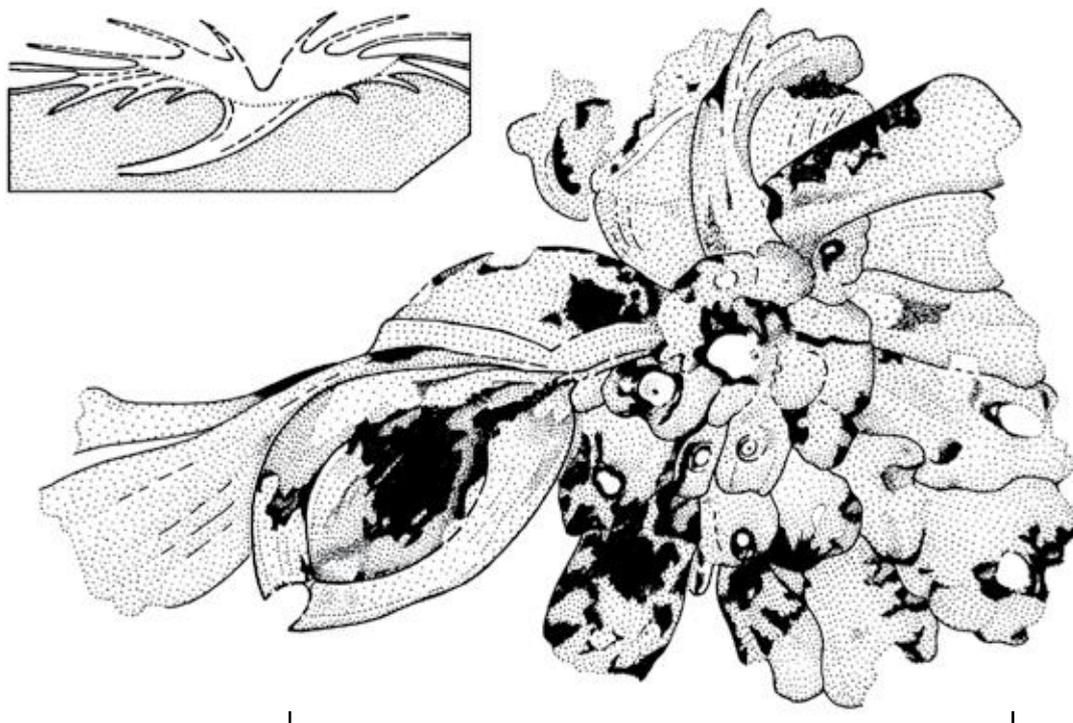


Рис. 78. Морфология семенного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, схематическое продольное сечение (вверху слева) и детальная прорисовка, экз. ГИН № 4856/292
Местонахождение Крутая Катуська-2, слой 3. Длина масштабной линейки — 1 см

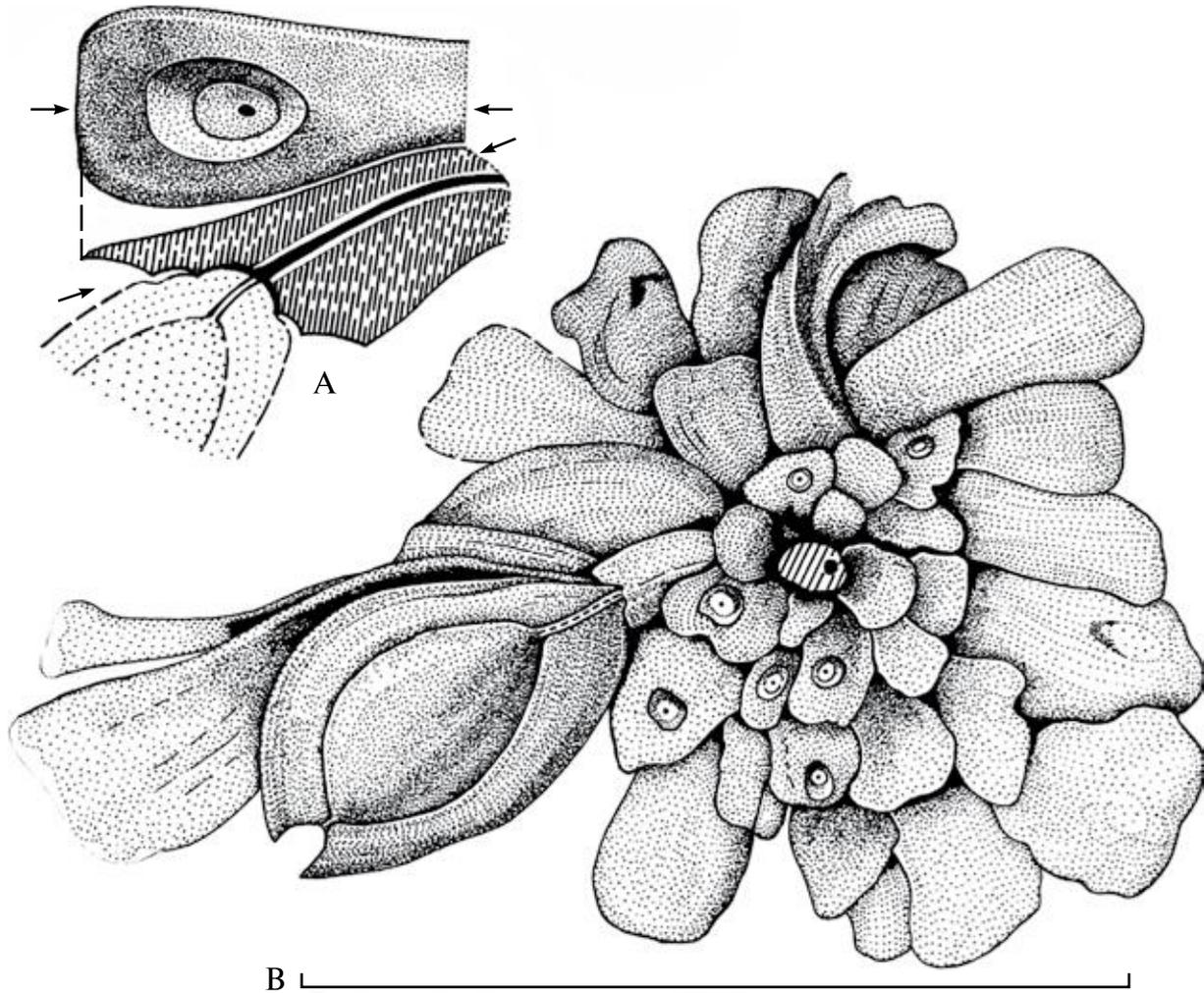


Рис. 79. Реконструкция семеносного органа *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh
 А — строение отдельной семяножки; В — семеносный орган, вид с адаксиальной стороны, по экз. ГИН № 4856/292 (см. рис. 77 и 78). Длина масштабной линейки — 1 см

Голотип. ГИН № 3773(11)/316(92); местонахождение Чекарда-1, слой 7, нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Изображен в работах: [Наугольных, 1998, рис. 69 (в подписи к рисунку ошибочно указан другой номер голотипа — 326); 2007, рис. 77, А, С–Е, Табл. XLIX, фиг. 1 — макроморфология; фиг. 2–6 — эпидермально-кутикулярное строение].

Описание. Имеющаяся выборка экземпляров этого вида в основном состоит из образцов из местонахождения Чекарда-1, однако один из наиболее полных и хорошо сохранившихся экземпляров происходит из местонахождения Крутая Катушка-2 (см. рис. 77, 78). Он представляет собой округлое, слегка асимметричное головчатое собрание семяножек и стерильных чешуй, отходящих по спирали от одного общего основания (укороченной фертильной оси).

Фруктификация в плане может быть вписана в эллипс с большей осью 14 мм и меньшей осью 9 мм. Репродуктивный орган наблюдается с адаксиальной стороны. Ножка (= укороченная ось) фруктификации видна в поперечном сечении, а семяножки и стерильные чешуи — в плане.

И стерильные чешуи, и семяножки сильно уплощены. Семяножки сосредоточены в базальной части семеносного органа, стерильные чешуи располагаются как между семяножками, так и над ними (ближе к абаксиальной стороне фруктификации), если исходить из прижизненной взаимной ориентировки укороченной оси, семяножек и стерильных чешуй. И семяножки, и стерильные чешуи имеют субпараллельные края в основании, но постепенно расширяются к апексу.

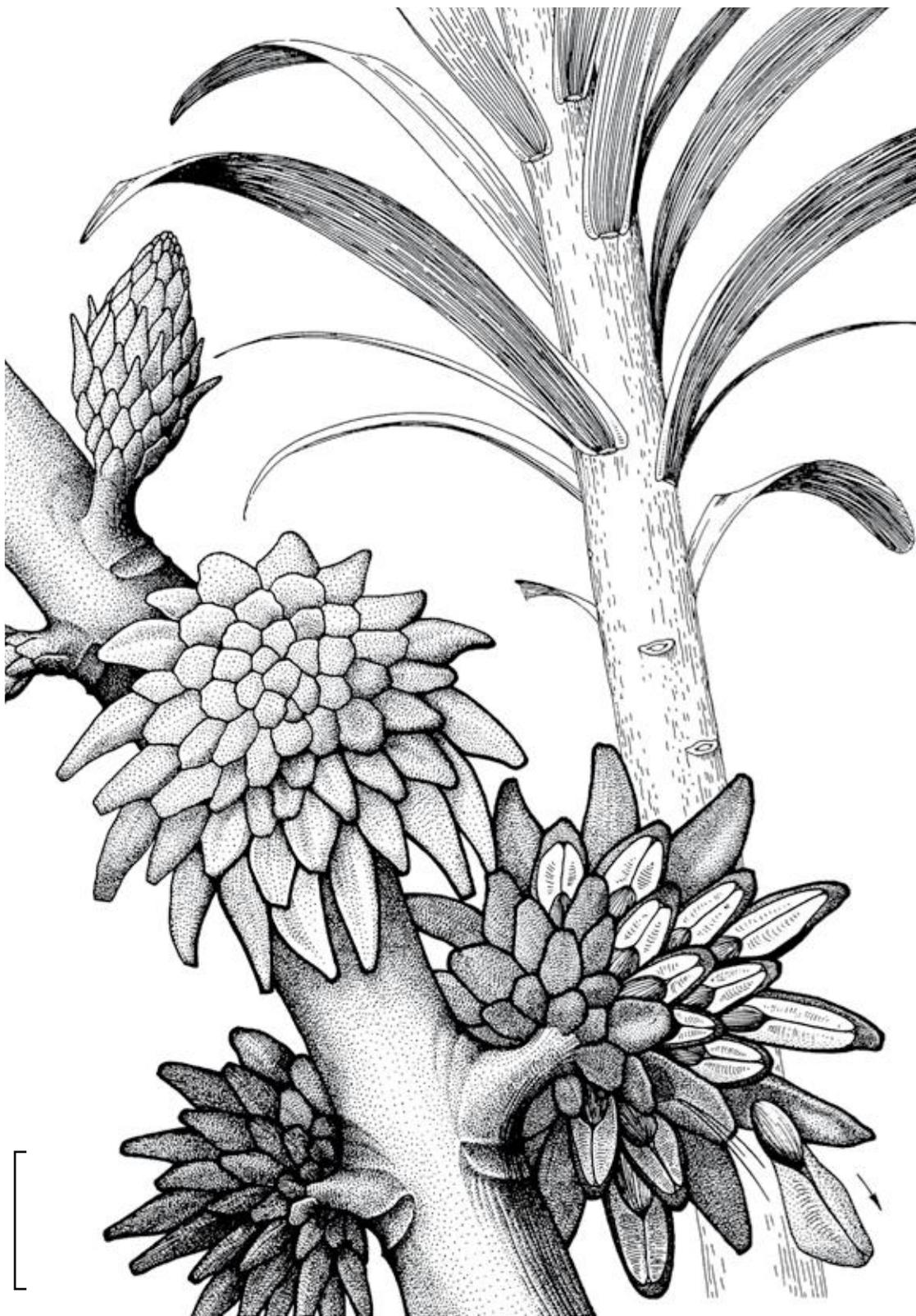


Рис. 80. Реконструкция фертильного побега с женскими уплощенными стробилоидными органами *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh

На заднем плане — вегетативный побег с листьями *Rufioria recta* (Neuburg) S.Meyen, предположительно принадлежавший тому же материнскому растению. Среднее Приуралье, нижняя пермь, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см

Верхушки семяножек и стерильных чешуй обычно притупленные, лопатчатые, но судя по другим экземплярам выборки, верхушки самых длинных и хорошо развитых стерильных чешуй могут быть приострены. Линейные размеры семяножек и стерильных чешуй постепенно увеличиваются от основания репродуктивного органа к его экваториальной части. Исходя из анализа морфологии экземпляров, частично наблюдаемых с абаксиальной поверхности (см., например [Наугольных, 2007, Табл. XLI, фиг. 3]), можно сделать вывод о том, что на ней располагались стерильные чешуи, размер которых постепенно уменьшался к апексу фруктификации.

Максимальная наблюдаемая длина семяножек у описываемого экземпляра равна 3 мм при ширине 1 мм. Минимальные линейные размеры семяножек, имеющих чешуевидную изометричную форму и располагающихся у самой ножки (оси) репродуктивного органа, равны 1×1 мм. Такие же минимальные размеры имеют и короткие стерильные межсеменные чешуи, располагающиеся рядом с мелкими семяножками. Максимальная длина крупных хорошо развитых стерильных чешуй равна 8 мм при ширине 2,5 мм. Однако эти размеры трудно считать типичными для семенных органов *Astrogaussia imbricata*, поскольку экземпляры репродуктивных органов этого вида из местонахождения Чекарда-1 обычно в два раза крупнее, а самые большие фруктификации *Astrogaussia imbricata* по наибольшему измерению могут составлять 44 мм [Наугольных, 1998, рис. 70, Табл. XXVIII, фиг. 3; 2001, рис. 1, в, г; 2007, Табл. LIII, фиг. 6, Табл. LV, фиг. 6].

У шести семяножек хорошо видны семенные рубцы овальных очертаний, вытянутые вдоль семяножек и расположенные на абаксиальной поверхности семяножек ближе к их верхушкам. В центре некоторых семенных рубцов виден точечный рубчик выхода проводящего пучка.

У одной из семяножек в естественном прикреплении к ней сохранилось семя. Семя овоидных очертаний, с хорошо развитым симметричным интегументальным крылом, несущим апикальную вырезку в районе микропиле. В изолированном состоянии семена такого типа относятся к формальному роду *Samaropsis*. Ранее автором был описан экземпляр *Astrogaussia imbricata* с ортотропными семенами, также сохранившимися в прикреплении [Наугольных, 2001, Табл. IX, фиг. 2, рис. 2, б]. Эти семена несколько отличаются от семени экземпляра из местонахождения Крутая Катущка-2 своими более оттянутыми микропилярными частями и сильнее развитым крылом в

апикальной части семени, однако эти отличия, по моему мнению, определяются, с одной стороны, внутривидовой изменчивостью, и, с другой — положением семени на репродуктивном органе. Небольшие базальные семяножки несли семена более мелкие, со слабее развитым крылом, а на более крупных семяножках формировались семена более крупные, с сильнее развитым интегументальным крылом, что и показано на предлагаемой автором реконструкции (рис. 80, внизу).

Обращает на себя внимание наличие одной гипертрофированной семенной чешуи (слева от центра фруктификации, по положению на рис. 77–79). Сходные гипертрофированные чешуи наблюдаются и на некоторых других экземплярах выборки (см., например [Наугольных, 1998, рис. 69, 70, Табл. XXVIII, фиг. 3; и др.]).

Сравнение. От вида *A. cristata* (Neuburg) Naugolnykh, comb. nov. вид *Astrogaussia imbricata* отличается хорошо развитыми стерильными чешуями и частичным срастанием базальных семяножек и стерильных чешуй своими краями, от вида *A. relaxata* (Radczenko) Naugolnykh отличается базальным срастанием семяножек и стерильных чешуй, а также формой верхушек стерильных чешуй, которые у *A. relaxata* закругленные, а у *A. imbricata* лопатчатые притупленные или, реже, приостренные.

Материал. 11 экземпляров хорошей сохранности; десять экземпляров из местонахождения Чекарда-1, слой 7 (голотип) и 10 (синтипы), один экземпляр из местонахождения Крутая Катущка-2, слой 3.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь: Приуралье.

Род *Scirostrobos* Doweld et Naugolnykh, 2002

Scirostrobos ornatus (Zalessky, 1937; emend. Ignatiev, 1988)
Doweld et Naugolnykh, 2002

Рис. 74, С

Синонимика: *Pholidophyllum ornatum* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 81, fig. 47; Игнатъев, 1988a, с. 7–15, Табл. I, фиг. 1–5, рис. 1–4.

Scirostrobos ornatus: Доуэльд, Наугольных, 2002, с. 96; Наугольных, 2001, рис. 5, а–г; 2007, Табл. LII, фиг. 1, 3, 4, Табл. XLVIII, фиг. 5, Табл. LII, фиг. 1, 3, 4.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, fig. 47]; Среднее Приуралье, Пермь.

ский край, правый берег р. Барды, местонахождение Красная Глинка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Уплощенные семеносные органы войновские, состоящие из длинных плоских семяножек, сросшихся своими краями и веерообразно отходящих от общего основания. Семяножки черепицеобразно налегают друг на друга. При этом верхние семяножки перекрывают нижние. Семенные рубцы располагаются в приапикальной части семяножек на их (предполагаемой) абаксиальной (функционально нижней) поверхности. Семеносные органы *Scirostrobis* (как типового вида *Scirostrobis ornatus*, так и вида *Scirostrobis pterocerum* (Naugolnykh) Doweld et Naugolnykh (см. ниже)), по всей видимости, при жизни растения располагались на несущем побеге в пазухах чешуевидных брактеев. Располагались они либо прикрепляясь всем своим основанием, или на более или менее развитой ножке.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Scirostrobis pterocerum
(Naugolnykh, 1998)
Doweld et Naugolnykh, 2002
Рис. 74, D

Синонимика: *Pholidophyllum pterocerum* Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 119, Табл. XXXVIII, фиг. 4, рис. 71–72 (в протологе опечатка в ссылке на рис. 71; вместо 70 надо читать 71).

Scirostrobis pterocerum (Naugolnykh) Doweld et Naugolnykh: Доуэлд, Наугольных, 2002, с. 96; Наугольных, 2001, Табл. IX, фиг. 4; 2007, Табл. XLVIII, фиг. 3, Табл. LII, фиг. 5, Табл. LIII, фиг. 1.

Голотип. ГИН № 3773(11)/82a(89); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Важной морфологической особенностью этого вида является присутствие крыловидных выростов в основании семеносных органов, очевидно, обеспечивавших стеблеобъемлющую форму основания фруктификации. На одном из крыловидных выростов голотипа сохранился отпечаток семязачатка, находившегося в естественном прикреплении к одной из

семяножек. Семязачаток овальной формы, с апикальным крылом.

Замечания. Род *Scirostrobis*, безусловно, очень близок роду *Astrogaussia*, отличаясь от него своей асимметричной формой [Meuyen, 1988; Игнатъев, 1988a]. Среди представителей рода *Astrogaussia* есть вид *A. imbricata*, у которого встречаются экземпляры с отчетливой асимметрией семеносных органов. Степень развития этой асимметрии, на мой взгляд, можно объяснить разной степенью развития ножки фруктификации и разным положением фруктификации в пазухе брактеев.

Сидящие всем основанием фруктификации становились асимметричными; фруктификации, сидевшие на более или менее развитых ножках, были радиально-симметричными. Эта закономерность, возможно, может распространяться и на женские фруктификации других групп голосеменных, например, пельтаспермовых.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Rufloria* S.Meyen, 1963

Rufloria salamatensis (Zalessky, 1937)
Naugolnykh, comb. nov.
Табл. LIX, фиг. 1, 2

Синонимика: *Noeggerathiopsis salamatensis* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 67–68, fig. 29.

Базионом: Zalessky, 1937b, p. 67, fig. 29.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, p. 67, fig. 29]; Пермский край, Кисертский район, Саламатский овраг.

Diagnosis. Leaves long and narrow, with subparallel margins. Abaxial stomatiferous furrows («dorsal» furrows) of *derzavinii*-type.

Описание. Отличительной особенностью этого вида служат очень длинные, достигающие 30–40 см в длину, и при этом очень узкие (не более 1,5–2 см в ширину) листья, имеющие, как правило, субпараллельные края. Жилкование строго параллельное. Жилки выходят в края листа только в приверхушечной части листовой пластинки. Абаксиальные устьичные желобки тонкие, могут быть отнесены к типу «*derzavinii*».

Сравнение. От всех остальных видов рода *Rufloria* отличается необычайно узкими и длинными листьями, появление (или образование) ко-

торых, возможно, было вызвано сухим (сезонно-сухим?) климатом кунгурского века раннепермской эпохи, существовавшим в Южном и Среднем Приуралье.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Rufhoria derzavinii (Neuburg, 1936)
S.Meyen, 1966

Табл. LVIII, фиг. 2, 3; рис. 71, D

Синонимика: см. [Мейен, 1966, с. 118].

Голотип. В протологе установлен не был.

Лектотип. Изображен М.Д. Залесским [1912, Табл. III, фиг. 1], средняя часть крупного листа; Кузнецкий угольный бассейн, Ново-Багатская копь, Малый Багат; музей Геологического кабинета, Санкт-Петербург.

Описание. Листья ланцетовидные; у хорошо развитых экземпляров форма листьев широколанцетная, с оттянутым окрыленным основанием и закругленной верхушкой. Край листа ровный.

Основание листа относительно широкое, с узкой, часто плохо заметной, полосой окаймления. В основание листа входят две жилки, сразу же отгибающиеся к краям листа. С внутренней стороны от базальных жилок в основании листа отходят еще по две-три жилки. Поскольку основание листа обычно резко отогнуто книзу (низбегают), внешне похоже, что в основание листа входят шесть-восемь жилок. В основании листа может присутствовать плохо выраженное мозолевидное утолщение.

На абаксиальной поверхности листьев между жилками располагаются тонкие «волосовидные» устьичные желобки («дорзальные желобки»). На 1 см поперечного сечения листа в его средней части приходится 12 жилок. Жилки обычно равномерно развиты на всем протяжении листа.

Замечания. В отложениях кунгурского яруса Приуралья встречаются листья, макроморфологически близкие *R. derzavinii*, но отличающиеся от этого вида эпидермально-кутикулярным строением. Эти листья относятся к другим видам (в частности, *R. lanata* Gluchova; Табл. LXI, фиг. 3, 4, 7–11) или даже другим родам (*Entsovia inornata* Gluchova; Табл. LXI, фиг. 1, 2, 5, 6).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь, Приуралье, Сибирь, Дальний Восток.

Rufhoria recta (Neuburg, 1965)
S.Meyen, 1966

Табл. LVIII, фиг. 1, 4, 5; рис. 74, B, сверху справа, рис. 80, справа сверху

Синонимика: *Noeggerathiopsis recta* Neuburg: Нейбург, 1965, с. 19–20, Табл. IV, фиг. 1–7, Табл. XXXIII, фиг. 1–1а–в, Табл. XXXIV, фиг. 1–4, Табл. XXXV, фиг. 1, 1а–в; Наугольных, 1998, с. 122, рис. 76, B–E; 2001, рис. 2, а; 2007, Табл. LIV, фиг. 3, 4, рис. 75, А.

Голотип. ГИН № 3090/160; Печорский угольный бассейн, Интинское месторождение, отвалы шахты № 9; кровля пласта XI, пакет Н; воркутская серия, нижняя пермь.

Описание. Листья удлинненно-ланцетные, с субпараллельными краями, с притупленной или закругленной верхушкой. Основание листа трапецевидное, с хорошо развитой полосой окаймления.

Отличительной особенностью вида является присутствие пучка более толстых и хорошо развитых жилок в осевой части листа. В основании листа всегда присутствует хорошо развитое мозолевидное утолщение. Устьичные желобки тонкие, соответствующие типу «*derzavinii*». На 1 см поперечного сечения листа в его средней части приходится 22–25 жилок.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Rufhoria rasskasovae S.Meyen, 1966
Рис. 74, А

Синонимика: *Rufhoria rasskasovae* S.Meyen: Мейен, 1966, с. 128–130, Табл. XXVIII, фиг. 1–6, текст. рис. 42.

Rufhoria cf. *rasskasovae* S.Meyen: Наугольных, 2007, Табл. LII, фиг. 2, рис. 78.

Голотип. ГИН № 3733/364; Тунгусский бассейн, правый берег р. Нижней Тунгуски, напротив р. Хуко (Щеки), верхняя часть разреза; бургу克林ская свита, нижняя пермь.

Описание. Листья коротколанцетные, обычно обратнойцевидных очертаний (обоватные), с длинным оттянутым основанием и приостренной верхушкой. У слабо развитых ювенильных экземпляров верхушка может быть притупленной. Тонкая полоса окаймления присутствует только у молодых листьев. Известны находки листьев, собранных в пучок на укороченном побеге [Наугольных, 2007, Табл. LII, фиг. 2, рис. 78; см. в данной монографии рис. 74, А].

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье, Сибирь, возможно, Дальний Восток.

Род *Nephropsis* Zalessky, 1912

Nephropsis integerrima (Schmalhausen, 1879)
Zalessky, 1912
Табл. LIII, фиг. 1

Синонимика: см. [Нейбург, 1965, с. 63].

Голотип. ГИН № 103/2148; Тунгусский бассейн, р. Нижняя Тунгуска, ущелье Щеки; бургу克林ская свита, нижняя пермь (изображен И.Ф. Шмальгаузен [Schmalhausen, 1879, Taf. XVI, fig. 12]).

Описание. Чешуевидные модифицированные листья, выполнявшие функцию брактеев, в пазухах которых располагались латеральные стробилы войновских. Брактеи поперечно вытянутых очертаний, округло-овальной формы, с хорошо обособленным черешком. Жилкование веерообразное. Жилки от простых до дихотомизирующих три или четыре раза.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье, Сибирь, Дальний Восток.

Nephropsis rhomboidea Neuburg, 1934
Табл. LIII, фиг. 2, 3

Синонимика: см. [Нейбург, 1965, с. 65].

Голотип. ГИН № 2492/337а; Кузнецкий бассейн, г. Прокопьевск, шахта № 5, отвалы пород пласта Мощного; верхнебалахонская свита, промежуточный горизонт.

Описание. Чешуевидные модифицированные листья (брактеев репродуктивных органов) войновских. Листья имеют отчетливо ромбические очертания, нередко с заметно оттянутой верхушкой. Черешок обычно слабо обособлен от листовой пластинки, но довольно длинный. Жилкование веерообразное. Каждая жилка дихотомизирует от одного до трех раз. На абаксиальной поверхности листовой пластинки между жилками располагаются «дорзальные» устьичные желобки.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье, Сибирь, Дальний Восток.

Nephropsis crinitus Gluchova, 1984
Табл. LX, фиг. 7

Синонимика: *Nephropsis crinitus* Gluchova: Глухова, 1984б, с. 112–114, Табл. X, фиг. 10–13, рис. 1, б; Наугольных, 1998, рис. 76, G, F; 2007, Табл. XLVIII, фиг. 2, Табл. L, фиг. 1, 2, Табл. LI, фиг. 1–4, Табл. LIII, фиг. 2.

Nephropsis aff. *rhomboidea* Neuburg: Наугольных, 1998, Табл. LV, фиг. 1.

Голотип. ГИН № 3773/563, 563а; Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт.

Описание. Чешуевидные модифицированные листья (брактеев репродуктивных органов) войновских, ромбической формы, с оттянутым клиновидным основанием, переходящим в черешок. У некоторых экземпляров черешок толстый, с субпараллельными краями. Отличительной чертой этого вида является сильная опушенность листьев и, в особенности, «дорзальных» устьичных желобков, расположенных на абаксиальной стороне брактеев. Трихомы, расположенные вдоль устьичных желобков, переплетаются над желобками, часто полностью перекрывая сам желобок.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Lepeophyllum* Zalessky, 1933

Lepeophyllum sabanakovae Vladimirovich,
1986
Табл. LIX, фиг. 8

Синонимика: *Lepeophyllum sabanakovae* Vladimirovich: Владимирович, 1986, с. 35, Табл. 138, фиг. 7.

Голотип. ЦНИГР № 7/122330; Башкортостан, р. Ай у дер. Сабанаково; нижняя пермь, кунгурский ярус, сабанаковская свита.

Описание. Чешуевидные листья войновских от округлой до субтреугольной формы, от относительно изометричных до продольно вытянутых, почти ланцетовидных (голотип), сидячие, бесчерешковые, с широким стеблеобъемлющим основанием. Жилкование веерообразное. Обычный размер листьев по максимальному измерению равен 2–3 см, но иногда встреча-

ются гипертрофированные листья до 10 см в длину.

Замечания. В отложениях кунгурского яруса Среднего и Южного Приуралья встречаются довольно многочисленные чешуевидные листья, относимые к виду *Lepeophyllum sabanakovae* Vladimirovich. От этих листьев намечается переход к брактям *Nephropsis* [Зими́на, 1969; Наугольных, 2007, рис. 81], который отражает постепенную смену брактей *Nephropsis* на чешуевидные листья *Lepeophyllum* на верхушке фертильного побега голосеменных класса Vojnovskyopsida.

Распространение. артинский ярус, кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Класс Pinopsida Burnett, 1835

Порядок Walchiales Krassilov, 1989

Семейство Walchiaceae Goeppert ex Stur, 1875

Род *Walchia* Sternberg, 1825

Walchia bardaeana Zalesky, 1937, emend. nov.

Табл. LXIII, фиг. 6, Табл. LXVI, фиг. 2, 3,
Табл. LXVII, фиг. 1–7;
рис. 81, рис. 82, рис. 83, рис. 84,
рис. 88, А–Е (см. ниже)

Синонимика: *Walchia bardaeana* Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 75, fig. 39.

Taxodiella bardaeana (Zalesky) S.Meyen: Meyen, 1997, p. 409–412, Plate VIII, figs. 90–92; Text-fig. 28, A–Q; Биота..., 1998, Табл. XLI, фиг. 4.

Taxodiella (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zalesky) S.Meyen: Наугольных, 1998, с. 126, Табл. XXIX, фиг. 1, рис. 78, А–С; 2007, Табл. XLII, фиг. 1–4, Табл. XLV, фиг. 2; Биота..., 1998, Табл. XL, фиг. 9.

Walchia peremiana Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 74, fig. 40.

Walchia uralica Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 71, fig. 36.

Walchia densa Zalesky: Zalesky, 1939b, p. 363, figs. 42, 43.

Taxodiella recticaulis Zalesky: Zalesky, 1939b, p. 367, figs. 48, 49; Владимирович, 1986, Табл. 143, фиг. 7.

Walchiostrobus (?) sp.: Наугольных, 2007, Табл. XLVI, фиг. 3.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1937b, fig. 39]; Пермский край, правый берег р. Барды, местонахождение Красная Глинка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Diagnosis. Female cones consisted of long axis with axillary complexes arranged in dense spiral order. Axillar complex consist of needle-like bract with acute apex and dwarf-shoot with a single seed-scale, surrounded by several small sterile scales. Seed scar is disposed on seed scale adaxially regarding its position to cone axis. Well-developed female cone can exceed 9 cm in length and 1,5 cm in width. Sometimes apical meristem of cone can be active, therefore cone becomes a fertile zone. Leafy shoots of last-but-one order (penultimate) pinnate, slender, straight or curved. Ultimate pinnae thin, slender, covered by small needle-like S-shaped leaves, in average 5 mm long and 1 mm wide.

Описание. Побеги хвойных с относительно маленькими игловидными листьями, имеющими характерную S-образную форму. Средний размер листьев, расположенных на ветвях последнего порядка, обычно составляет 5 мм в длину и 1 мм в ширину. Листья на ветвях предпоследнего порядка могут быть более крупными. Ветви последнего порядка относительно тонкие, короткие, могут ветвиться до двух раз. Ветви предпоследнего порядка более толстые; листья на них обычно более широко расставлены по сравнению с расположением листьев на ветвях последнего порядка.

Строение женских стробилов (Табл. LXIII, фиг. 6, Табл. LXVI, фиг. 2; см. рис. 81, 82, 88, А). В нашей коллекции есть два экземпляра женских стробилов, отнесенные к этому виду. Кроме них, к этому же виду может быть отнесен стробил, сохранившийся в прикреплении к облиственному побегу, сходному с *Walchia bardaeana* Zalesky (Табл. LXVI, фиг. 2) и хранящийся в палеонтологической коллекции Пермского краеведческого музея («Музея Пермских древностей»; см. здесь Табл. LXVI, фиг. 2).

Наиболее полный экземпляр женской шишки, найденный в местонахождении Красная Глинка, представляет собой отпечаток почти полного стробила длиной 9 см и шириной 1,5 см, но поскольку основание и верхушка стробила утрачены, очевидно, что полная длина стробила была несколько больше. Стробил имеет субцилиндрическую форму, очень постепенно умень-

шаясь к верхушке. На оси стробила по плотной спирали располагаются брактейно-пазушные комплексы, состоящие из игловидной брактей и находящейся в ее пазухе семенной чешуи. Семенная чешуя включает широкую семяножку обратнойцевидной формы, часто с апикальным вырезом и несколько (обычно две или три) стерильных чешуй, находящихся в основании семяножки по ее краям. В верхней части семяножки

с ее адаксиальной стороны, обращенной к оси стробила, находится семенной рубец. Очевидно, каждый брактейно-пазушный комплекс нес один семязачаток, который был инвертирован микропилярной частью к основанию семенной чешуи. Брактей имеют длину около 1 см с шириной 0,1 см. Семенные чешуи имеют длину от 5 мм (в проксимальной части стробила) до 3 мм (в дистальной части стробила).

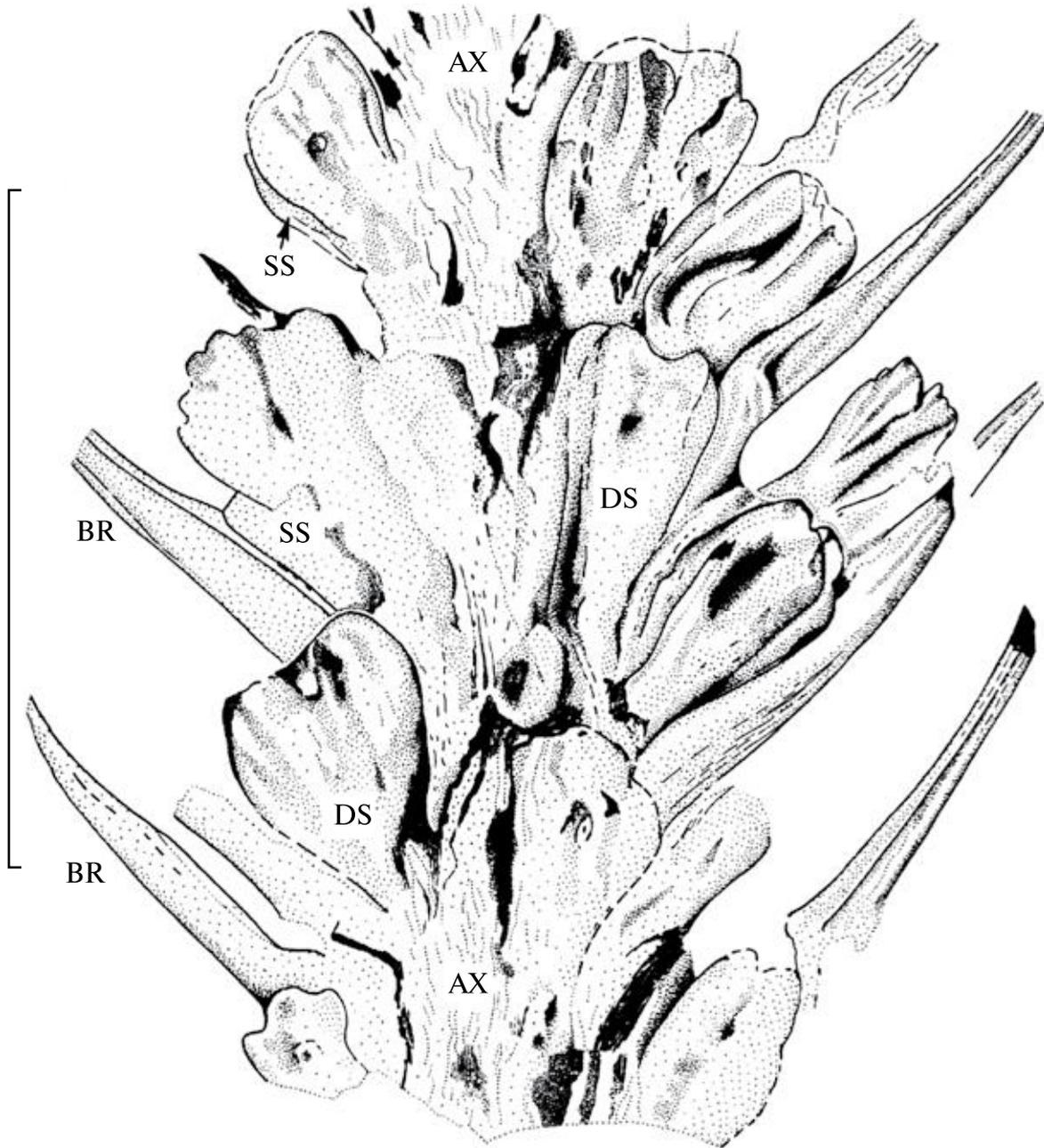


Рис. 81. *Walchia bardaeana* Zalessky, строение женского стробила; экз. ГИН № 3773(11)422(96)

Сокращения: AX — ось стробила (axis); SS — стерильные чешуи (sterile scale); DS — семенная чешуя (dwarf shoot); BR — брактей (bract). Местонахождение: Красная Глинка. Длина масштабной линейки — 1 см

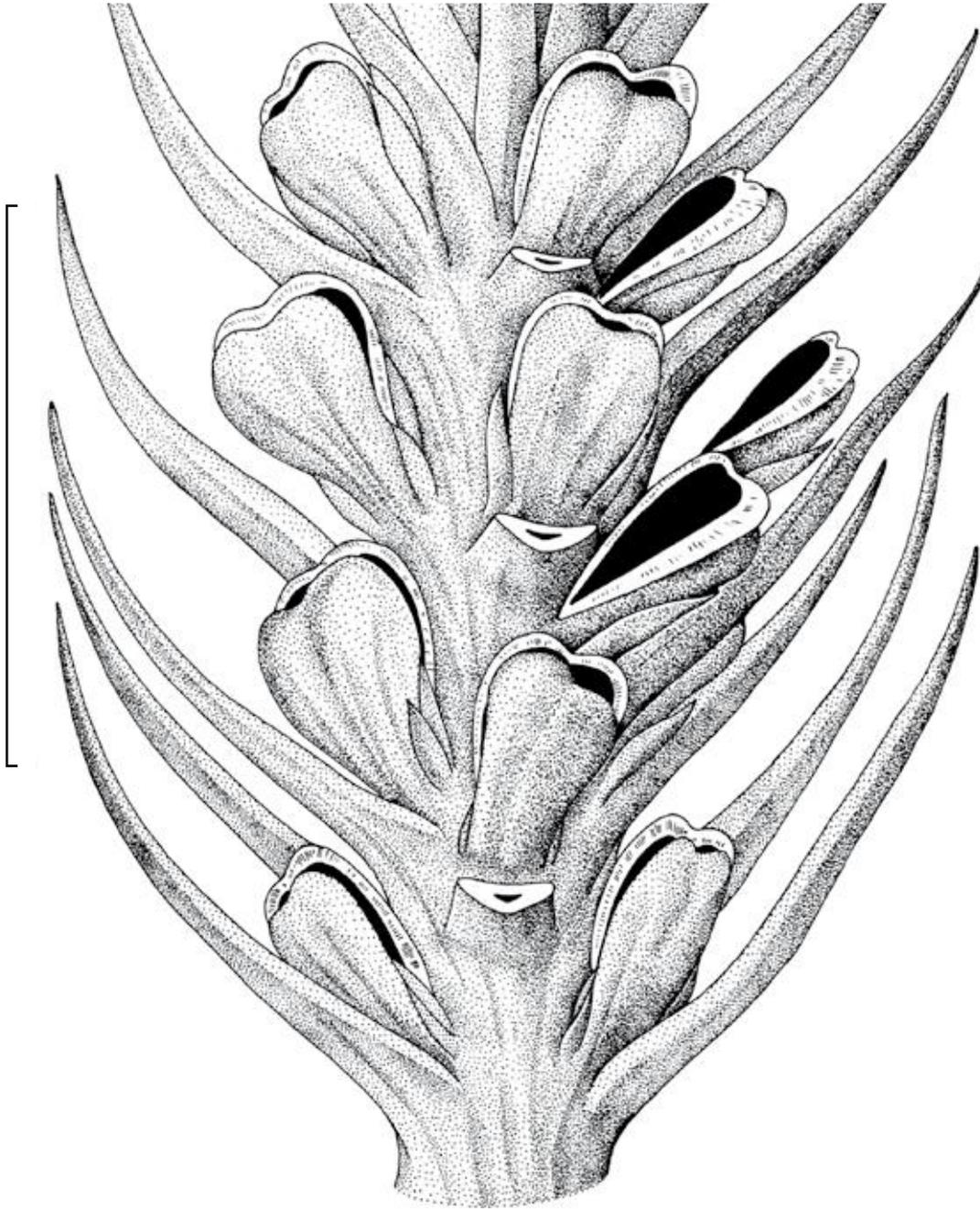


Рис. 82. *Walchia bardaeana* Zalessky, реконструкция средней части стробила, по экз. ГИН № 3773(11)422(96)
Длина масштабной линейки — 1 см

Второй экземпляр стробила *Walchia bardaeana* происходит из местонахождения Таежное-1 (с. Матвеево, р. Барда). Он представляет собой облиственную ветвь, в средней части которой находится крупная, хорошо развитая женская фертильная зона. Верхушка ветви оборвана. Общая наблюдаемая длина облиственной ветви равна 7,3 см при ширине оси 3 мм. Длина фертильной зоны — 3,5 см, ширина — 1,5 см. Фер-

тильная зона состоит из брактейно-пазушных комплексов, расположенных на оси по плотной спирали. Брактеи длинные, игловидные, но они хорошо сохранились только в нижней части стробила. Семенная чешуя образована семяножкой, окруженной многочисленными стерильными чешуями. Длина брактей — 0,9 см при ширине 0,1 см; длина семенной чешуи — 5–6 мм при ширине 5 мм.

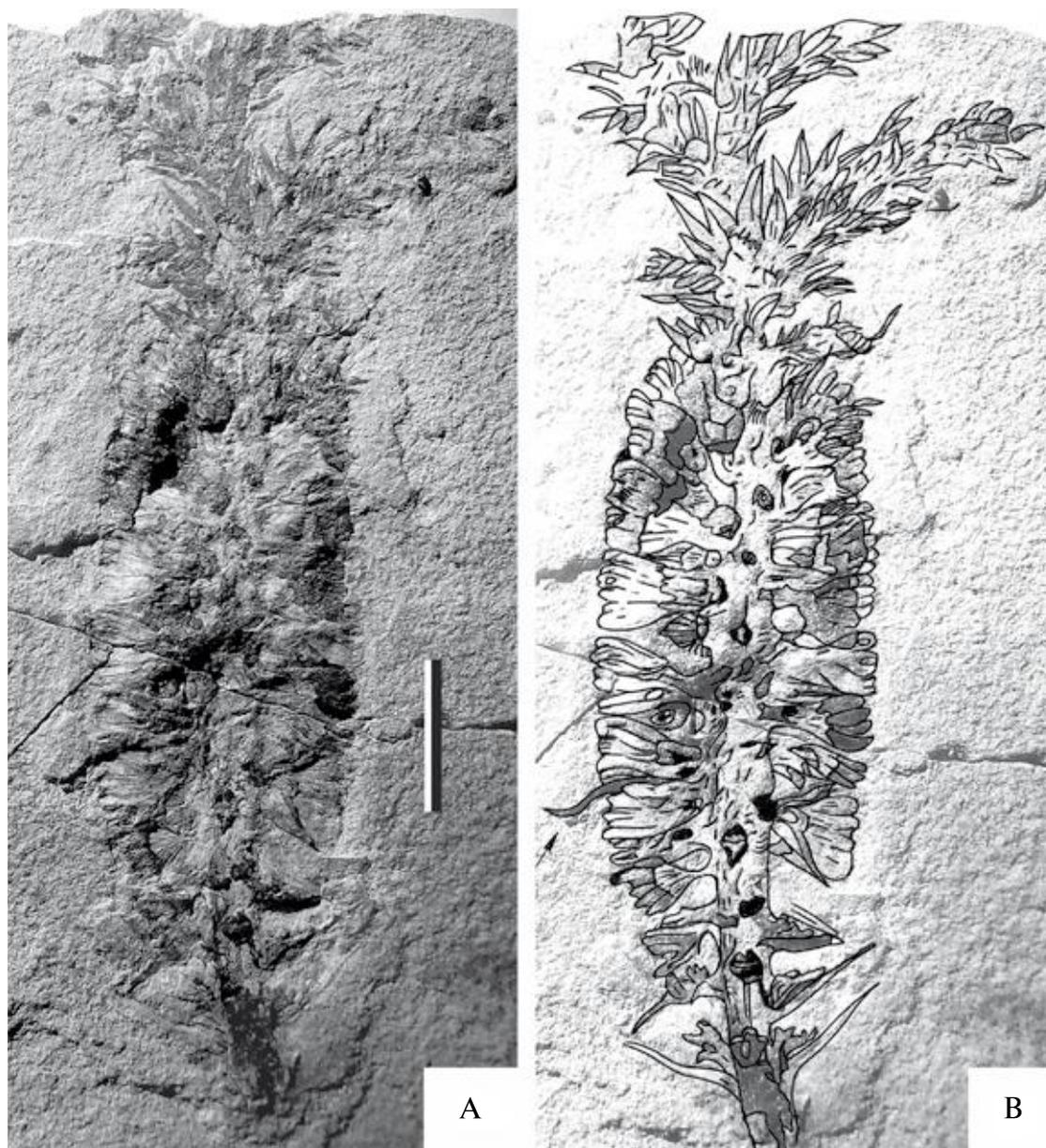


Рис. 83. *Walchia bardaeana* Zalesky, строение стробила с пролиферацией (фертильная зона); экз. ГИН № 4856/570

А — общий вид стробила с пролиферацией; В — графическая дешифровка. Местонахождение Таежное-1, слой 5. Длина масштабной линейки — 1 см

Сравнение. От типового вида *Walchia pini-formis* Schlotheim вид отличается гораздо более длинными стробилами и возможностью посредством пролиферации стробила образовывать фертильные зоны. С одной стороны, строение семенных чешуй полностью соответствует диагнозу рода *Walchia* Sternberg в соответствии с его пониманием европейскими палеоботаниками [Керр et al., 1990]. С другой — явления пролиферации никогда не отмечались для европейских классических вальхий.

Есть основания полагать, что женские стробилы *Walchia bardaerana* продуцировали семена *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, которые подходят им по размеру и часто встречаются в тех же отложениях. Семенной рубчик на семенах *C. cordatus* был смещен на одну из сторон семени, что отражает инвертированное расположение семян на семенной чешуе, как это показано на реконструкции (см. рис. 82).

Женские стробилы *Walchia bardaeana* обнаруживают существенное сходство со стробилами

нижнепермского кониферофита *Batenburgia sakmarica* Hilton et Geng, но отличаются меньшей длиной брактей и отсутствием дополнительных выростов в основании брактей, характерных для *B. sakmarica* [Hilton, Geng, 1998].

Распространение. Артинский ярус, кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

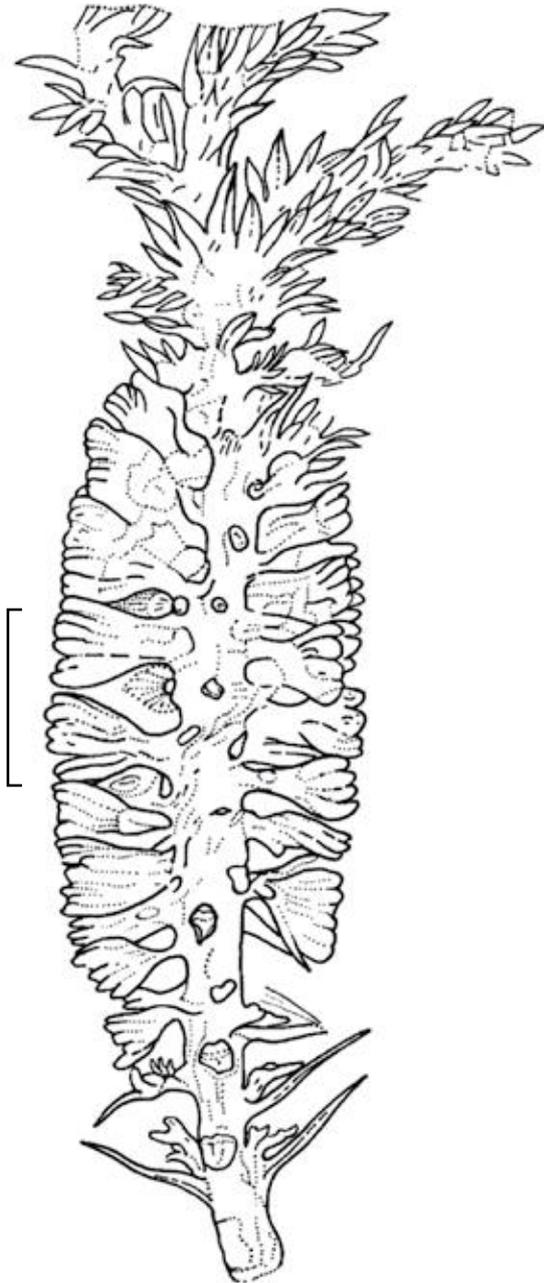


Рис. 84. *Walchia bardaeana* Zalessky, строение стробила с пролиферацией (фертильная зона); экз. ГИН № 4856/570

Прорисовка. Местонахождение Таежное-1, слой 5. Длина масштабной линейки — 1 см

Walchia appressa Zalessky, 1937

Табл. LXIII, фиг. 4, Табл. LXVI, фиг. 5, 6, Табл. LXVIII, фиг. 5, 6, Табл. LXX, фиг. 2, 4, 6; рис. 85, рис. 86, рис. 87, рис. 89, F, G (см. ниже)

Избранная синонимика: *Walchia appressa* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 73, fig. 37, 38; Владимирович, 1986, Табл. 137, фиг. 12, Табл. 138, фиг. 12, Табл. 143, фиг. 5; Наугольных, 2007, Табл. XVIII, фиг. 5, Табл. XLI, фиг. 4.

Cyparissidium appressum (Zalessky) S.Meyen: Meyen, 1997, p. 371, 373, fig. 9.

Cyparissidium (al. *Walchia*) *appressum* (Zalessky) S.Meyen: Наугольных, 1998, Табл. XXIX, фиг. 4, рис. 78, D–H; 2007, Табл. XLIII, фиг. 7, Табл. XLV, фиг. 4–7.

Голотип. В протологе обозначен не был.

Лектотип. Избран С.В. Мейеном [Meyen, 1997, p. 371, fig. 9, B]; первоначально был изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, fig. 38]; Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Побеги хвойных с крупными игловидными листьями ромбической формы, плотно прижатыми к несущему побегу. В редких случаях встречаются побеги с листьями, слегка отгибающимися от несущего побега. На абаксиальной поверхности листа в его осевой части располагается хорошо выраженное ребро жесткости, находящееся над проводящим пучком. Длина листьев в среднем составляет 7–8 мм при максимальной ширине 2–3 мм. Побеги последнего порядка длинные, прямые или слабоизогнутые, неветвящиеся. Побеги последнего порядка прикрепляются к ветвям предпоследнего порядка перисто, под углом 50–70°.

Замечания. Именно этому представителю вальхиевых хвойных принадлежали женские и мужские стробилы, описанные С.В. Мейеном под названием *Kungurodendron sharovii* S.Meyen ([Meyen, 1997]; см. ниже). Это можно утверждать со всей определенностью, поскольку в настоящее время побеги *Walchia appressa* и стробилы *Kungurodendron sharovii* найдены в естественном прикреплении друг к другу [Наугольных, 1998, Табл. XXVI, фиг. 6; Биота..., Табл. XLI, фиг. 8]. Правило приоритета МКБН заставляет нас использовать в качестве приоритетного названия для этого растения биномен *Walchia appressa*,

однако стоит ли сохранять этот вид в составе рода *Walchia*, пока не ясно.

W. appressa легко отличима от второго широко распространенного в кунгурских отложениях Приуралья вида вальхиевых хвойных *W. bar-*

daeana, которому свойственны более мелкие и узкие S-образно изогнутые листья (рис. 88; описание см. выше).

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

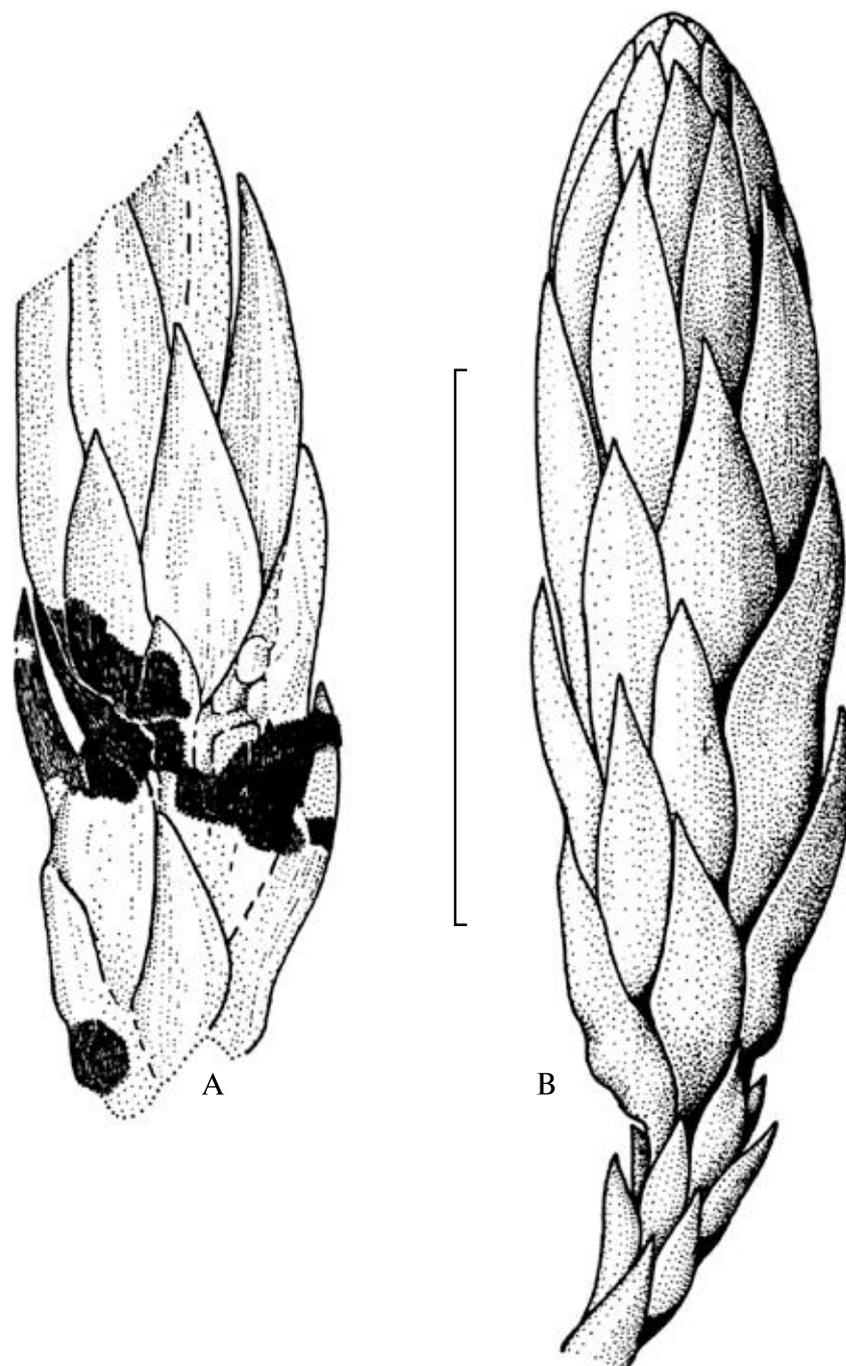


Рис. 85. Строение микростробила *Walchia appressa* Zalessky / *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, экз. ГИН № 3773(11)/173(89)

А — прорисовка образца, В — реконструкция. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

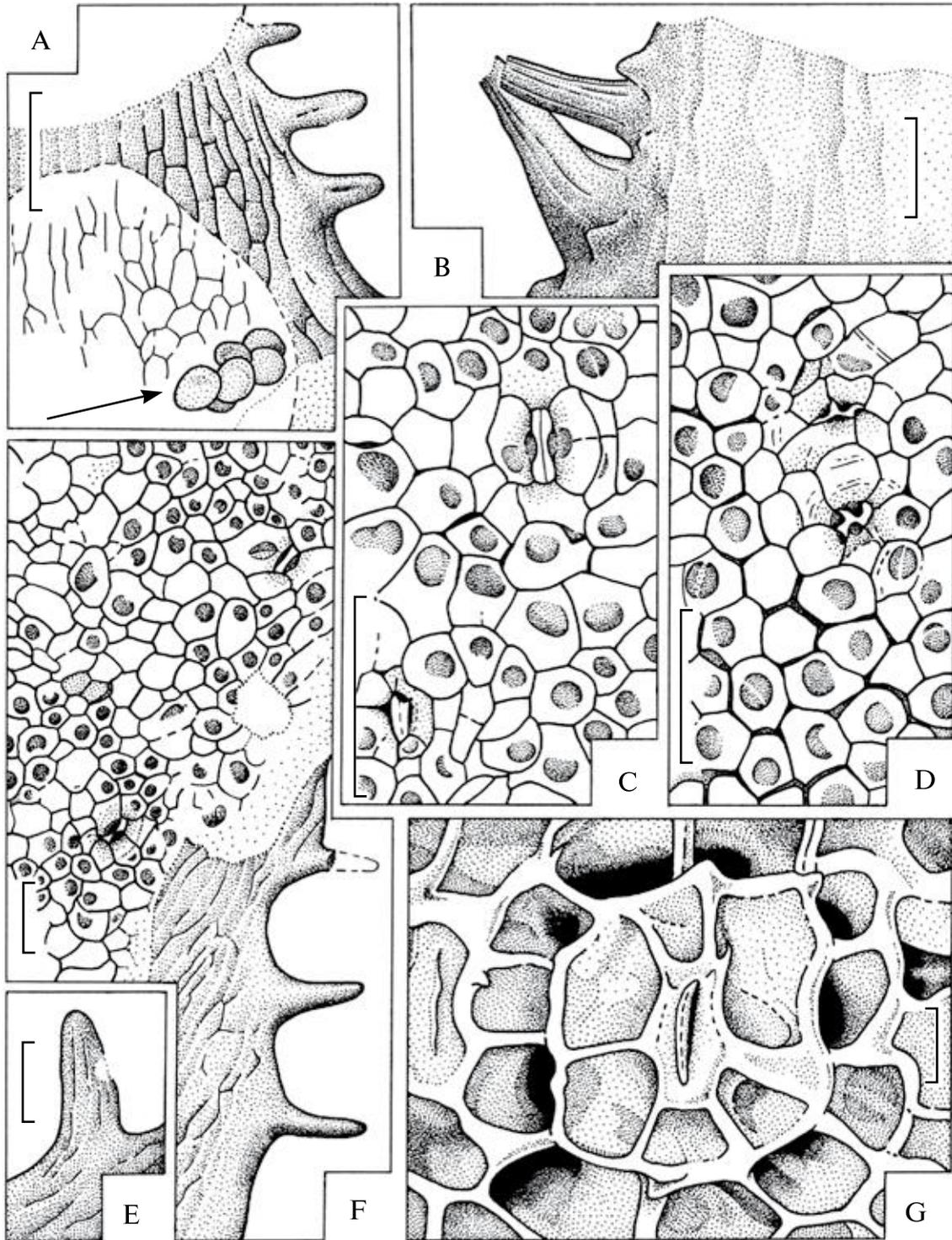


Рис. 86. Строение микростробила *Walchia appressa* Zalessky / *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, экз. ГИН № 3773(11)/173(89)В

А — фрагмент брактей микроспорифилла с краевыми трихомами (справа), стрелкой отмечен фрагмент сохранившегося микроспорангия с пыльцевыми зёрнами in situ; В — фрагмент брактей микроспорифилла с краевыми трихомами; С, D — эпидерма брактей микроспорифилла с многочисленными папиллами и устьичными аппаратами; Е — краевая трихома микроспорифилла; F — эпидермально-кутикулярное строение микроспорифилла, справа внизу виден край микроспорифилла с трихомами; G — строение устьица. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки: 40 мкм (А, В), 50 мкм (С, D, G), 20 мкм (Е, F)

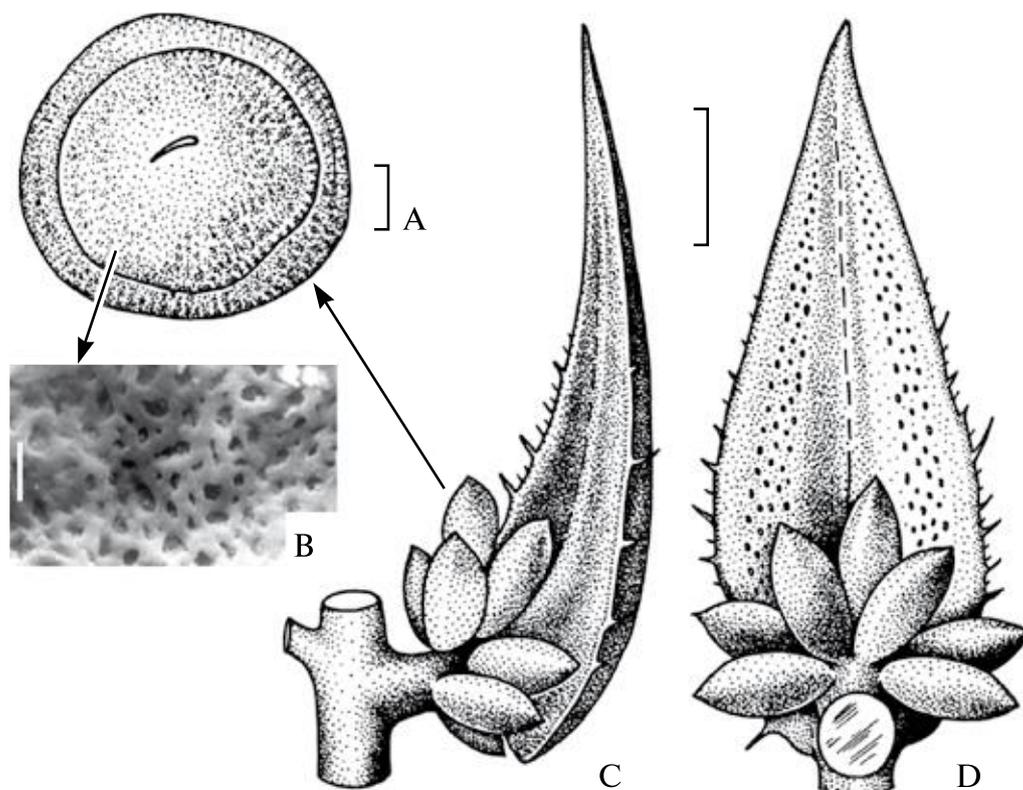


Рис. 87. Строение пыльцы и микроспорофилла *Walchia appressa* Zalessky / *Kungurodendron sharovii* S.Meyen. А — пыльцевое зерно (см. Табл. LXIV, фиг. 2–7); В — ультраскульптура поверхности пыльцевого зерна; С — микроспорофилл, вид сбоку; D — микроспорофилл, фронтальный вид. Длина масштабной линейки — 10 мкм (А), 1 мкм (В), 2 мм (С, D)

Род *Kungurodendron* S.Meyen, 1997

Kungurodendron sharovii S.Meyen, 1997

Табл. LXIII, фиг. 4, Табл. LXIV, фиг. 1–10, Табл. LXV, фиг. 1–7, Табл. LXVIII, фиг. 1, 2, 3, Табл. LXIX, фиг. 3, Табл. LXX, фиг. 1, 7; рис. 85, рис. 86, А–G, рис. 87, А–D, рис. 89, А–E

Избранная синонимика: *Kungurodendron sharovii* S.Meyen: Meyen, 1988, fig. 8.21, А–F; 1997 (валидизация вида и рода), p. 364–369, Plate I, figs. 1–12, Plate II, figs. 13–25; Plate III, figs. 26–43, text-figs. 4–6, 7A–G, 32B; Clement-Westerhof, 1988, fig. 7.11, b; Биота..., 1998, Табл. XL, фиг. 1, 3–8, 10, Табл. XLI, фиг. 1–3, 5–10; Наугольных, 1998, с. 125–126, Табл. XXVI, фиг. 1–2, 4–6, Табл. XXVII, фиг. 1–7, рис. 77, А–С; 2007, Табл. XLIII, фиг. 1–3, 5, 6, Табл. XLIV, фиг. 1–9.

Голотип. ГИН № 3737/259; Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Вальхиевые хвойные, охарактеризованные данными о строении женских и мужских стробиллов. Женские стробиллы состоят из брактено-пазушных комплексов, расположенных по плотной спирали на несущей оси. Брактеи крупные, игловидные, напоминающие своим строением обычные листья, но большего размера.

Семенная чешуя уплощенная, состоит из восьми-девяти семяножек, сросшихся своими краями, но свободными апикально. Апикальные части семяножек отгибаются в стороны и несут терминально расположенные семенные рубцы.

Средний размер женских стробиллов варьирует в пределах 5–7 см в длину при ширине 2–3 см.

Мужские стробиллы относительно небольшие, 3–4 см в длину и около 1 см в ширину, компактные, состоят из микроспорофиллов, плотно расположенных относительно друг друга. В основании щитка микроспорофилла находятся несколько мелких микроспорангиев эллиптической формы, в которых вызревала квазимоносаккатная пыльца типа *Junetella*.

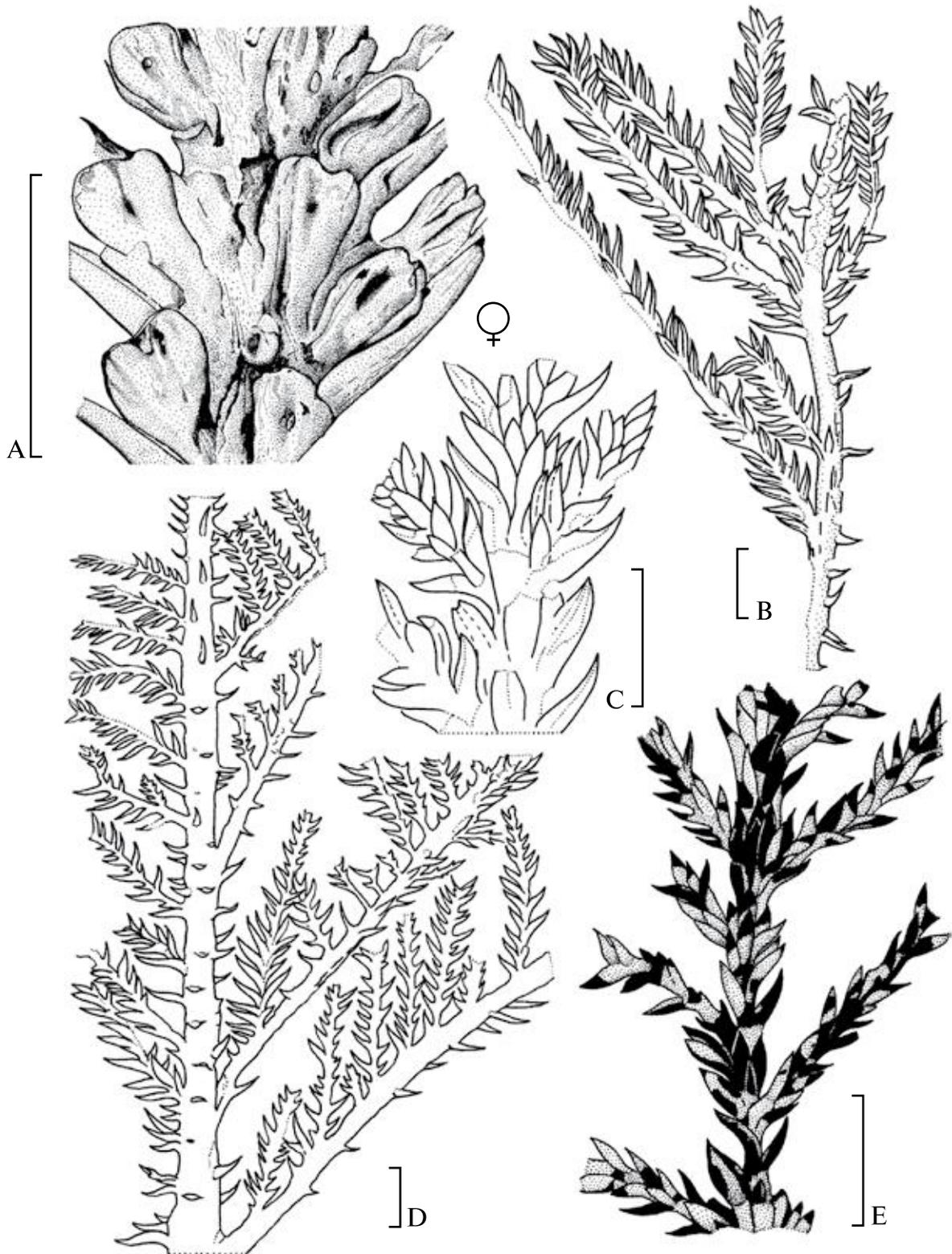


Рис. 88. *Walchia bardaeana* Zalesky, семейство Walchiaceae, порядок Walchiales, класс Pinopsida

А — средняя часть женского стробила, голотип ГИН № 3773(11)422(96); В–Е — облиственные побеги: В — побег с тремя порядками ветвления, экз. ГИН № 3773(11)/139(89); С — экз. из коллекции В.А. Цимбала; D — экз. из коллекции ПГУ № 5725/Ч-1; Е — экз. из коллекции В.А. Цимбала. Местонахождения: Красная Глинка (А); Чекарда-1, слой 10 (В–Е). Длина масштабной линейки — 1 см

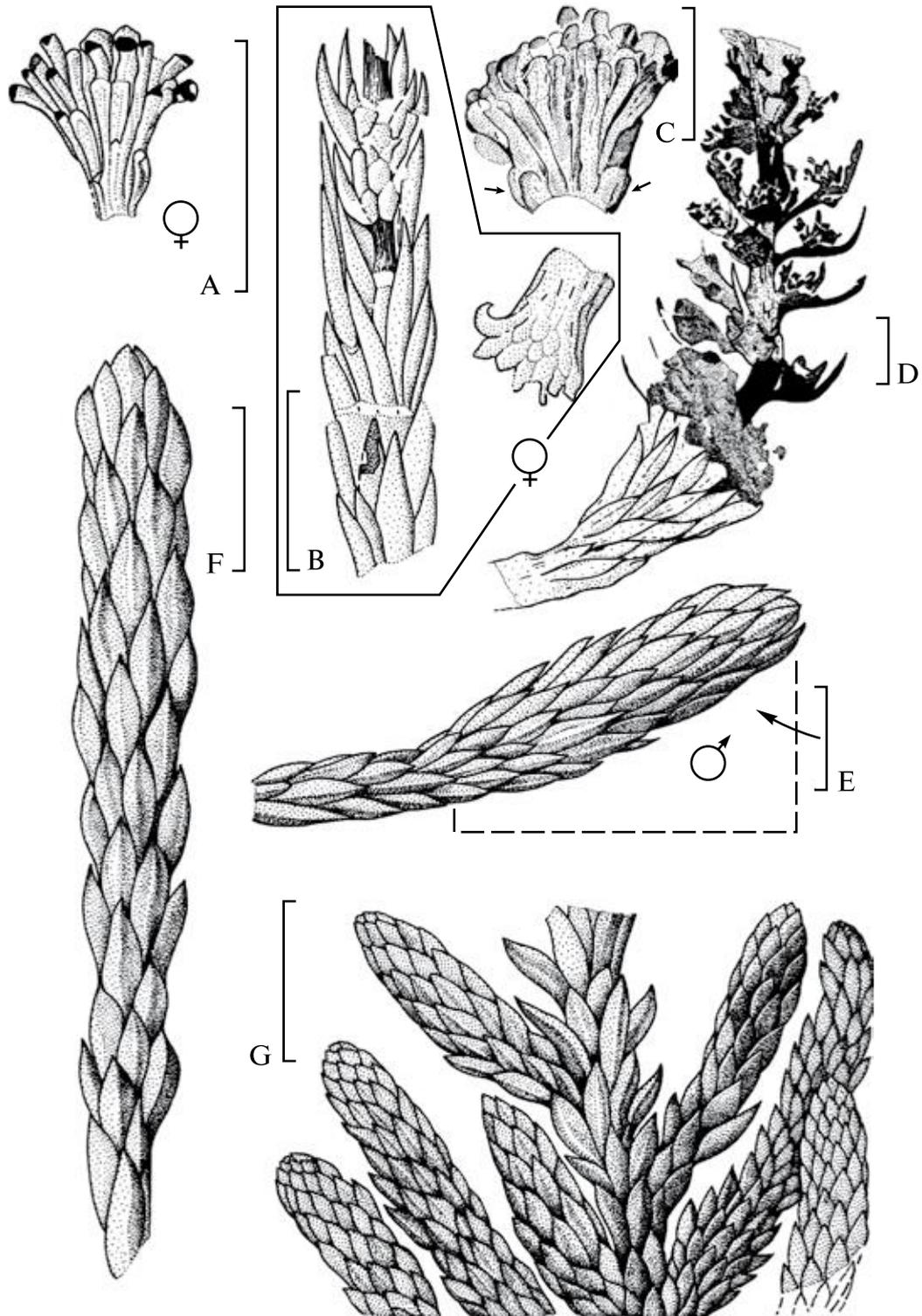


Рис. 89. Семейство Walchiaceae, порядок Walchiales, класс Pteropsida

A–E — *Kungurodendron sharovii* S.Мейен: A — изолированная семенная чешуя, экз. ГИН № 4856/225; B — семенная чешуя (справа) и облиственный побег, экз. ГИН № 3773(11)/407(96); C — изолированная семенная чешуя, экз. ГИН № 3773(11)/346(93); D — практически полностью сохранившийся женский стробил, экз. ГИН № 3773(11)/315(92); E — мужской стробил, экз. ГИН № 4856/341; F, G — *Walchia appressa* Zalessky: F — облиственная ветвь последнего порядка, экз. КИАХМЗ; G — побег с двумя порядками ветвления, экз. ГИН № 3773/695. Местонахождение Чекарда-1, слой 10 (A, B, E); Чекарда-2 (G); Юлаево (C); Крутая Катюшка-1 (F); Крутая Катюшка-2 (D). Длина масштабной линейки — 1 см

Замечания. В артинских и нижнекунгурских (камайская и шуртанская свиты) отложениях Приуралья встречаются вальхиевые хвойные, близкие по морфологии *Kungurodendron sharovii*, однако их морфологические особенности (Табл. LXXI, 1–6, LXXII, 1–5; см. ниже рис. 90, 91, А–D, 92) не позволяют отнести эти растительные остатки непосредственно к данному виду. Ниже эти хвойные описаны в качестве новых рода и вида.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Shaidurodendron* gen. nov.

Derivato nominii: от местонахождения Шайдурь.

Типовой вид. *Shaidurodendron columnaris* sp. nov., артинский ярус Приуралья.

Diagnosis. Walchian conifers with long and narrow compact female cones consisted of needle-like bracts and flatten dwarf-shoots. Dwarf-shoot has five to seven seed-stalks fused by their margins, but apically free. Seeds attached to seed-stalks terminally and inverted toward cone axis. Sterile shoots very long, with leaves of rhombic shape, densely arranged in very acute angle, so they practically pressed closely to shoot axis.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Kungurodendron* отличается гораздо большей степенью уплощенности семенной чешуи, отсутствием элементов радиальной симметрии в расположении семяножек, меньшим количеством семяножек на одной семенной чешуе (не более шести в отличие от десяти и более у *Kungurodendron*).

Видовой состав. Типовой вид.

Shaidurodendron columnaris Naugolnykh, sp. nov.

Табл. LXXI, фиг. 1–6, Табл. LXXII, фиг. 1–5;
рис. 90, рис. 91, рис. 92

Derivato nominii: от *columnaris* (латинизированный греческий) — столбовидный, колонновидный.

Голотип. ГИН № 4856/350, 4856/351; женский стробил; местонахождение Шайдурь, слой 6; артинский ярус, саргинский горизонт, урминская свита (Табл. LXXI, фиг. 2, 3).

Diagnosis. Same as for the genus.

Описание. Вальхиевые хвойные с длинными и узкими компактными женскими стробилами, состоящими из игловидных брактеев и уплощенных семенных чешуи. Семенная чешуя образована пятью–семью семяножками, плотно срос-

шимися своими краями в единую пластинку, но сохраняя свободными апикальные части. Терминально к семяножкам прикреплялись семена, обращенные к оси стробила.

Женские стробилы субцилиндрической формы, длинные и относительно узкие. Ширина женского стробила варьировала от 15 до 20 мм, длина женского стробила превышала 50 мм. На относительно толстой оси шириной около 7–8 мм по плотной спирали сидели короткие игловидные брактеев, сходные со стерильными листьями этого вида (см. ниже), но немного превышающие их по длине. Длина брактеев — 6 мм, ширина — около 3 мм. В пазухе брактеев располагалась семенная чешуя. Семенные чешуи уплощенные, обратнотрапецевидной формы. Длина семенной чешуи — 3–4 мм, максимальная ширина — 4,0–4,5 мм. В верхней части чешуи располагалось до шести семяножек с адаксиально-апикальными семенными рубцами. Длина семяножек варьирует в пределах 0,5–1 мм, ширина — 0,3–0,6 мм. Вместе с женским стробилом, избранным в качестве голотипа, встречены отдельные изолированные семенные чешуи (Табл. LXXI, фиг. 1), также отнесенные к этому виду, и изолированные крылатые семена овальных очертаний, возможно, принадлежавшие тому же материнскому растению.



Рис. 90. *Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh, gen. et sp. nov., фрагмент минерализованного областного побега вальхиевого хвойного, экз. ГИН № 4846/358

Местонахождение: Шайдурь, слой 6. Длина масштабной линейки — 1 см

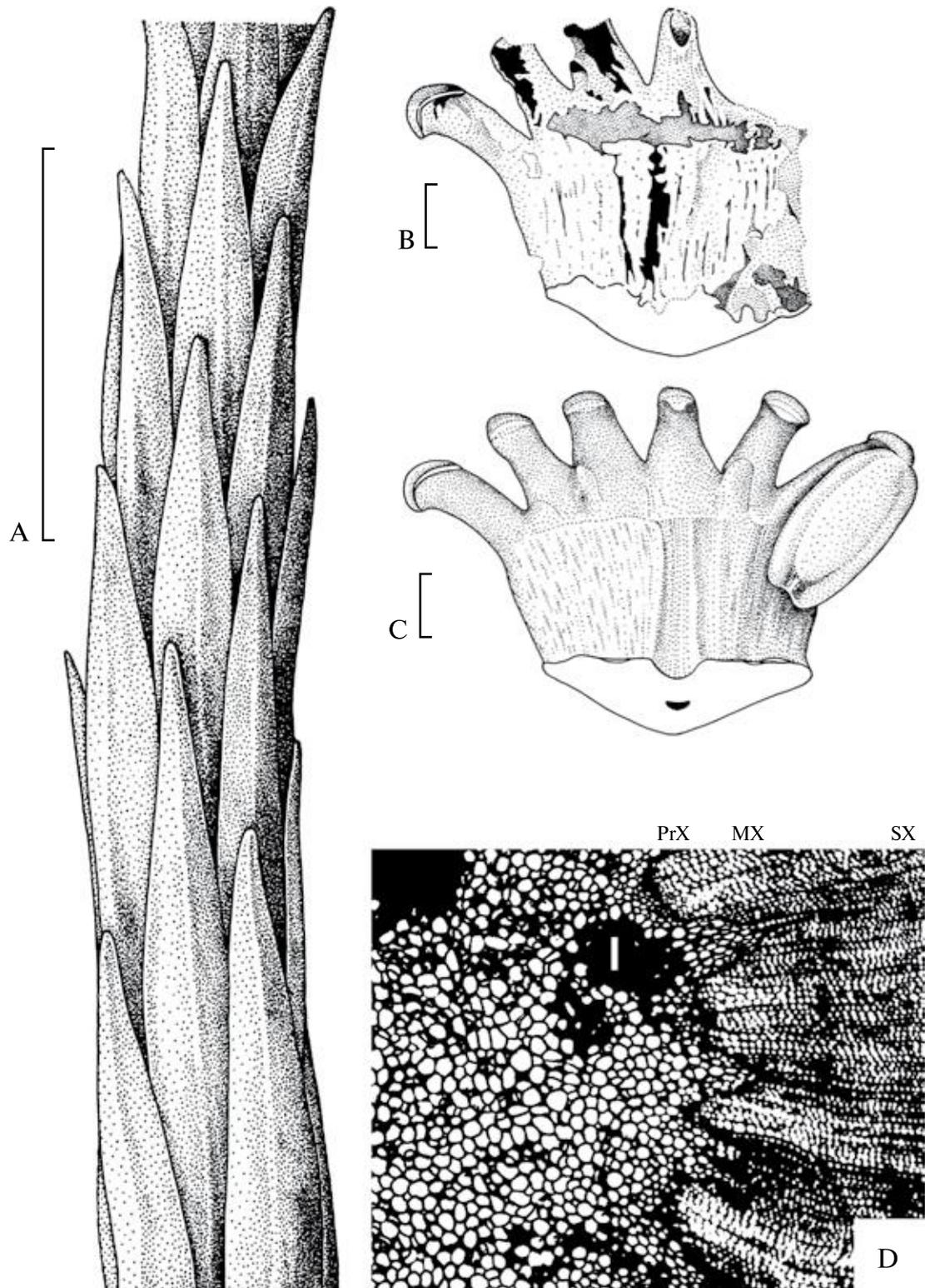


Рис. 91. *Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh, gen. et sp. nov.

А — реконструкция облиственного побега по экз. ГИН № 4846/352, ГИН № 4846/353, ГИН № 4846/354, ГИН № 4856/358; В — строение семенной чешуи, синтип, экз. ГИН № 4856/349; С — реконструкция семенной чешуи по образцу: экз. ГИН № 4856/349 (см. здесь фиг. В); D — анатомическое строение побега, экз. ГИН № 4856/357: PrX — протоксилема, MX — метаксилема, SX — вторичная древесина. Местонахождение: Шайдуры, слой 6. Длина масштабной линейки — 1 см (А-С), 100 мкм (на D линейка помещена на темное пятно, соответствующее склеренхиме)

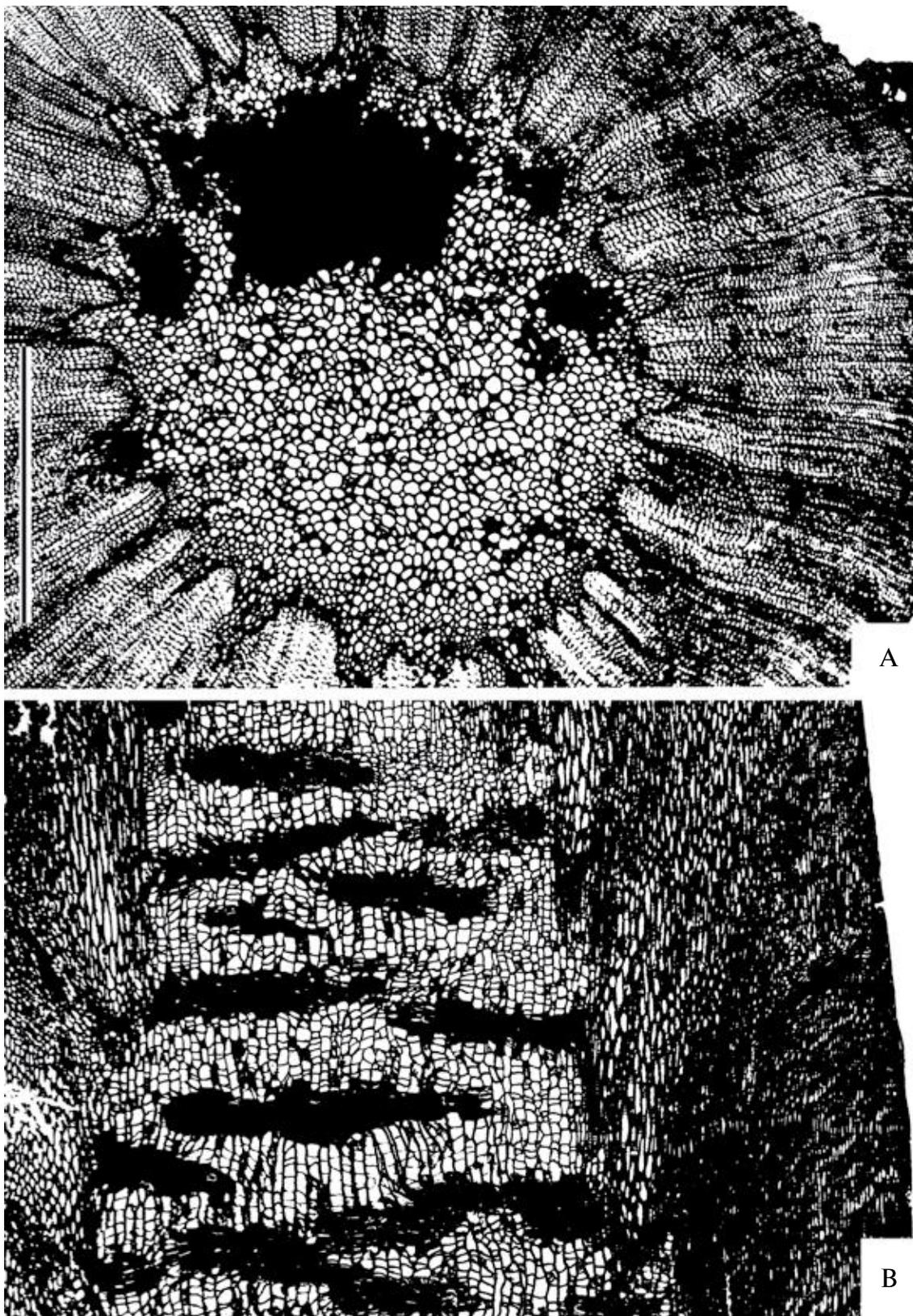


Рис. 92. *Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh, gen. et sp. nov., анатомическое строение побега
А — экз. ГИН № 4856/357, поперечное сечение побега; В — экз. ГИН № 4856/356, продольное сечение побега.
Местонахождение: Шайдуры, слой 6. Длина масштабной линейки — 1 мм

На основе строения этих семян предложен возможный облик семени, прикрепленного к семяножке на реконструкции семенной чешуи (см. рис. 91, С).

Стерильные облиственные побеги *Shaidurodendron columnaris* sp. nov. легко узнаются по своей весьма характерной форме. Они, как правило, очень длинные, цилиндрические, прямые или слабоизогнутые, с короткими субромбическими листьями, обычно плотно прижатыми к оси. В порядке исключения иногда встречаются экземпляры облиственных побегов этого вида с изогнутыми листьями, отходящими от оси под острым углом и немного отстоящими от побега в их средней и верхней части.

Наиболее мелкие и слабо развитые облиственные побеги хвойных этого вида имеют ширину 3 мм при наблюдаемой длине фрагмента побега 39 мм (экз. 4856/361; местонахождение Шайдурь). Такие побеги обычно несут листья, немного более удлинённых пропорций и слегка отгибающиеся от оси побега.

Стерильные облиственные побеги хвойных этого вида могли достигать довольно большого размера. Наиболее крупный экземпляр такой облиственной ветви, имеющийся в коллекции (экз. 4856/364; местонахождение Киселево-Суксун; Табл. LXXI, фиг. 5) имеет ширину 9 мм и наблюдаемую длину 128 мм, однако судя по тому, что ширина побега на имеющемся фрагменте практически не меняется, действительная длина побега могла быть, как минимум, в полтора раза больше.

Анатомическое строение. У одного из облиственных побегов было изучено анатомическое строение (см. рис. 91, D и рис. 92; Табл. LXXI, фиг. 4, 6; Табл. LXXII, фиг. 1–5). Центральная часть побега сложена относительно изометричными клетками сердцевинки более или менее правильной короткоцилиндрической формы, округлых или эллипсоидальных очертаний в поперечном сечении, диаметром от 30 до 50 мкм. Сердцевина рассечена поперечными пластинами склеренхимы, образующими *Artisia*-подобную структуру. Сердцевина окружена протоксилемой, образующей эндархные пучки, ведущие к листьям. Протоксилема сложена тонкими трахеидами диаметром, не превышающим 15 мкм.

Далее от центра побега располагается метаксилема, сложенная клетками немного большего размера по сравнению с клетками протоксилемы и образующая клиновидные выступы, входящие во вторичную ксилему. Вторичная ксилема сложена трахеидами с окаймленными порами,

расположенными в один ряд (Табл. LXXII, фиг. 2, 3). Ближе к метаксилеме встречаются трахеиды с широкими (Табл. LXXII, фиг. 1) и узкими (Табл. LXXII, фиг. 4) кольцевыми утолщениями. Сердцевинные паренхимные лучи, находящиеся во вторичной ксилеме, двурядные, высотой в пять-шесть клеток (Табл. LXXII, фиг. 5).

Распространение. Артинский ярус и нижняя часть кунгурского яруса, нижняя пермь, Приуралье.

Семейство *Bartheliaceae* Rothwell et Mapes, 2001

Род *Bardella* Zalesky, 1937

Bardella splendida Zalesky, 1937 emend. Naugolnykh, 2007

Табл. LXIII, фиг. 2, 3, Табл. LXXIV, фиг. 1, 4, 5

Синонимика: *Bardella splendida* Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 76–77, fig. 43; Наугольных, 2007 (in part.), с. 169–170, Табл. XLI, фиг. 5, 6, Табл. XLVI, фиг. 1, 2, Табл. XLVII, фиг. 1–6, рис. 82, рис. 83, А–Е, рис. 84, рис. 85, рис. 85а.

Голотип. ГИН № 2009/35; изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1937b, fig. 43]; Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Капушка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Побеги хвойных с длинными и узкими однократно бифуркирующими листьями. В каждом листе расположена единственная жилка, бифуркирующая вместе с листовой пластинкой. Верхушки листьев приостренные. Листья расположены на побеге по разреженной спирали. Кутикулы разных сторон листа дифференцированы. Функционально нижняя (абаксиальная) сторона листа кутинизирована слабее верхней; кутикула этой стороны очень тонкая. На кутикулах верхней (адаксиальной) стороны листа хорошо заметны покровные клетки эпидермы, видны моноциклические, глубоко погруженные устьичные аппараты. Побочные клетки устьиц несут проксимальную кутинизацию. Между кутикулами нижней и верхней сторон листа наблюдаются сферические и эллипсоидальные секреторные (смоляные) тельца.

Автором был изучен экземпляр побега *B. splendida* с листьями, сохранившимися в прикреплении, предоставленный для изучения П.А. Софроницким (г. Пермь; см. прорисовку и фото в [Наугольных, 2007, рис. 85, рис. 85а, Табл. ХL1, фиг. 5]). Общая морфология побега позволяет с уверенностью отнести его к *B. splendida*. В верхней части побега в прикреплении к несущей оси сохранился компактный микростробил, который после фотографирования и отрисовки был подвергнут мацерации. В процессе мацерации из стробила была извлечена пыльца.

Пыльца моносаккатная. Длина пыльцевых зерен в среднем незначительно превышает 30 мкм, ширина — 20 мкм. Самое маленькое из выделенных пыльцевых зерен имеет размер 19×12 мкм, самое большое — 50×32 мкм. Иногда встречаются зерна с мешком, разделенным на два соединяющихся баллона. Также встречено одно зерно с протосаккусом, разделенным на три баллона. Пыльца близка по морфологии родам *Florinites* Schopf, Wilson et Bentall и *Potonieisporites* Bhardwaj.

Экземпляры, относимые к *Potonieisporites*, в Приуралье обычно встречаются в отложениях ассельского и сакмарского ярусов. Представители рода *Florinites*, достоверно относящиеся к этому роду, проходят в Приуралье до казанского яруса включительно. Для многих из них характерно разделение протосаккуса на два баллона, соединенных перемышками, что делает их особенно сходными с пыльцой *Bardella splendida*.

Замечания. Монотипный род *Bardella* с типовым видом *B. splendida* Zalessky был установлен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b]. Голотипом *B. splendida* послужил отпечаток облиственной ветви с располагающимися по спирали длинными, однократно дихомирующими листьями с единственной средней жилкой. Образец происходил из кунгурских отложений Среднего Приуралья (местонахождение Крутая Катушка-1, левый берег р. Барды у с. Матвеево; Лысвенский район Пермской области). Залесский отнес новое растение к хвойным. Данными о строении репродуктивных органов так же, как сведениями об эпидермально-кутикулярном строении *B. splendida*, Залесский не располагал.

В 1990 г. вышла работа С.В. Мейена, посвященная описанию нового монотипного рода хвойных из кунгурского яруса Приуралья — *Bardospermum rigidum* S.Meyen [Мейен, 1990b]. Первоначально *B. rigidum* сопоставлялся Мейеном с примитивными кардиолепидиевыми (ангаропельтидиевыми по современной номенклатуре: Angaropeltidaceae Doweld), но затем был отнесен

к подсемейству Kungurodendroidea семейства «Lebachiellaceae» (= Lebachiaceae, Walchiaceae, Utrechtiaceae).

Голотип *B. splendida* в течение долгого времени считался утраченным, однако неожиданно противостоит образцу, послужившему основой для описания вида М.Д. Залесским, был обнаружен автором среди образцов коллекции Г.Т. Мауэра, хранившихся в Геологическом институте РАН. В ходе изучения этого образца были получены кутикулы листьев *Bardella splendida* (описание см. выше; фотоизображения и графическая дешифровка — в [Наугольных, 2007, Табл. XLVII, фиг. 1–6, рис. 83, А, В, D, E]).

Судя по имеющимся к настоящему времени данным по макроморфологии, строению репродуктивной сферы, эпидермально-кутикулярным признакам и морфологии пыльцы, сохранившейся в микростробилах *in situ*, кониферофит *B. splendida* должен быть отнесен к семейству Bartheliaceae (подробнее об объеме семейства см. [Rothwell, Mapes, 2001]), представители которого характерны для верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Северной Америки и (?) Западной Европы.

В нижнепермских отложениях Приуралья встречаются побеги хвойных с широкими листьями, внешне отдаленно сходные с некоторыми экземплярами *Bardella splendida* и условно определяемые как *Ullmannia* spp. (рис. 93). Точное таксономическое положение приуральских *Ullmannia* spp. остается неопределенным.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Порядок Voltziales Andreanszky, 1954

Семейство Voltziaceae Arnold, 1947

Род *Uralostrobus* Naugolnykh, 2014

Uralostrobus voltzioides Naugolnykh, 2014

Табл. LXXVII, фиг. 1–5, Табл. LXXVIII, фиг. 1–13;
рис. 94, А–Е, рис. 95, А–J, рис. 96

Голотип. 3773(11)/179(89); 3773(11)/179а(89); почти полностью сохранившийся мужской стробил; Пермский край, Суксунский район, дер. Че-

карда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Male cones consisting of microsporophylls attached to central axis. Microsporophylls arranged in spiral order and forming regular parastichi. Each cone has 14–15 oblique subhorizontally disposed numbers (lines) of microsporophylls, and 4–5 subvertical numbers (lines) of microsporophylls disposed on each side of cone, therefore one complete cone bears approximately 150 microsporophylls. Microsporophyll consists of basal stalk and shield attached to stalk at right angle. Microsporophyll rhombic to subtriangular in shape, with acute apex and rounded base. Distal margins of sporophylls may have small acute lobes. Surface of microsporophyll shield covered by narrow ribs corresponding to vascular bands located inside mesophyllous tissues of microsporophyll. Vascular bundles (veins) dichotomizing up to two or three times. Vascular bands consist of tracheids with laxus spiral thickenings. There are resin bodies inside microsporophyll shields. Microsporangia long, narrow, attached to base of microsporophyll shield. Each microsporophyll has at least two microsporangia. Microsporangia contain bisaccate pollen grains of *Illinites* or *Alisporites* type.

Описание. В распоряжении автора находятся четыре практически целых женских стробила вольцивых хвойных, отнесенных к этому виду. Помимо голотипа из местонахождения Чекарда-1, один целый стробил происходит из разреза Соболя (артинский ярус; Красноуфимский район Свердловской области). Еще два стробила найдены в местонахождении Рахмангулово (кунгурский ярус; тот же район).

Стробилы субцилиндрической формы, постепенно суживающиеся к верхушке. Длина стробиллов варьирует в пределах 4,5–5,5 см, при максимальной ширине от 1,0 до 1,3 см. Стробилы состоят из оси, к которой по спирали прикрепляются ножки микроспорофиллов. Микроспорофиллы состоят из ножки и щитка, ориентированного к ножке под прямым углом. Ножки микроспорофиллов длинные, хорошо развитые, обычно немного превышающие по длине длину щитков микроспорофиллов. Щиток микроспорофилла ромбической формы, с несколько оттянутой приостренной верхушкой. Максимальная наблюдаемая длина щитка микроспорофилла составляет 6,5 мм при ширине щитка 5 мм. Размеры щитков микроспорофиллов постепенно уменьшаются к верхушке стробила. В мезофилле щитков микроспорофиллов рассеяны овальные смоляные тель-

ца с длиной по максимальному измерению от 200 до 300 мкм. По краям щитка микроспорофилла расположены небольшие, но отчетливые шипы (обычно, по два или, реже, по три с каждого края). Микроспорангии длинные, прикреплялись к месту соединения ножки и щитка микроспорофилла и были ориентированы вдоль ножки, апексом микроспорангия в направлении к оси стробила. Стенка микроспорангия тонкая, состоящая из удлинённых клеток прямоугольных очертаний, размером в среднем около 10×20 мкм.

Из микроспорангиев голотипа была выделена пыльца, сохранившаяся *in situ*. Пыльцевые зерна билатеральные, бисаккатные, более или менее одинаковые по форме и размерам. Средний размер пыльцевых зерен 50×70 мкм. Корпус пыльцевых зерен хорошо выражен, от округлой до овальной формы. Длина корпуса обычно превышает ширину. К корпусу прикрепляются два воздушных мешка, которые могут быть смещены к экваториальной части пыльцевого зерна. Пыльцевые зерна от полулунной до полусферической формы, с неотчетливой сетчатой структурой. Пыльца этого типа в изолированном состоянии относится к формальным родам *Illinites* или *Alisporites*.

Распространение. Артинский и кунгурский ярусы, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Archaeovoltzia* Naugolnykh, gen. nov.

Derivatio nominii: от латинизированного греческого *archaeo* — первый, и *Voltzia* — родовое название таксона ранних хвойных.

Типовой вид. *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, sp. nov., кунгурский ярус Среднего и Южного Приуралья.

Diagnosis. Voltziales conifers with long female fertile zones formed by long linear bracts and isometrical lobed seed-scales possessing five to six adaxially disposed seed scars. Each fertile zone has more than one hundred seed-scales. Vegetative shoots long, woody, with long linear leaves, each of them with single vein.

Описание. Вольциевые хвойные, с длинными женскими фертильными зонами, образованными длинными линейными брактями и изометричными лопастными семенными чешуями, несущими от пяти до шести адаксиально расположенных семенных рубцов. Каждая фертильная зона имеет около 100 семенных чешуй. Вегетативные побеги длинные, деревянистые, с длинными линейными листьями, каждый из которых имеет одну жилку.

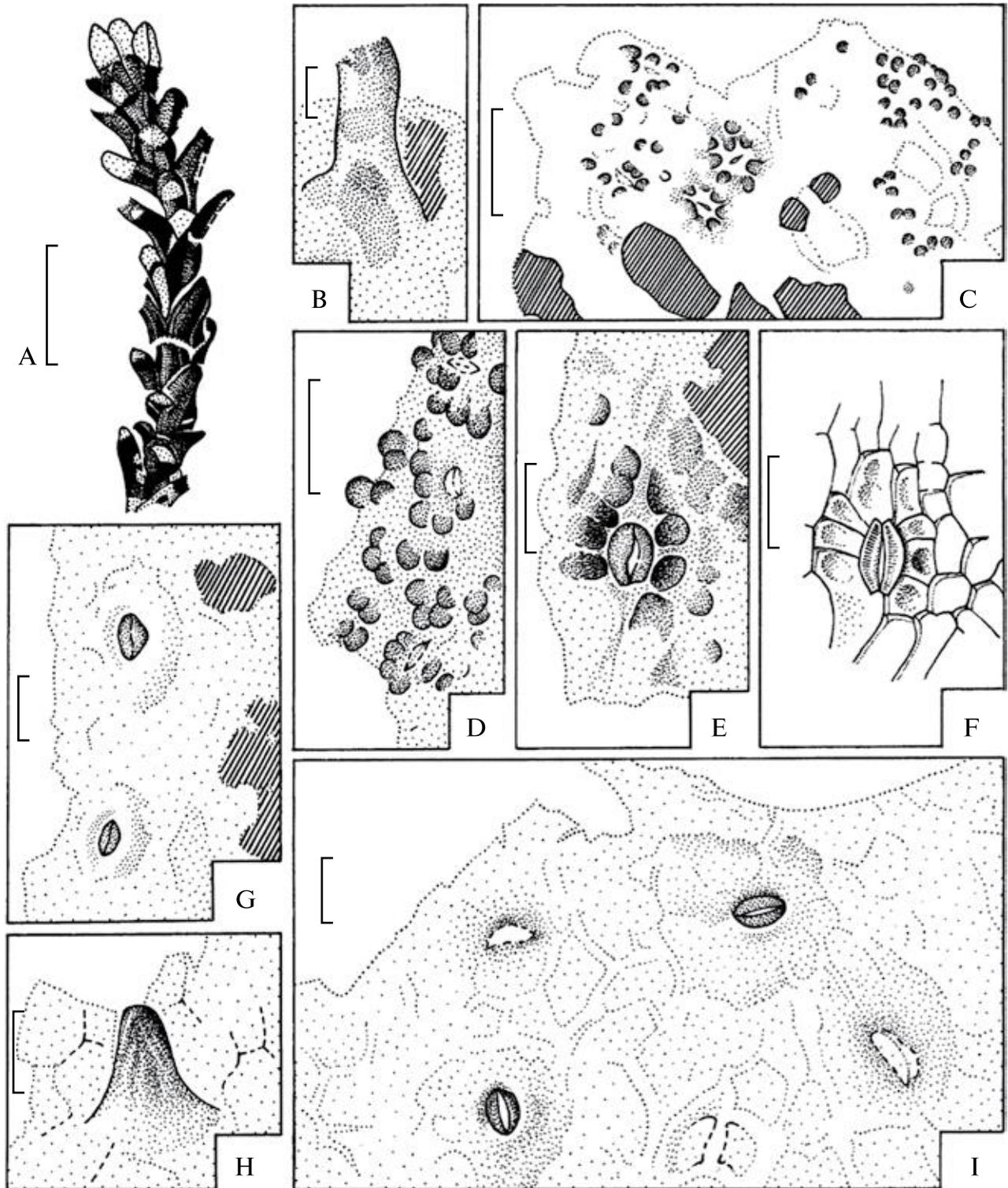


Рис. 93. *Ullmannia* sp., макроморфология (А) и эпидермально-кутикулярное строение (В-І), экз. ГИН № 4856/177

А — облиственный побег, с которого были изготовлены препараты кутикулы (фиг. В-І); В — относительно длинная трихома; С — папиллозная кутикула; D — поверхность кутикулы с многочисленными округлыми изометричными папиллами; E — устьичный аппарат, вид извне; F — устьичный аппарат, вид изнутри; G — два устьица (графическую дешифровку снимка см. на рис. 93, G); H — короткая трихома; I — эпидерма с четырьмя устьицами. Местонахождение: Красная Глинка. Длина масштабной линейки — 1 см (А), 20 мкм (В, D, H, I), 50 мкм (С, E, F), 45 мкм (G)

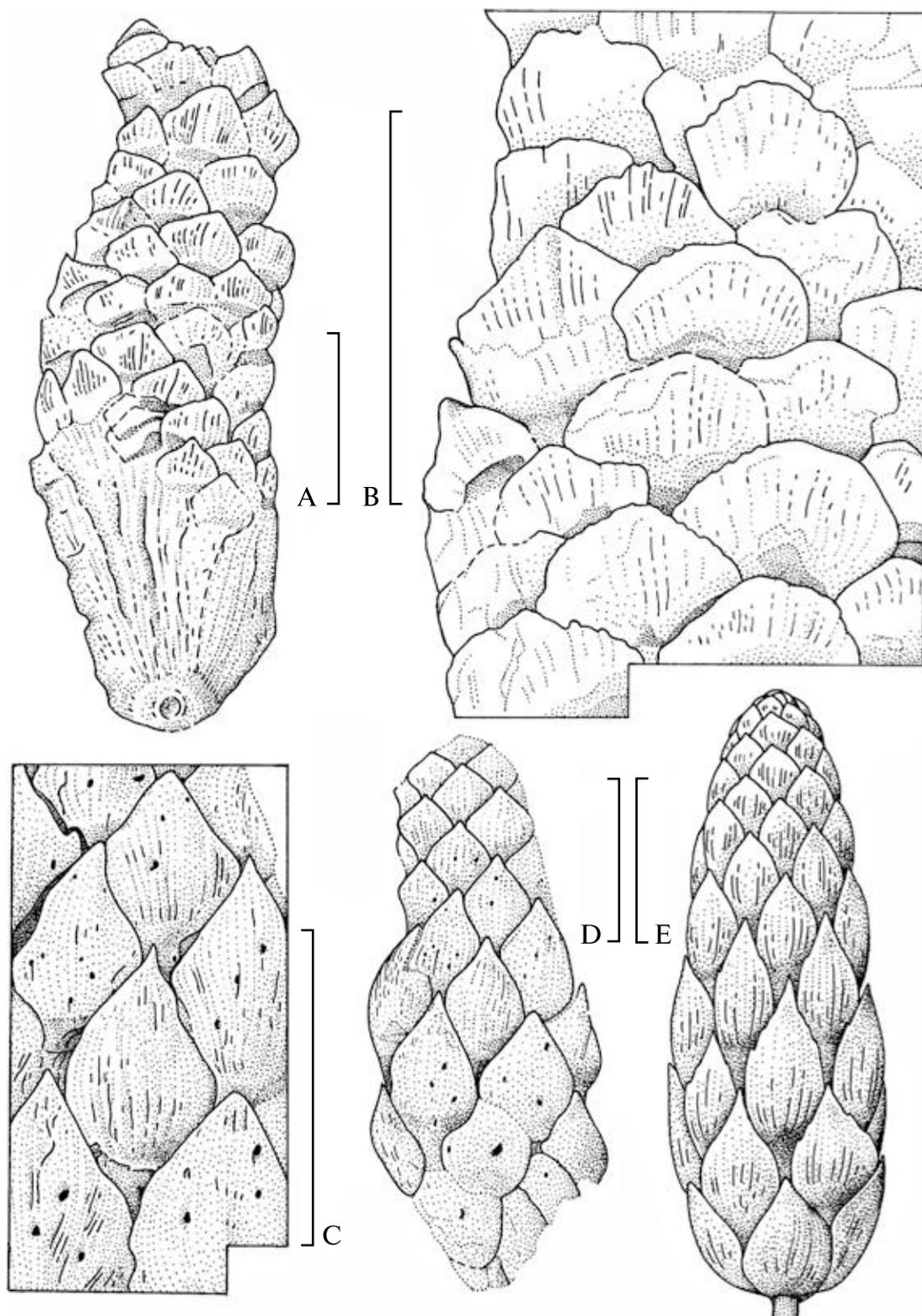


Рис. 94. *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh, морфология мужских стробил, детали прорисовки (A–D) и реконструкция стробила (E)

A, B — практически полностью сохранившийся мужской стробил, экз. ГИН № 4856/297; C, D — голотип ГИН № 3773(11)/179(89); E — реконструкция общего облика мужского стробила. Местонахождения: Соболя (A, B); Чекарда-1, слой 7 (C, D). Длина масштабной линейки — 1 см

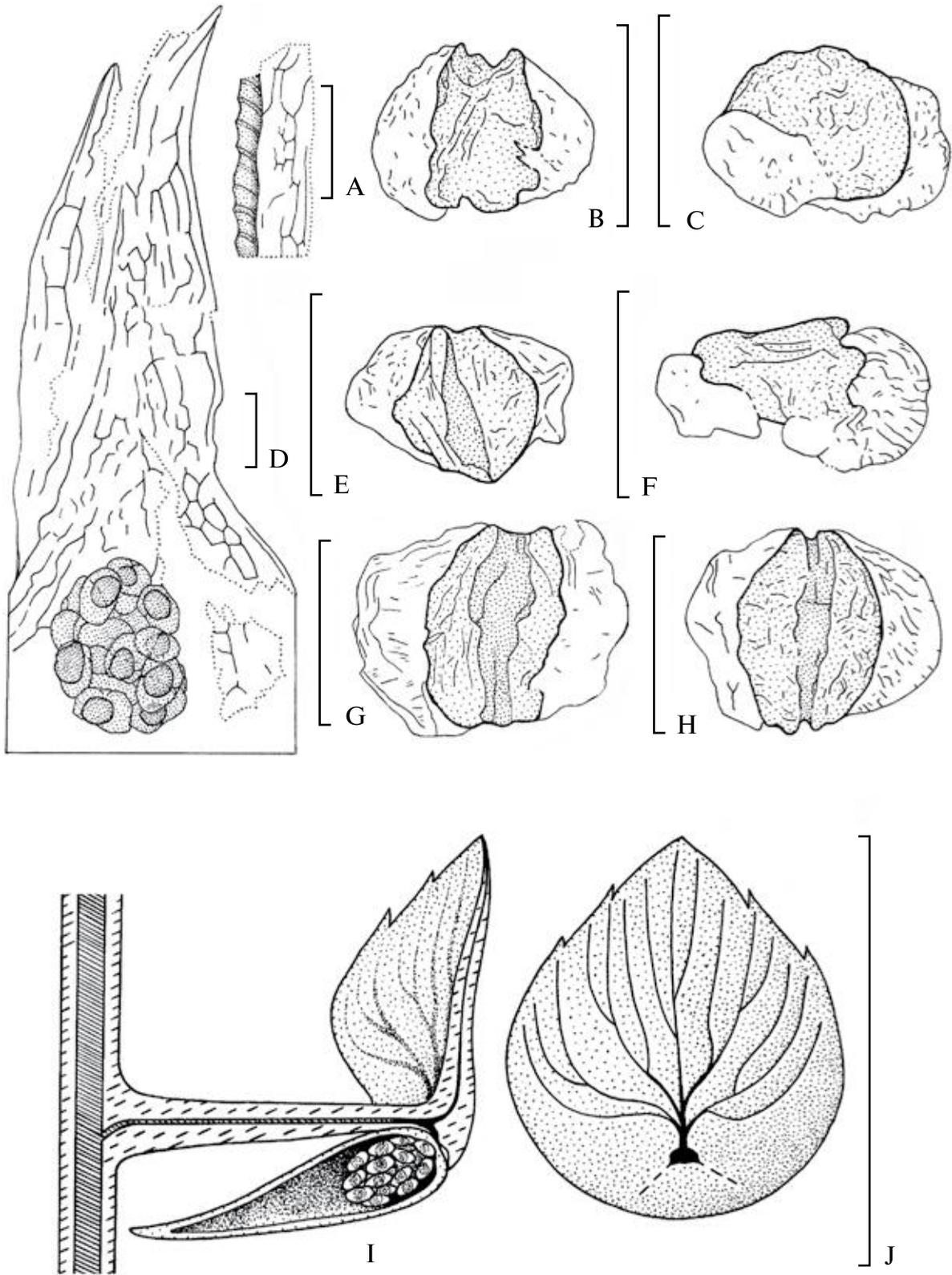


Рис. 95. *Uralostrobos voltzioides* Naugolnykh, строение трахеиды (А), пыльца, сохранившаяся in situ в микро-спorangии (В, С, Е–Н), микроsporangий со скоплением пыльцы (D), реконструкция микроspорофилла (I, J). ГИН № 3773(11)/179(89)

Местонахождение: Чекарда-1, слой 7 (А–J). Длина масштабной линейки — 50 мкм (А–Н), 1 см (I, J)



Рис. 96. *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh, реконструкция побега

Ранняя пермь Приуралья. Длина масштабной линейки — 1 см

Сравнение. От наиболее близкого рода *Voltzia* Brongniart новый род отличается большим количеством семенных рубцов и сильнее развитыми брактейми. От рода *Concholepis* S.Meyen отличается гипертрофированными брактейми, более отчетливыми лопастями на семенных чешуях и существенно более развитыми стерильными листьями на вегетативных побегах. От рода *Majonica* Clement-Westerhof новый род отличается длинными игловидными брактейми, которые у *Majonica* имеют широкосубромбическую форму и несут краевые шипы [Clement-Westerhof, 1988, Fig. 7.6, a]. От рода *Lebowskia* Looy новый род отличается фертильными зонами (в отличие от стробиллов у *Lebowskia*), меньшим размером семенных чешуй и существенно большим количеством брактейно-пазушных комплексов в одной фертильной зоне, в отличие от количества брактейно-пазушных комплексов на одном стробилле у *Lebowskia*. От родов *Manifera* Looy et Stevenson и *Dolomitia* Clement-

Westerhof новый род отличается существенно менее развитыми черешками семенной чешуи (у *Archaeovoltzia* они практически отсутствуют) и слабее обособленными лопастями семенной чешуи.

Видовой состав. Типовой вид *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, sp. nov., *A. prisca* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov. и, возможно, еще один или два вида из казанских отложений Приуралья (местонахождения Куединские Ключики и Новый Кувак).

Распространение. Нижняя и средняя пермь Приуралья.

Archaeovoltzia meyeniana Naugolnykh,
sp. nov.

Табл. LXXV, фиг. 1, Табл. LXXVI, фиг. 1–4;
рис. 97, А–Е

Синонимика: *Bardospermum rigidum* S.Meyen (in part.):
Наугольных, 1998, с. 126–127, рис. 79, Табл. XXIX, фиг. 3.

Derivatio nominii: в честь Сергея Викторовича Мейена, выдающегося российского палеоботаника.

Голотип. ГИН № 3773(11)/138(89).

Diagnosis. Same as for the genus.

Описание. В имеющейся коллекции находится один экземпляр фертильной зоны хвойного этого вида хорошей сохранности, а также около десятка вегетативных побегов, развитых в различной степени, с листьями, сохранившимися в прикреплении к несущим осям.

Судя по значительной толщине некоторых из имеющихся фрагментов побегов, описываемое растение представляло собой довольно высокое дерево с облиственными плагиотропными ветвями, на некоторых из которых располагались фертильные зоны, включающие 100 или более брактейно-пазушных комплексов, каждый из которых, в свою очередь, состоял из линейной брактей, в пазухе которой располагалась семенная чешуя. Семенная чешуя была по краям и на верхушке рассечена на лопасти, развитые в различной степени. По меньшей мере на пяти или шести лопастях с их адаксиальной стороны находились небольшие семенные рубцы. Максимальная наблюдаемая длина одной фертильной зоны равна 5,5 см при ширине 2 см.

Размеры семенной чешуи варьируют от 5×5 мм у слаборазвитых фертильных зон до 10×10 мм у хорошо развитых семенных чешуй.

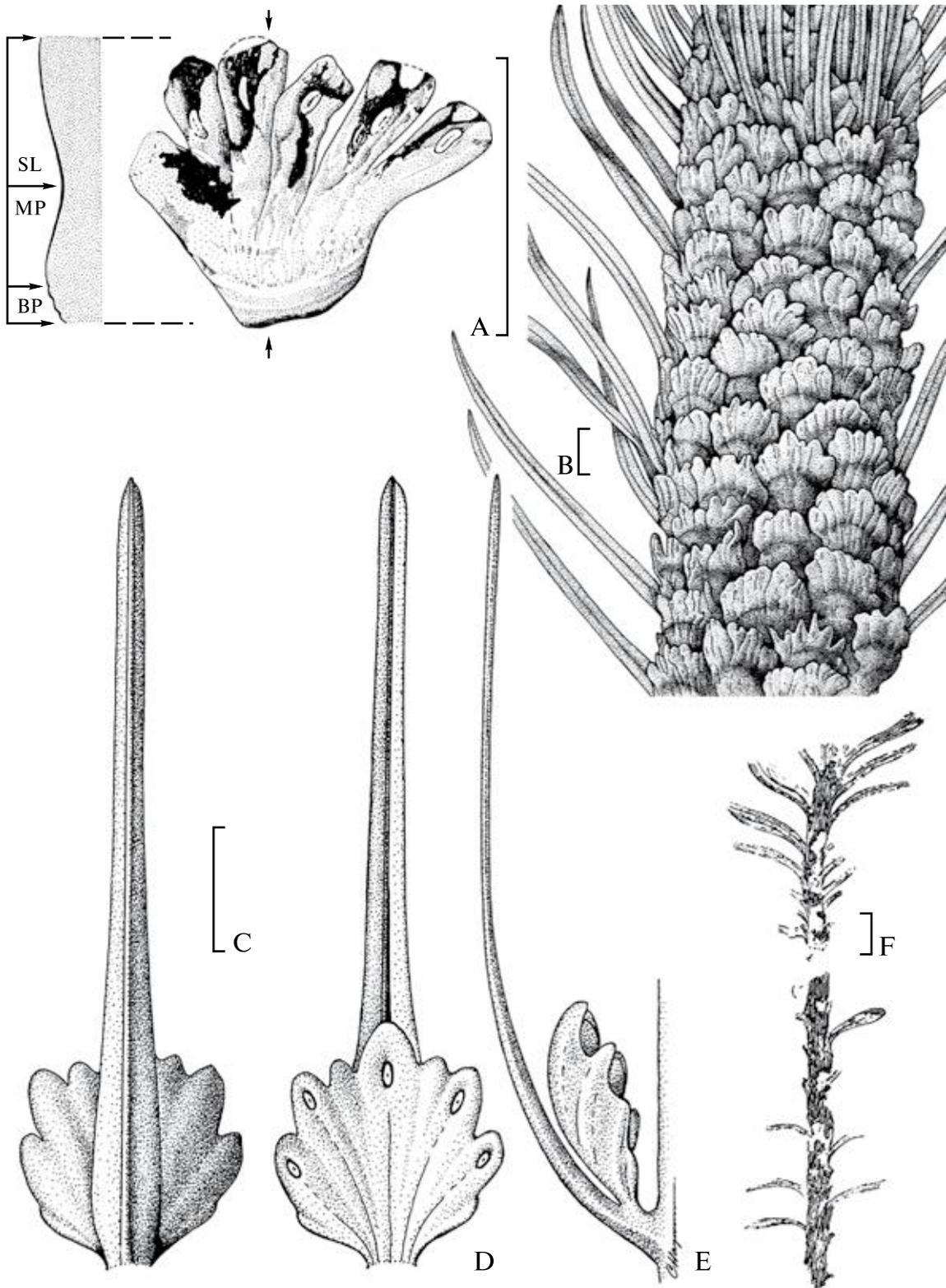


Рис. 97. Семейство Voltziaceae, порядок Voltziales, класс Pinopsida

A–E — *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: A — ГИН № 4856/331, семенная чешуя (сокращения: BP — базальная часть, MP — средняя часть, SL — семяножки); B — реконструкция фертильной зоны, часть брактей удалена, C–E — реконструкция брактейно-пазушного комплекса; F — *Voltzia prisca* Zalesky (по [Zalesky, 1939b, fig. 47]). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (A); Матвеево (F). Длина масштабной линейки — 1 см (A, F), 0,5 см (B–E)

Облиственные побеги длинные, прямые или слегка изогнутые, субцилиндрической формы, несут длинные простые линейные листья, расположенные на побеге по разреженной спирали.

После отпадения листьев на развитых побегах остаются поперечно вытянутые листовые рубцы субромбической формы, шириной 3 мм и длиной 1,5 мм. Стерильные облиственные побеги могут достигать в длину 20 см при ширине побега более 1 см. Наиболее длинные листья могут достигать 35 мм в длину при ширине 1,5 мм. Каждый лист несет одну тонкую продольную жилку. Апекс листа приостренный; на верхушке листа может располагаться мукро. Край листа ровный; края листа субпараллельные.

Замечания. Из пермских отложений Северного полушария известен ряд хвойных, в той или иной степени обнаруживающих сходство с *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, sp. nov.

Довольно большое сходство наблюдается между изолированными семенными чешуями *Archaeovoltzia meyeniana* и *Pseudovoltzia liebeana* [Clement-Wetserhof, 1988, Fig. 7.4, f; Visscher et al., 2001, Plate III, fig. 7], что определенно свидетельствует в пользу таксономической и филогенетической близости этих растений.

Безусловно, к этой же группе вольциевых хвойных примыкает *Manifera talaris* Looy et Stevenson из кунгурских или роадских отложений Техаса [Looy, Stevenson, 2014] и *Lebowskia grandifolia* Looy, также из перми Техаса [Looy, 2007].

Высока вероятность того, что именно хвойным *Archaeovoltzia* принадлежали мужские стробилы *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh с инсцитной пыльцой *Illinites* [Naugolnykh, 2014]. Если такую связь в будущем удастся надежно доказать сопоставлением всех органов в органической связи друг с другом, то для всего растения следует сохранить одно биномиальное название, избрание которого автор возлагает на своих последователей.

Материал. Одна практически полностью сохранившаяся фертильная зона, расположенная на побеге, две изолированные семенные чешуи, семь облиственных побегов различной сохранности.

Archaeovoltzia prisca (Zalessky, 1939)
Naugolnykh, comb. nov.

Рис. 97, F

Синонимика: *Voltzia prisca* Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 365–366, fig. 47.

Voltzia principalis Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 365, figs. 45, 46.

Базиним: *Voltzia prisca* Zalessky: Zalessky, 1939b, p. 365–366, fig. 47.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, p. 366, fig. 47]; Матвеево; кунгурский ярус, нижняя пермь; частично репродуцирован в настоящей работе (см. рис. 97, F).

Описание. Побеги хвойных с длинными линейными или линейно-ланцетными листьями, расположенными на побеге по разреженной спирали. Каждый лист имеет единственную тонкую продольную жилку. На старых побегах присутствуют плохо выраженные округлые рубцы от опавших листьев.

Сравнение. От *Archaeovoltzia meyeniana* вид отличается линейно-ланцетовидной формой листьев и их более широкими пропорциями.

Замечания. Поскольку типовой материал видов *Voltzia prisca* Zalessky и *Voltzia principalis* Zalessky в настоящее время считается утерянным, дальнейшее сравнение этого вида с другими хвойными из нижнепермских отложений Приуралья пока преждевременно.

Материал. Голотип (местонахождение Матвеево) и два экземпляра, изображенных в работе М.Д. Залесского [Zalessky, 1939b] из местонахождения Крутая Катущка-1.

Род *Bardospermum* S.Meyen, 1990

Bardospermum rigidum S.Meyen, 1990

Синонимика: *Bardospermum rigidum* S.Meyen: Мейен, 1990б, с. 10–11, Табл. I, фиг. 1–6, рис. 1–4.

Голотип. ГИН № 3773/413; Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды выше с. Матвеево, местонахождение Крутая Катущка-1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филлипповский горизонт, лекская свита.

Описание (по С.В. Мейену [1990б]). Стерильные побеги с игловидными листьями длиной около 2 см. Семенные органы представляют собой фертильные зоны.

Брактеи игловидные, но меньшей длины по сравнению со стерильными листьями нижележащей части побега. Кутикулы обеих сторон идентичны. Упорядоченности клеток не видно. В пазушном комплексе было не менее десяти семян.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Изолированные семена

В кунгурских отложениях Приуралья встречается большое количество разнообразных изолированных семян (рис. 98 и 99; см. ниже 100). Таксономическое положение некоторых из них вызывает определенные сомнения. Именно поэтому в настоящей работе описание семян дается отдельно.

Род *Samaropsis* Goerpert, 1865

Samaropsis danilovii Suchov, 1968

Рис. 99, О, Р

Избранная синонимика: *Samaropsis danilovii* Suchov: Бетехтина, Сухов, 1968, с. 176, Табл. 30, фиг. 1–18, Табл. 31, фиг. 1–14; Сухов, 1969, Табл. 10, фиг. 3–7; Наугольных, 1998, рис. 84, F, G; 2007, рис. 79, А, В.

Голотип. СНИИГГиМС № 44/909; Горловский бассейн, правый берег р. Шипунихи, в 1,3 км выше дер. Шадрино, обн. № 6; усятская свита.

Описание. Окрыленные семена трапецевидных очертаний, неравнокрылые. Крыло симметричное, расположено в апикальной части семени. «Ядро» семени (эндосперм, нуцеллюс с интегументальным покровом) округло-овальной формы, слегка продольно вытянуто, с оттянутым микропиле. Микропилярный канал проходит через все крыло, образуя характерное терминальное расширение. Через среднюю часть «ядра» семени проходит продольное медиальное ребро. Средний размер семян: длина 13–15 мм, ширина 8–9 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье, Сибирь.

Samaropsis macroptera Naugolnykh, 1998

Рис. 99, А, В

Синонимика: *Samaropsis macroptera* Naugolnykh: Наугольных, 1998, Табл. XXXI, фиг. 1, 2, рис. 81, А, В.

Голотип. ГИН № 3773(11)/121(89); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Окрыленные семена изометричной, округлой или округло-трапецевидной фор-

мы, с хорошо развитым симметричным крылом, равномерно окружающим «ядро» со всех сторон, за исключением базальной (халазальной) части, где в крыле находится небольшой синус рассечения (вырезка). Ядро окружено продольными складками, постепенно выполаживающимися к внешнему краю крыла. Средний размер семян: длина 15 мм, ширина 11 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Samaropsis subpatula Suchov, 1969

Табл. LXXXI, фиг. 2, 3; рис. 99, С

Синонимика: *Samaropsis subpatula* Suchov: Сухов, 1969, с. 89–90, Табл. 7, фиг. 15; Наугольных, 1998, рис. 84, I.

Голотип. СНИИГГиМС № 67/915-1; Тунгусский бассейн, левый берег р. Горбиячины, в 3,35 км ниже устья руч. Стан, обн. 222, слой 4, между угольными пластами XII и XIII; нижняя пермь, бургуклинская свита.

Описание. Относительно мелкие окрыленные семена с узким, равномерно развитым крылом, полностью окружающим «ядро», за исключением базальной и апикальной вырезок. Форма семян овальная, продольно вытянутая. Средний размер семян: длина 5–6 мм, ширина 2–3 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье, Сибирь.

Samaropsis tuberculata Dombrovskaya, 1961

Табл. LXXXI, фиг. 5, 6; рис. 99, I–M

Синонимика: *Samaropsis tuberculata* Dombrovskaya: Домбровская, 1961, Табл. I, фиг. 1; Игнатъев, 1987, с. 42–44, Табл. 2, фиг. 1–7; Наугольных, 1998, рис. 85, А–Е.

Голотип. ЦНИГРмузей № 1/8517; Печорский угольный бассейн; пермь, воркутская серия.

Описание. Окрыленные семена каплевидной формы, с тонким и узким крылом, равномерно окружающим «ядро». В средней части семени располагается отчетливое продольное медиальное ребро. Средний размер семян: длина 7–8 мм, ширина 5–6 мм.

Замечания. Ранее автор использовал иную ориентировку семян *Samaropsis tuberculata* Dombrovskaya [Наугольных, 1998], однако сейчас представляется более вероятной обратная ориентировка, при интерпретации широкого конца семени как апикального.

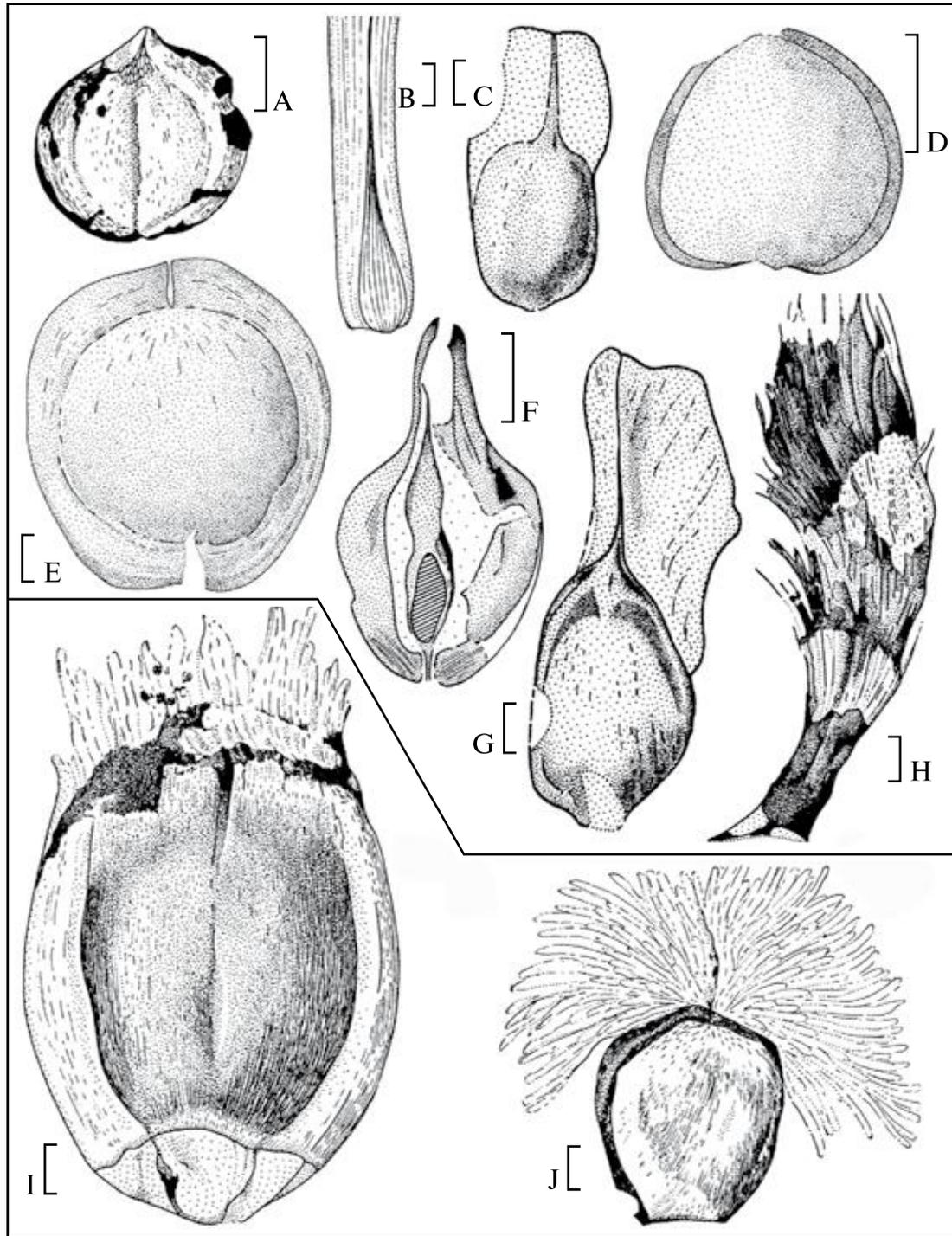


Рис. 98. Изолированные семена из верхнекаменноугольных (F) и нижнепермских (A–E и G–J) отложений Приуралья

A — *Rugospermum callosum* Naugolnykh, голотип № 4856/155; B — *Hirsutospermum paniculatum* Naugolnykh, голотип № 3773(11)/271(91); C — *Sylvella alata* Zalesky (переходная форма к семенам типа *Samaropsis rectialata* Neuburg), № 4856/67; D — *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, синтип № 3737/154; E — *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, голотип № 3773(11)/364(93); F — gen. et sp. nov. (нуждается в описании), экз. № 4856/8; G — *Sylvella alata* Zalesky, экз. № 4856/75; H — *Hirsutospermum paniculatum* Naugolnykh, синтип № 3773(11)/104(89); I — *Craspedosperma filiferum* Naugolnykh, голотип № 4856/108; J — *Craspedosperma filiferum* Naugolnykh, экз. № 4856/106. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, D, E, I, J); Чекарда-1, слой 7 (H); Чекарда-2 (B); Новый Бугалыш (C, G); Айдаралаш, слой 16/1 (F). Длина масштабной линейки — 1 мм (A, B, E, F, I, J), 2 мм (C, D, G, H)

Окончательно этот вопрос можно будет решить после находки семян этого типа в естественном прикреплении к репродуктивному органу.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье, включая Печорский угольный бассейн.

Samaropsis triquetra Zalessky, 1937

Табл. LV, фиг. 1–9; рис. 72, А–I, рис. 99, D–G

Избранная синонимика: *Samaropsis triquetra* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 68–69, fig. 32; Нейбург, 1965, с. 94–96, Табл. XLIV, фиг. 1–10, Табл. XLVIII, фиг. 14; Игнатъев, 1983, с. 17–18, Табл. 11, фиг. 5–15, Табл. 12, фиг. 1–11; Владимирович, 1986, Табл. 144, фиг. 7, 8 (семена изображены микропиле вниз); Наугольных, 1998, рис. 67, Е, рис. 68, А, В, рис. 84, А–Е; 2007, Табл. LVII, фиг. 9, рис. 13, С.

Голотип. В протологе обозначен не был.

Лектотип. Выбран М.Ф. Нейбург [1965, с. 94]; был изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, внизу]; Пермский край, Кишертский район, Саламатский овраг, в 4 км от ст. Кишертъ в направлении к ст. Шумково; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена характерной треугольной или узкотрапезиевидной формы, с широкой верхней частью и суживающимся оттянутым основанием. Семена полностью окружены крылом, за исключением апикальной (примикропилярной) и базальной (халазальной) частей. На крыле присутствуют характерные пологие, но отчетливые складки, образующие на «ушках» (латеральных выростах в верхней части крыла) своеобразные полупетлевидные фигуры, повторяющие очертания крыла. Средний размер семян: длина 7 мм, ширина — 4–5 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье, а также, возможно, Сибирь и Дальний Восток.

Samaropsis complanata Naugolnykh, 1998

Рис. 100, М, N

Синонимика: *Samaropsis* (?) *complanata* Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 134–136, Табл. XXXII, фиг. 1, 5, рис. 82, А–Е; 2007, Табл. LVII, фиг. 1, 2, 4, 6.

Голотип. ГИН № 3773(11)/53а(89); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (место-

нахождение Чекарда-1, слой 7), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена субтреугольных или округлых очертаний, с оттянутым клиновидным основанием и с микропилярной частью, заостряющейся в виде шипообразного выступа. В средней части семени расположено продольное ребро. Боковые части семени в его верхней части выступают в форме «плечиков». Средний размер семян: длина 10 мм, ширина 7–8 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Sylvella* Zalessky, 1937

Sylvella alata Zalessky, 1937

Табл. LXII, фиг. 1–6; рис. 98, G, рис. 100, А–D

Синонимика: *Sylvella alata* Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 86–87, fig. 53–55; Нейбург, 1965, Табл. XLVI, фиг. 14, 15, Табл. XLVII, фиг. 1, 2, Табл. XLVIII, фиг. 15; Сухов, 1969, с. 181–182, Табл. 29, фиг. 1–2; Мейен, 1982b, рис. 4, и; Игнатъев, 1983, с. 22–23 (замечание), Табл. 17, фиг. 1–10; Наугольных, 1998, рис. 87, А–Н, рис. 90, А, В; 2007, Табл. LX, фиг. 4–9, Табл. LXI, фиг. 1–11, Табл. LXII, фиг. 1–10, Табл. LXIII, фиг. 9, рис. 88, В, С.

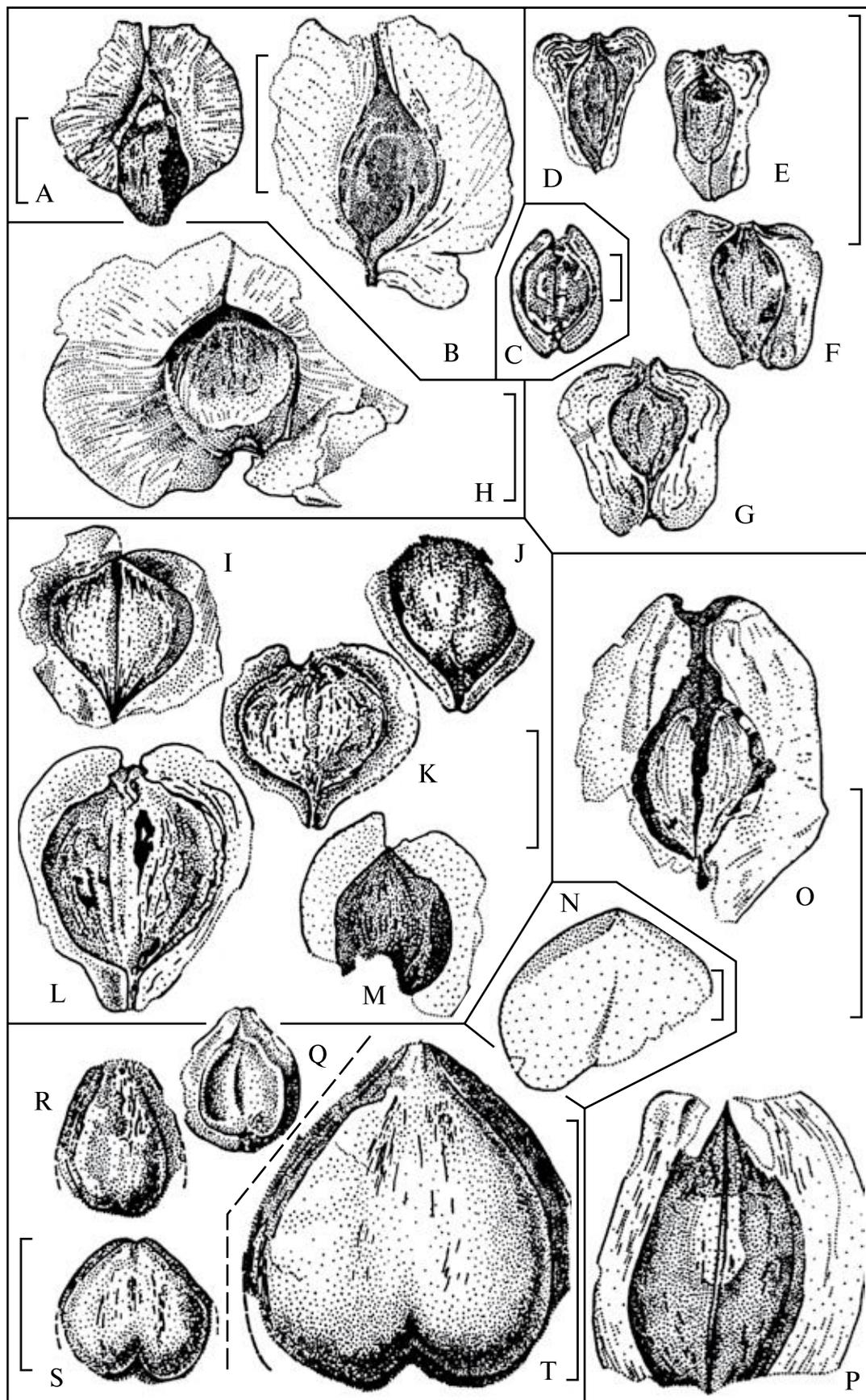
Голотип. В протологе обозначен не был.

Лектотип. Избран М.Ф. Нейбург [1965, с. 100], изображен М.Д. Залесским [Zalessky, 1937b, fig. 53]; Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды ниже с. Матвеево, местонахождение Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Семена с крупным асимметричным апикальным крылом, окружающим микропиле и примикропилярную часть семени. Крыло ромбовидной или ланцетовидной формы. «Ядро» овальное или широковеретеновидное, несет тонкую продольную ребристость. Средний размер семян: длина 30–35 мм (вместе с апикальным крылом), максимальная ширина крыла — 8–9 мм; длина «ядра» — 10 мм, ширина «ядра» — 6 мм.

Замечания. Нередко семена *Sylvella alata* Zalessky, а также другие представители рода *Sylvella*, сохраняются в момент прорастания, герминации, с длинным проростком — гипокотилем.

Точный тип репродуктивных органов, которым принадлежали семена *Sylvella*, до конца не ясен.



Было опубликовано изображение семенного кистевидного органа, сходного с родом *Suchoviella* Ignatiev et S. Meuyen, у которого сохранились в естественном прикреплении к несущему побегу семена с гипертрофированным апикальным крылом, сходные с семенами рода *Sylvella* [Наугольных и др., 2013, Табл. IV, фиг. 2, рис. 2]. Ранее высказывались предположения о принадлежности семян *Sylvella* войновскиевым [Мейен, 1982б, 1987], а также репродуктивным органам *Scirostrobis* и *Astrogaussia* [Наугольных, 1998], которые, по современным представлениям, тоже принадлежали голосеменным класса войновскиевых (*Vojnovskyopsida*). В настоящее время можно с уверенностью утверждать, что семена *Sylvella* принадлежали войновскиевым и, скорее всего, располагались по плотной спирали на длинной или укороченной оси. Возможно, они были разделены брактями или семенными чешуями, находки которых тоже известны из тех же отложений. Эти семенные чешуи по форме и размерам соответствуют семенам *Sylvella*.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь; Приуралье (включая Печорский угольный бассейн), Сибирь, Дальний Восток.

Род *Bardocarpus* Zalesky, 1937

Bardocarpus aliger Zalesky, 1937

Рис. 100, К

Синонимика: *Bardocarpus aliger* Zalesky: Zalesky, 1937b, p. 87, fig. 56; Нейбург, 1965, с. 104–106, Табл. XLV, фиг. 1, 2а–3, Табл. XLVIII, фиг. 16; Игнатъев, 1983, с. 20–21, Табл. 14, фиг. 1–9; Мейен, 1992, рис. 9.18.

Bardocarpus sp.: Наугольных, 1998, рис. 86, F; 2007, Табл. LIII, 4.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским [Zalesky, 1937b, p. 87, fig. 56]; Пермский край, Лысьвенский район, левый берег р. Барды ниже



Рис. 99. Изолированные семена из нижнепермских отложений Приуралья

А, В — *Samaropsis macroptera* Naugolnykh (ранее ошибочно определялись как семена ex gr. *Samaropsis erunakovensis* Radczenko vel *Samaropsis irregularis* Neuburg): А — экз. ГИН № 3737/231, В — экз. ГИН № 3773(11)/322a(92); С — *Samaropsis subpatula* Suchov, экз. ГИН № 3737/163; D–G — *Samaropsis triquetra* Zalesky: D — экз. ГИН № 3773(11)/117(89), Е — экз. ГИН № 3737/229a, F — экз. ГИН № 3737/79, G — экз. ГИН № 3737/157; H — *Samaropsis* aff. *dombrovskae* Vladimirovich, экз. ГИН № 3737/100a; I–M — *Samaropsis tuberculata* Dombrovskaya (ранее автором эти семена были ориентированы микропиле вниз [Наугольных, 1998, рис. 85, А–Е]): I — экз. ГИН № 3737/250, J — экз. ГИН № 3737/232, K — экз. ГИН № 3737/101, L — экз. ГИН № 3737/203, M — экз. ГИН № 3737/233; N — *Cardiocarpus* sp., экз. ГИН № 4846/27; O, P — *Samaropsis danilovii* Suchov: O — экз. ГИН № 3737/274, P — экз. ГИН № 3737/151; Q–T — *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen: Q — экз. ГИН № 3737/230a, R — экз. ГИН № 3737/140, S — экз. ГИН № 3737/183a, T — экз. ГИН № 3737/203. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (А–М, О–Т); Кожим-5, слой 445 (N). Длина масштабной линейки — 1 см (В, D–G, H, O–T), 5 мм (I–M), 2 мм (А, С, N)

с. Матвеево, местонахождение Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Блатерально симметричные семена, ширина которых заметно превышает длину. Форма семени обратнотрапецевидная, с широкой апикальной частью и суживающимся основанием. Крылатка отсутствует, но по краю семени располагается полоса уплощенных саркотестальных тканей, скорее всего, способствовавшая анемохории. В верхней части семени по его бокам эта кайма образовывала два симметрично расположенных округлых выроста в форме «ушек», между которыми находилось микропиле, выделявшееся в очертаниях семени в виде приостренного клювика. В рельефе семени выделяется центральное «ядро» веретеновидной продольно вытянутой формы, соответствующее расположению нуцеллюса. Поверхность семени покрыта продольными складками и ребрами. Средний размер семян: 15 мм в ширину и 10 мм в длину.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье, включая Печорский угольный бассейн.

Bardocarpus superus Neuburg, 1954

Табл. LXXXI, фиг. 11; рис. 100, L

Синонимика: Нейбург, 1954, с. 130, Табл. I, фиг. 8; 1965, с. 106–108, Табл. XLV, фиг. 4–9, Табл. XLVI, фиг. 1–6; Игнатъев, 1983, с. 21–22, Табл. 15, фиг. 1–11, Табл. 16, фиг. 1–12; Наугольных, 1998, рис. 86, H.

Голотип. ГИН № 3041/163; Печорский угольный бассейн, правый берег р. Силовой, между устьями рек Халмерью и Ярейю, обн. 6-П, кровля пласта «Г-11»; печорская серия, силовская свита.

Описание. Семена этого вида в целом напоминают семена *Bardocarpus aliger* Zalesky, но отличаются существенно более крупными размерами и менее развитыми латеральными «ушками». Средний размер семян: 20 мм в ширину и 15 мм в длину.

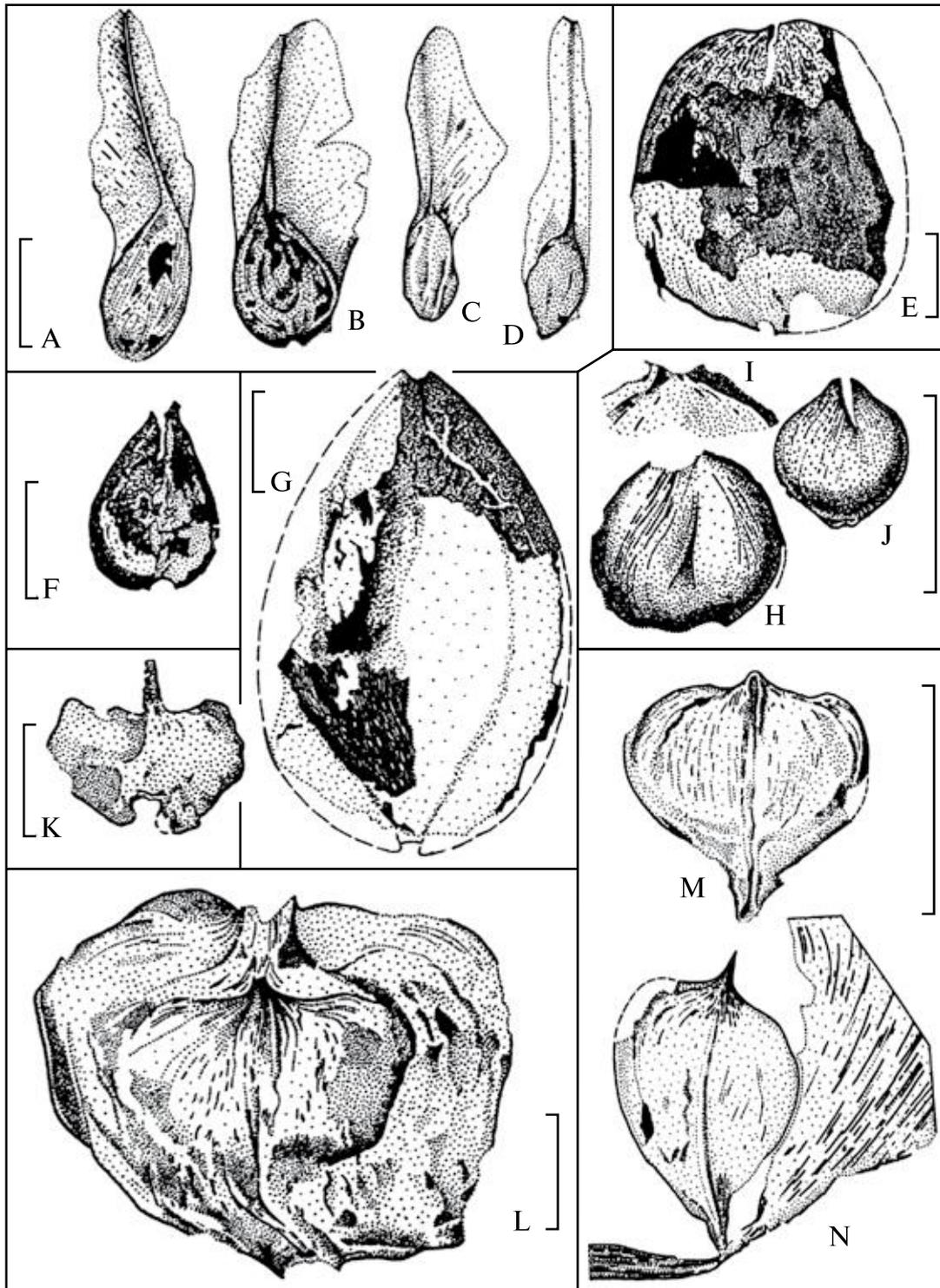


Рис. 100. Изолированные семена из нижнепермских отложений Приуралья

A–D — *Sylvella alata* Zalessky: A — экз. ГИН № 3773(11)/199(90), B — экз. ГИН № 3737/277, C — экз. ГИН № 3737/11, D — 3737/8; E — *Carpolithes cf. ruminatus* Dombrovskaya, экз. ГИН № 3773(11)/126(89); F — *Cordaicarpus* sp., экз. ГИН № 3773(11)/155(89); G — gen. et sp. nov., экз. ГИН № 3773(11)/163(89); H–J — *Carpolithes globosus* Suchov: H — экз. ГИН № 3737/141, I — экз. ГИН № 3737/180, J — экз. ГИН № 3737/139; K — *Bardocarpus aliger* Zalessky, экз. ГИН № 3773(11)/147(89)h; L — *Bardocarpus superus* Neuburg, экз. ГИН № 3737/225; M, N — *Samaropsis complanata* Naugolnykh: M — экз. ГИН № 3773(11)/242(90), N — голотип ГИН № 3773(11)/53a(89). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (A–L); Чекарда-1, слой 7 (M, N). Длина масштабной линейки — 1 см (A–J, M, N), 5 мм (K, L)

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский и казанский ярусы, средняя пермь; Приуралье, включая Печорский угольный бассейн.

Род *Cordaicarpus* Geinitz, 1862

Cordaicarpus uralicus Dombrovskaya, 1976

Рис. 35, D

Синонимика: *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya: Домбровская, 1976, Табл. 1, фиг. 12; Игнатьев. 1987, с. 20–21, Табл. 10, фиг. 3;

Cordaicarpus cf. *uralicus* Dombrovskaya: Наугольных, 1992а, с. 37–38, Табл. II, фиг. 1, 8, Табл. III, фиг. 3, рис. 14, А–D.

Cordaicarpus sp.: Наугольных, 1992а, Табл. II, фиг. 7, Табл. III, фиг. 2.

Голотип. ЦНИГРмузей № 12/8516. Местоположение голотипа в настоящее время неизвестно; высказывалось предположение [Игнатьев, 1987, с. 20], что он может находиться среди дублетных экземпляров к коллекции № 8516 в ЦНИГРмузее (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург).

Описание. Семена овальных очертаний, без крылатки, но с тонкой каймой уплотнения интегументальных тканей по периферии семени. Апикальная часть семени может быть слегка приострена; базальная часть немного притуплена, может быть закругленной. Спермодерма несет тонкую продольную ребристость. Средний размер семян: 5–6 мм в длину и 3 мм в ширину.

Замечания. Семена *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya были обнаружены в прикреплении к семеносным щиткам пельтаспермовых *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov. (см. выше), поэтому нет никаких сомнений в том, что эти семена принадлежали пельтаспермовым.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Cardiocarpus* Brongniart, 1874

Cardiocarpus cordatus (Eichwald, 1854) Schmalhausen, 1887

Табл. LXXXI, фиг. 1, 4, 7; рис. 99, Q–T

Синонимика: *Haidingera cordata* Eichwald: Эйхвальд, 1854, с. 182, Табл. XV, фиг. 7–10.

Cardiocarpus cordatus (Eichwald) Schmalhausen: Шмальгаузен, 1887, Табл. VII, фиг. 14–21; Владимирович, 1986, Табл. 137, фиг. 14 (на таблице номер не поставлен, но аналитическим путем можно установить, что автор работы ссылается на семя внизу таблицы слева от центра), Табл. 138, фиг. 10, Табл. 147, фиг. 13; Наугольных, 1998, рис. 85, F–I.

Cardiocarpus cf. *cordatus* (Eichwald) Schmalhausen: Наугольных, 2007, с. 176–178, Табл. LVII, фиг. 10, рис. 89, А, D.

Голотип. В протологе обозначен не был.

Лектотип. Изображен И.Ф. Шмальгаузенем [1887, Табл. VII, фиг. 20]; артинский ярус, нижняя пермь; Свердловская область, пос. Арти, берег р. Уфы у пристани.

Описание. Семена относительно изометричной формы, характерных сердцевидных очертаний, с тонким крылом, окружающим ядро. Верхушка семян оттянута, в основании находится вырез. Семенной рубчик находится в базальном вырезе, но смещен на одну из сторон семени. Средний размер семян: 11–12 мм в длину и 8–9 мм в ширину.

Замечания. Семена *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen постоянно встречаются совместно с побегами вальхиевых хвойных. Внешне эти семена очень сходны с семенами вальхиевых из верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Евразии (роды *Emporia*, *Walchia*, *Utrechtia*). Из хвойных, встречающихся в нижнепермских отложениях Приуралья, размер семяножек и семенных рубцов соответствует размеру семян и семенного рубчика *Cardiocarpus cordatus* только у женских стробилов *Walchia bardaeana* Zalessky. По всей видимости, именно этому хвойному могли принадлежать семена *Cardiocarpus cordatus*.

Распространение. Артинский ярус, кунгурский ярус, нижняя пермь; уфимский ярус, средняя пермь, Приуралье и соседние регионы.

Род *Laevigatospermum* Naugolnykh, 2008

Laevigatospermum compressum Naugolnykh, 2008

Рис. 98, D, E

Синонимика: *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh: Наугольных, 2008, с. 88–90, Табл. X, фиг. 1, рис. 1, б, в, рис. 3, в; 2014, Табл. XVIII, фиг. 3.

Голотип. ГИН № 3773(11)/364(93); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена округлых очертаний, до 9 мм в диаметре, с синусом в форме глубокой выемки в примикропилярной части семени. В предполагаемой базальной части семени его край может быть немного деформирован. Центральная, бо́льшая по размеру, часть семени соответствует нуцеллусу с интегументальными покровами. Спермодерма этой части семени ровная, практически гладкая, и лишь в верхней части семени намечаются пологие продольные морщинки. Центральная часть семени полностью окружена неширокой каймой интегументального происхождения, образующей крыло. Кайма имеет ширину около 1 мм. Крыло, в отличие от спермодермы центральной части семени, несет более отчетливые продольные складки и морщины.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Hirsutospermum* Naugolnykh, 2008

Hirsutospermum paniculatum Naugolnykh, 2008

Табл. LXXXI, 9, 10; рис. 98, В, Н

Синонимика: *Hirsutospermum paniculatum* Naugolnykh: Наугольных, 2008в, с. 91, рис. 1, а, г, рис. 2.

Голотип. ГИН № 3773(11)/271(91); Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-2), левый берег р. Сылвы в 100 м выше устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена представляют собой субцилиндрические или яйцевидные тела, постепенно переходящие в апикальном направлении в хорошо развитый хохолок, образованный длинными нитевидными выростами спермодермы. Судя по взаимному расположению выростов, спутанных и переплетенных между собой, можно предположить, что они при жизни растения были гибкими. Длина голотипа составляет 33 мм при ширине базальной части семени 2 мм. Средняя ширина хохолка голотипа — 3 мм. В базальной

части голотипа сохранилось тело удлинено-яйцевидных очертаний с округлым основанием и сильно оттянутой апикальной частью. Это тело соответствует области развития эндосперма. Тело (нуцеллус с интегументальным покровом) покрыто тонкими слабо выраженными продольными ребрами. Ширина тела составляет 1 мм при длине около 4 мм.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Род *Rugosospermum* Naugolnykh, 2008

Rugosospermum callosum Naugolnykh, 2008

Рис. 98, А

Синонимика: *Rugosospermum callosum* Naugolnykh: Наугольных, 2008в, с. 92–93, Табл. X, фиг. 1, рис. 3, г, д.

Голотип. ГИН № 4856/155; Пермский край, Суксунский район, дер. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Семена, отнесенные к этому виду, отличаются небольшими размерами, слабо оттянутой микропилярной частью семени, округлым основанием семени с небольшой базальной выемкой. Семена уплощенные, поверхность спермодермы продольно-морщинистая. В апикальной части семени морщинки переходят в характерный мелкоячеистый рельеф. По косвенным признакам (характеру и степени деформации фитолеймы) можно сделать некоторые предположения о внутреннем строении семян этого вида. На остатках семян хорошо обособлена маргинальная кайма, образованная за счет деформации мягких саркотестальных тканей, располагавшихся вокруг более плотной центральной части семени, соответствующей месту расположения нуцеллуса. В апикальной части семени переход от каймы к центральной части семени более резкий и отчетливый; в базальной части семени — более постепенный, что позволяет предположить, что в верхней части семени саркотеста примыкала к нуцеллусу менее плотно, возможно, с образованием полости.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь; Приуралье.

Глава 5

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Различным аспектам палеоэкологии пермских растений посвящено большое количество научных работ, и их всесторонний анализ выходит за пределы настоящей работы. Применительно к материалу из пермских отложений Приуралья автором были опубликованы общие соображения о строении и эволюции катениальных последовательностей пермской растительности этого региона, а также об основных типах пермских фитоориктоценозов Приуралья [Наугольных, 2007].

Общая флорогенетическая последовательность в перми Приуралья (рис. 101; см. также [Наугольных, 2007, с. 67, рис. 1]) выглядит следующим образом.

Флоры ассельского–артинского ярусов в Южном и Среднем Приуралье отличаются большим количеством ксерофитных растений, прежде всего, вальхиевых хвойных. Таксономическое разнообразие более молодой — кунгурской — флоры заметно выше. Здесь много споровых растений, в особенности хвощевидных и папоротников, большой процент принадлежит войновскиевым, пельгаспермовым и гинкгофитам (рис. 102 и 103 (пояснение к рис. 103 см. ниже)). В отдельных фациях по-прежнему много хвойных, причем помимо вальхивых присутствуют и первые примитивные вольциевые (*Archaeovoltzia meyleneana* Naug., *Uralostrobus voltzioides* Naug.).

В следующей флоре (соликамской) таксономический состав меняется очень драматическим образом. Безусловными доминантами становятся гетероспоровые плауновидные *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (рис. 104) и листостебельные мхи. Остальные группы высших растений, по всей видимости, в той или иной степени сохранились в рефугиумах и вновь вернулись в благоприятные для их произрас-

тания экотопы только в шешминское и казанское время. Далее до конца пермского периода разнообразие конкретных флор снова начало постепенно снижаться и на рубеже перми и триаса произошел резкий перелом, выразившийся в том, что на первый план вновь вышли гетероспоровые плауновидные — *Pleuromeia rossica* Neub., прямые потомки пермских *Viatcheslavia* Zalessky и *Signacularia* Zalessky. Резкое обеднение таксономического состава флор в соликамское и инд-оленёкское время демонстрирует динамику и количественные характеристики, совпадающие с симптоматикой экосистемных кризисов, установленных на основе изучения динамики развития сообществ насекомых и наземных тетрапод в условиях экосистемных кризисов ([Жерихин, 1987; Каландадзе, Раутиан, 1993]; подробнее см.: [Наугольных, 2007, с. 66–74]).

Важным аспектом палеоэкологических исследований является установление прижизненных взаимоотношений между различными компонентами палеоэкосистем. Применительно к высшим растениям на первый план выходят их взаимоотношения с членистоногими, в особенности, с насекомыми, для многих из которых растения служат и трофической базой, и местом обитания, и даже субстратом для репродуктивных функций.

В пермских отложениях Приуралья довольно часто встречаются краевые погрызы листовых пластинок насекомыми или диплоподами (Табл. XXVI, фиг. 3, 3а), а также яйцекладки (Табл. LXXXII, фиг. 1–6), оставленные, по всей видимости, стрекозами [Василенко, Наугольных, 2011].

Аномально крупные яйцекладки на большом побеге хвощевидного *Paracalamites* sp. были обнаружены автором в верхнеартинских отложе-

ниях местонахождения Урма-2 (Табл. LXXXIII, фиг. 5–8). Ископаемые остатки меганевриды встречаются в кунгурских и уфимских отложениях Приуралья (Табл. LXXXIII, фиг. 1–4). На

основе этих находок была предложена реконструкция стрекозы-меганевриды *Arctotyrus* sp., откладывающей яйца на побеге паракаламита (рис. 105).

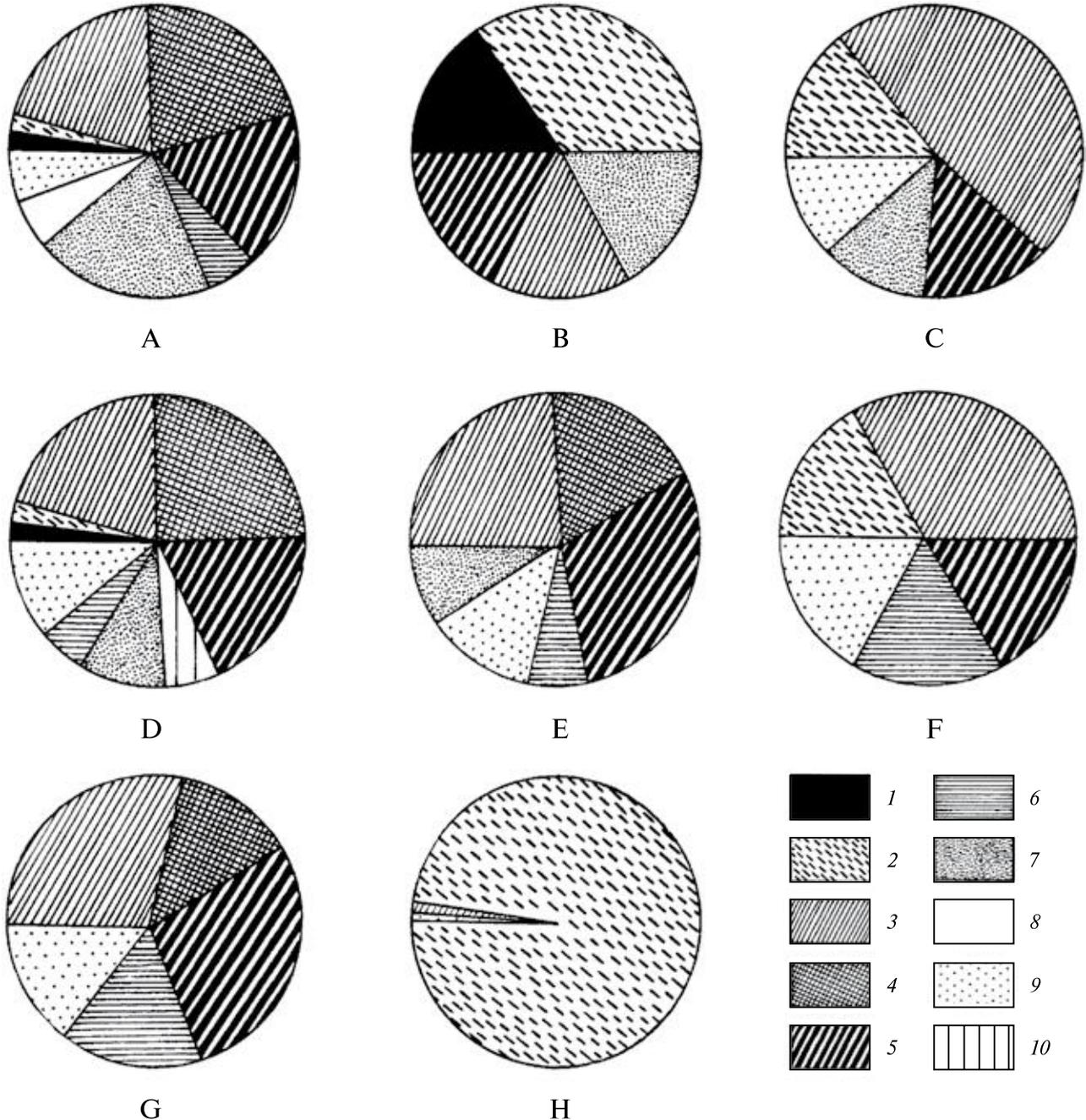


Рис. 101. Круговые диаграммы. Количественное участие видов по группам в таксономическом разнообразии флор

А — кунгурская флора Приуралья; В — соликамская флора Приуралья; С — шешминская флора Приуралья; D — казанская флора Поволжья; E — казанская флора медистых песчаников Южного Приуралья; F — чижевская флора (Котельнич); G — вязниковская флора (Соковка); H — ветлужская флора (Тихвинское).

1 — мхи; 2 — плауновидные; 3 — членистостебельные; 4 — папоротники; 5 — птеридоспермы; 6 — гинкговые; 7 — войновские; 8 — дикранофилловые; 9 — хвойные; 10 — цикадофиты

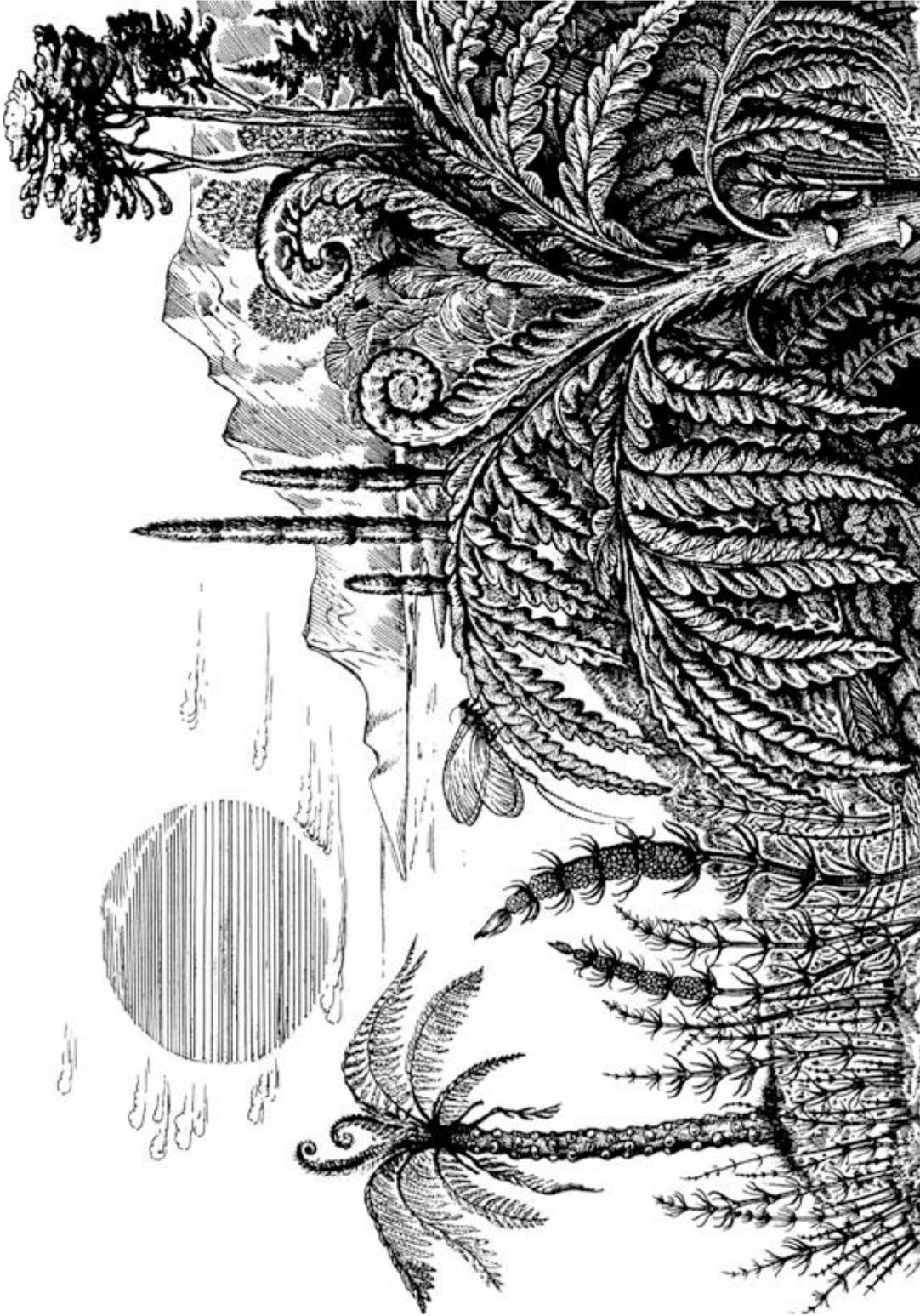


Рис. 102. Реконструкция раннепермской растительности Среднего и Южного Приуралья, кунгурский век

Слева, на переднем плане — заросли хвощевидных *Equisetostachys retemensis* (Zalassky) Naugoljukh с характерными многоярусными спороносными спороношениями, относящихся к семейству (Tschetnoviaceae); за ними — древовидный мараттиевый папоротник; справа, на переднем плане — пельтаспермовый птеридостерм *Peltoscallipteris retensoria* (Zalassky) Naugoljukh с крупными перистыми листьями и свернутыми в спираль молодыми вайями; за ним слева — колоннообразные побеги изогнутых плауновидных, справа — войновскиевые (высокие деревья), и менее рослые, но кряжистые представители вальхидевых хвойных. На листе пельтаспермового сидит поденка *Mishodotes sharovi* O. Tschetnova, а в тени под листьями прячется таракан *Kunguroblattina microdictya* Becker-Migdisova et Vishniakova

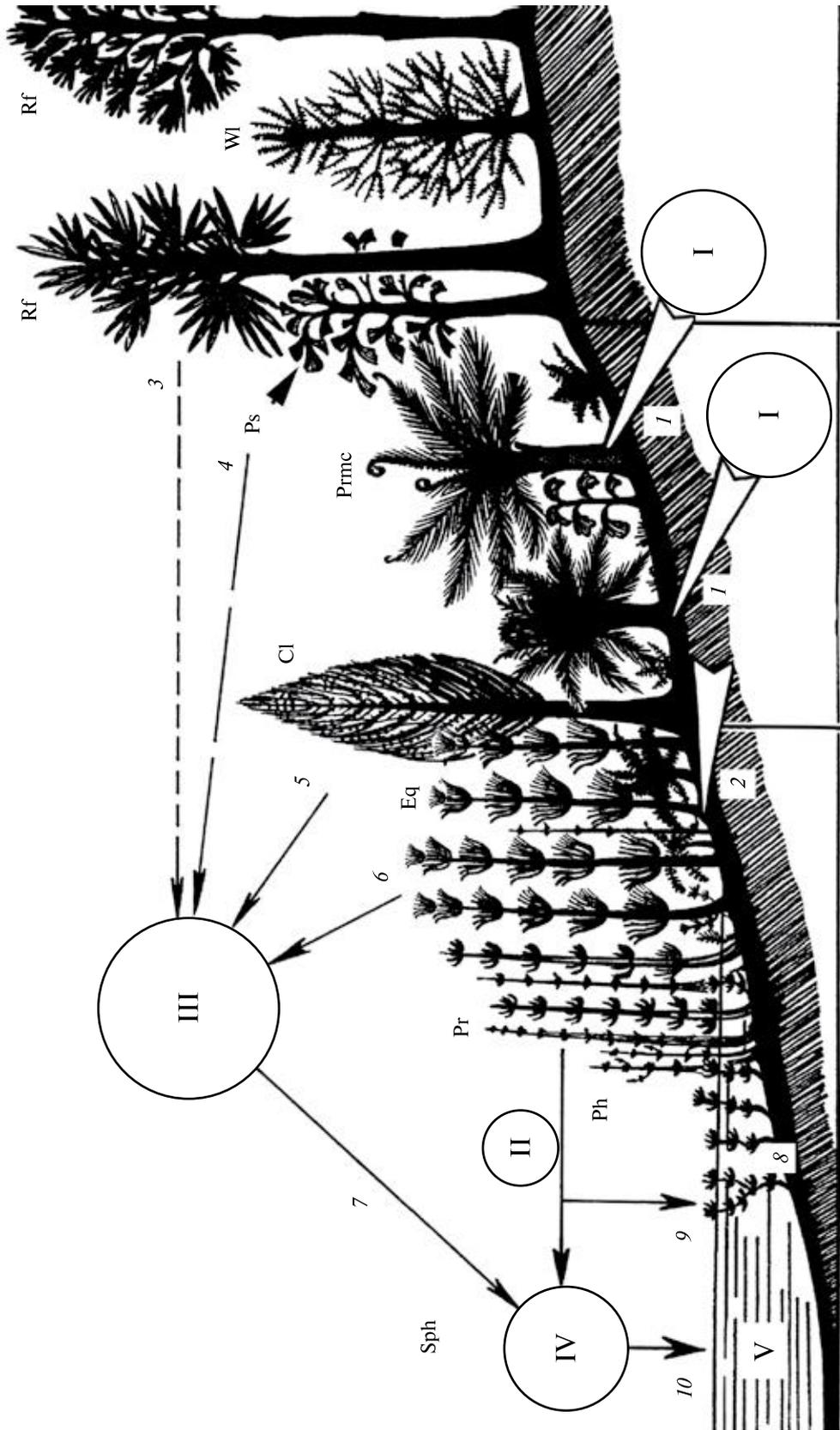


Рис. 103. Катена раннепермской растительности (кунгурский век) Среднего и Южного Приуралья
Пояснения и подробные комментарии см. в тексте

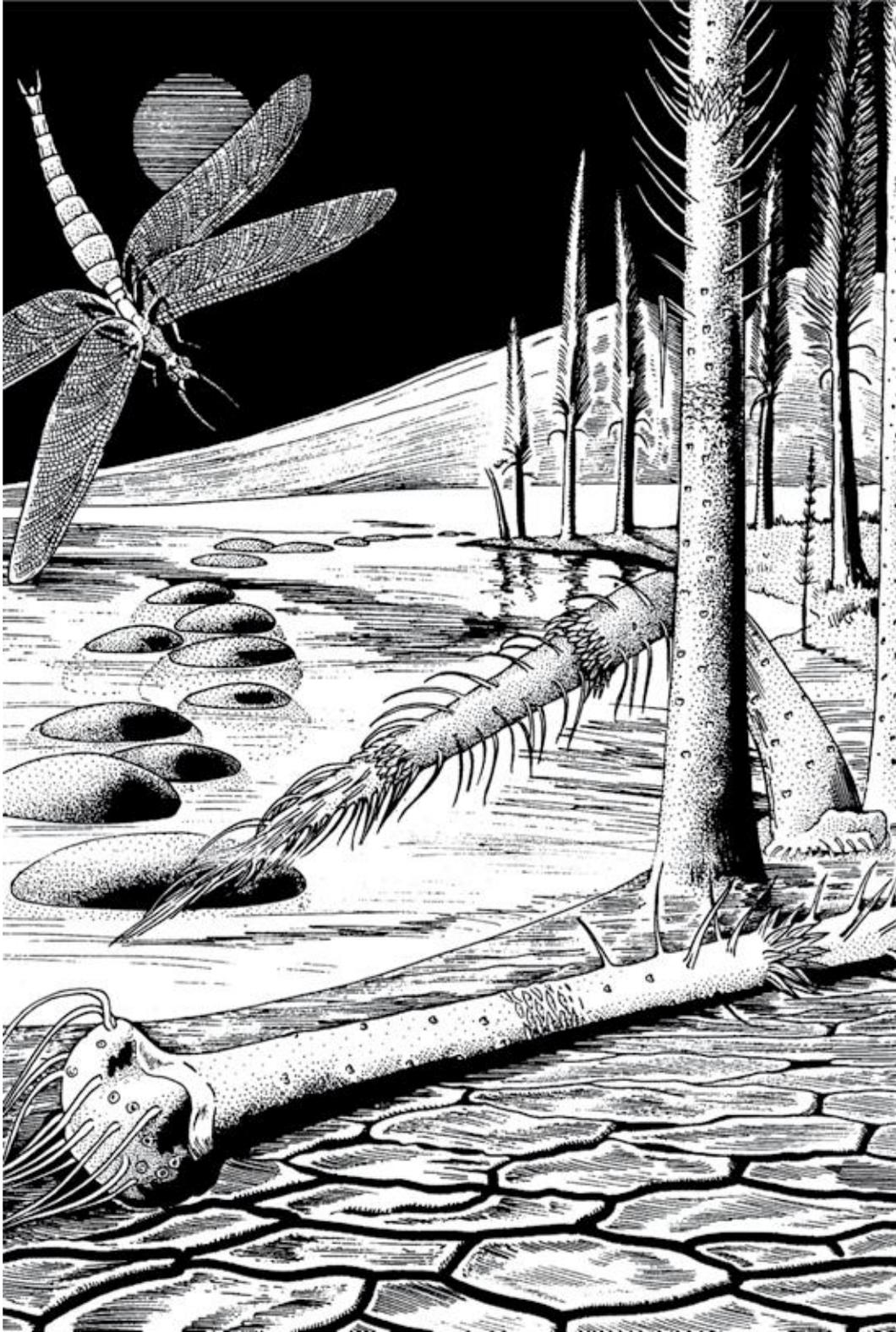


Рис. 104. Реконструкция среднепермской растительности Среднего Приуралья, уфимский век

На переднем плане и справа — древовидные гетроспоровые плауновидные *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; обратите внимание на циклическое расположение укороченных спорофиллов на побегах. Среди стволов вячеславий виден небольшой побег хвощевидного из семейства черновиевых (*Tchernoviaceae*). Слева в мелководной лагуне — крупные полусферические строматолиты до 1 м в диаметре. Слева сверху над лагуной — гигантская стрекоза-меганеврида *Arctotypus* sp.

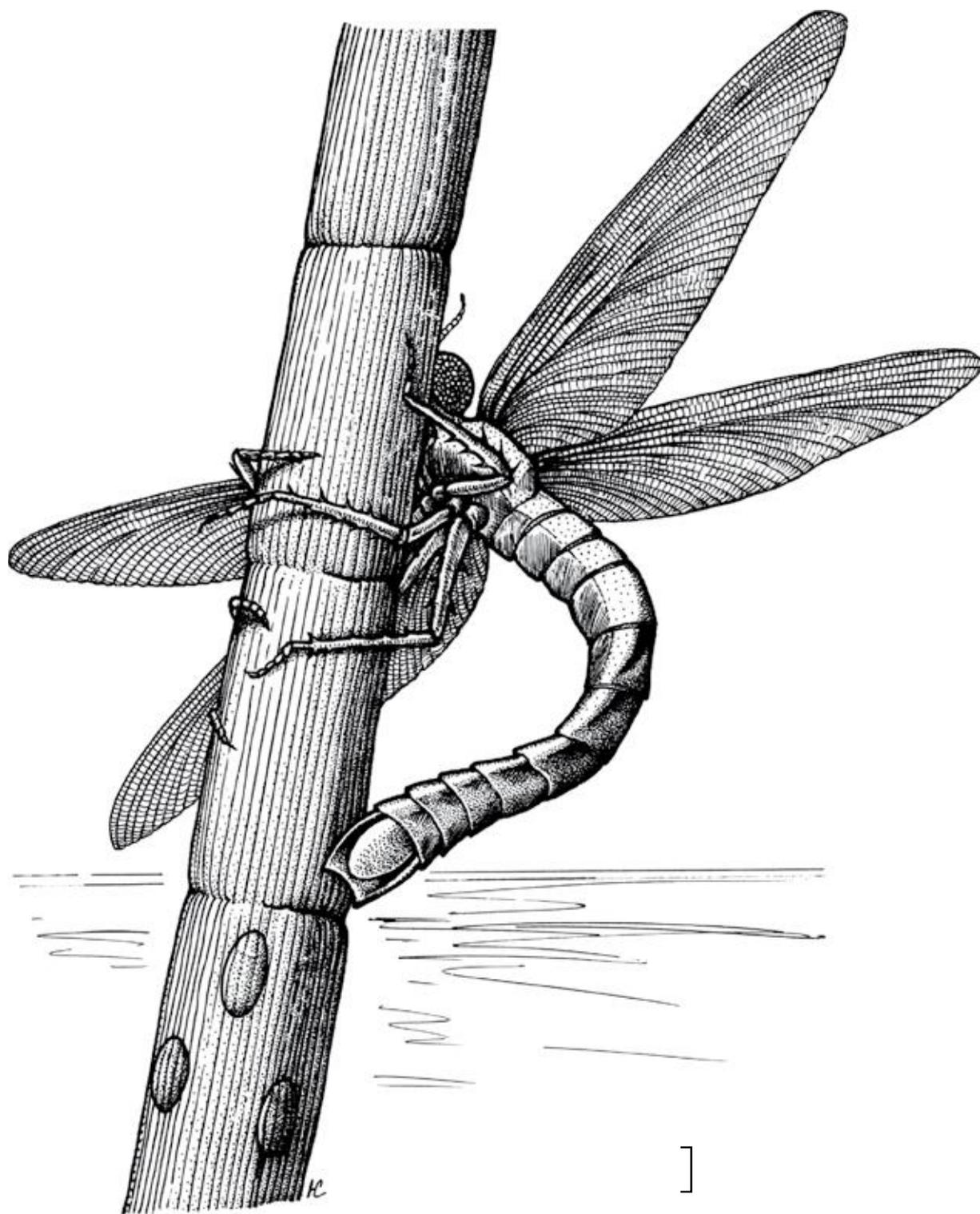


Рис. 105. Гигантская стрекоза-меганеврида *Arctotypus sylvaensis* Martynov формирует яйцекладки на побеге крупного хвощевидного *Paracalamites* sp., по образцу из местонахождения Урма-2
Реконструкция. Нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт. Длина масштабной линейки — 1 см

В отношении тафономической принадлежности исходных ориктоценозов было установлено, что аллохтонные фитоориктоценозы с доминированием остатков хвойных семейства *Walchiaceae* приурочены к терригенному флишу гжельского, ассельского и сакмарского возраста. Изредка сходные фитоориктоценозы встречаются в артинских отложениях (группа разрезов у пос. Поташка; Артинский район Свердловской области), образовавшихся в относительно глубоководных условиях осевой части Предуралья Краевого прогиба и на его восточном склоне. Автохтонные фитоориктоценозы с доминированием хвощевидных *Paracalamites* приурочены к фации «табачных» песчаников артинского и кунгурского ярусов, имеющих аллювиальное происхождение.

Гипавтохтонные полидоминантные фитоориктоценозы кунгурского возраста с доминированием хвощевидных, пельтаспермовых (*Permocalipteris*), хвойных и войновские характерны для озерных и лагунных фаций. Фитоориктоценозы кунгурского и уфимского ярусов с доминированием гипавтохтонных остатков хвощевидных образовались в прибрежно-морских условиях (на литорали и в маршевых обстановках). Соликамские фитоориктоценозы с доминированием плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky имеют полифациальную природу и встречаются в аллювиальных, озерных и лагунных отложениях. Аналитическим путем гетерогенные компоненты исходных палеофитоценозов были вычленены из состава ориктоценозов и на их основе были предложены реконструкции катениальных последовательностей пермской растительности Приуралья [Наугольных, 2007, с. 53–67, рис. 19].

Объяснение тафономической схемы (см. рис. 103)

Тафономические условия образования местонахождения Чекарда-1.

Римскими цифрами обозначены основные агенты дисперсии и перемещения органических (преимущественно, растительных) остатков:

I — перемещение отмерших органов растений, произраставших на удалении от формирующегося танатоценоза (как крупномерных растительных остатков, так остатков детритовой размерности) вниз по склону под действием гра-

витаии и текучих вод при выпадении осадков, а также водами рек и ручьев;

II — перенос листьев и частей побегов растений, произраставших в непосредственной близости от формирующегося танатоценоза;

III — перенос ветром отмерших органов (преимущественно, некрупных листьев, их фрагментов, а также семян, снабженных крылаткой) растений, произраставших как в отдалении, так и в непосредственной близости от формирующегося танатоценоза;

IV — смешение растительных остатков, перемещенных как по воздуху, так и под действием временных и постоянных водотоков и гравитации вблизи формирующегося танатоценоза с последующим образованием фитоценотически гетерогенного комплекса;

V — окончательное формирование танатоценоза: растительные остатки погружаются на дно мелководной лагуны с ненормальной соленостью и низкой гидродинамикой; по мере накопления тонкозернистого глинисто-карбонатного осадка танатоценоз преобразуется в тафоценоз.

Латинскими буквами обозначены растения, принадлежавшие различным исходным растительным сообществам (палеофитоценозам), обр-азовывавшим единую катениальную систему:

Sph — *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh;

Ph — *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh;

Pr — *Paracalamites* spp., *Paracalamitina* sp.;

Eq — *Equisetina magnivaginata* Zalessky;

Cl — *Calamites gigas* Brongniart;

Prmc — различные птеридоспермы s.l., преимущественно, пельтаспермовые, с доминирующим *Permocalipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh;

Sp — *Sphenopteris* sp.;

Ps — *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper;

Rf — *Rufloia* spp.;

Wl — хвойные семейства *Walchiaceae*.

Арабскими цифрами обозначены источники растительных остатков и пути их перемещения в ходе образования танатоценоза:

1 — естественный листовой опад, а также ветви и репродуктивные органы растений, принадлежавших мезоксерофильному (рипарийно-субплакорному) палеофитоценозу;

2 — естественный листовой опад, а также ветви и репродуктивные органы растений, принадлежавших гигро-гидрофильному (околоводному) палеофитоценозу;

3 — листья и семена, реже — ветви и репродуктивные органы, принадлежавшие преимущественно анемохорным растениям верхнего (дистального) звена катены;

4 — листья, ветви, реже — репродуктивные органы, принадлежавшие преимущественно барохорным растениям верхнего сегмента среднего звена катены;

5 — преимущественно облиственные побеги, иногда — фертильные побеги, реже фрагменты коры и отдельные репродуктивные органы, принадлежавшие растениям нижнего сегмента среднего звена катены;

6 — побеги и другие органы растений, принадлежавших нижнему звену катены;

7 — перенос ветром всего комплекса растительных остатков непосредственно в значимую окрестность (1–10 км²) формирующегося танатоценоза;

8 — побеги членистостебельных, произраставших непосредственно в области (значимой окрестности) формирующегося танатоценоза;

9 — фрагменты побегов членистостебельных из нижнего звена катены, испытавшие незначительное перемещение;

10 — перемещение растительных остатков, сопровождавшееся их слабой сортировкой под действием волн перед погружением остатков на дно водоема.

Характеристика пермских палинокомплексов Приуралья в сравнительном аспекте

В ходе определения таксономической принадлежности палиноморф автор ориентировался на распределение их по родовым категориям с максимально точной и непротиворечивой морфологической характеристикой. Те роды, которые обладают спорной или дефектной типификацией или морфологический статус которых не является общепринятым, рассматривались в качестве младших синонимов (по [Balme, 1995; Ошуркова, 2003]).

В состав комплекса местонахождения Крутая Катушка-2 (слой 3) входят споры, распределенные по родам *Effusina*, *Calamospora*, *Apiculatisporis*, *Osmundacidites*, *Punctatisporites*. Среди пыльцы встречены представители родов *Cycadopites*, *Cordaitina*, *Protohaploxypinus*, *Vittatina*, *Falcisporites*, *Pityesporites*, *Piceapollenites*, *Cladaitina*, *Potonieisporites*, *Junetella*, а также отдельные пыльцевые

зерна-акцессории, представленные единичными экземплярами. Доминирует в палинокомплексе ребристая пыльца родов *Protohaploxypinus* и *Vittatina*. Количественные соотношения между наиболее часто встречаемыми родами палиноморф из разреза Крутая Катушка-2 показаны на рис. 106, слева вверху. Вместе с палиноморфами в мацерате часто встречаются небольшие фрагменты кутикулы и трахеиды.

В отношении таксономической принадлежности дисперсных спор из отложений кунгурского яруса Среднего Приуралья остается еще очень много вопросов, но некоторые предварительные выводы о систематическом положении отдельных родов вполне можно сделать.

Кунгурские *Calamospora* из Приуралья, скорее всего, принадлежали каламостахиевым видам *Calamites gigas* Brongniart [Наугольных, 2005б]. Споры, близкие по морфологии к родам *Cyclogranisporites* и *Apiculatisporis*, были обнаружены в спорангиях *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh [Naugolnykh, 2013b]. Споры *Osmundacidites* принадлежали осмундовым папоротникам, побеги которых (род *Thamnopteris*) изредка встречаются в артинских и кунгурских отложениях Приуралья, но спороносные листья еще не описаны. Первые достоверные осмундовые, представленные фертильными листьями со спорами *Osmundacidites*, сохранившимися *in situ*, появляются в Приуралье, начиная с уфимского яруса [Naugolnykh, 2002a], однако очевидно, что папоротники этой группы произрастали в Приуралье и в раннепермскую эпоху.

Ребристая пыльца родов *Vittatina* (Табл. LXXXVI, фиг. 1–8; LXXXVII, фиг. 1–2; XCI, фиг. 4, 8, 10) и *Protohaploxypinus* (Табл. LXXXVII, фиг. 3–6; LXXXIX, 6, 7; XC, 5, 6, 8) принадлежала пельтаспермовым [Мейен, 1987, 1992]. Пыльца *Vittatina* встречается прилипшей к кутикулам листьев кунгурских каллиптерид *Permocallipteris retensorium* (Zalessky) Naugolnykh ([Наугольных, 1998, Табл. XIV, фиг. 2–4]).

Монокольпчатая пыльца *Cycadopites* (см. [Наугольных, 1998, Табл. XX, фиг. 3]), внешне очень сходная с пылью современного *Ginkgo biloba* L. и нередко ассоциативно связанная с листьями *Psygmyphyllum* и *Kerpiya*, скорее всего, принадлежала прегинкгофитам и гинкгофитам.

Пыльца *Junetella* (Табл. LXXXV, фиг. 2) была выделена из микростробилов вальхиевых хвойных *Kungurodendron sharovii* S.Meyen [Мейен, 1986; Meyen, 1997]. Вальхиевым хвойным также принадлежала пыльца родов *Potonieisporites* и *Florinites*.

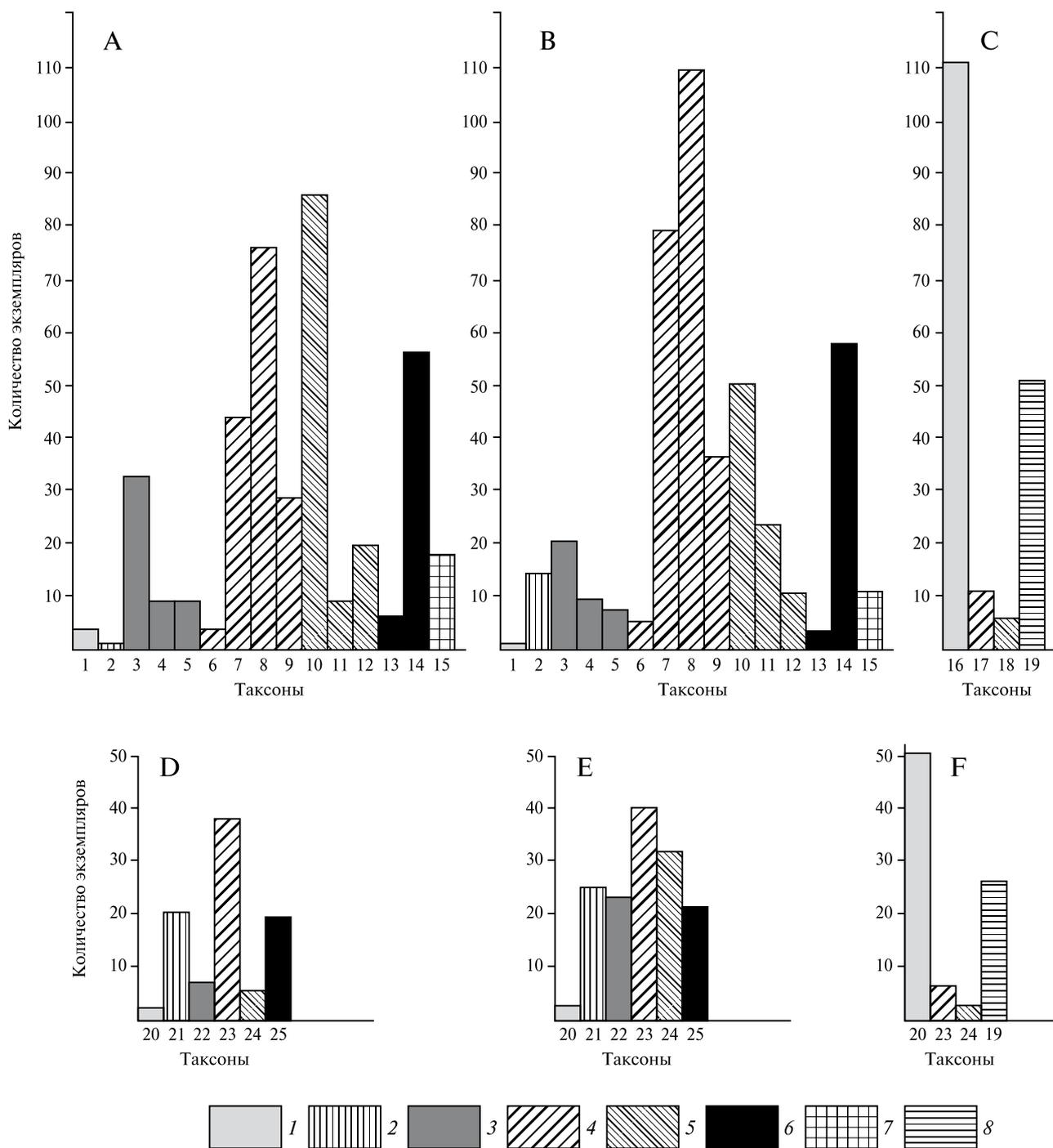


Рис. 106. Количественные взаимоотношения между палиноморфами (А–С) и макроостатками (D–F) высших растений в местонахождениях (слева направо): А, D — Крутая Катужка-2, В, Е — Чекарда-1 (слой 10) и С, F — Полазна

Таксоны: 1 — *Effusina*, 2 — *Calamospora*, 3 — *Apiculatisporis*, 4 — *Osmundacidites*, 5 — *Punctatisporites*, 6 — *Cycadopites*, 7 — *Protohaploxylinus*, 8 — *Vittatina*, 9 — *Falcisporites*, 10 — *Pityesporites*, 11 — *Cordaitina*, 12 — *Cladaitina*, 13 — *Potonieisporites*, 14 — *Junetella*, 15 — *Incertae sedis*, 16 — *Densoisporites*, 17 — *Vittatina*, 18 — *Cladaitina*, 19 — *Musci*, 20 — *Lycopodiophyta*, 21 — *Lycopodiophyta*, 22 — *Polypodiophyta*, 23 — *Pteridospermophyta*, *Ginkgophyta*, 24 — *Vojnovskyopsida*, 25 — *Pinopsida*.

1 — *Lycopodiophyta*; 2 — *Equisetophyta*; 3 — *Polypodiophyta*; 4 — *Pteridospermophyta*, *Ginkgophyta*; 5 — *Vojnovskyopsida*; 6 — *Pinopsida*; 7 — *Incertae Sedis*; 8 — *Bryophyta*

Двумешковые пыльцевые зерна *Pityosporites* / *Piceapollenites*, часто встречающиеся в палинокомплексе (Табл. ХС, фиг. 1–4), были обнаружены в микропиле и пыльцевой камере семян женских репродуктивных органов *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh ([Наугольных, 2001, рис. 2, в; Табл. Х, фиг. 6, 7]), поэтому есть все основания полагать, что, по меньшей мере, часть пыльцевых зерен, относящихся к этим родам, принадлежала голосеменным порядка *Vojnovskyales*. Войновскиевым принадлежала и пыльца рода *Cladaitina* (Табл. LXXXV, фиг. 1, 5 [Maheshwari, Meyen, 1975]).

Автором был проведен сравнительный анализ макрофлористических и палинологических комплексов по трем местонахождениям пермского возраста, располагающимся в Среднем Приуралье. В анализ были вовлечены данные по местонахождениям Крутая Катушка-2 (данные о привязке и возрасте см. выше), Чекарда-1 (Суксунский район Пермского края, левый берег р. Сылвы непосредственно ниже по течению от устья р. Чекарды; кошелевская свита, иренский горизонт кунгурского яруса) и Полазна (Пермский край, железнодорожная выемка у станции Полазна железной дороги Пермь–Углеральская; соликамская свита, соликамский горизонт уфимского яруса).

Из местонахождения Крутая Катушка-2 было подсчитано 404 зерна (споры и пыльца), из местонахождения Чекарда-1 — 443 зерна, из местонахождения Полазна — 175 зерен. На основе полученных данных были составлены комплексные гистограммы, отражающие количе-

ственные соотношения палиномор, распределенных по родам, а также по отделам высших растений (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pteridospermophyta* (= *Lyginopteridophyta* s.l., *Pteridospermae*), *Ginkgophyta* (в данной работе отделы *Pteridospermophyta* и *Ginkgophyta* рассматривались вместе, поскольку монокольчатая пыльца некоторых птеридоспермов и гинкговых морфологически близка), *Pinophyta* (классы *Vojnovskyopsida* и *Pinopsida* рассматривались отдельно).

Полученные гистограммы были сопоставлены с гистограммами количественного распределения макроостатков высших растений из этих же местонахождений. В ходе анализа было установлено, что относительное количественное участие палиноморф и макроостатков в фитоориктоценозах обладает существенным сходством. Однако данные по местонахождению Крутая Катушка-2 показали диспропорцию между количеством предполагаемой пыльцы войновскиевых, составляющей в палиноспектре значительную долю, и относительно небольшим числом макроостатков войновскиевых на фоне более многочисленных хвощевидных и пельтаспермовых. Сходная диспропорция выявлена для местонахождения Чекарда-1 между количеством макроостатков вальхиевых хвойных и их пыльцы. Возможно, эти наблюдения косвенным образом подтверждают вывод автора о том, что раннепермские кониферофиты и войновскиевые произрастали на относительно возвышенных участках ландшафта, в удалении от формировавшихся танатоценозов [Наугольных, 2007].

**ТАБЛИЦЫ I–XCIV
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ**

Таблица I

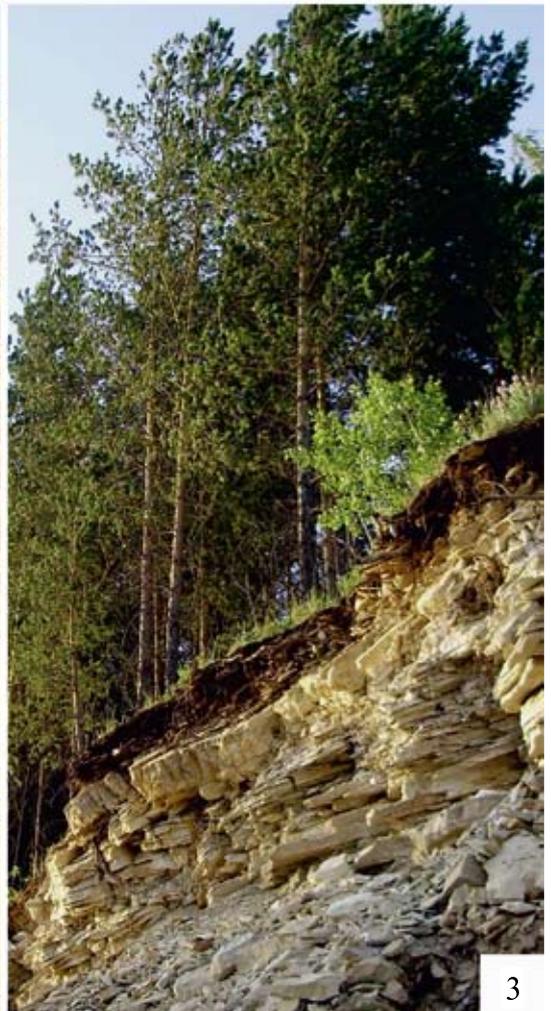


Таблица II

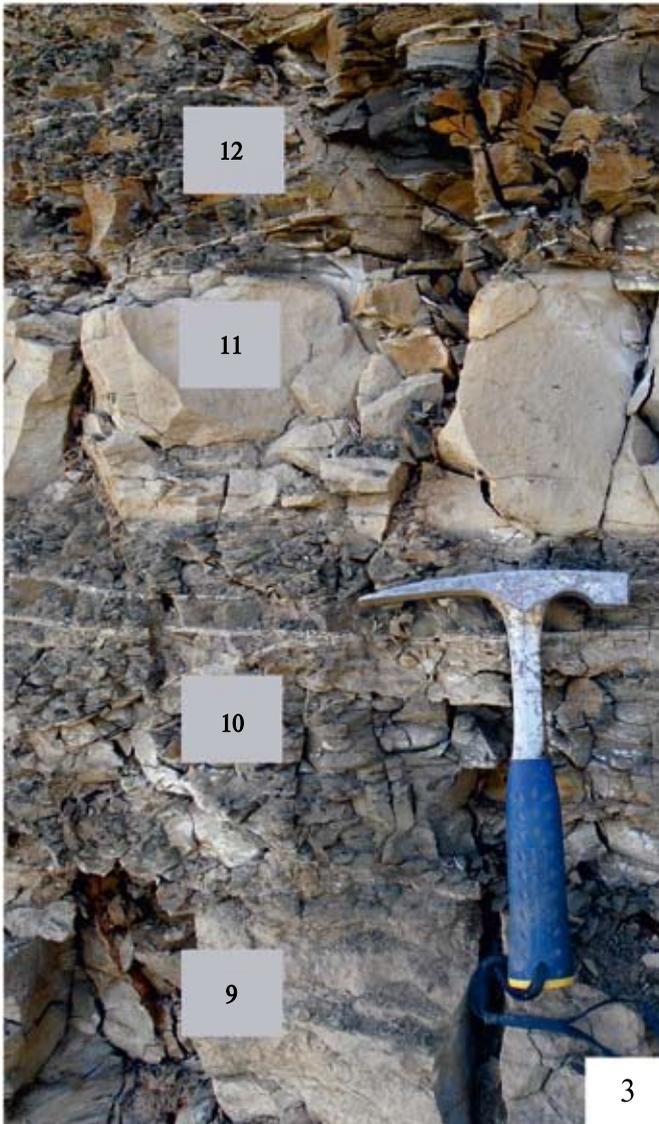


Таблица III

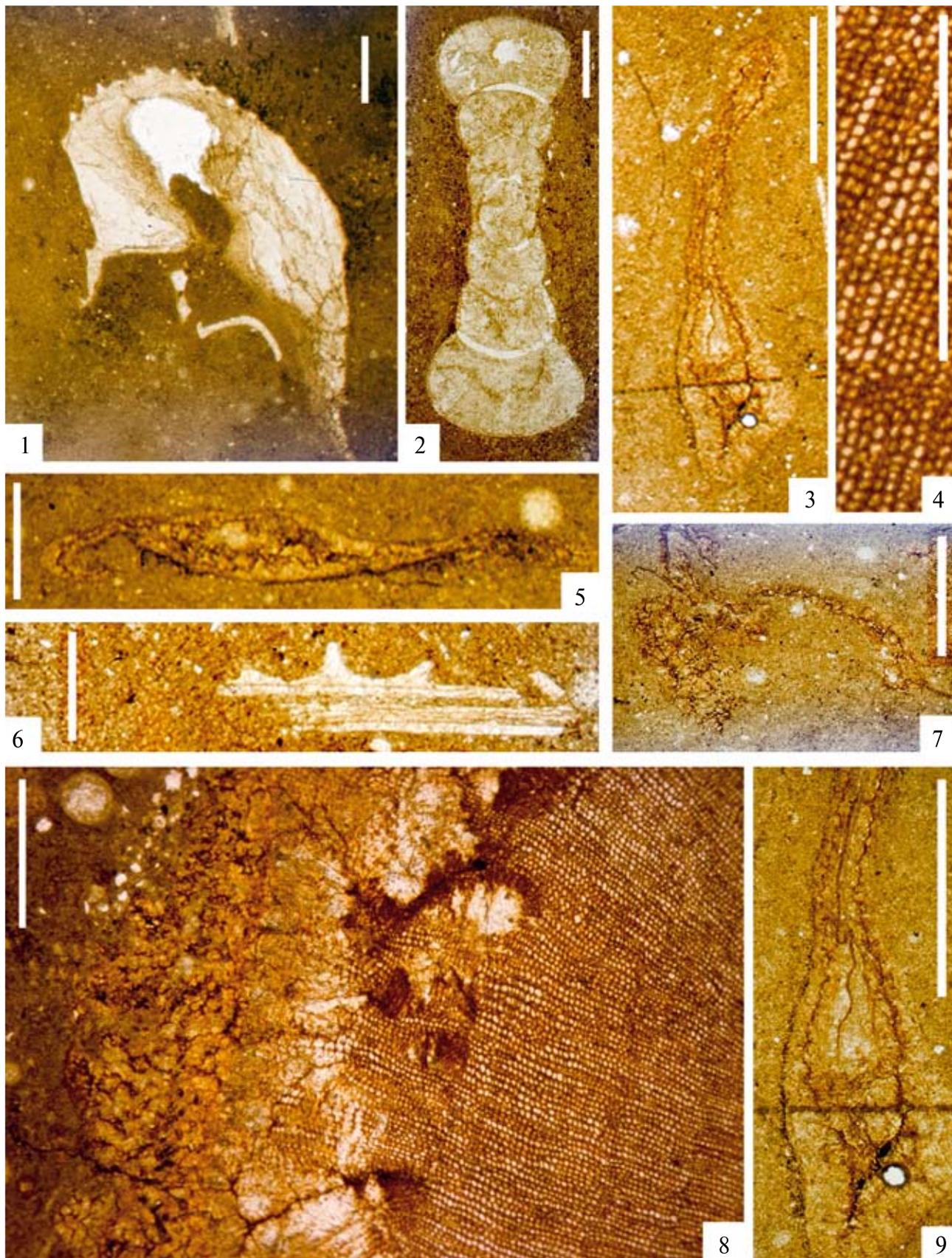


Таблица IV



М.Д. Залесский (1877–1946)



С.В. Мейен (1935–1987)



Н.П. Герасимов (1898–1952)



П.А. Софроницкий (1910–1997)

Таблица V

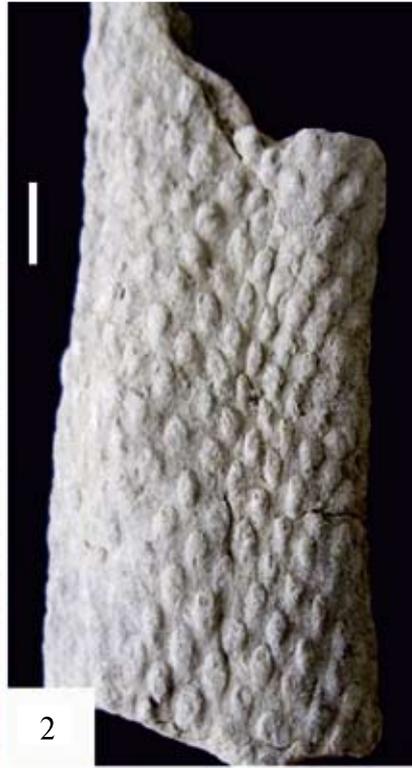


Таблица VI

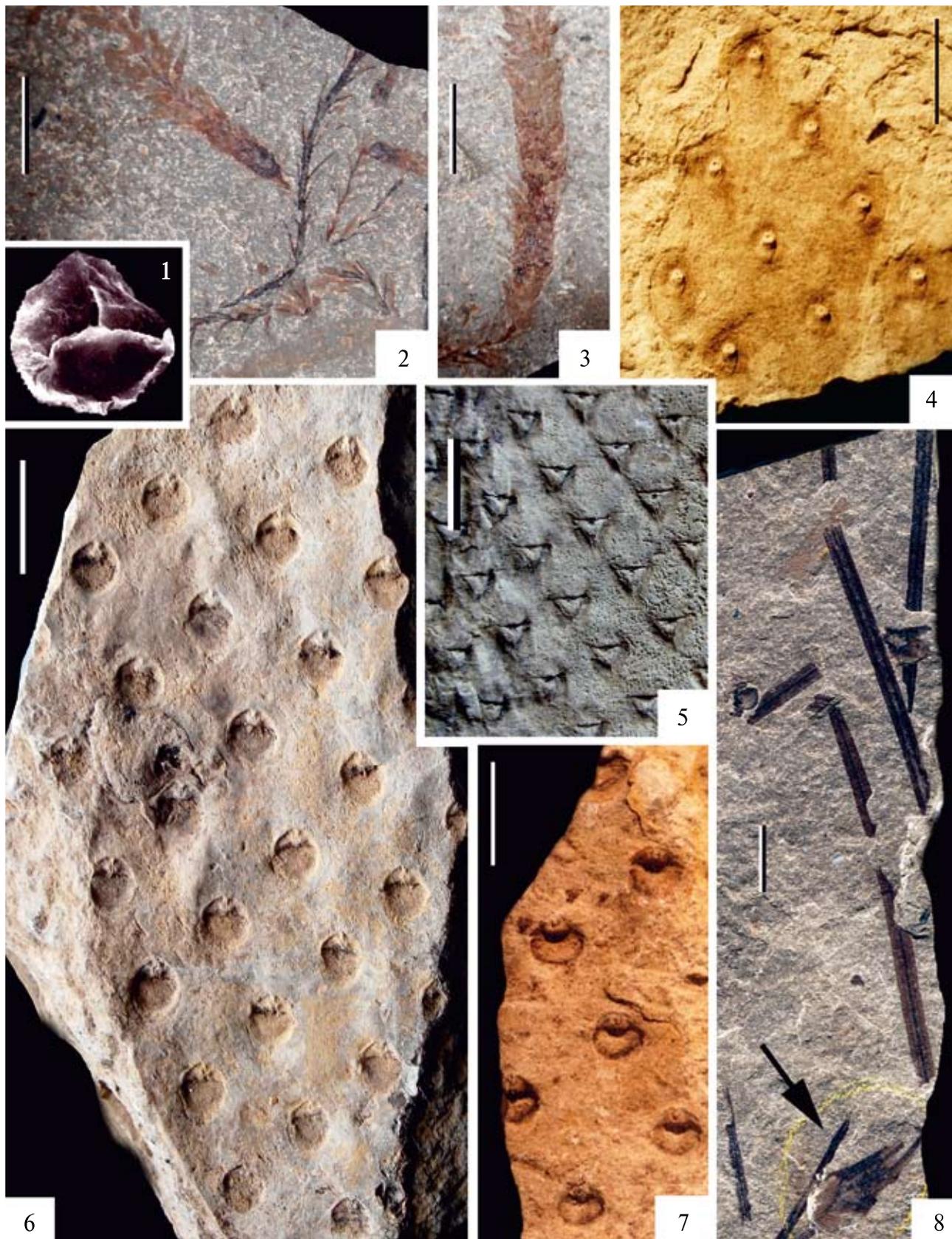


Таблица VII



Таблица VIII

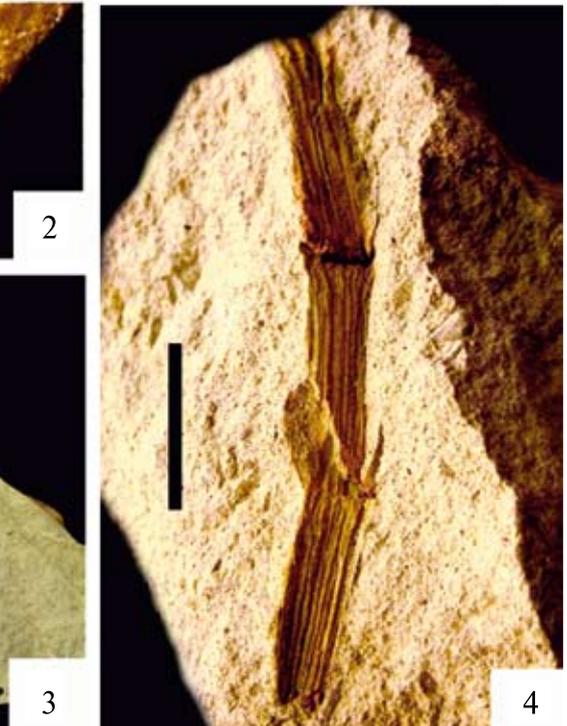


Таблица IX

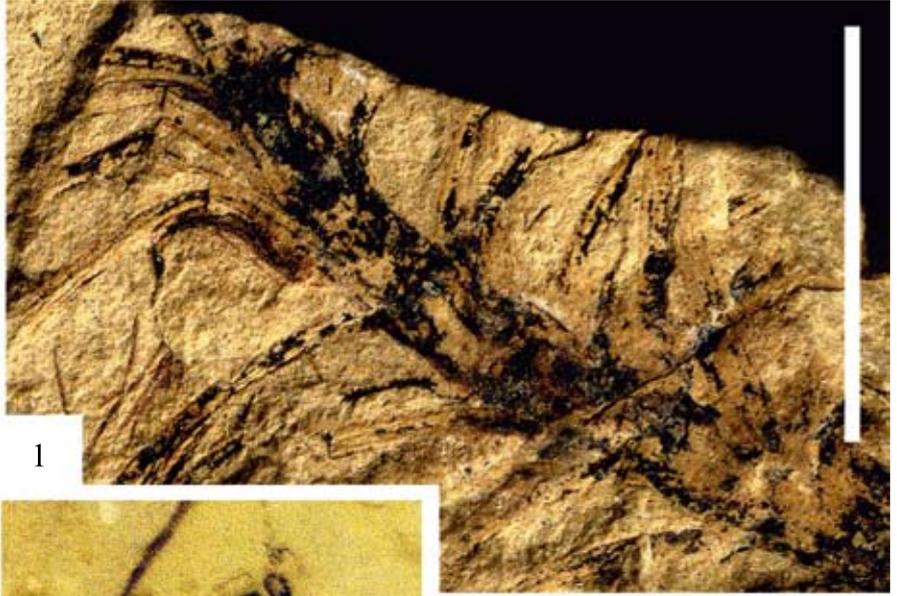


Таблица X

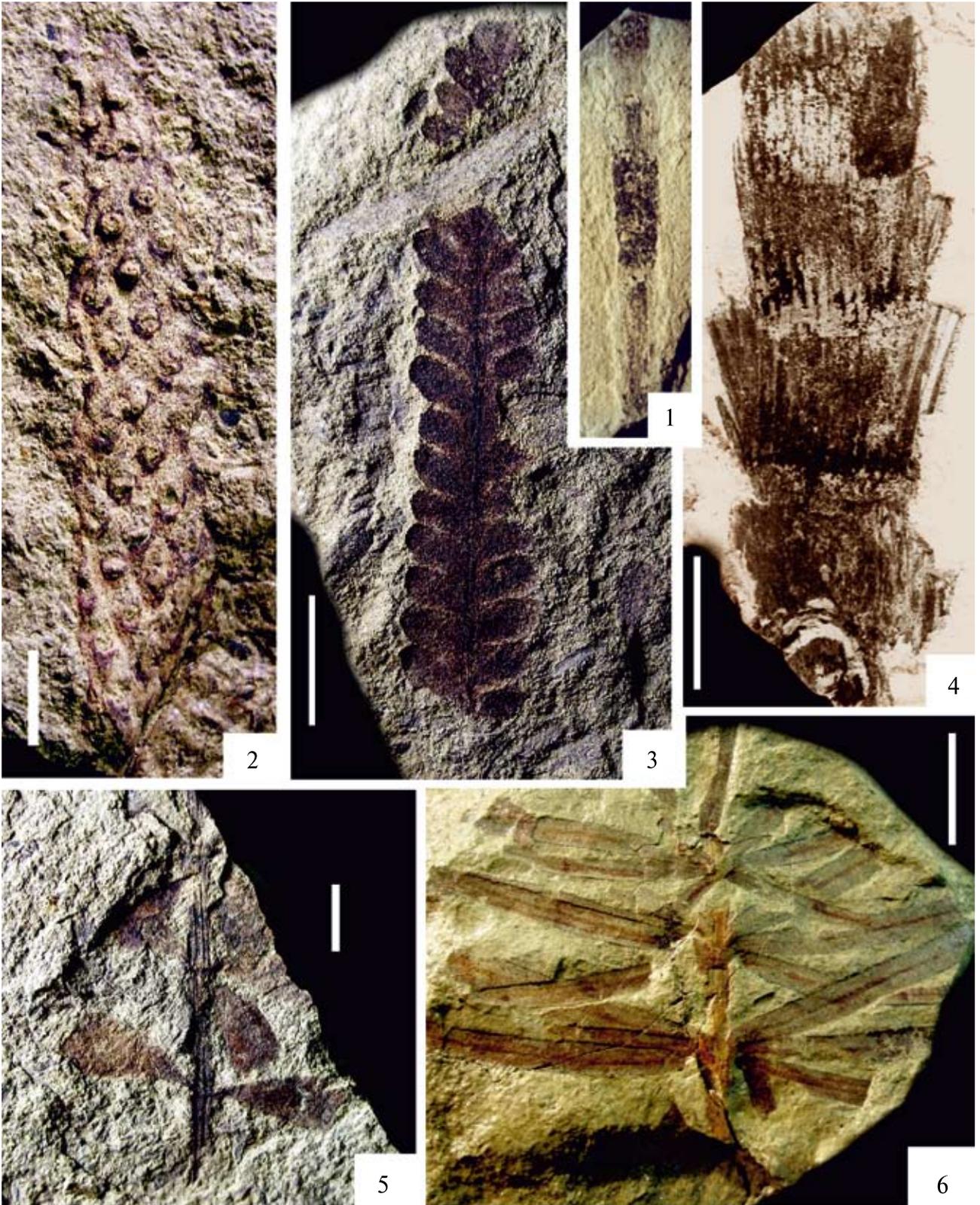


Таблица XI

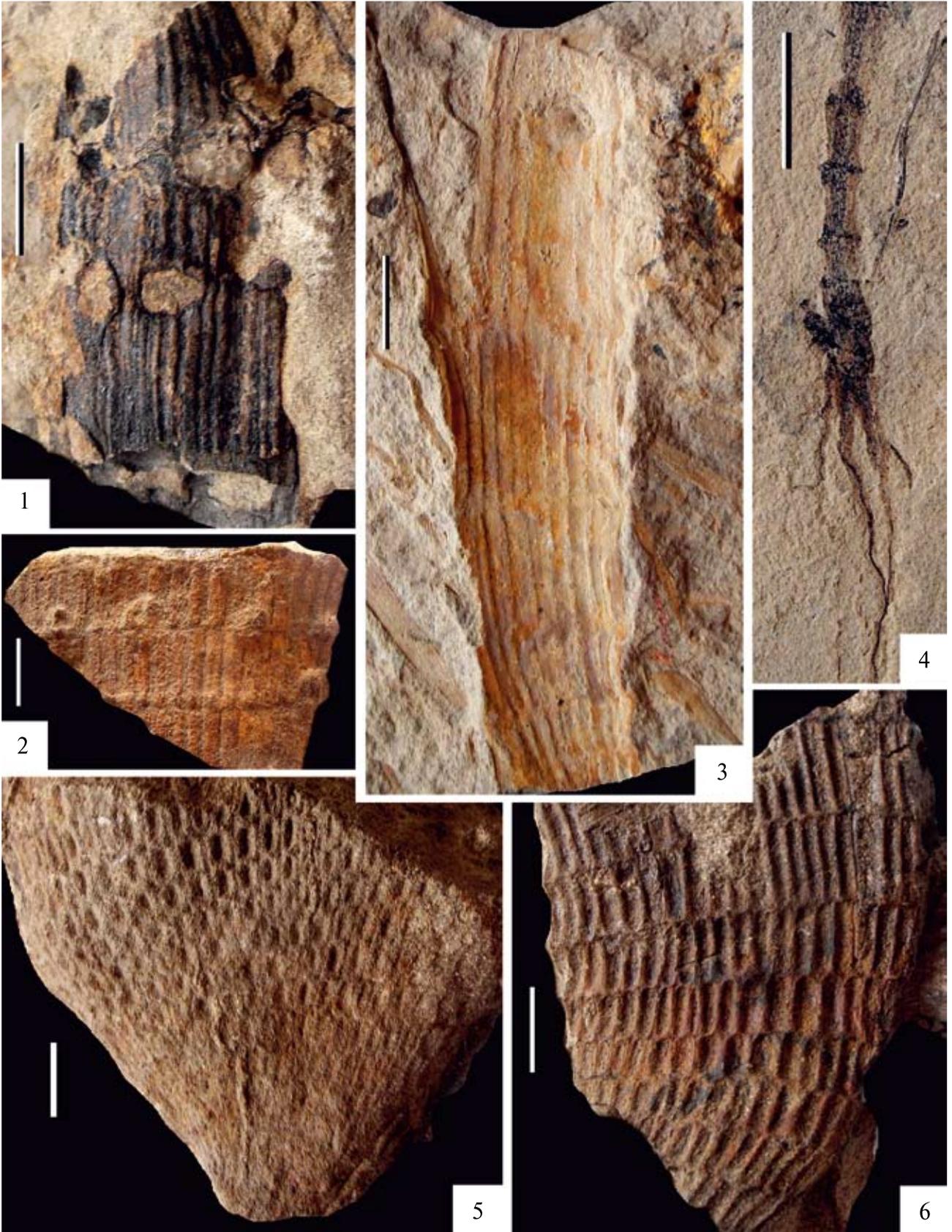


Таблица XII



Таблица XIII



Таблица XIV

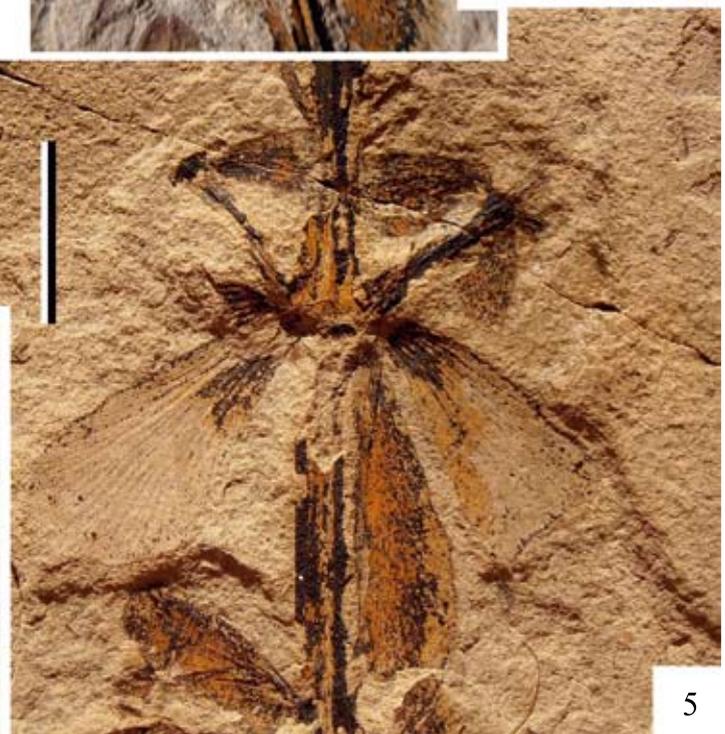
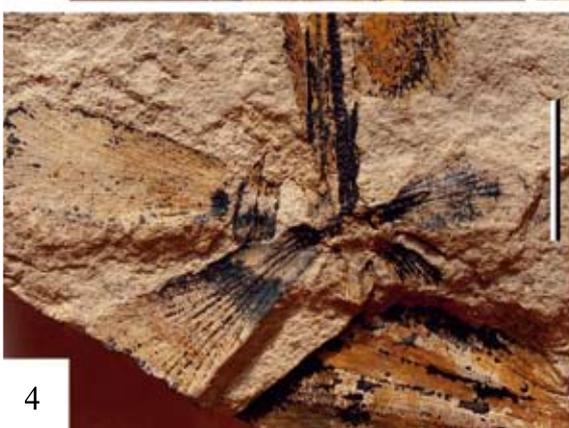
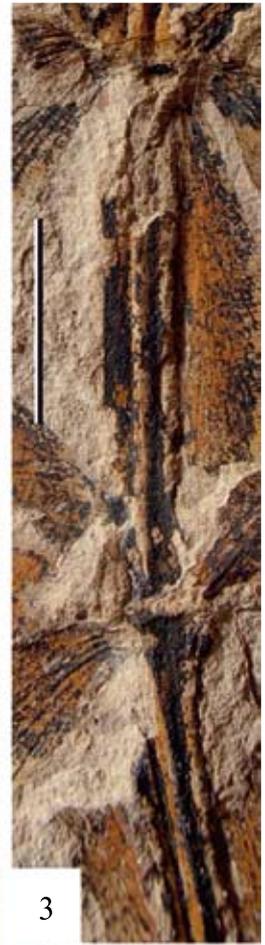


Таблица XV

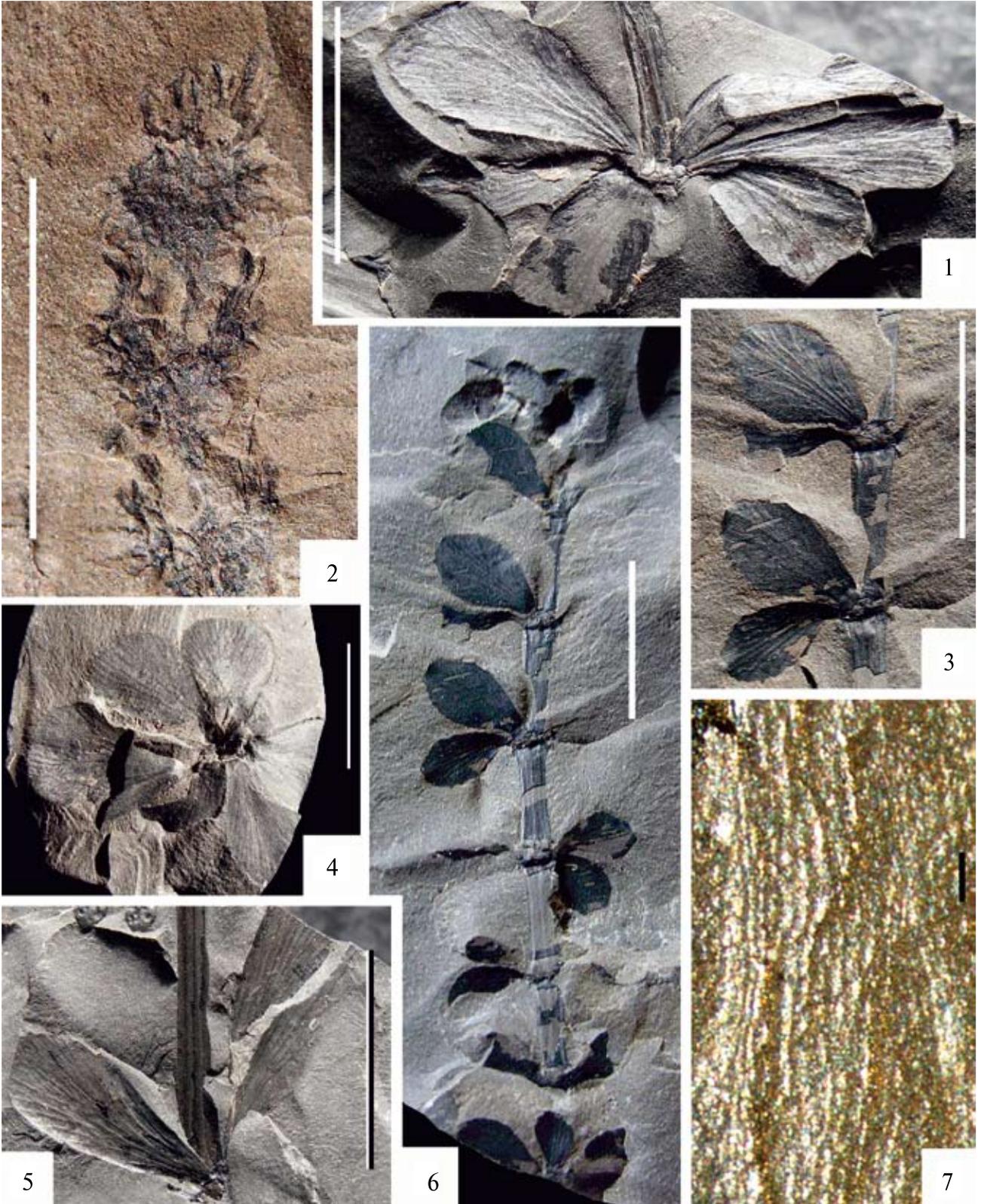


Таблица XVI

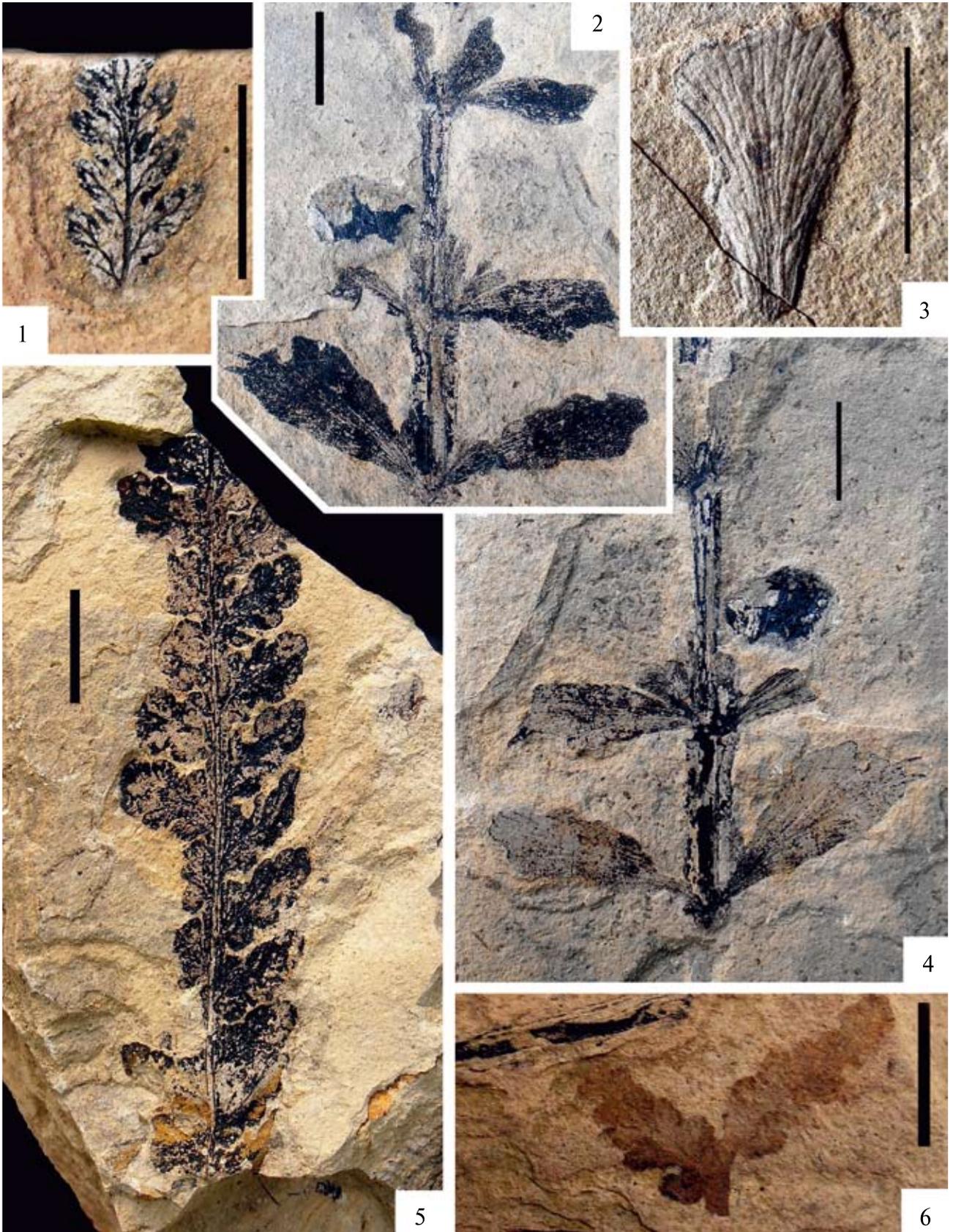


Таблица XVII

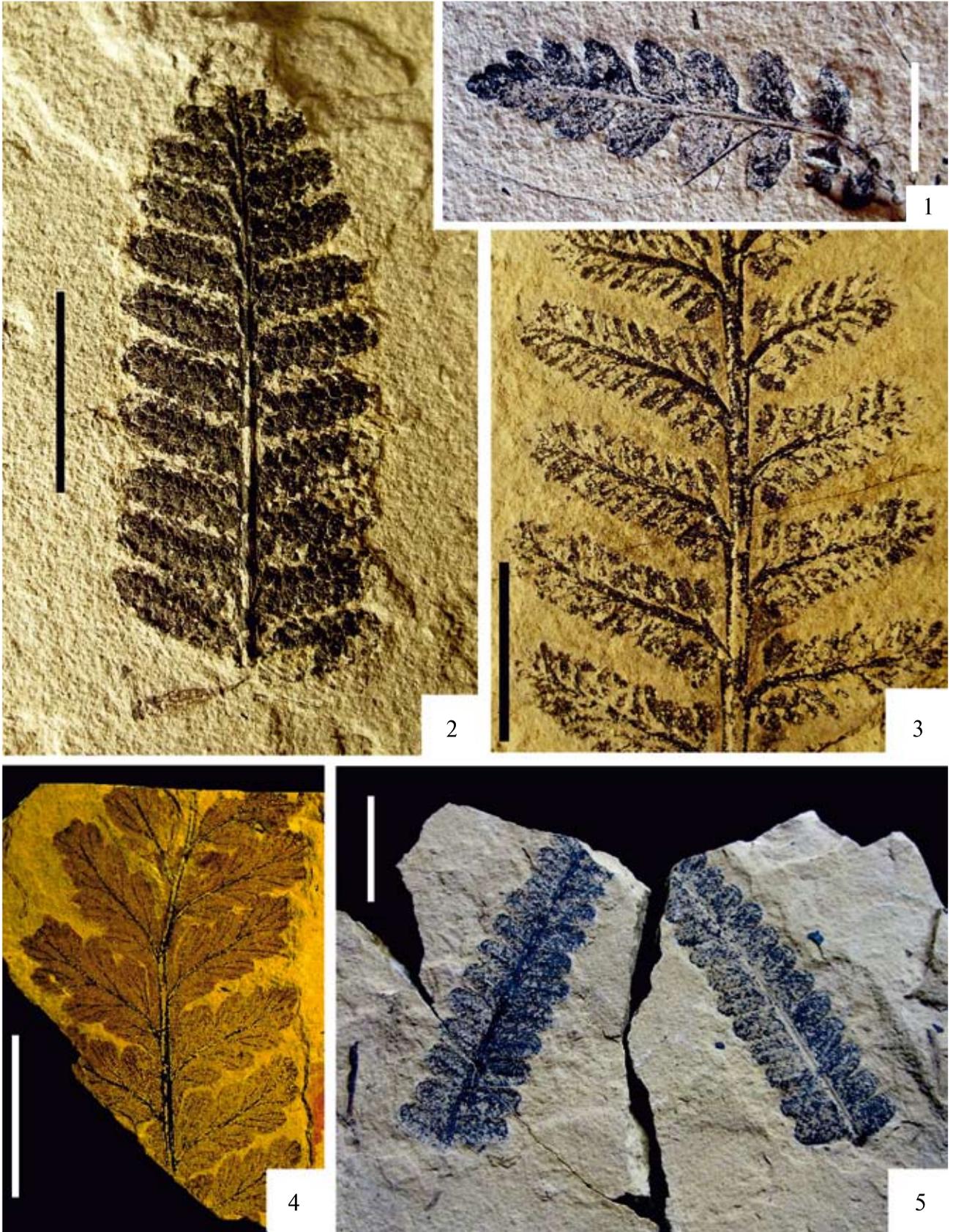


Таблица XVIII

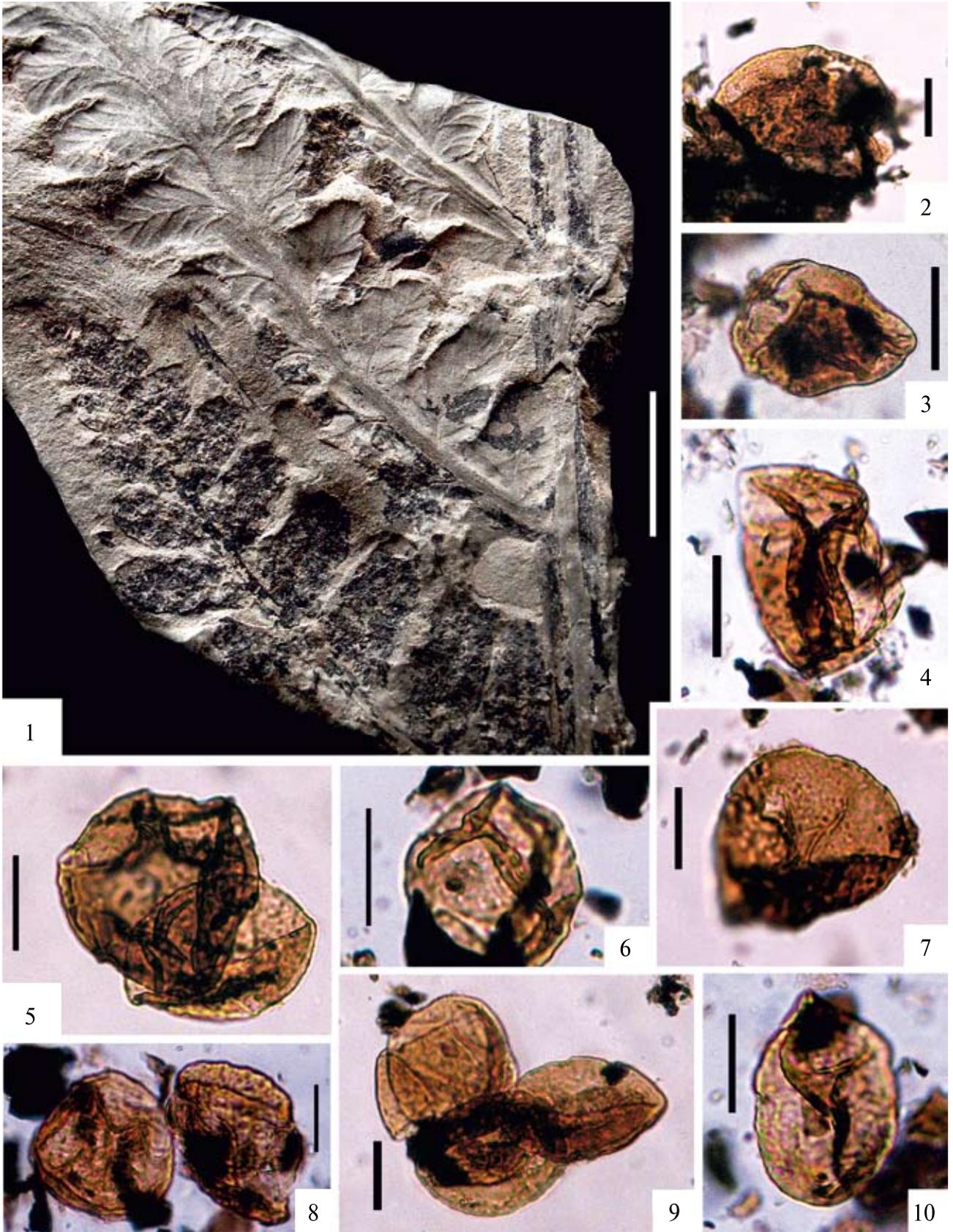


Таблица XIX

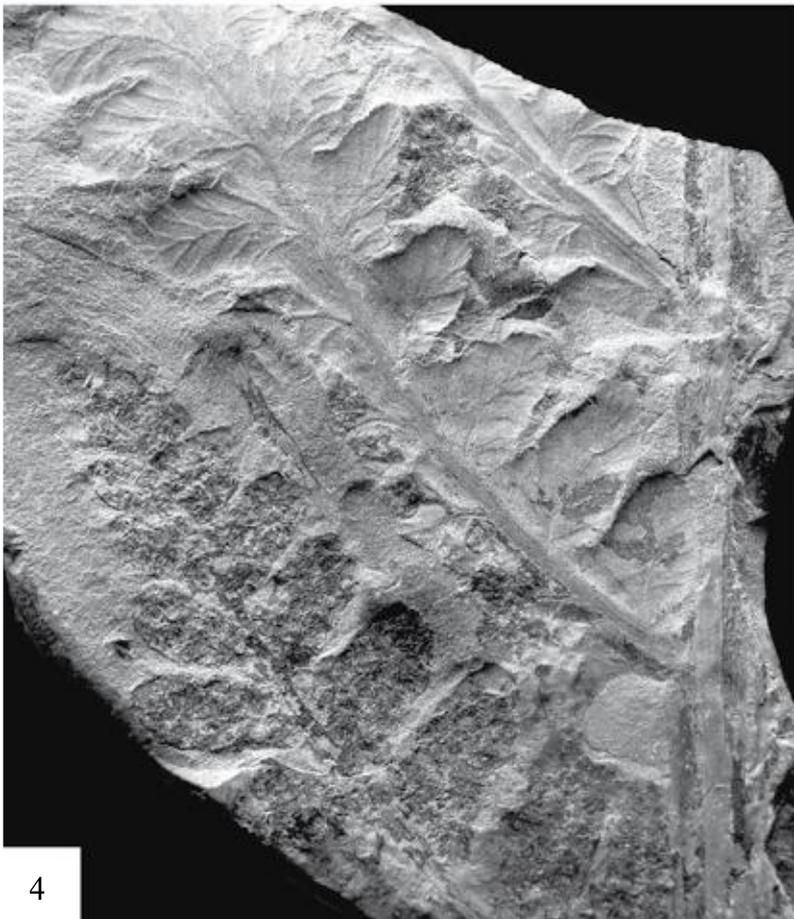
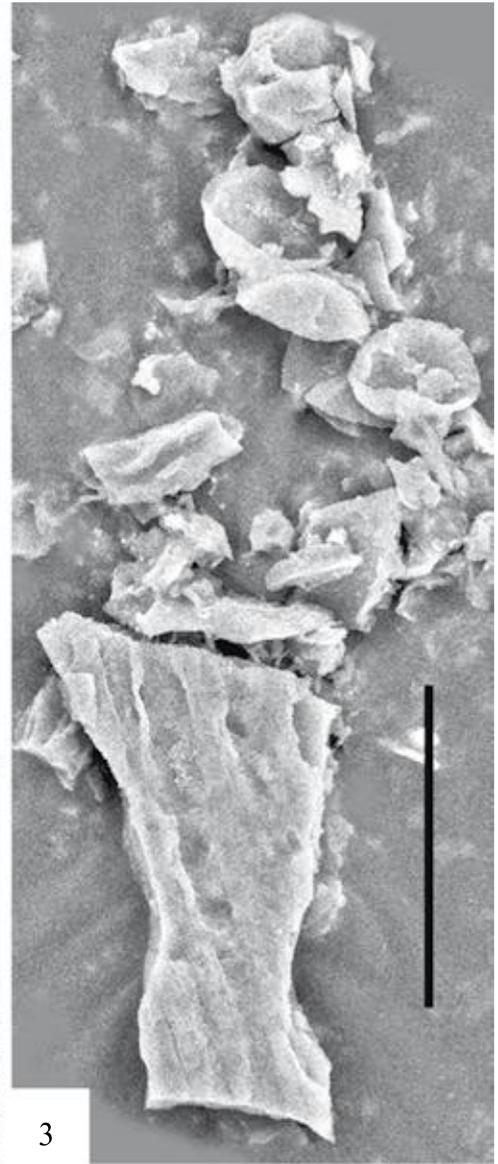
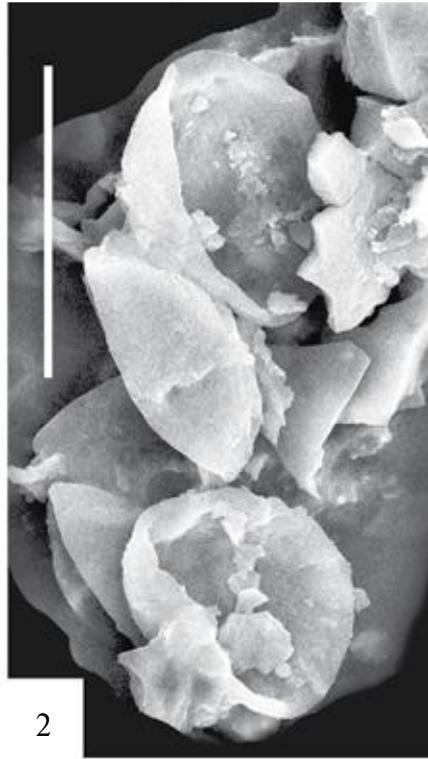
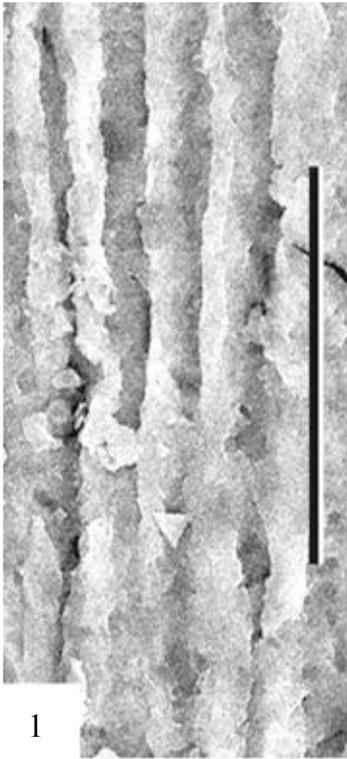


Таблица XX

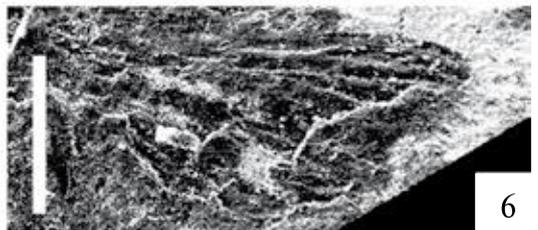
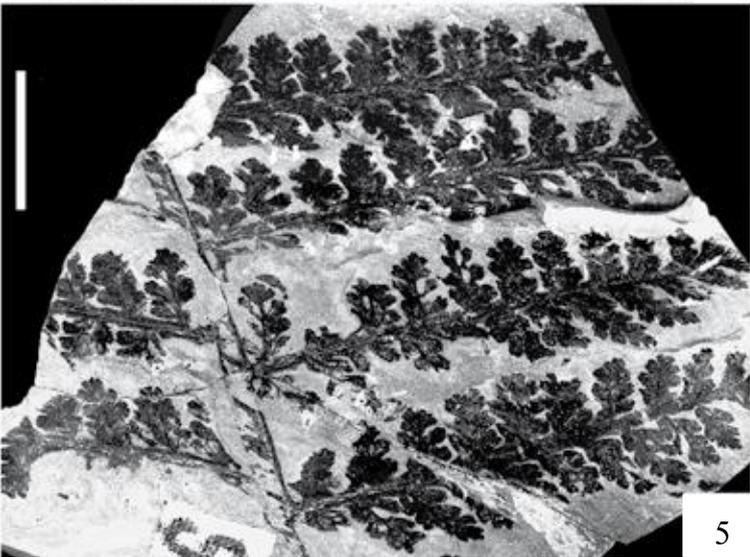
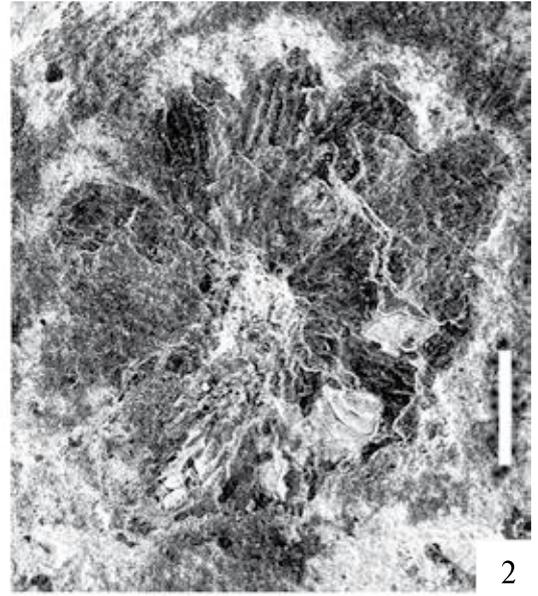
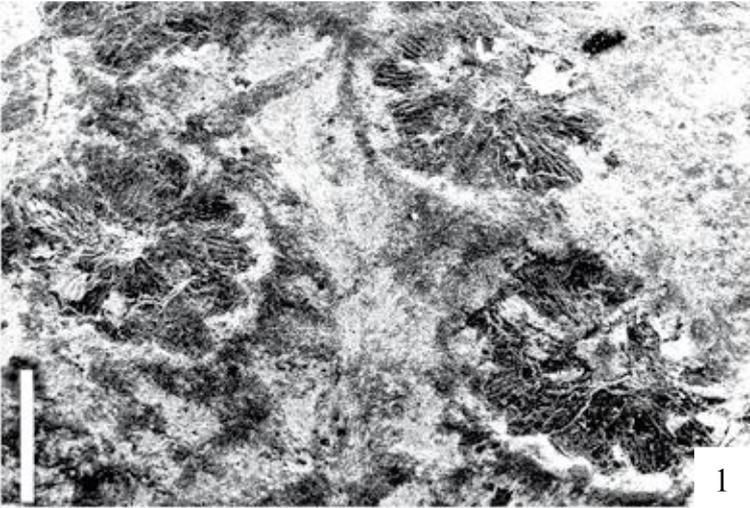


Таблица XXI

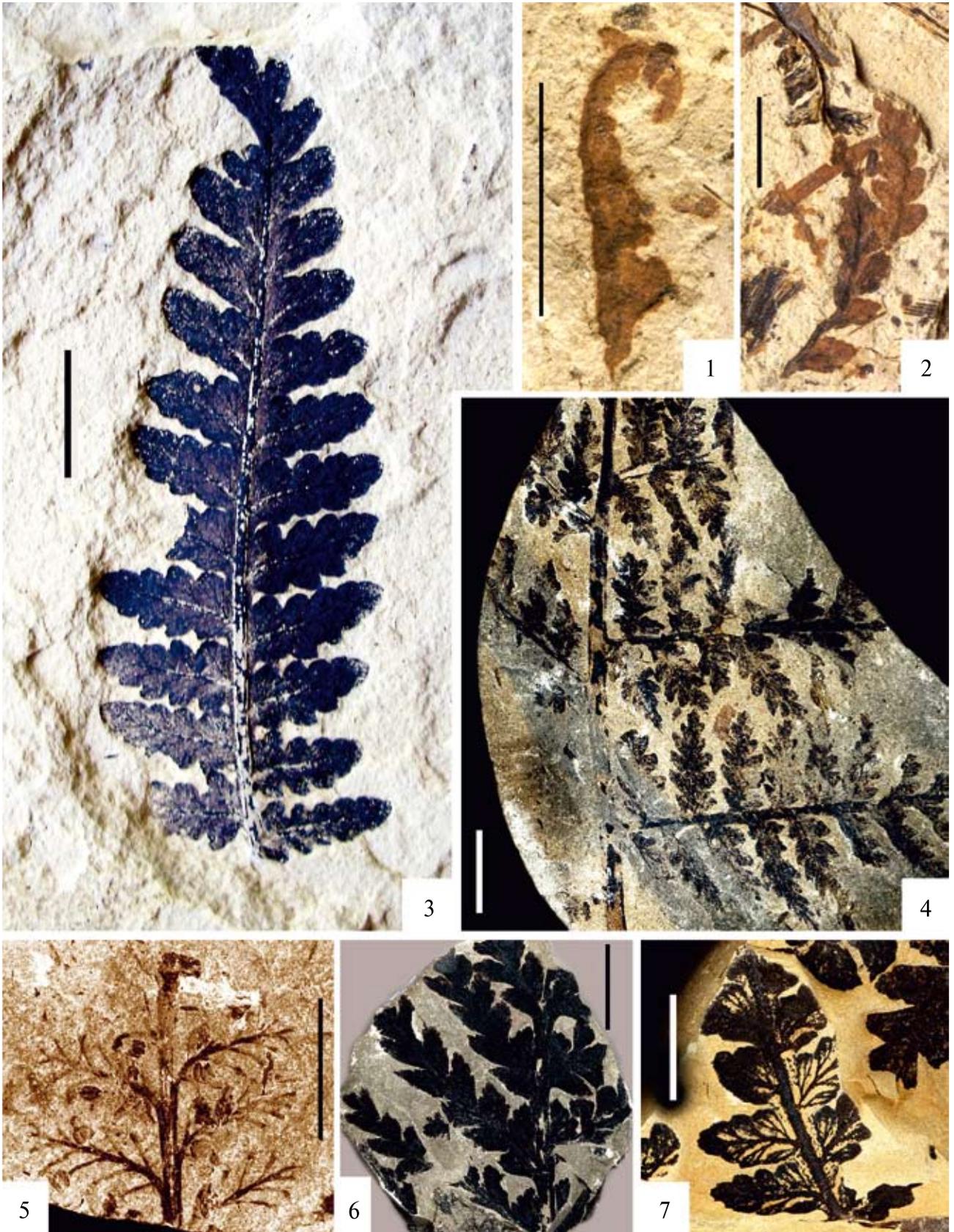


Таблица XXII

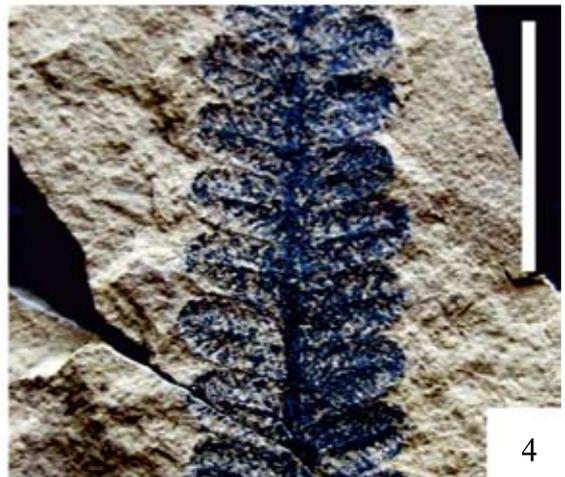
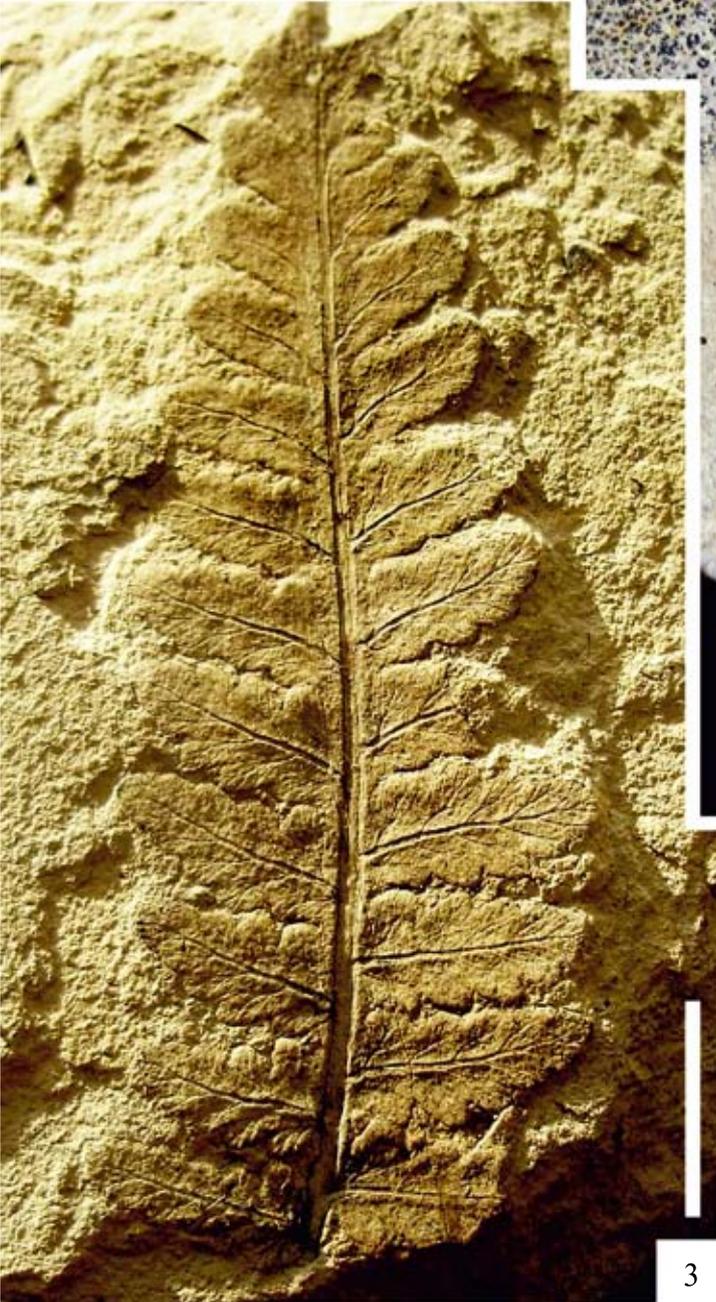


Таблица XXIII

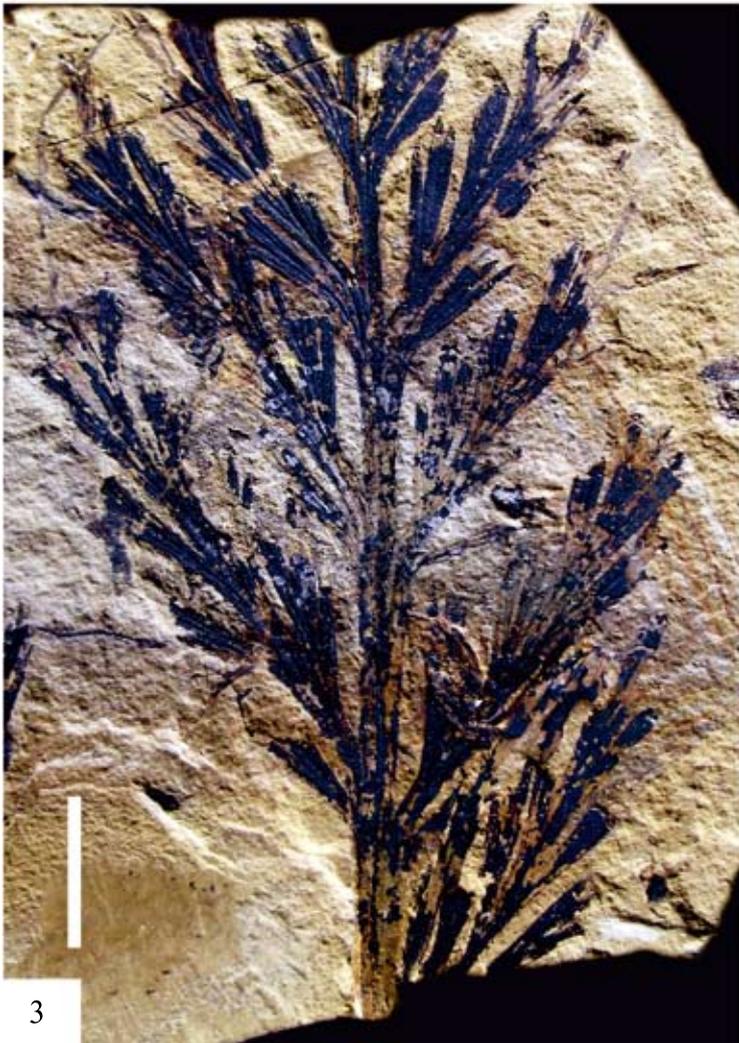


Таблица XXIV

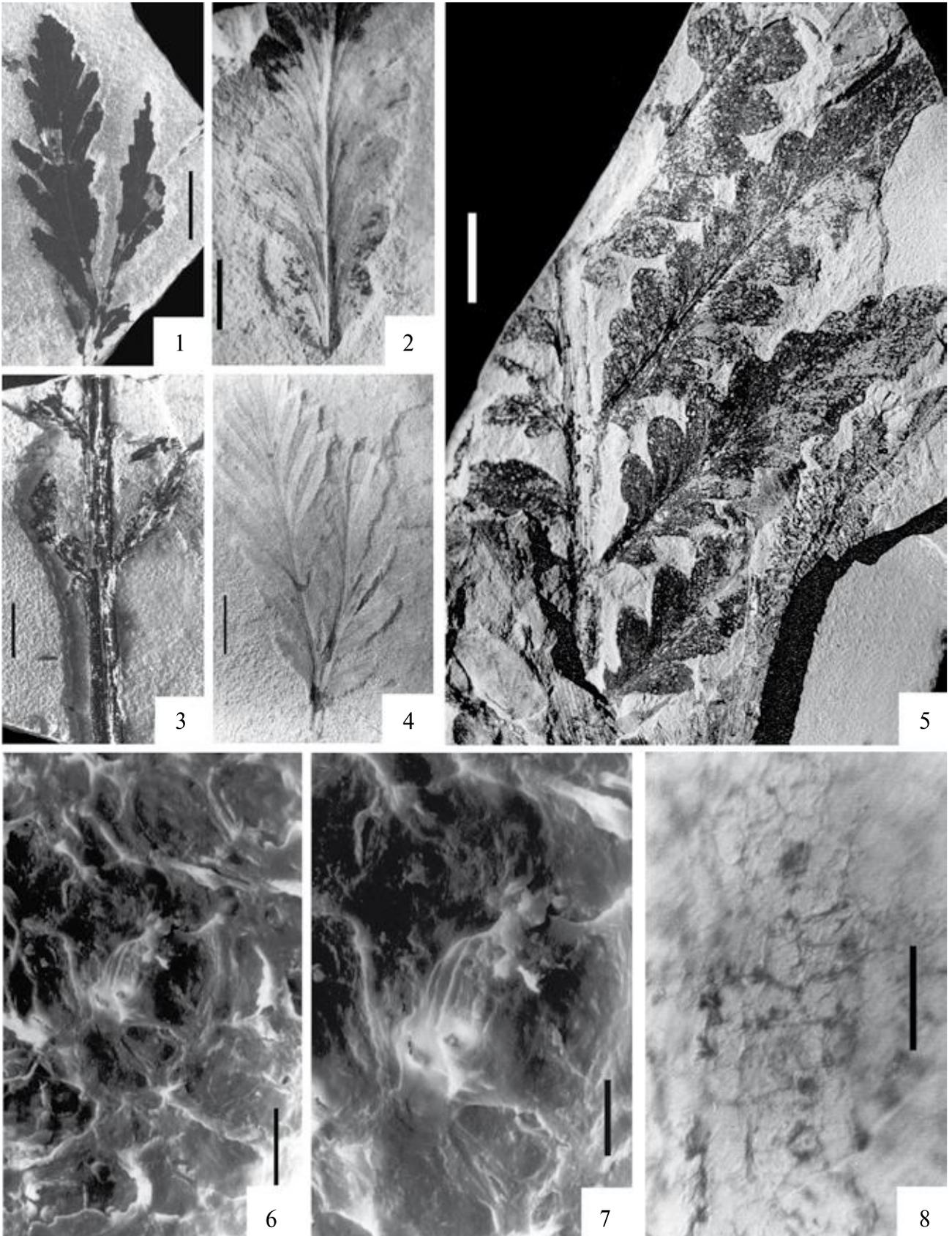


Таблица XXV

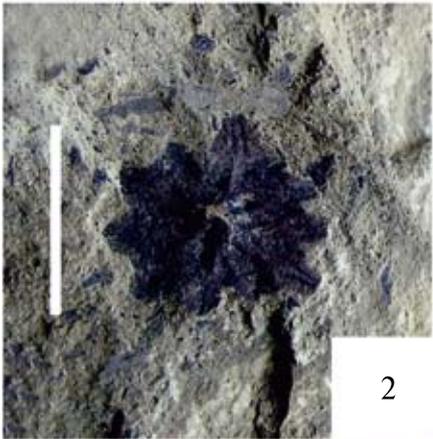


Таблица XXVI



Таблица XXVII

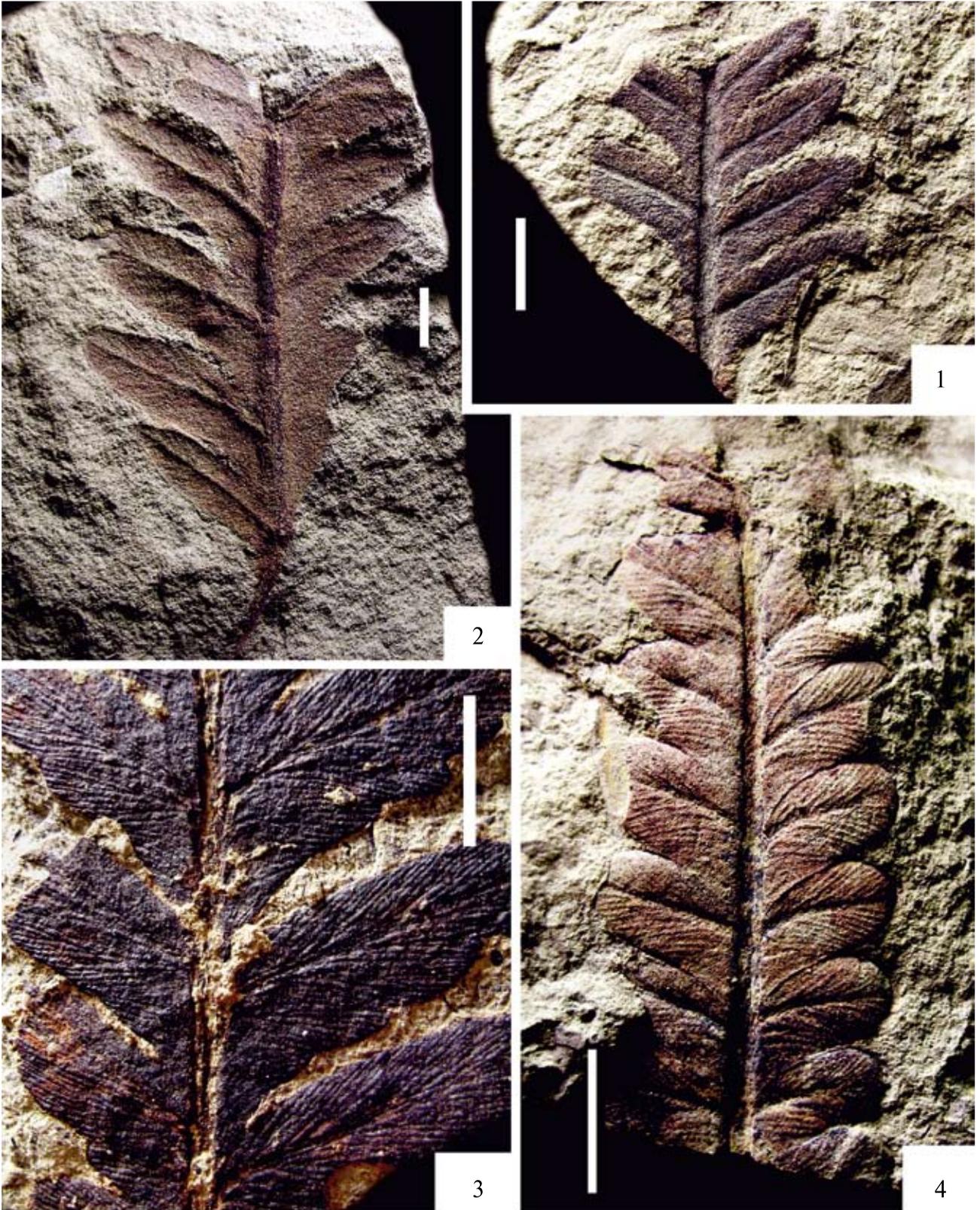


Таблица XXVIII



Таблица XXIX

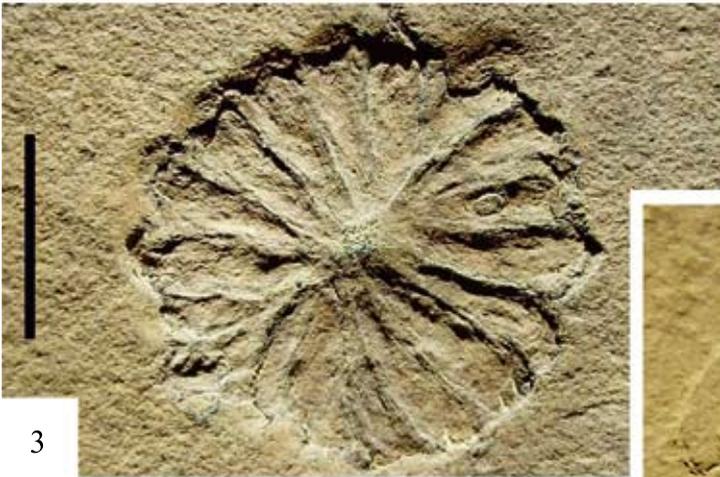


Таблица XXX

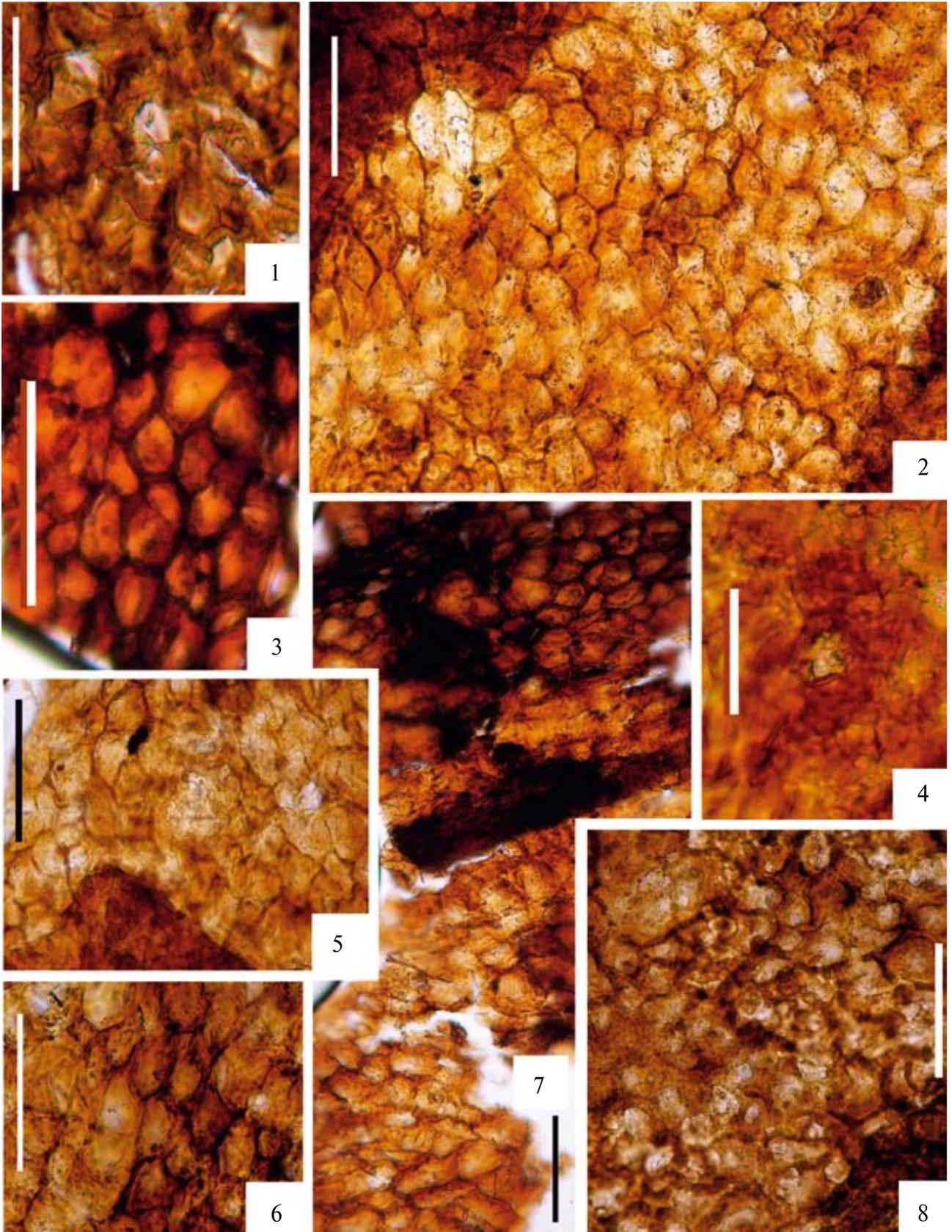


Таблица XXXI

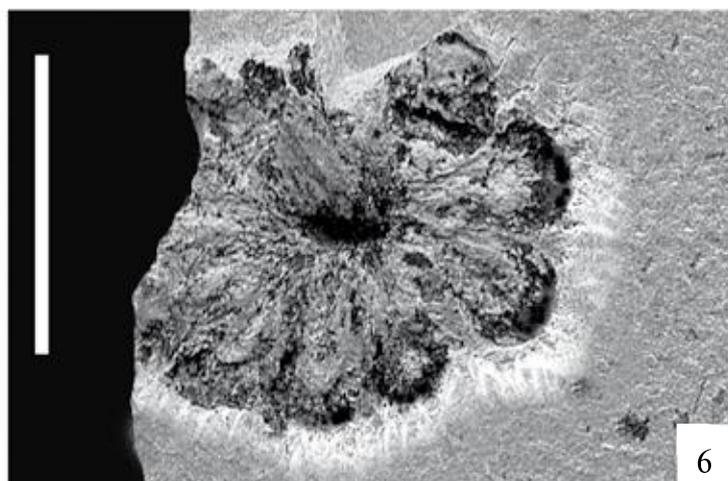
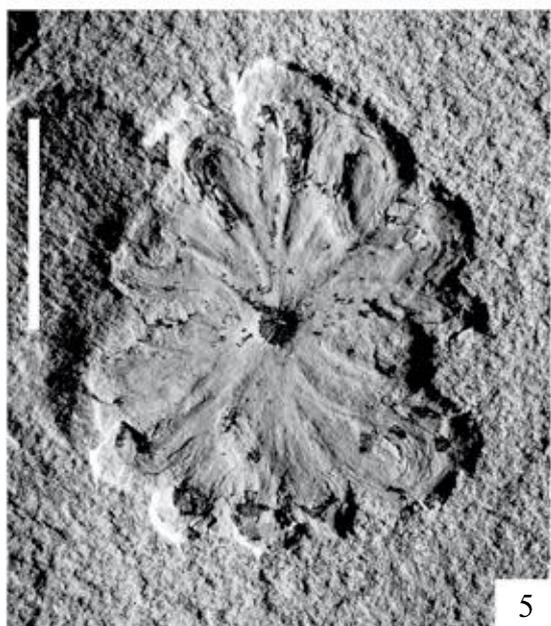
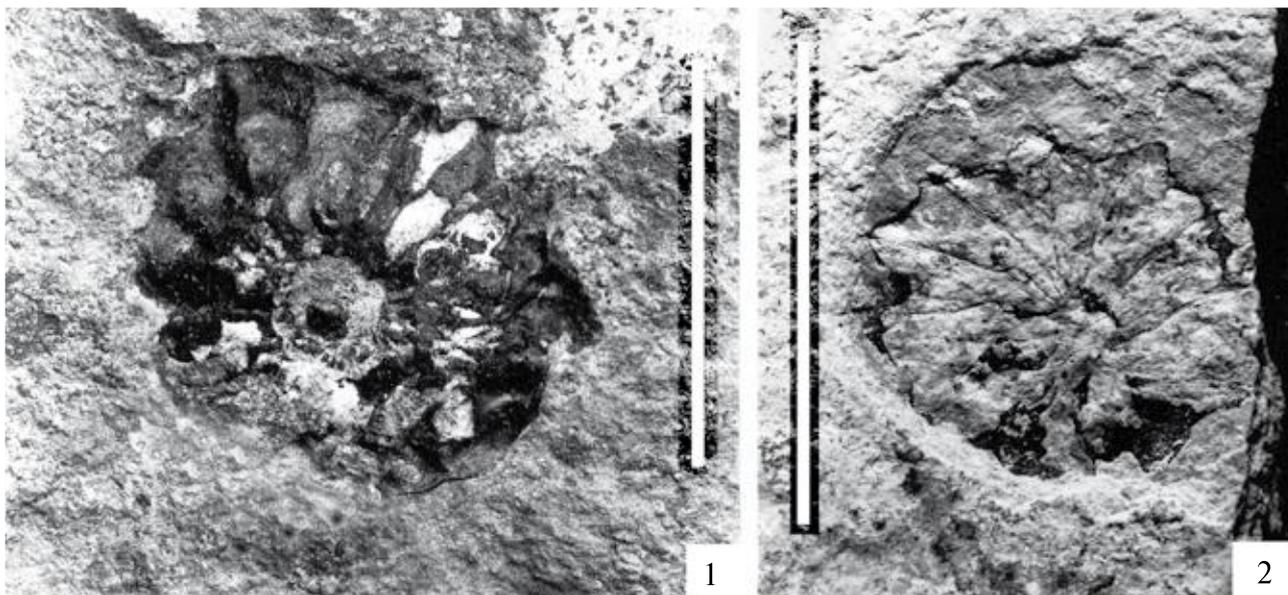


Таблица XXXII

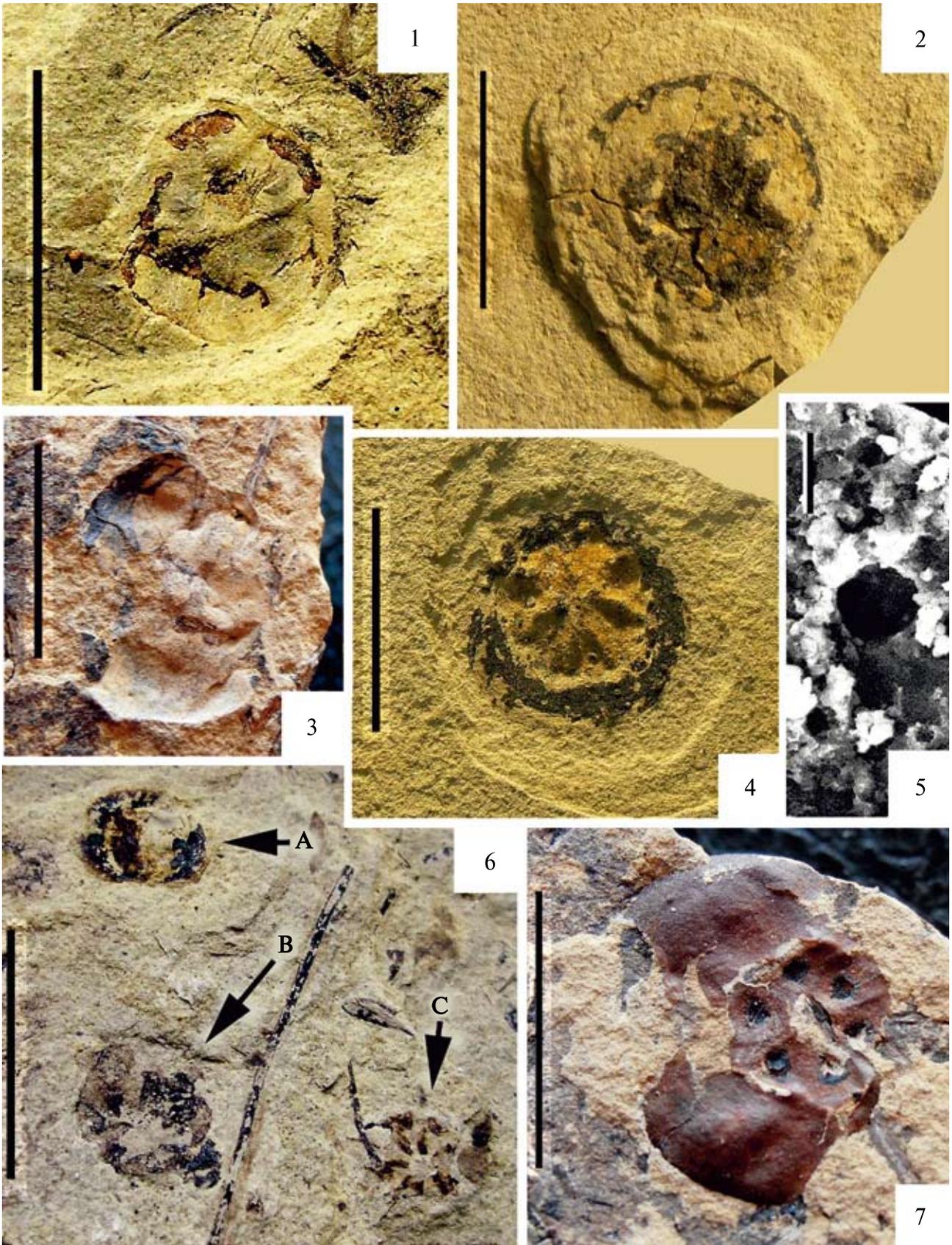


Таблица XXXIII

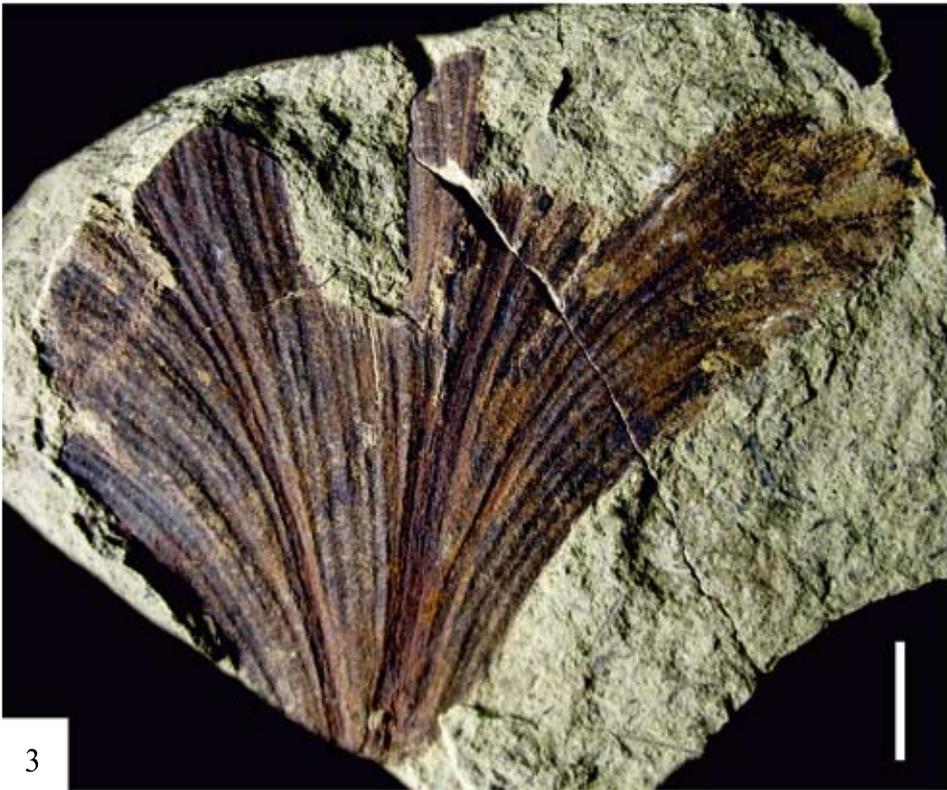


Таблица XXXIV

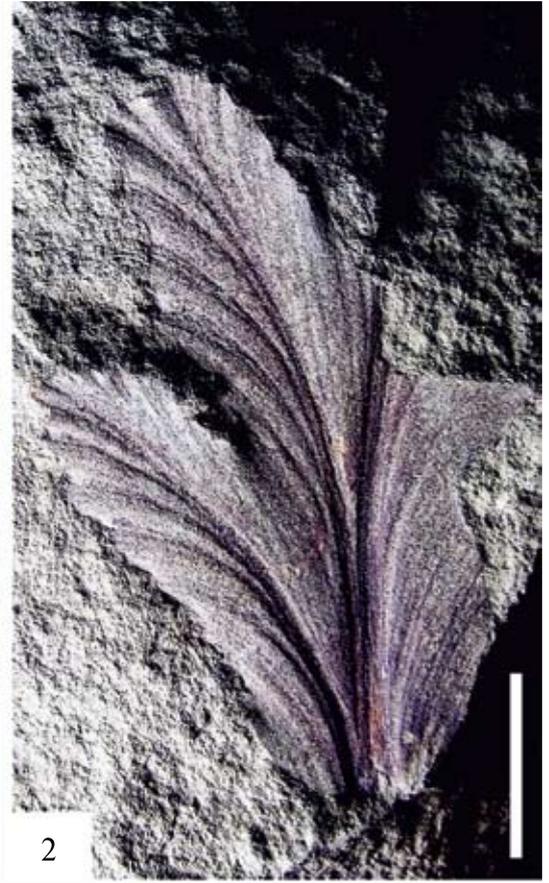


Таблица XXXV



Таблица XXXVI



Таблица XXXVII



1



2



3



4



5

Таблица XXXVIII

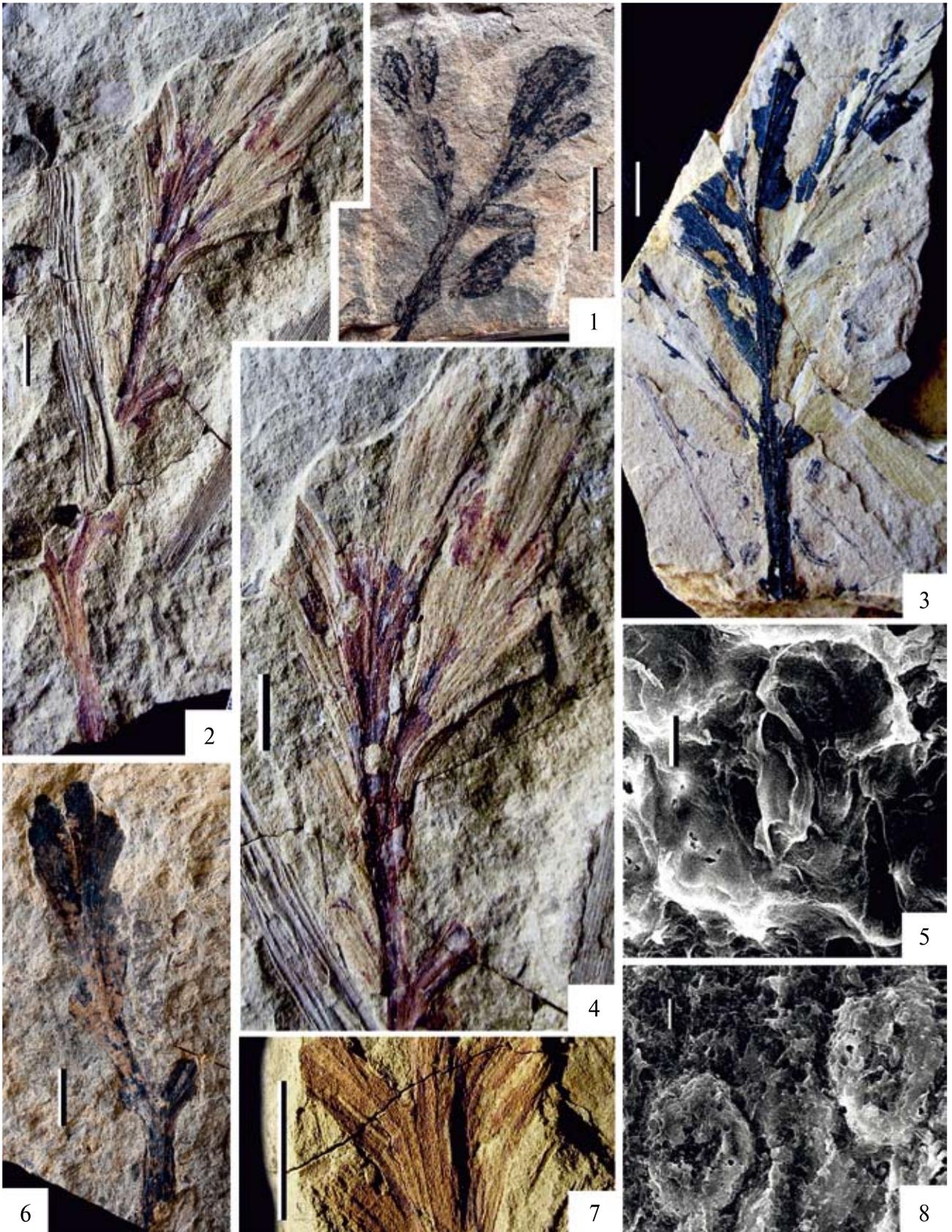


Таблица XXXIX

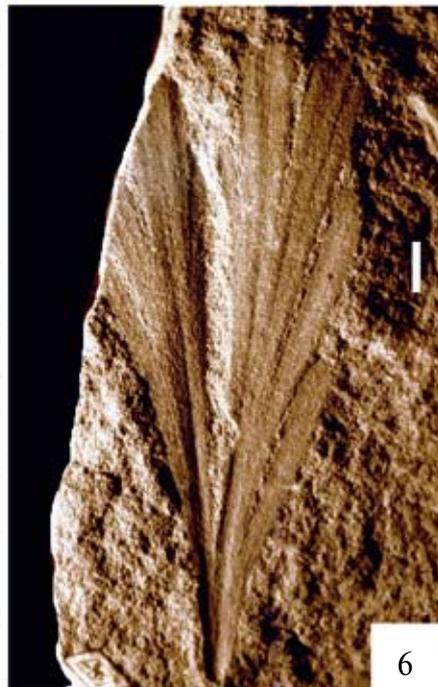
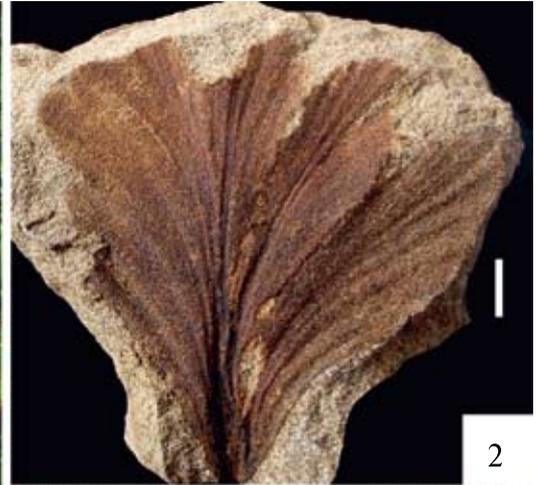


Таблица XL

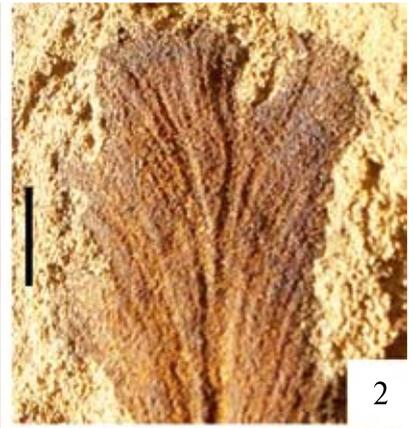


Таблица ХLI



Таблица XLII

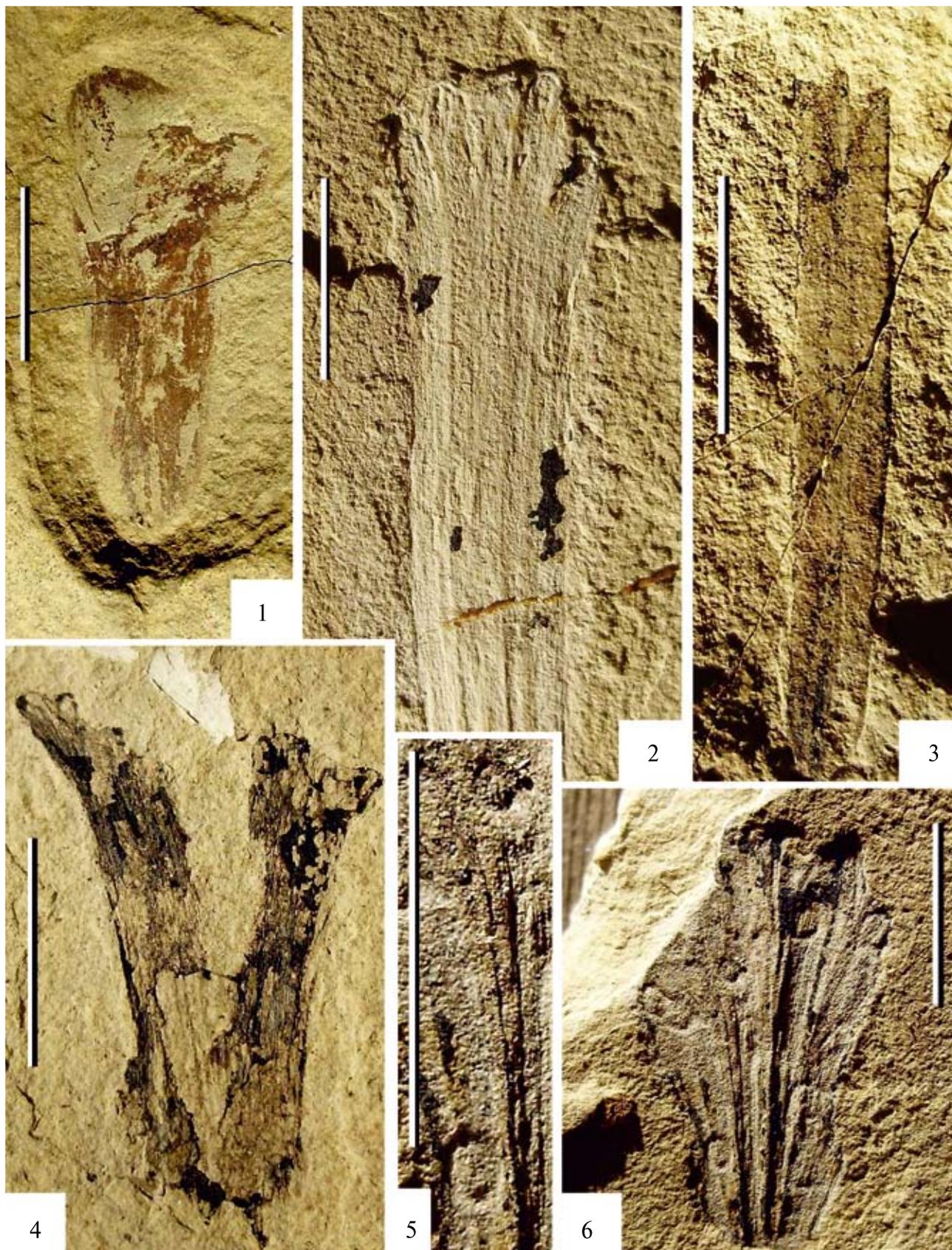


Таблица XLIII

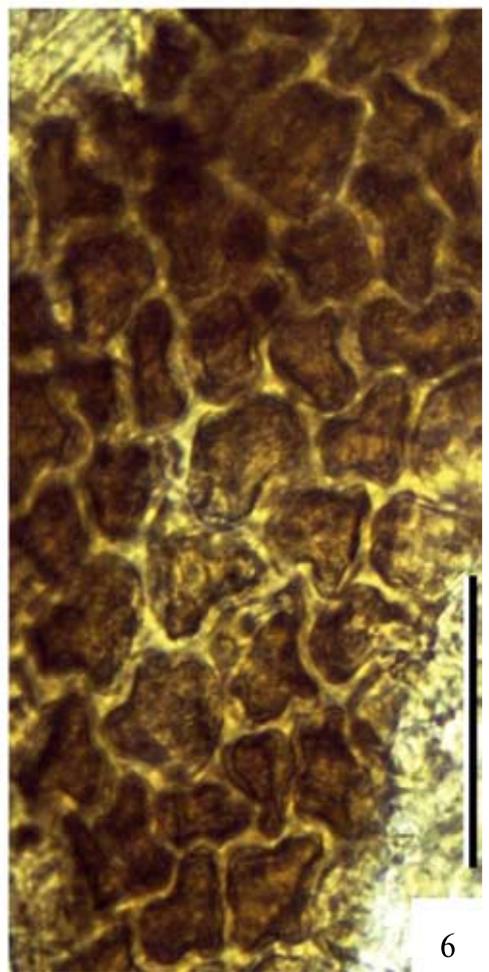
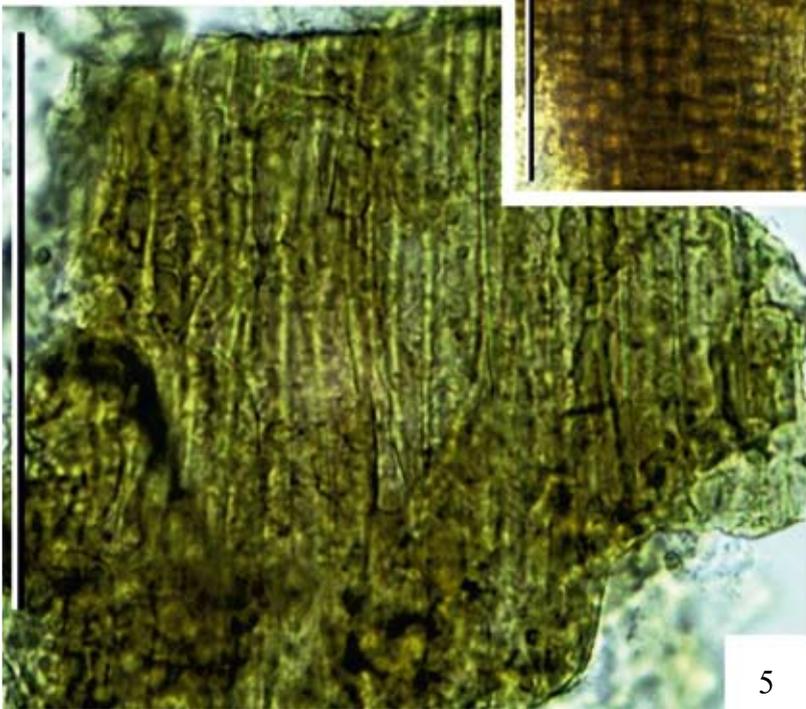
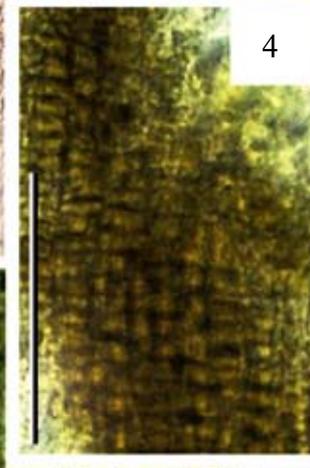
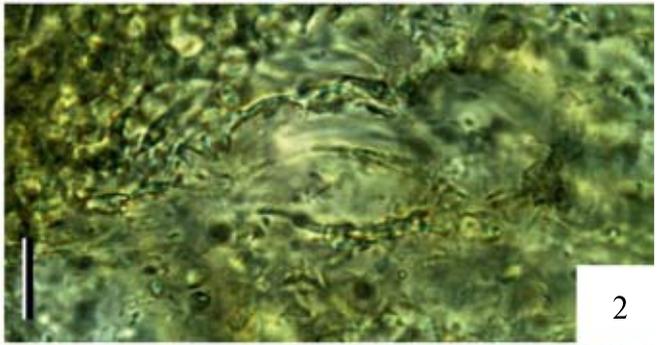
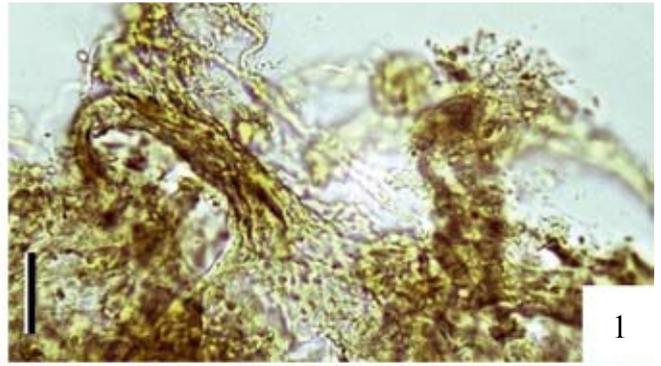
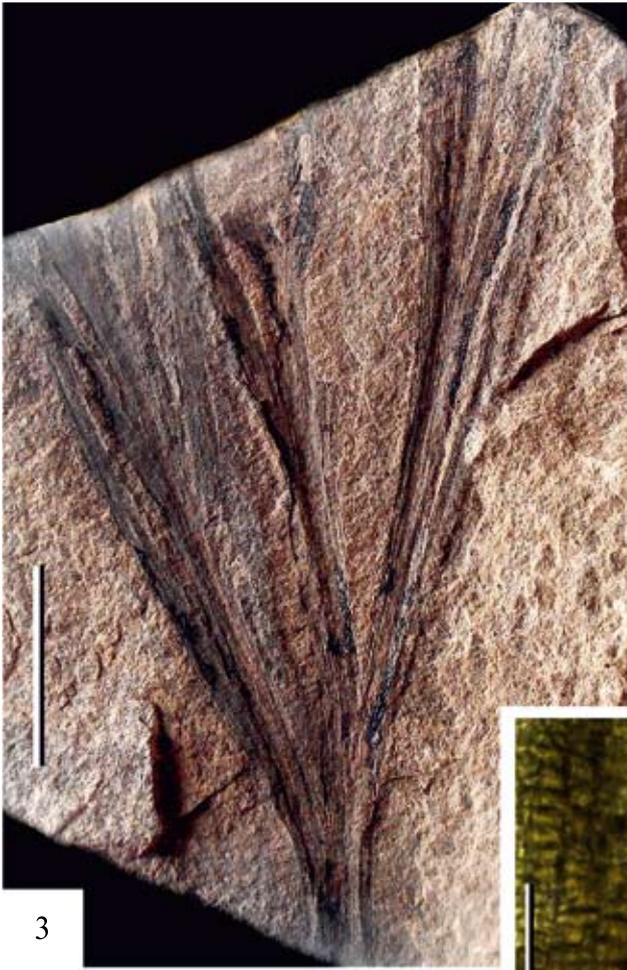


Таблица XLIV

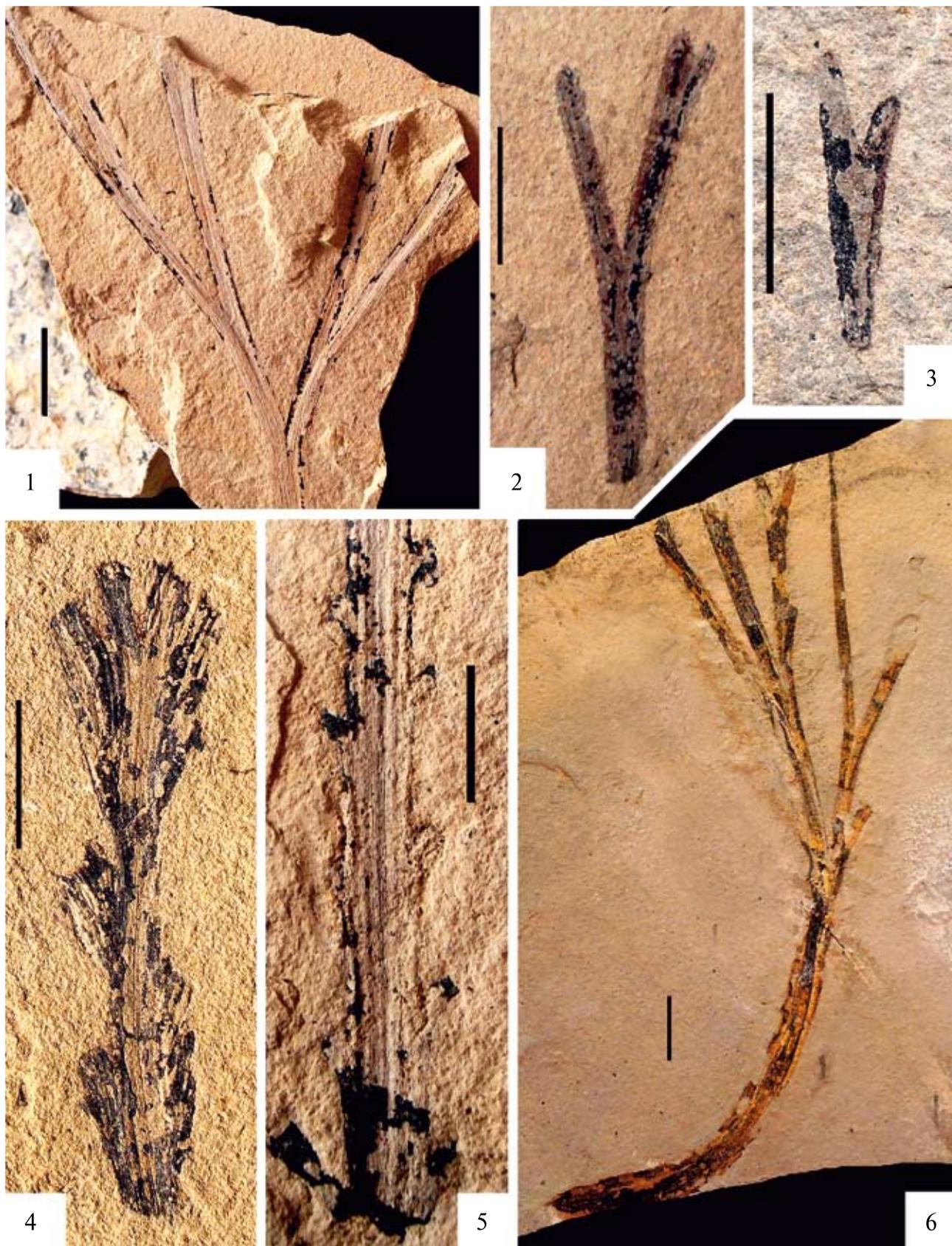


Таблица XLV

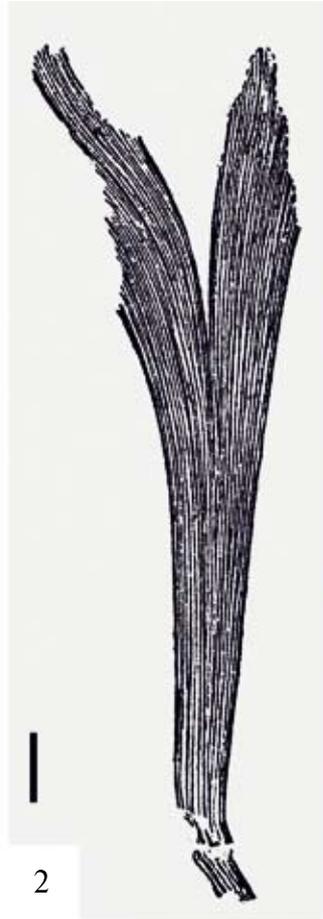


Таблица XLVI

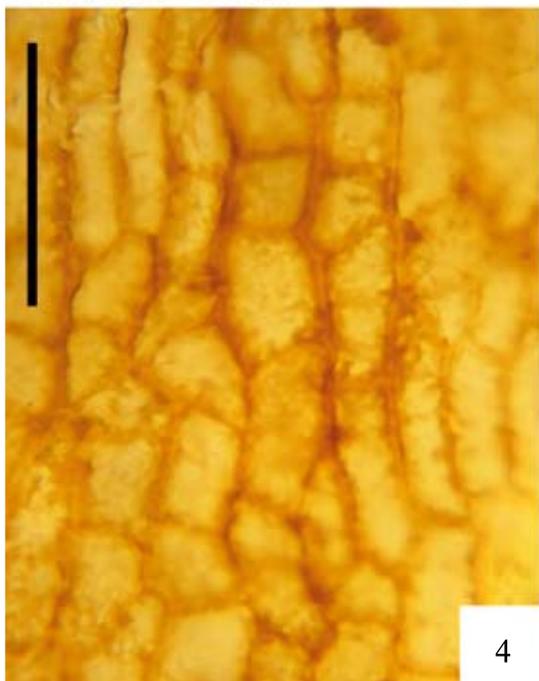
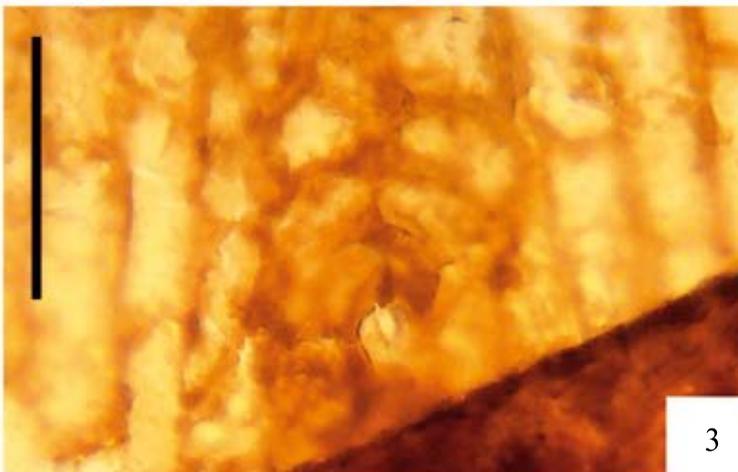
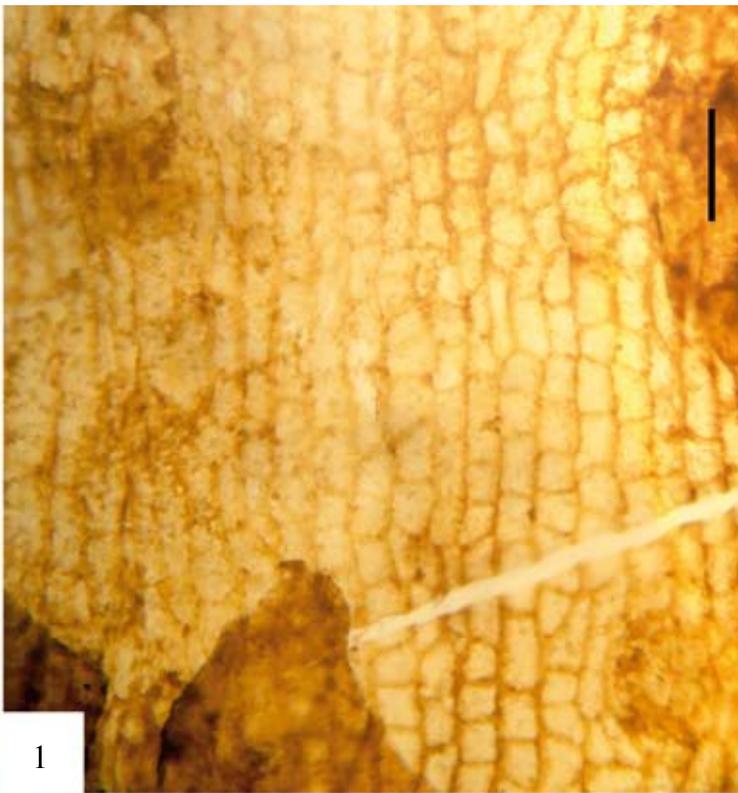


Таблица XLVII

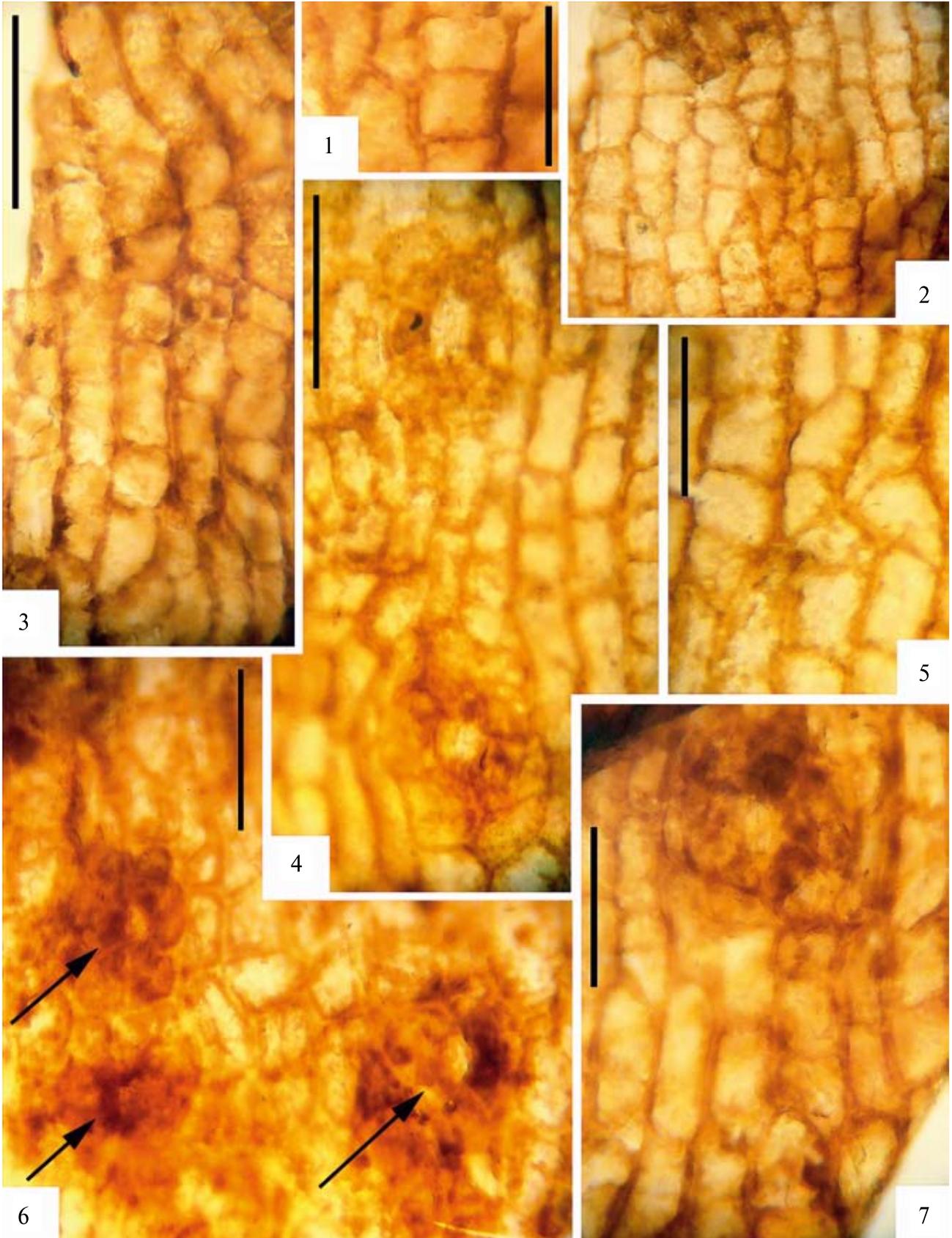


Таблица XLVIII

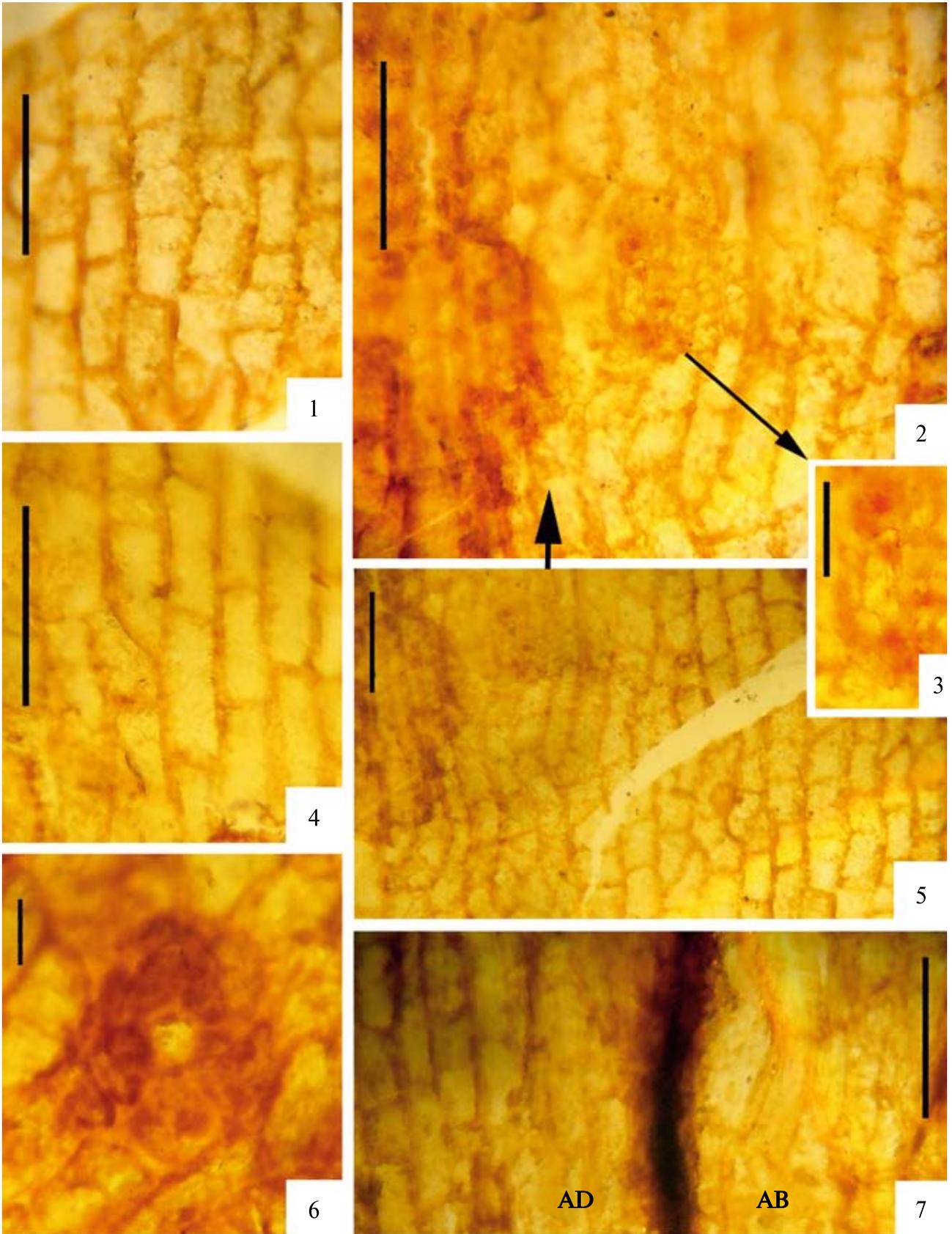


Таблица XLIX

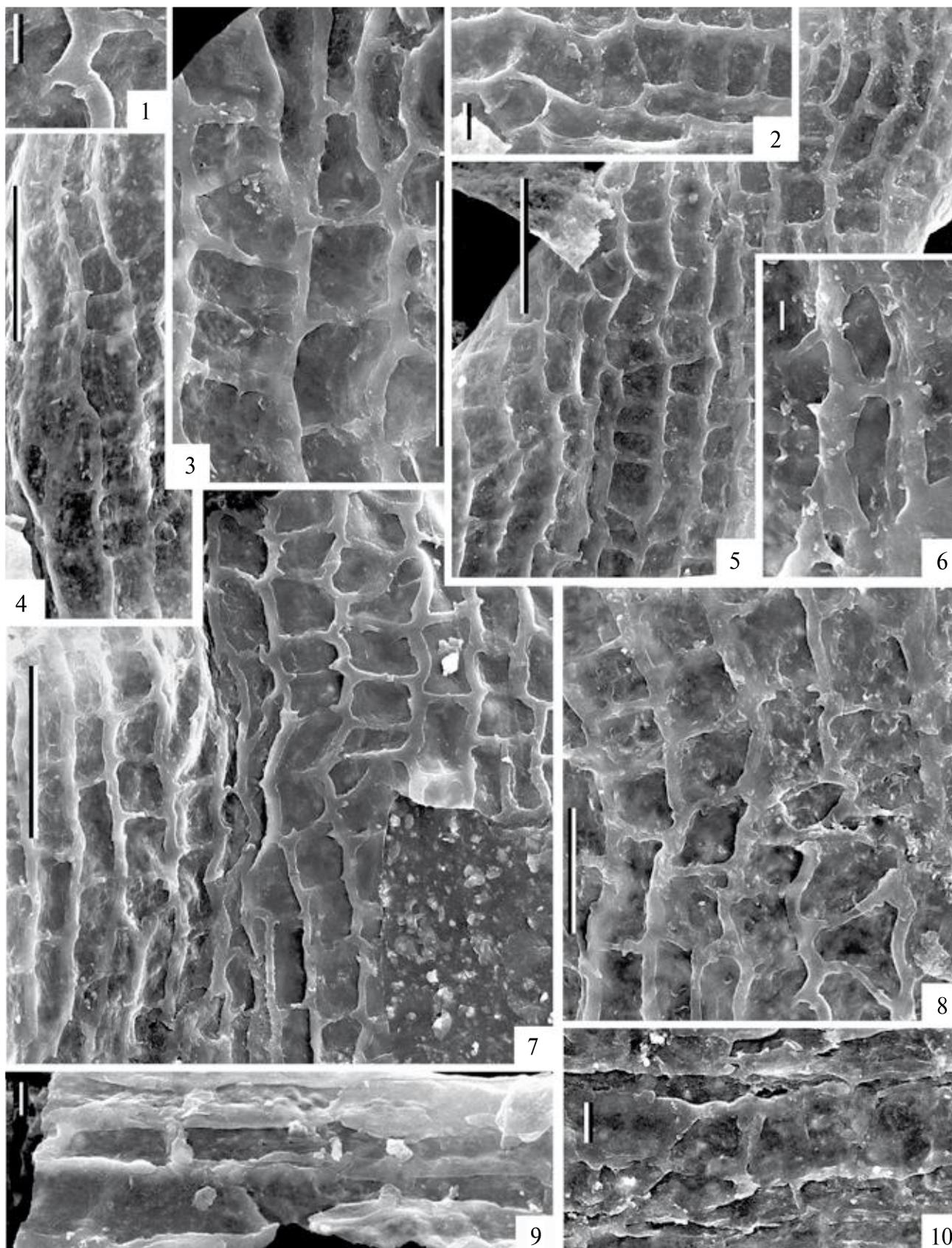


Таблица L

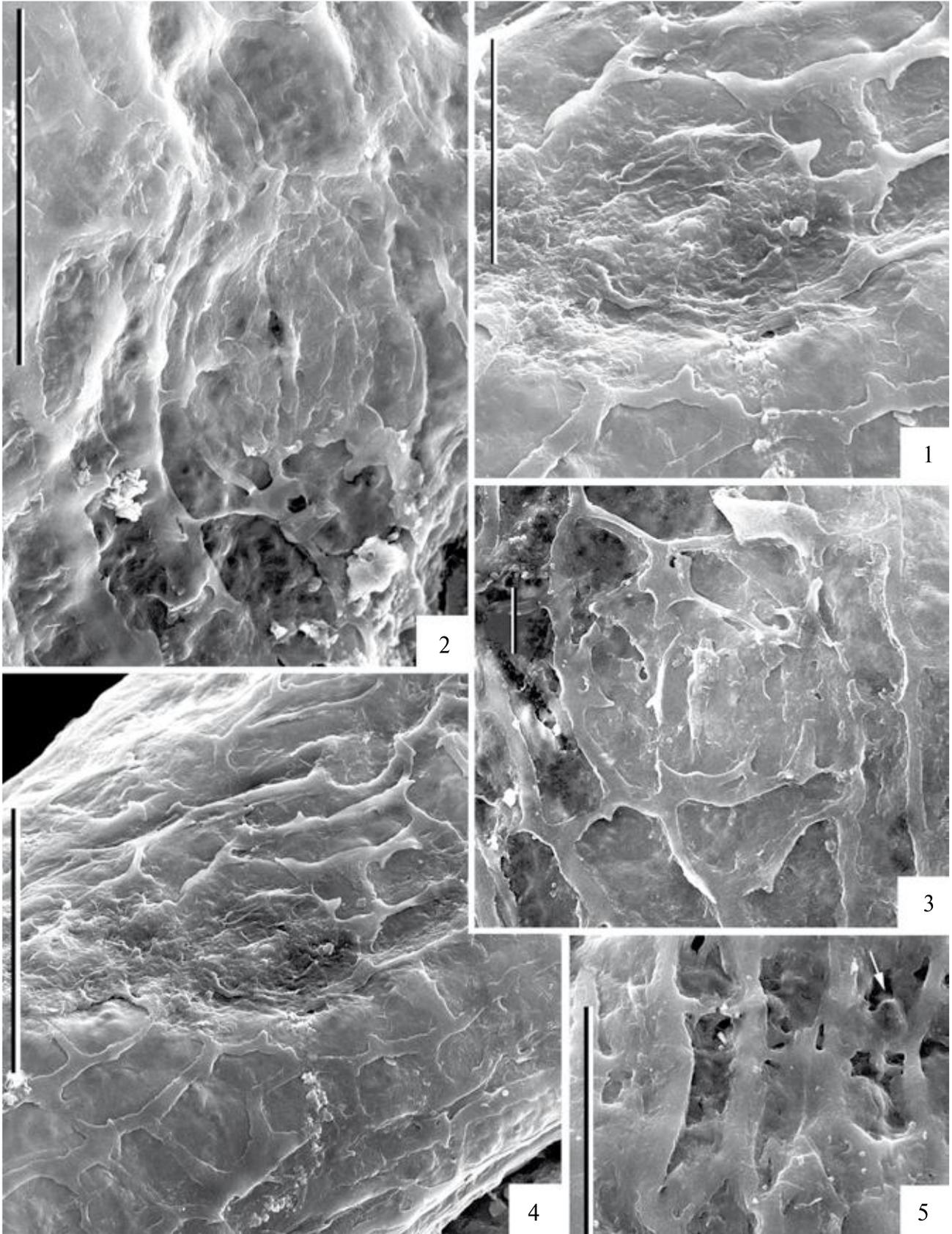


Таблица LI

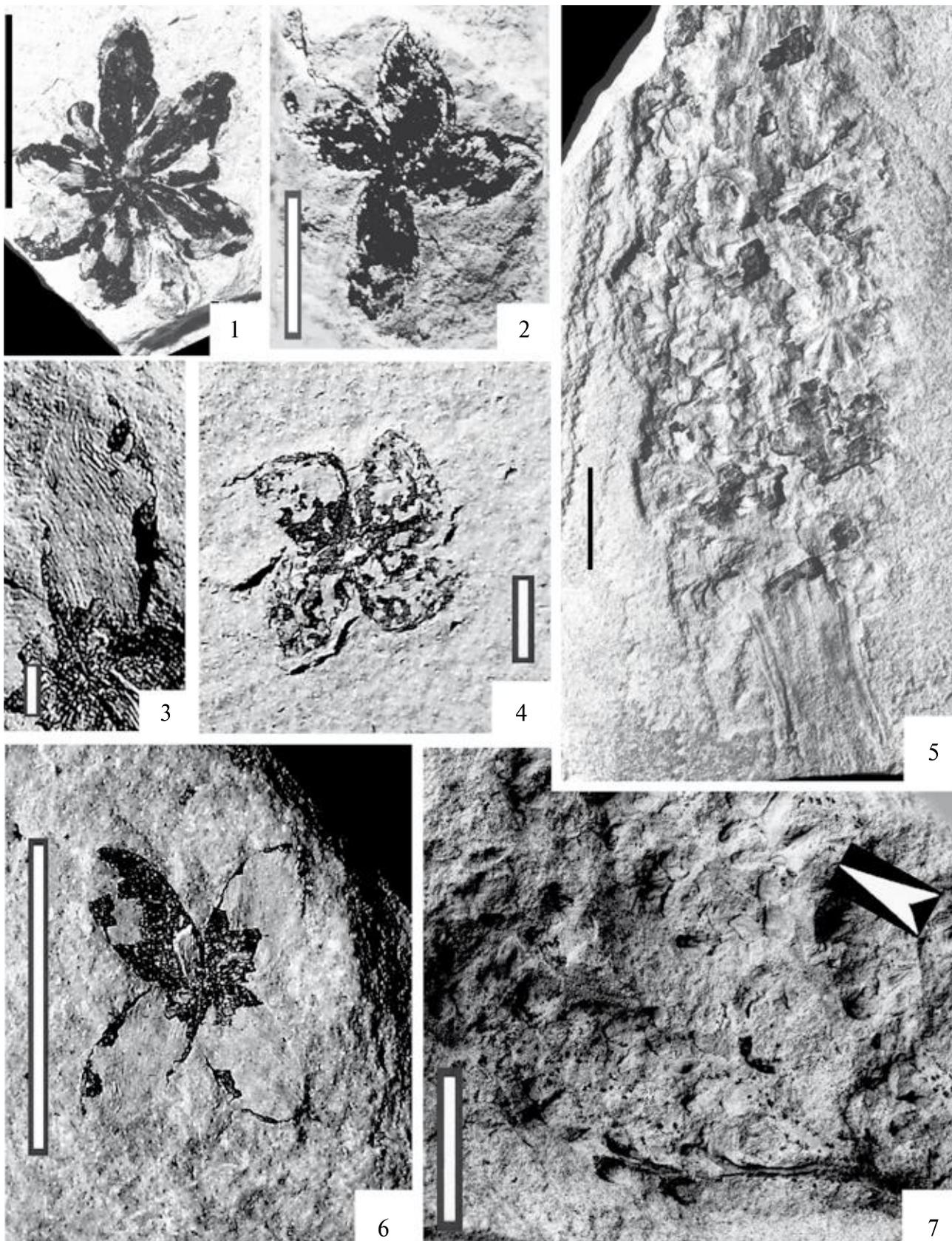


Таблица ЛП

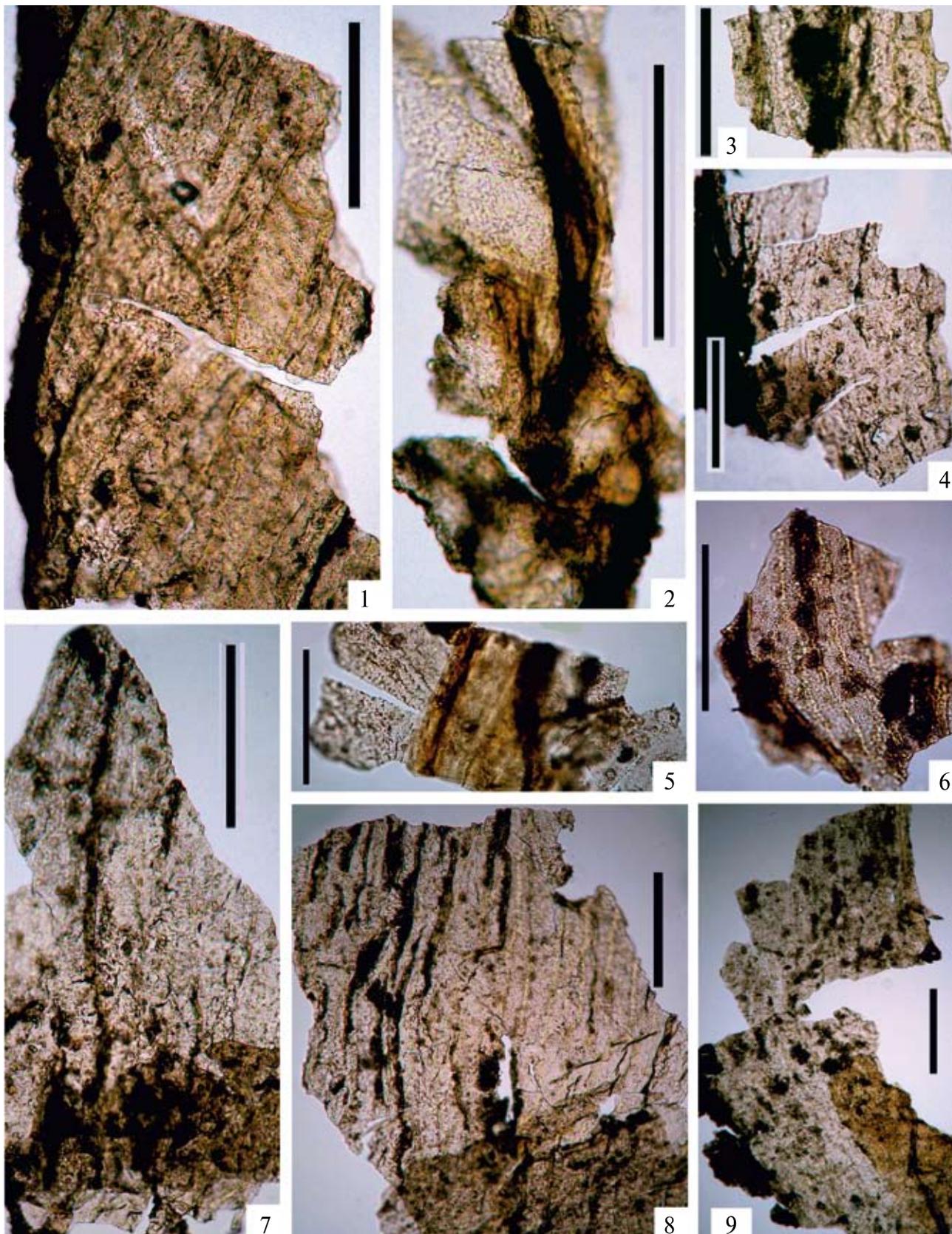


Таблица LIII

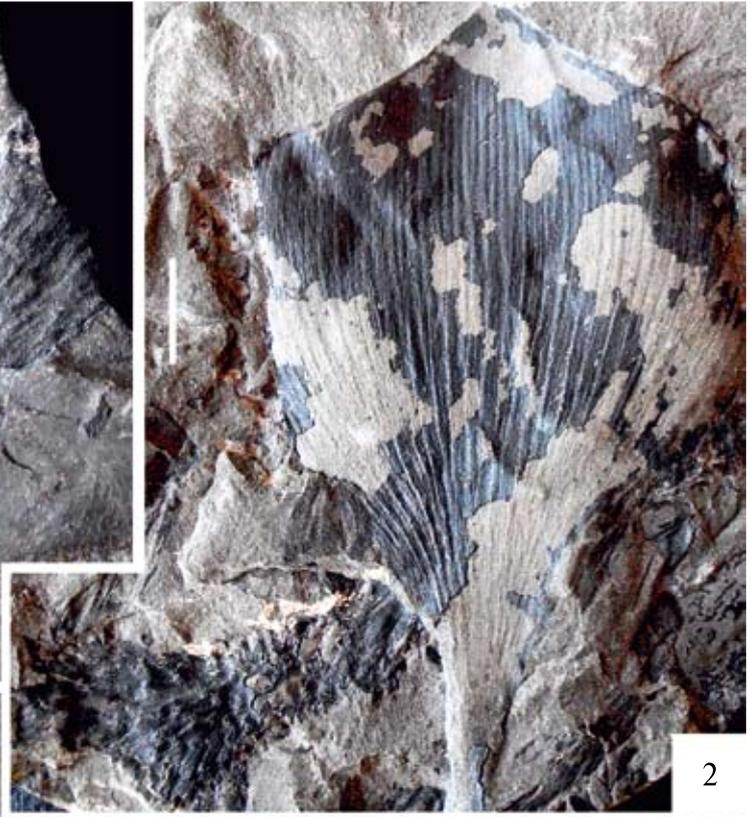
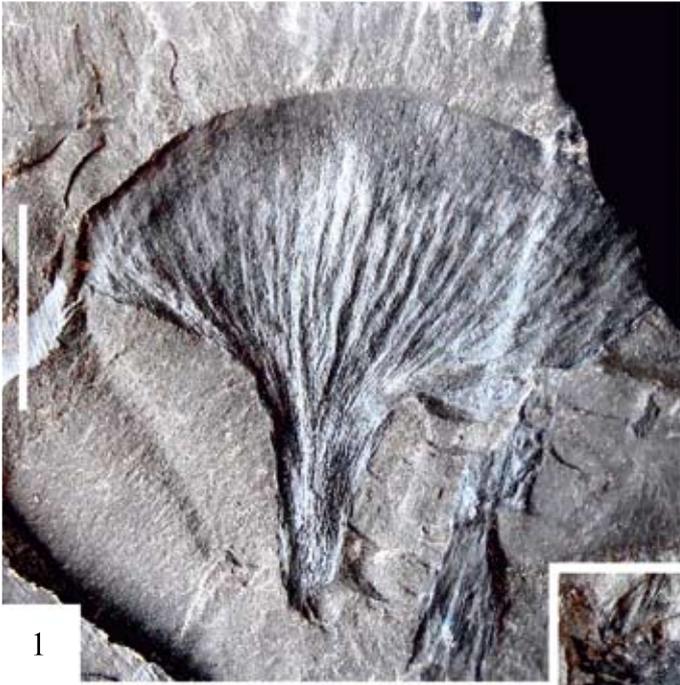


Таблица LIV

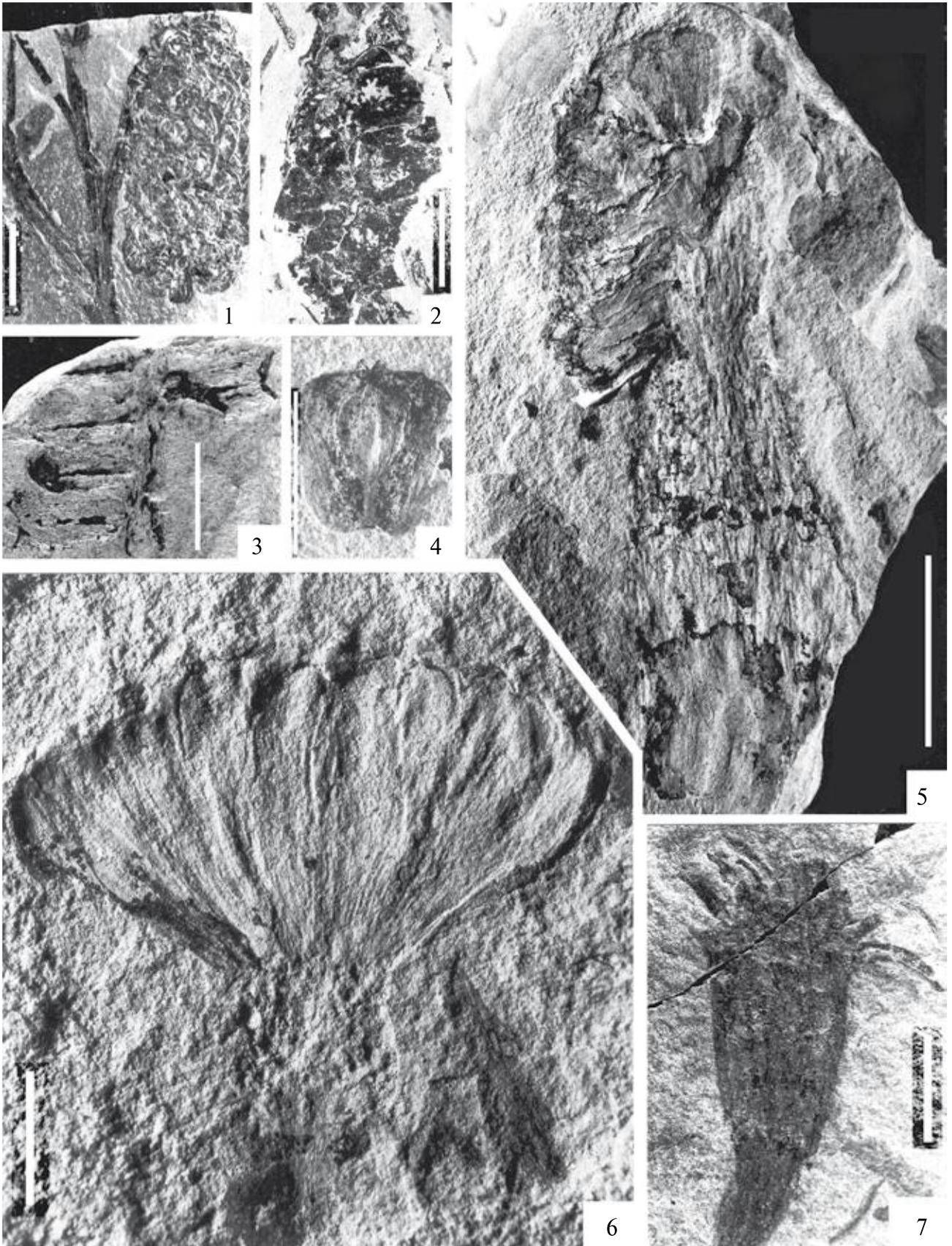


Таблица LV

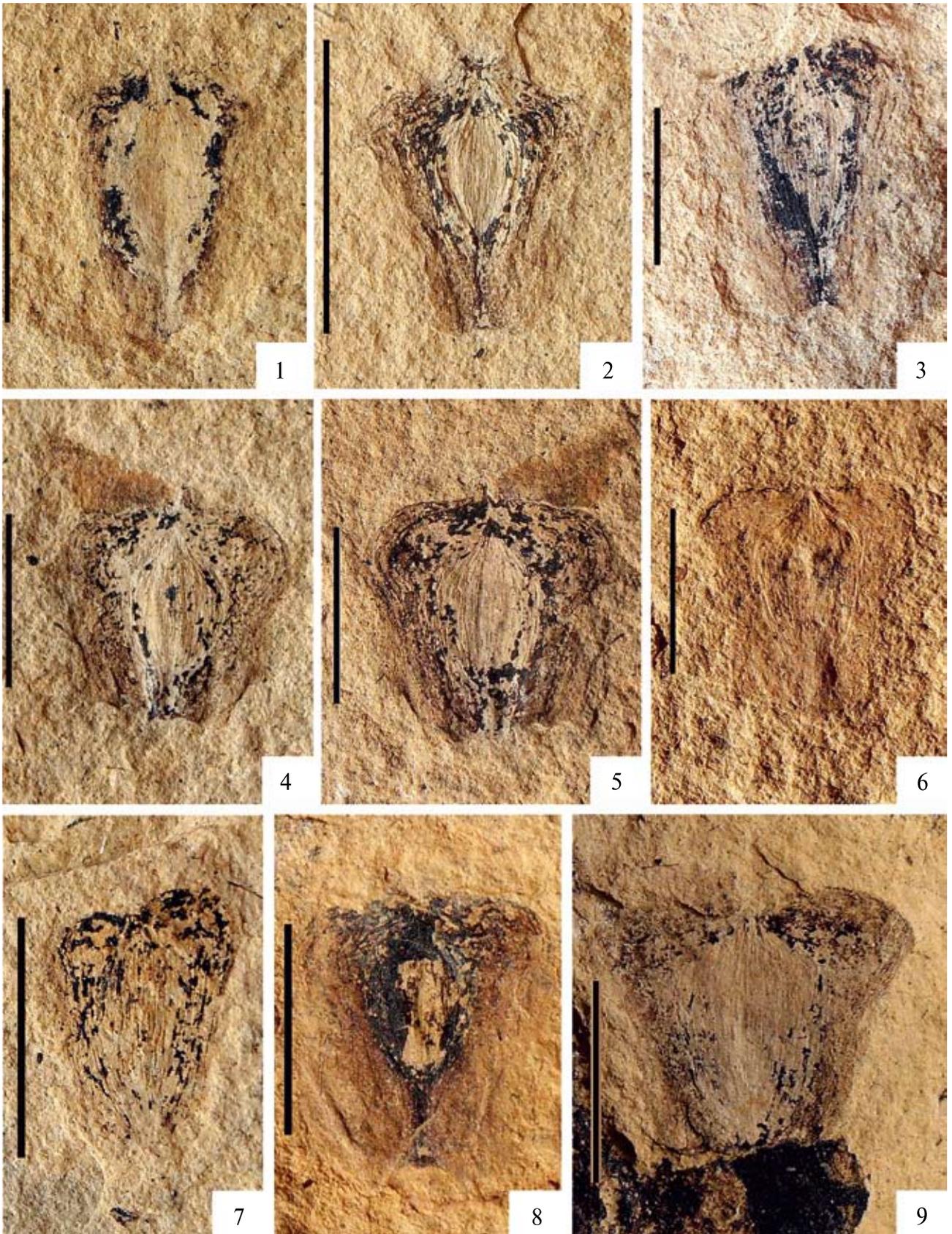


Таблица LVI

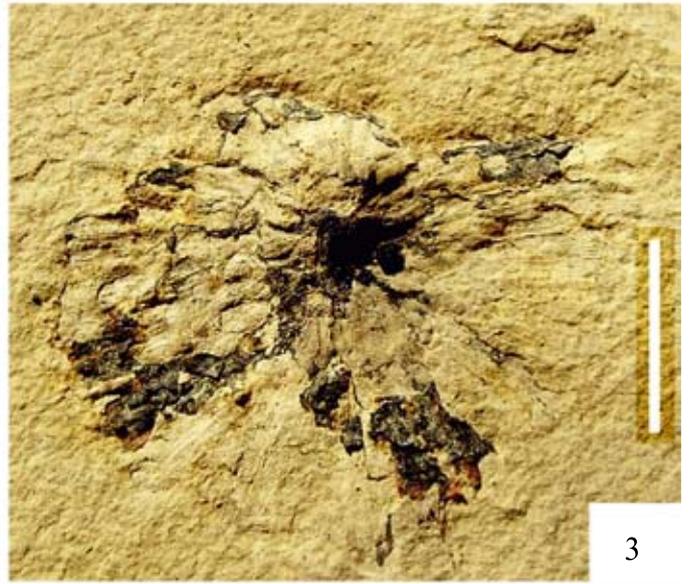
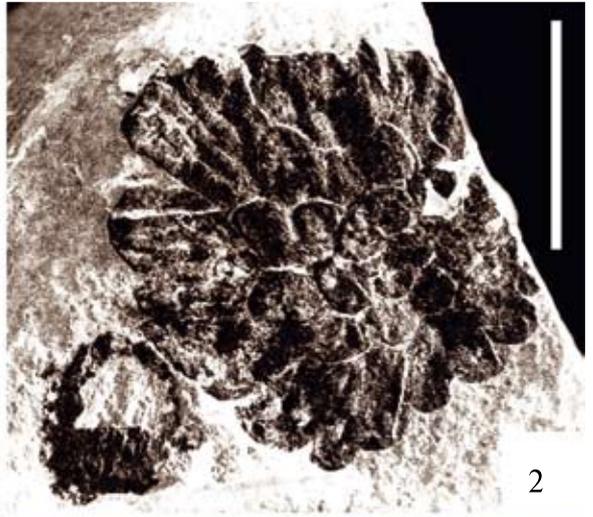


Таблица LVII

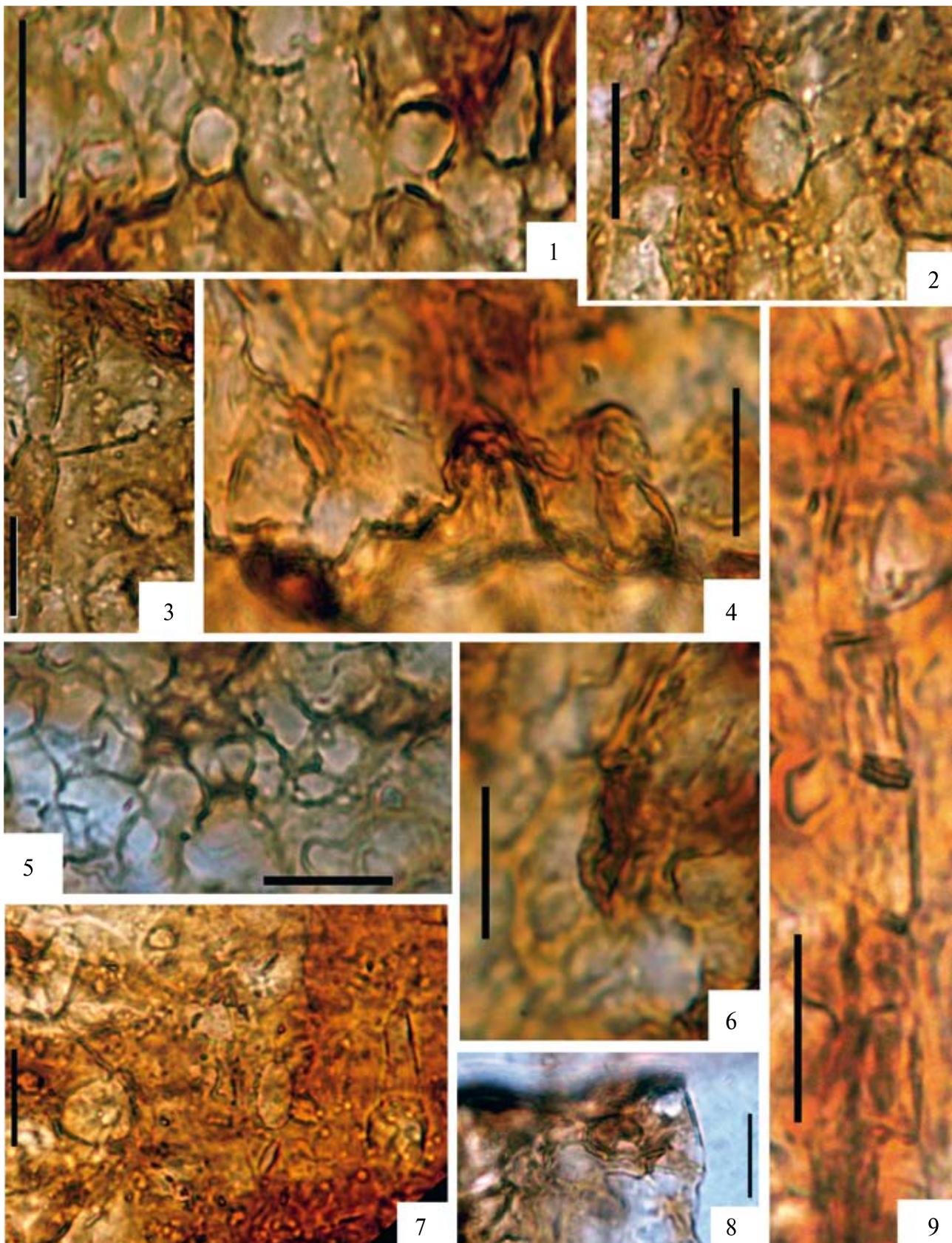


Таблица LVIII

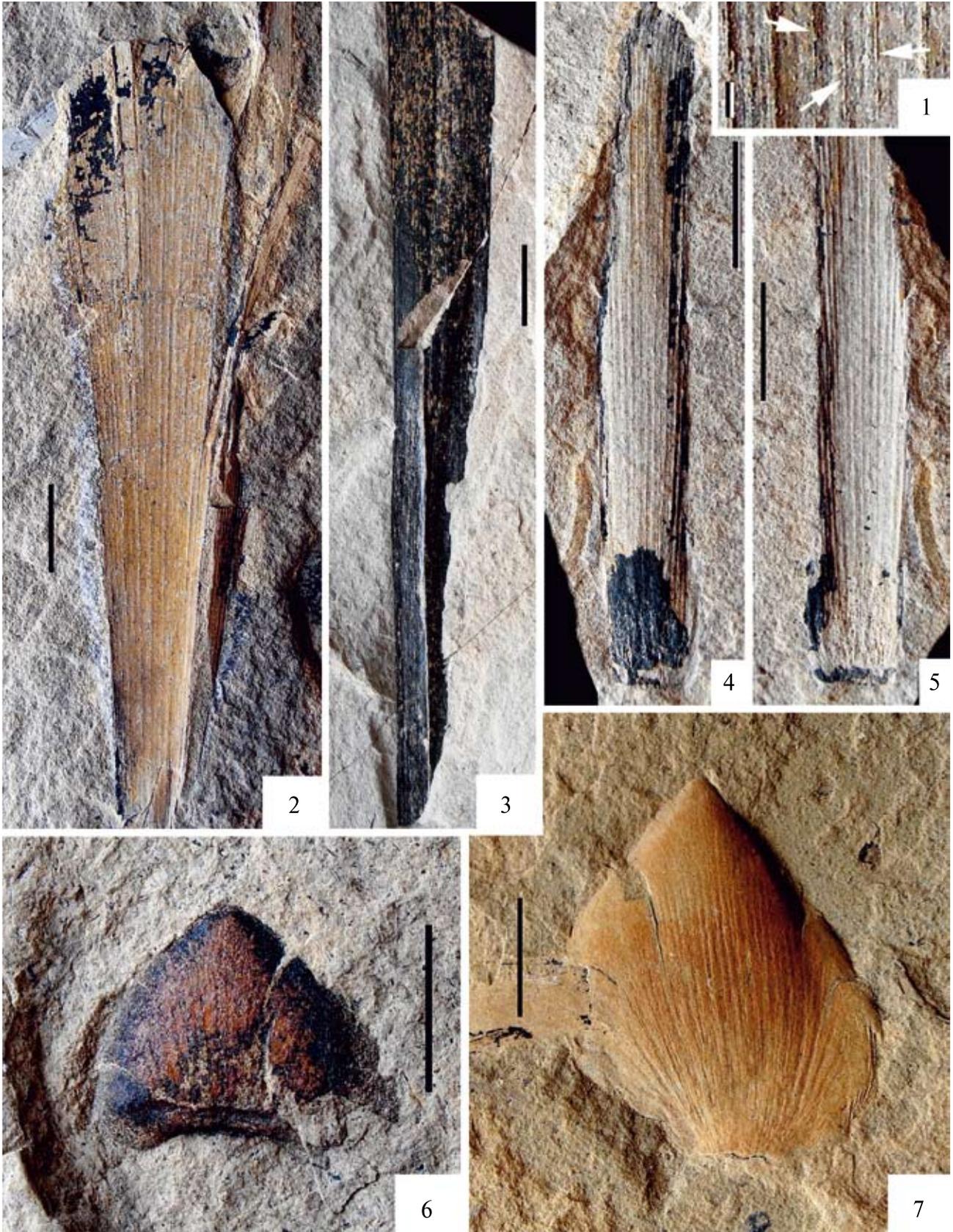


Таблица LIX

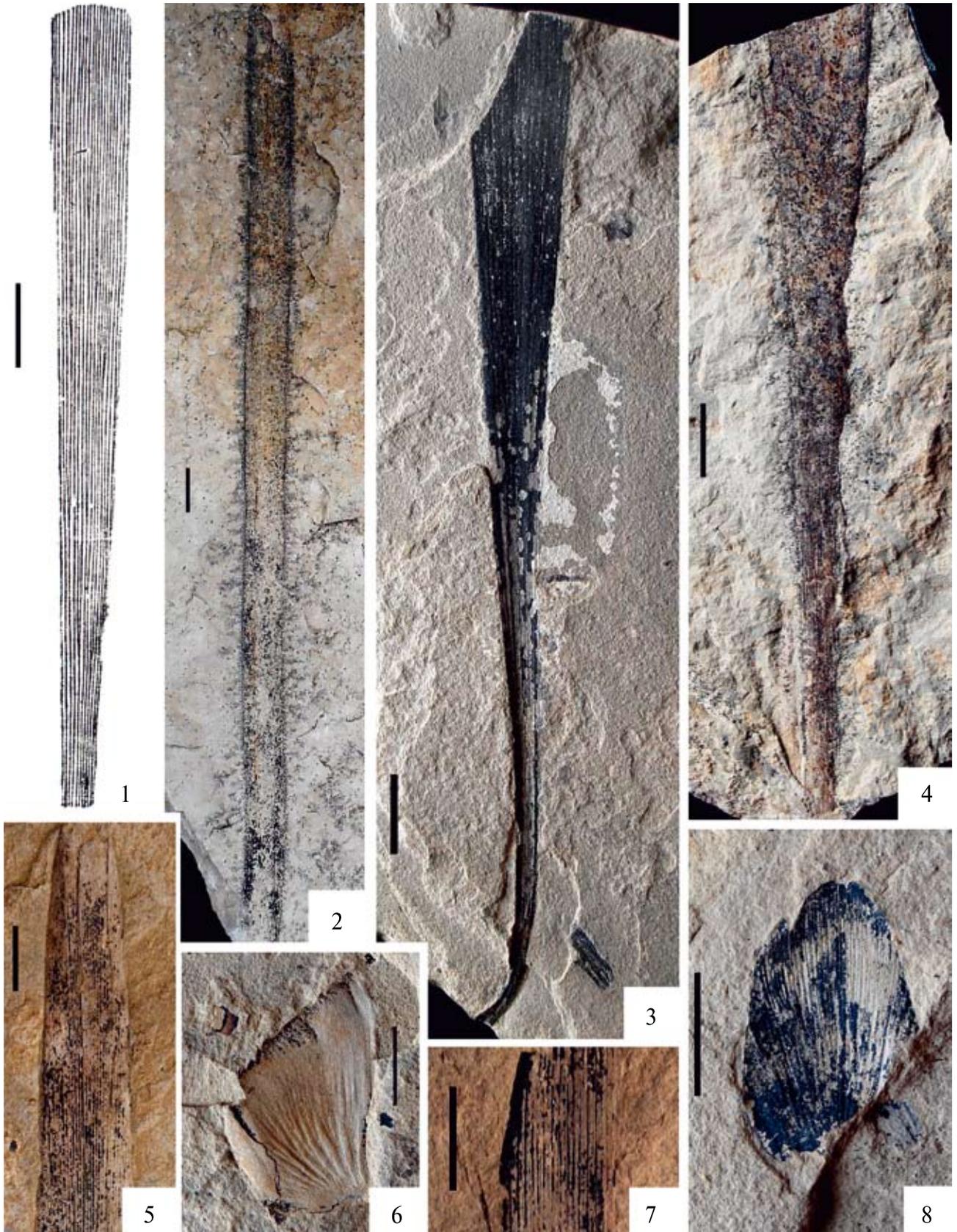


Таблица LX

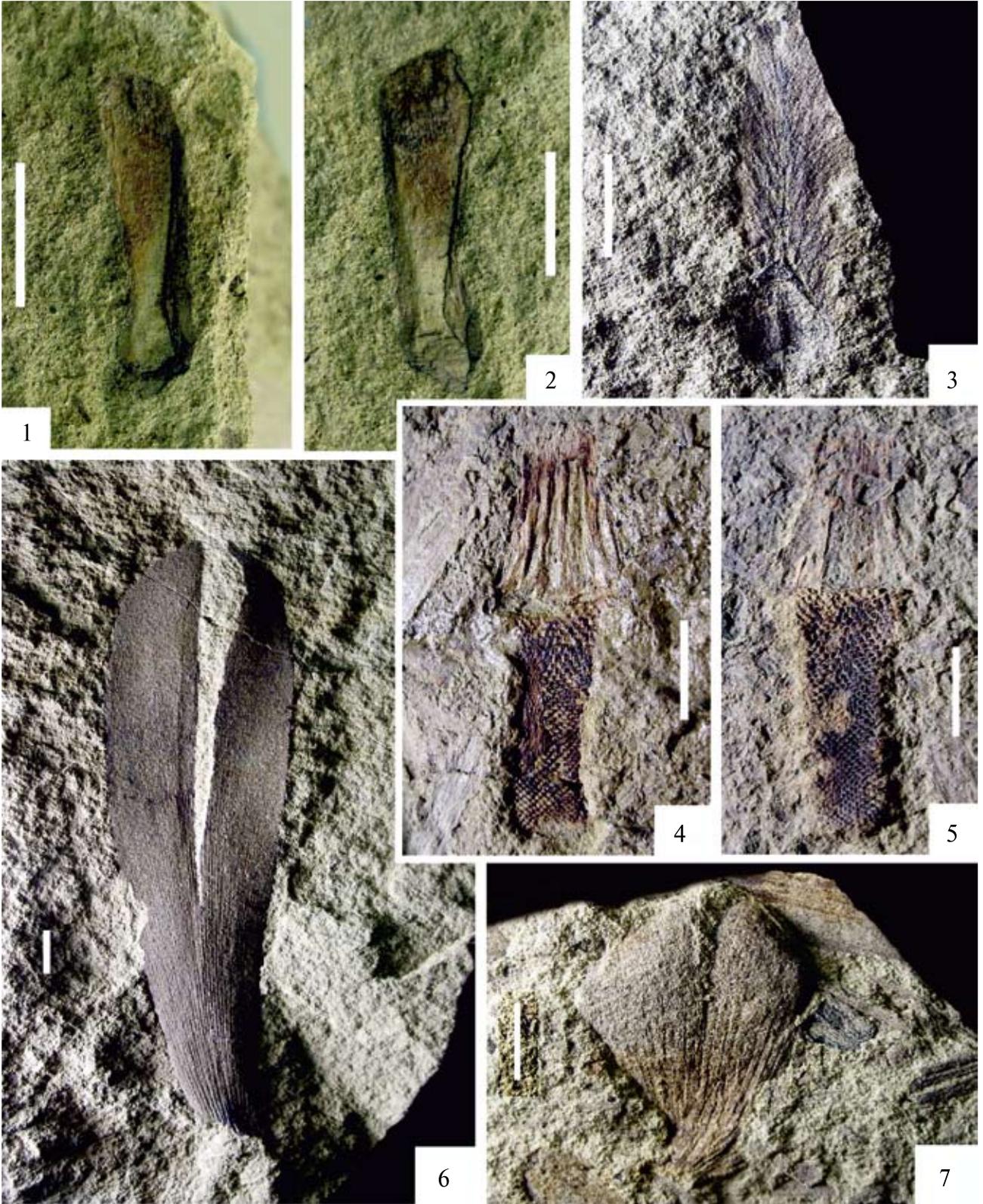


Таблица LXI

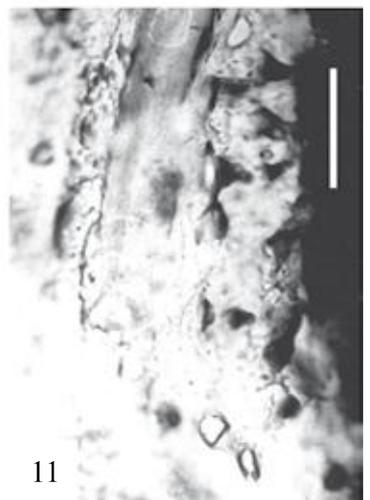
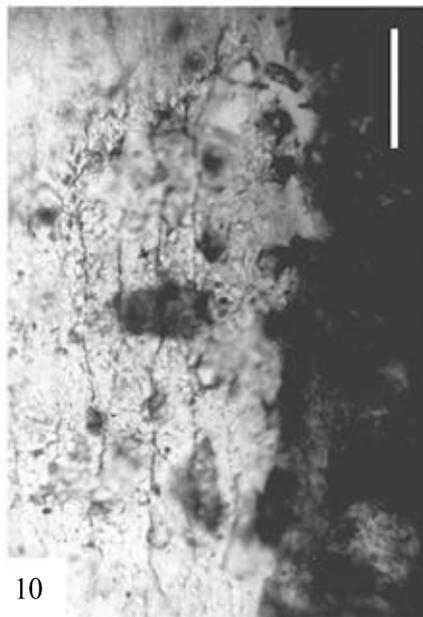
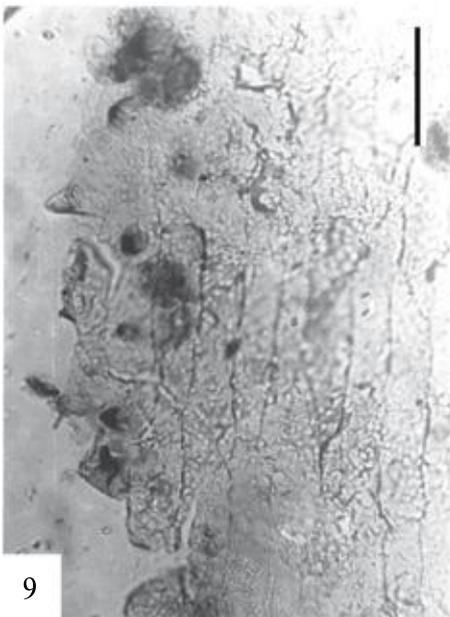
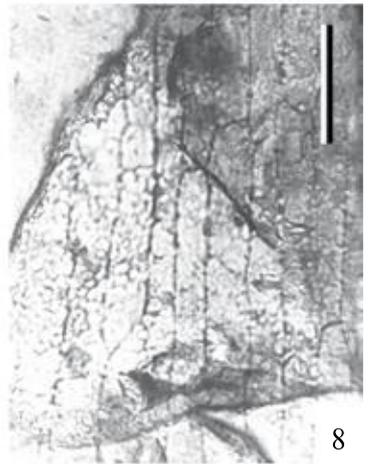
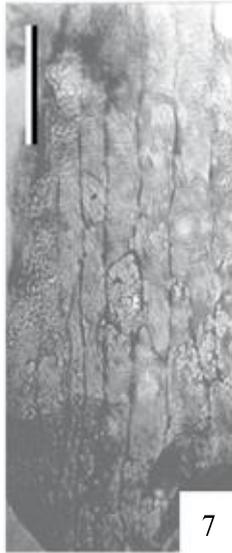
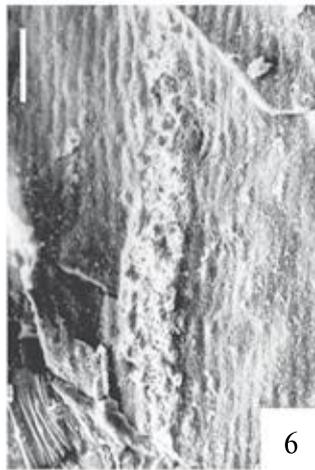
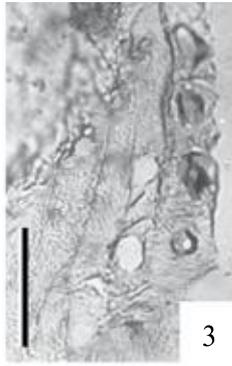


Таблица LXII

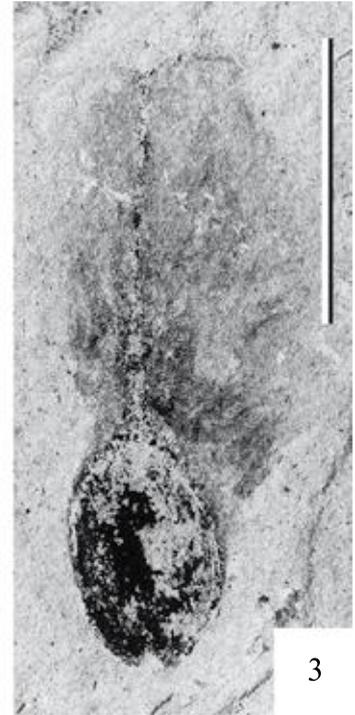


Таблица LXIII

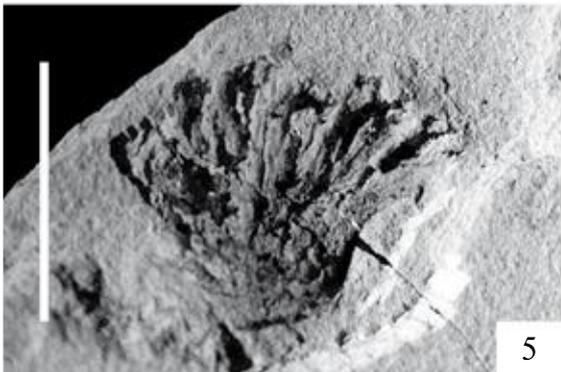
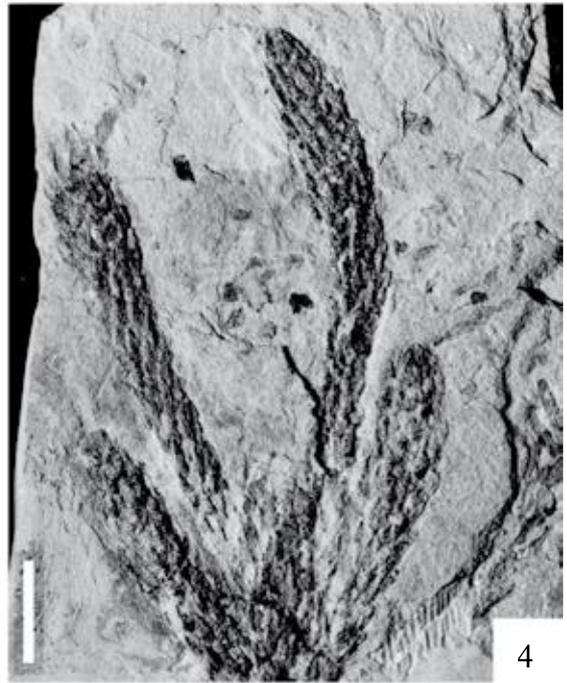


Таблица LXIV

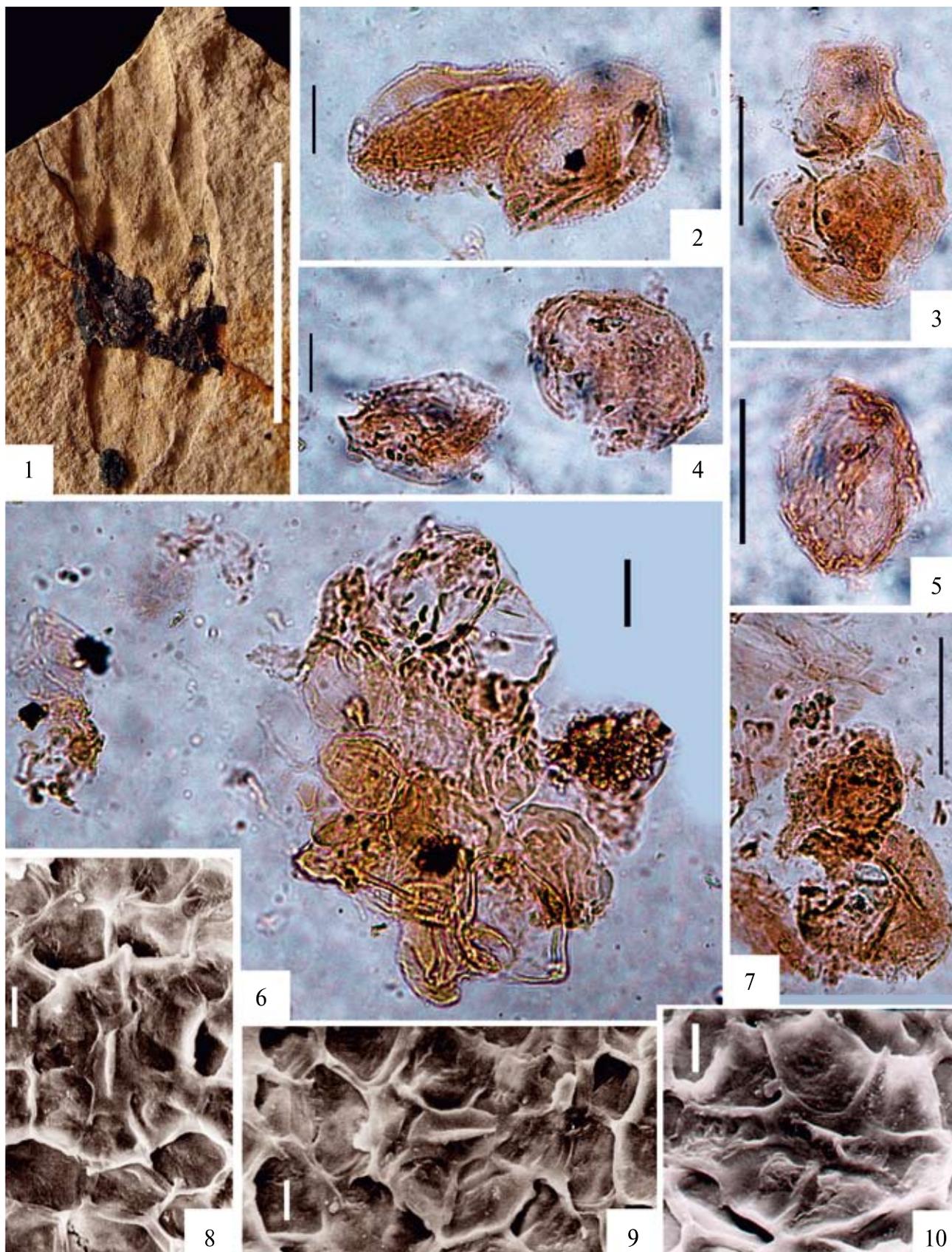


Таблица LXV

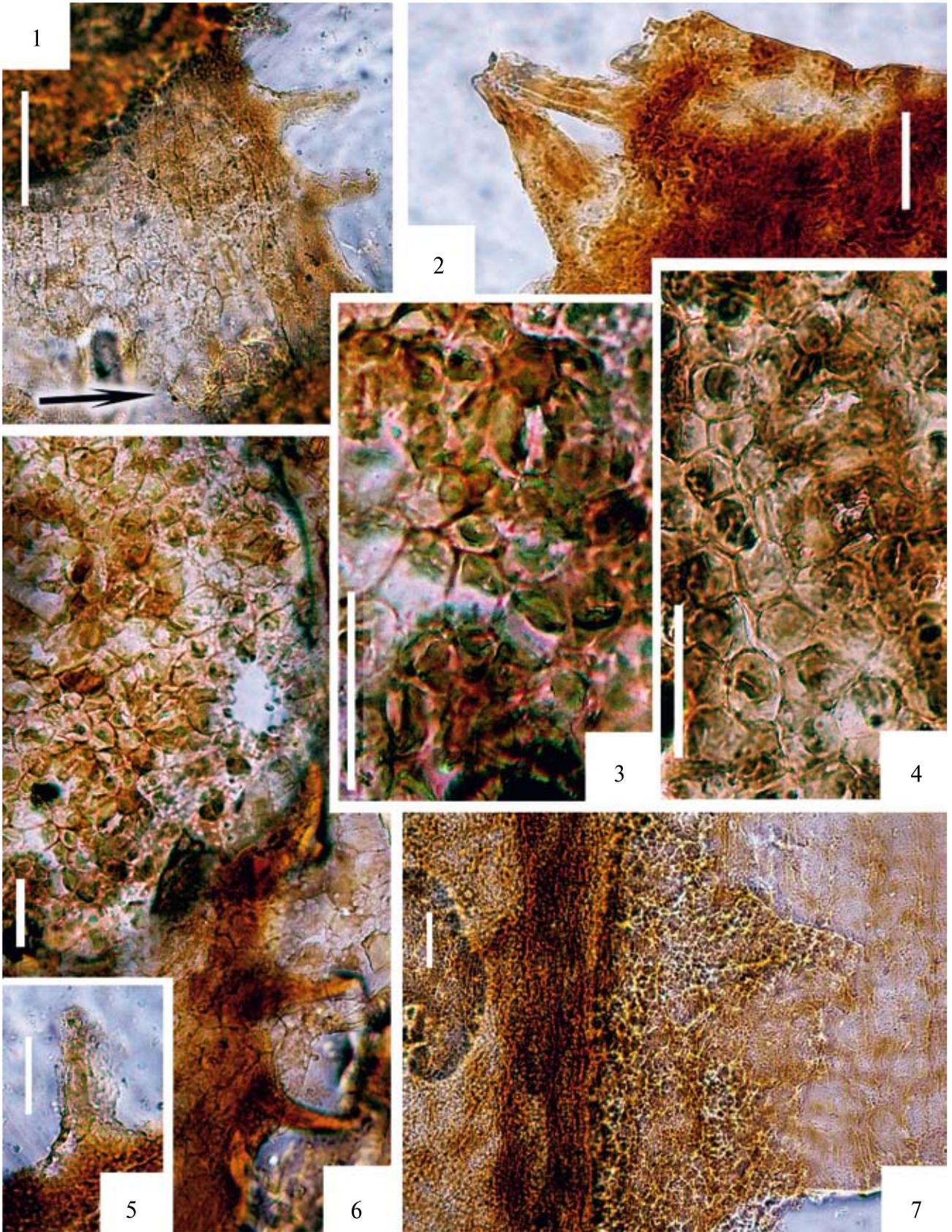


Таблица LXVI



Таблица LXVII

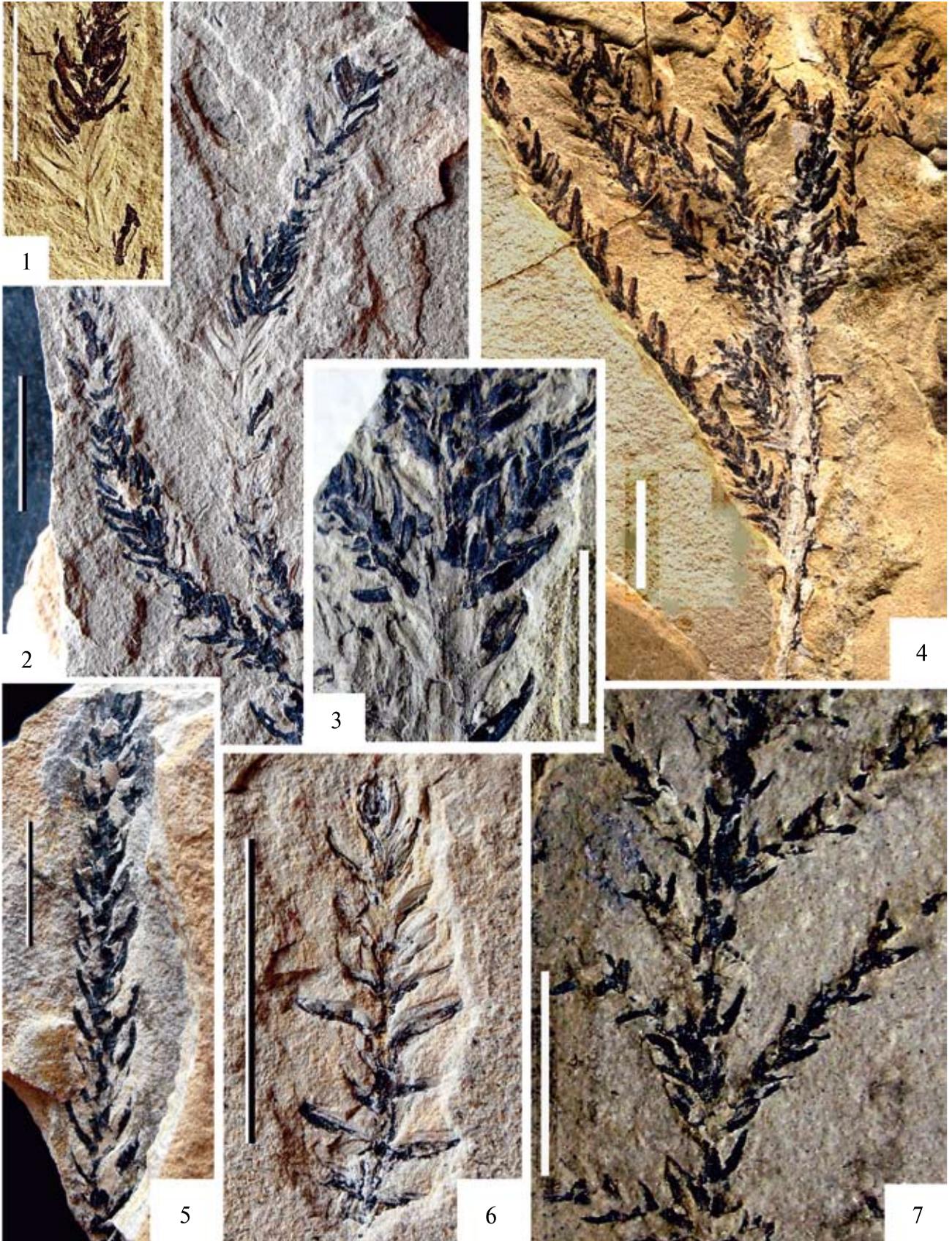


Таблица LXVIII

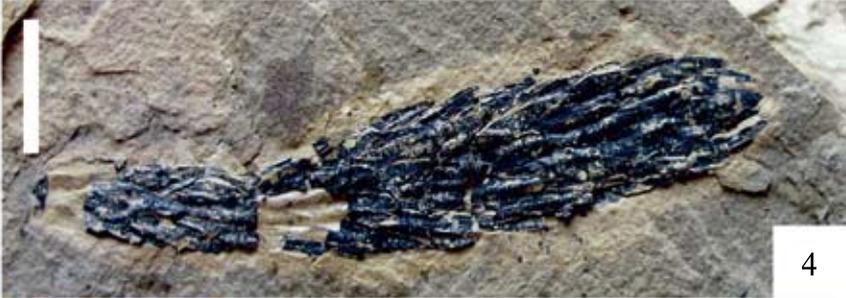
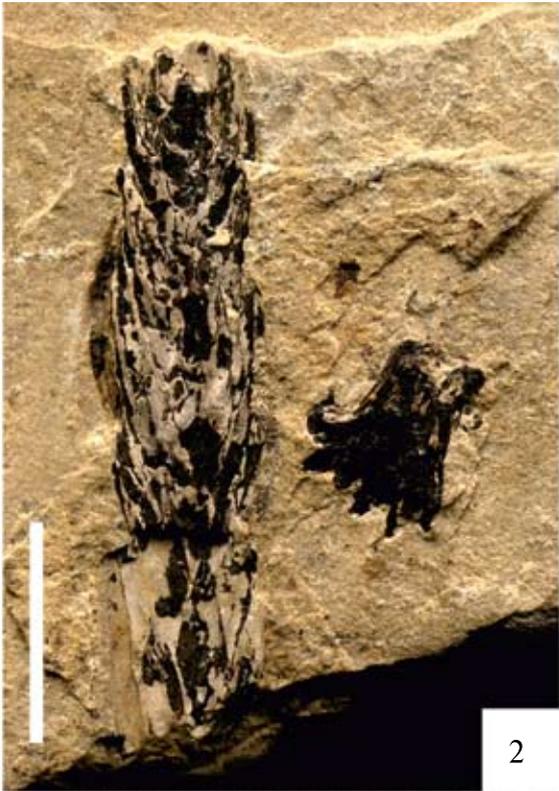
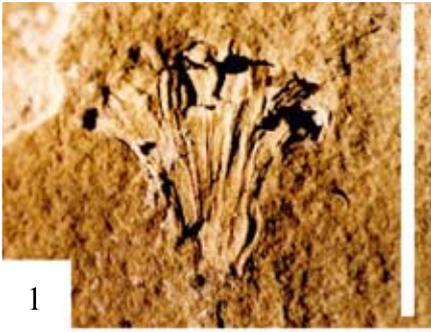


Таблица LXIX



Таблица LXX



Таблица LXXI

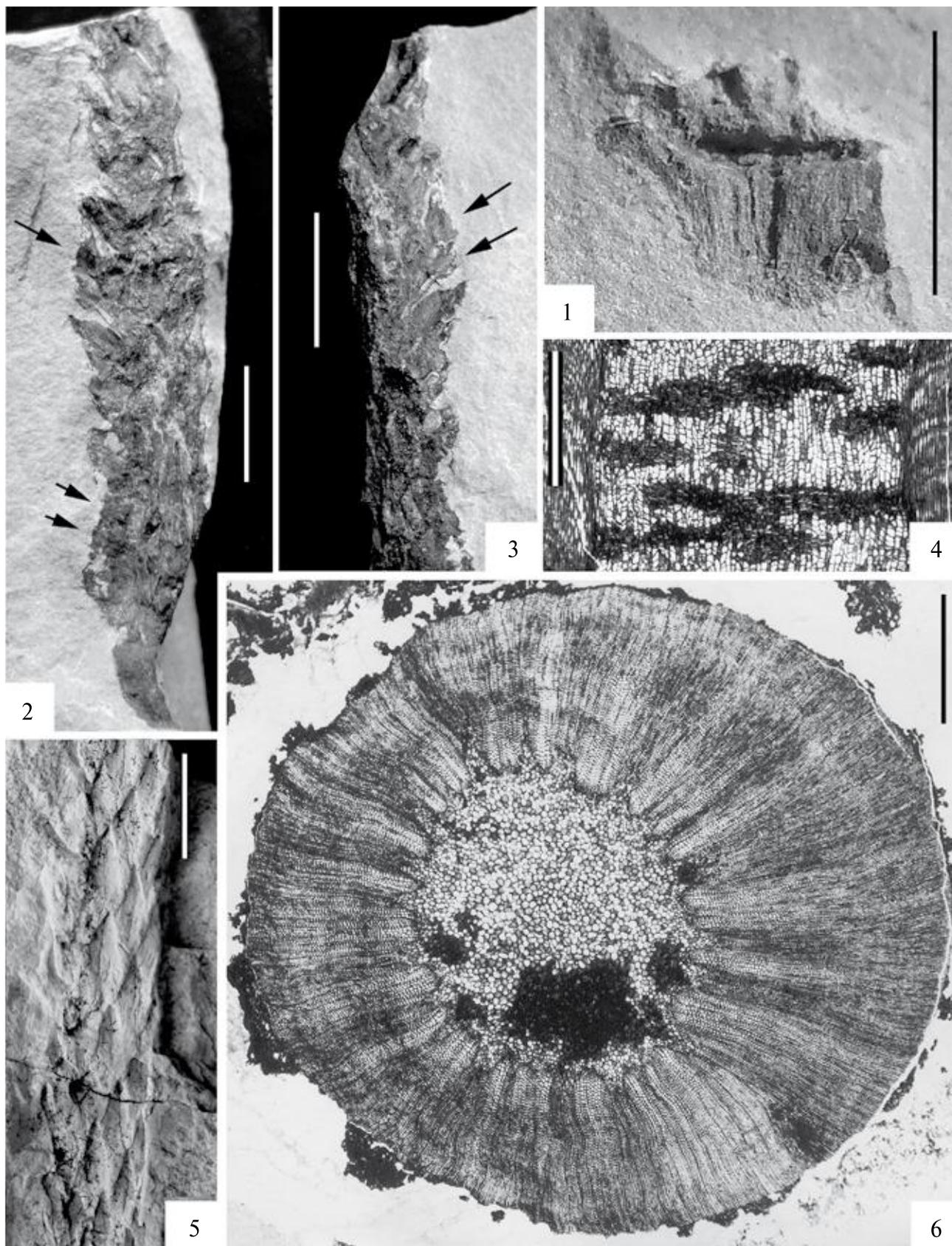


Таблица LXXII

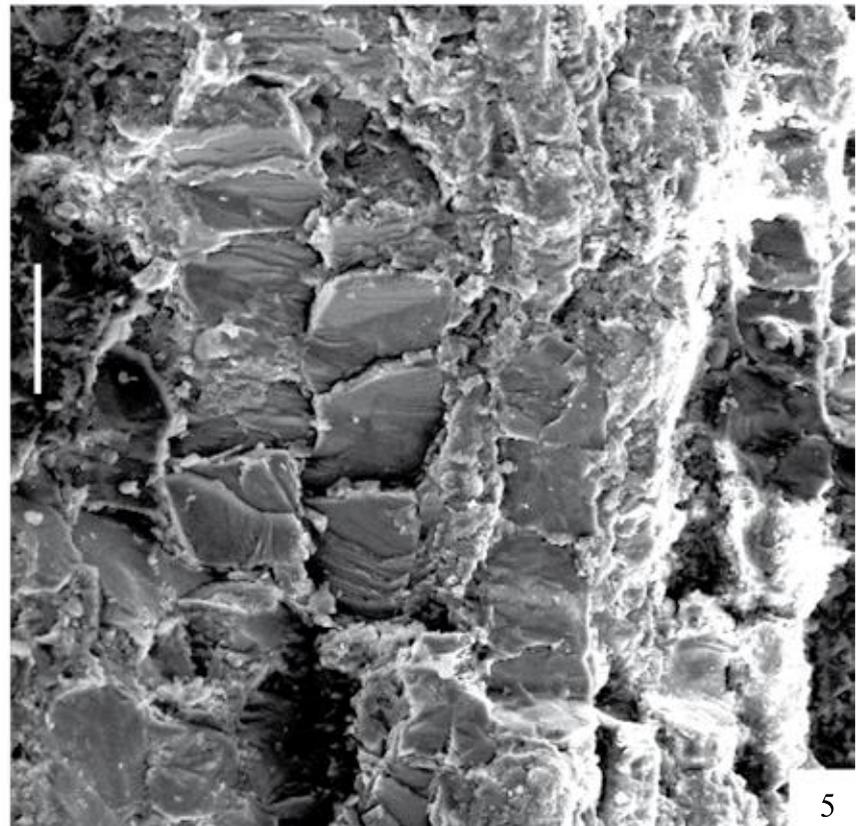
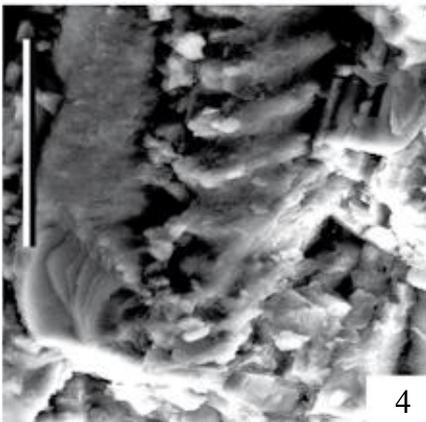
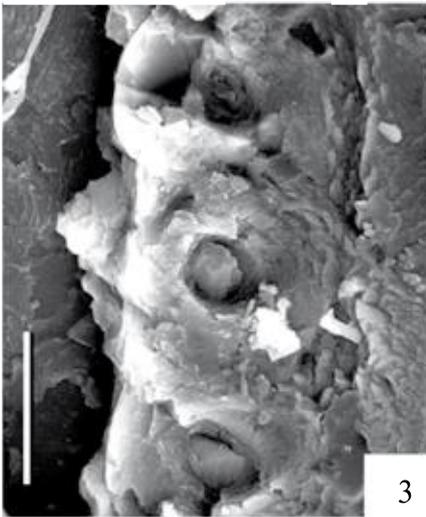
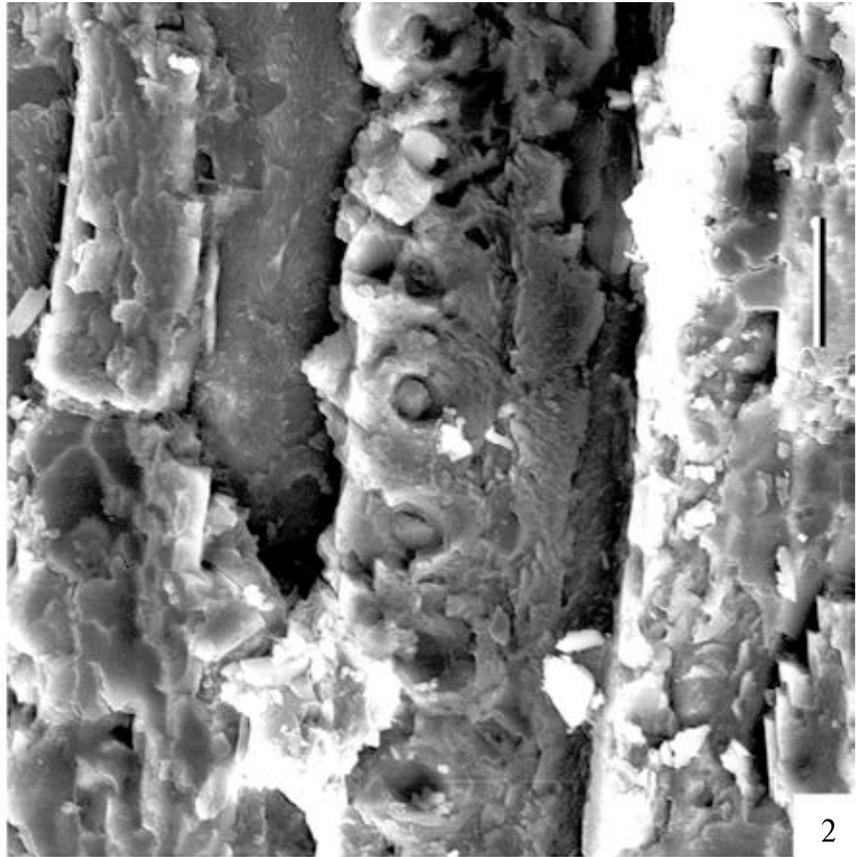
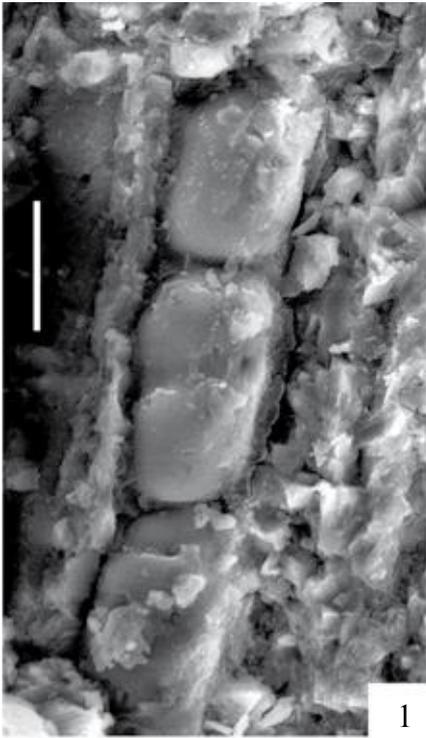


Таблица LXXIII

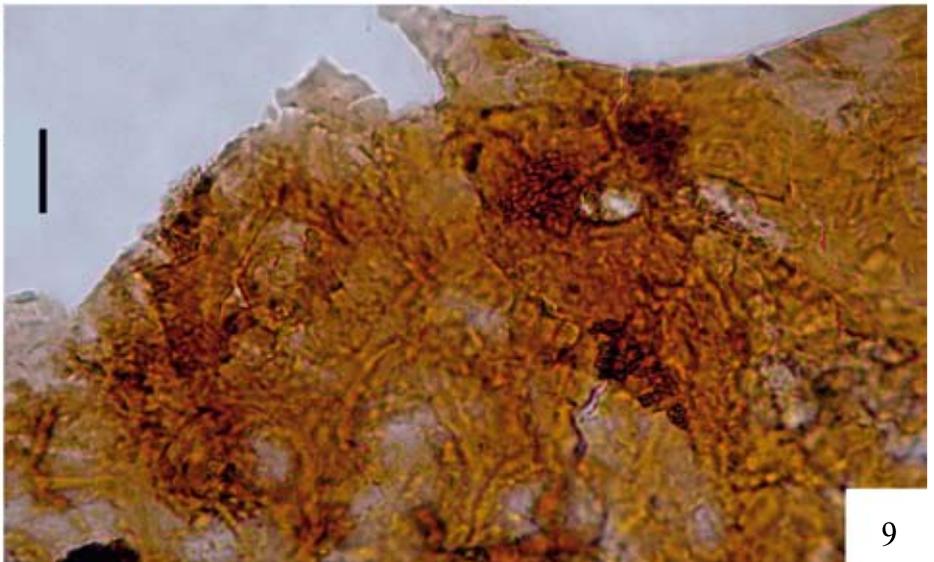
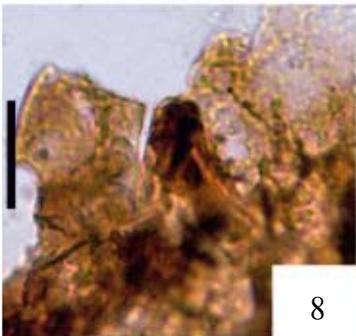
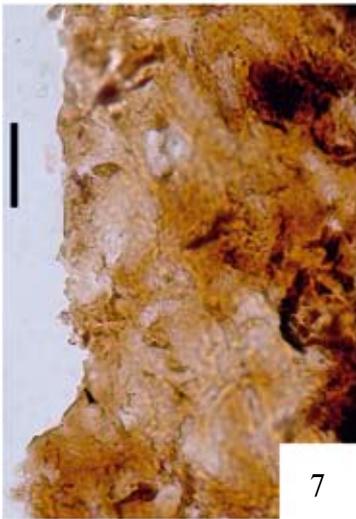
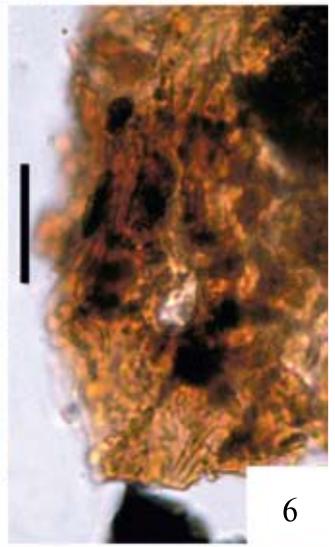
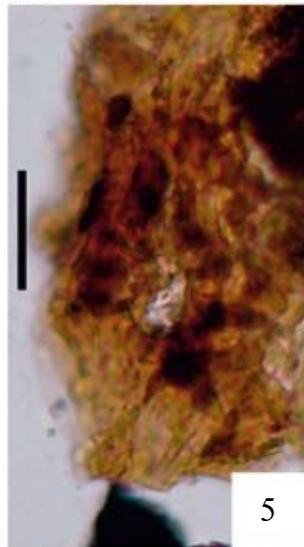
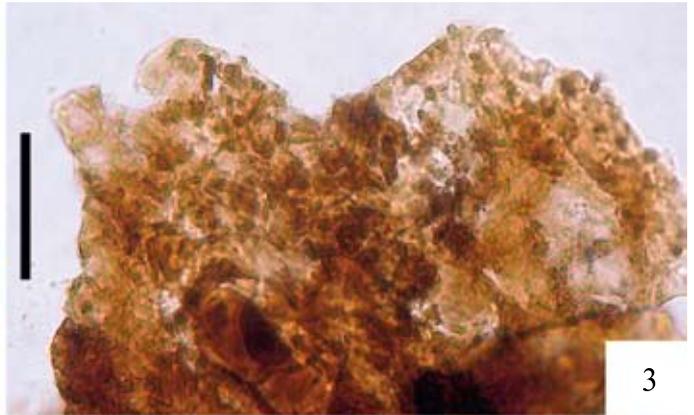


Таблица LXXIV

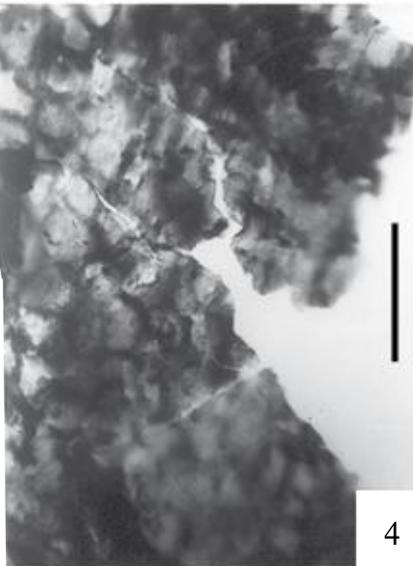
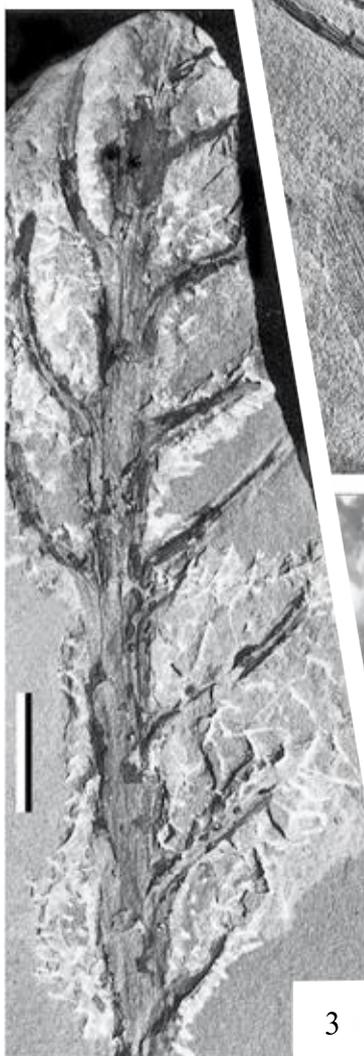


Таблица LXXV



Таблица LXXVI



Таблица LXXVII



Таблица LXXVIII

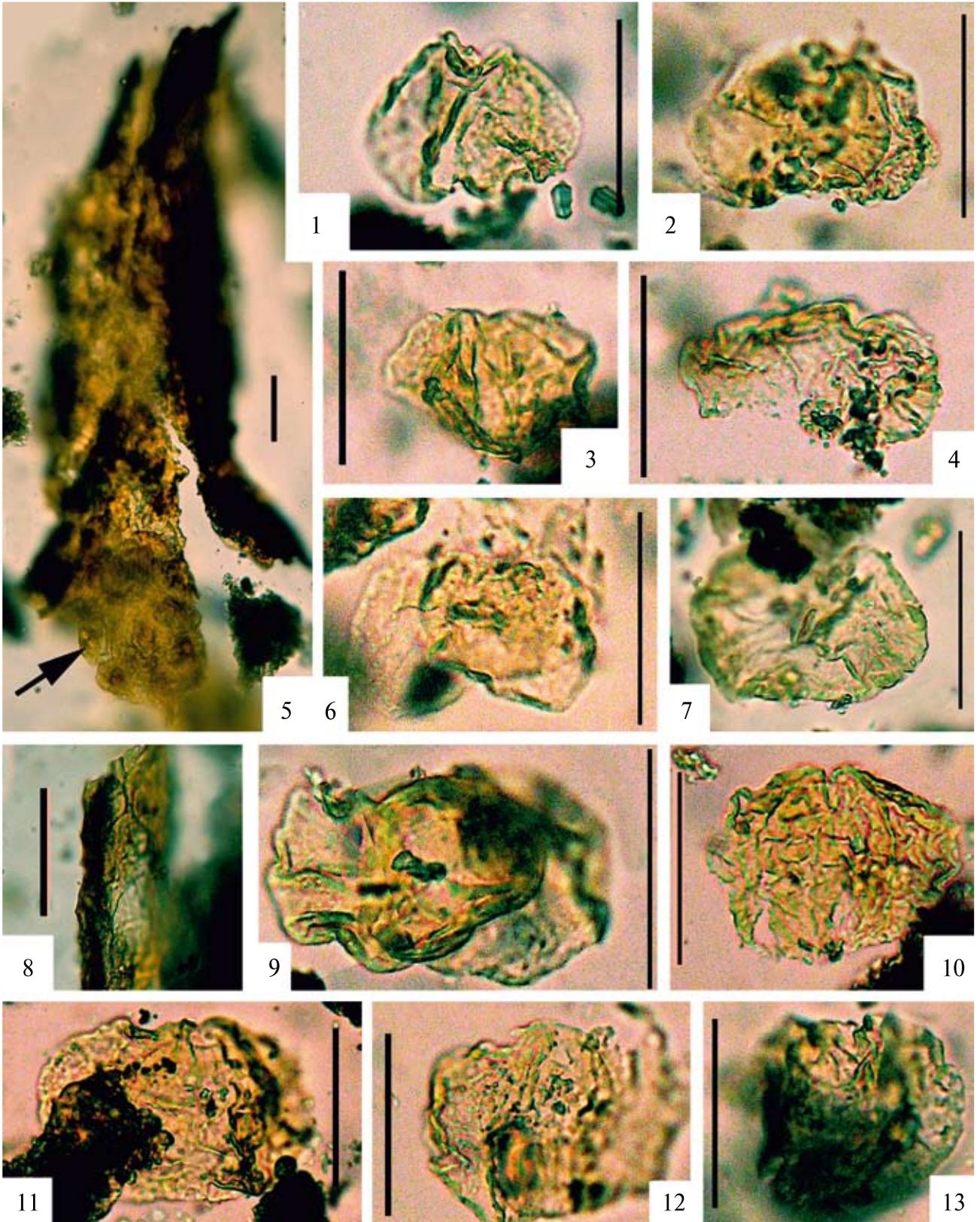


Таблица LXXIX

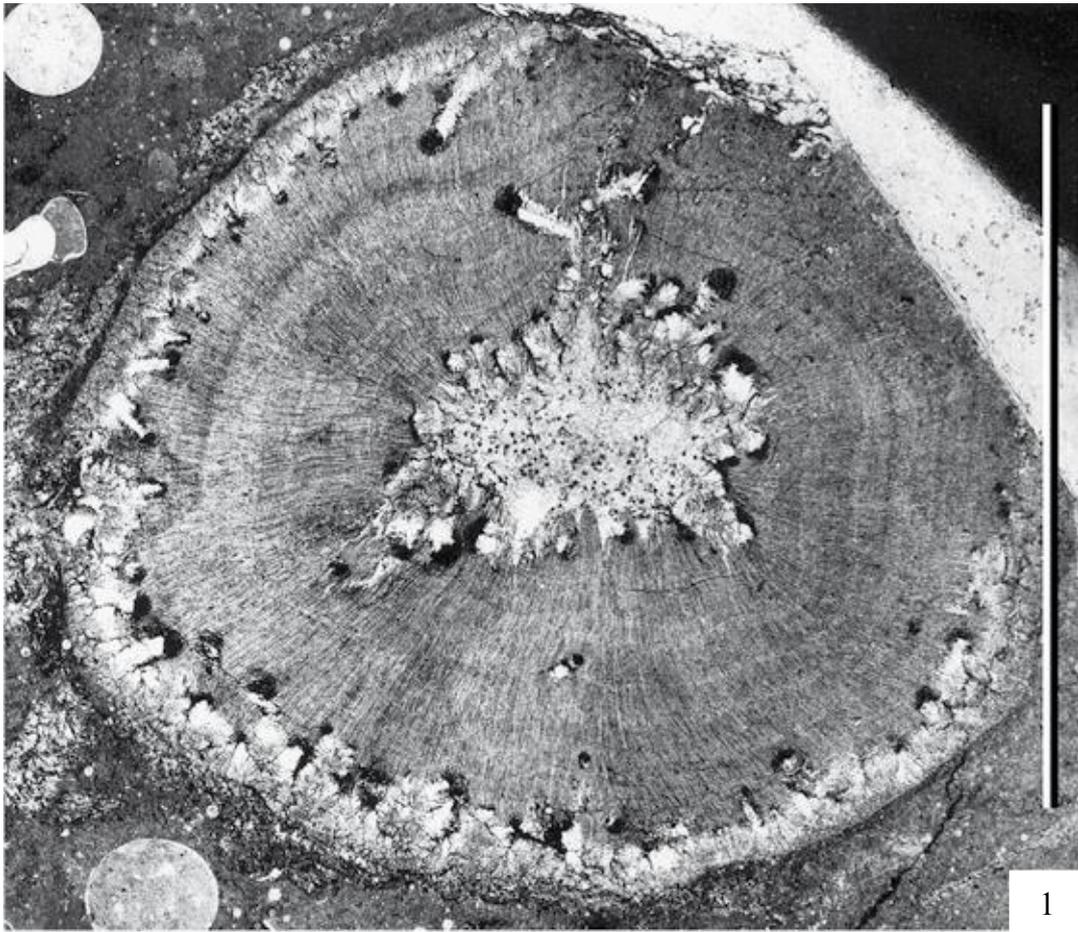


Таблица LXXX

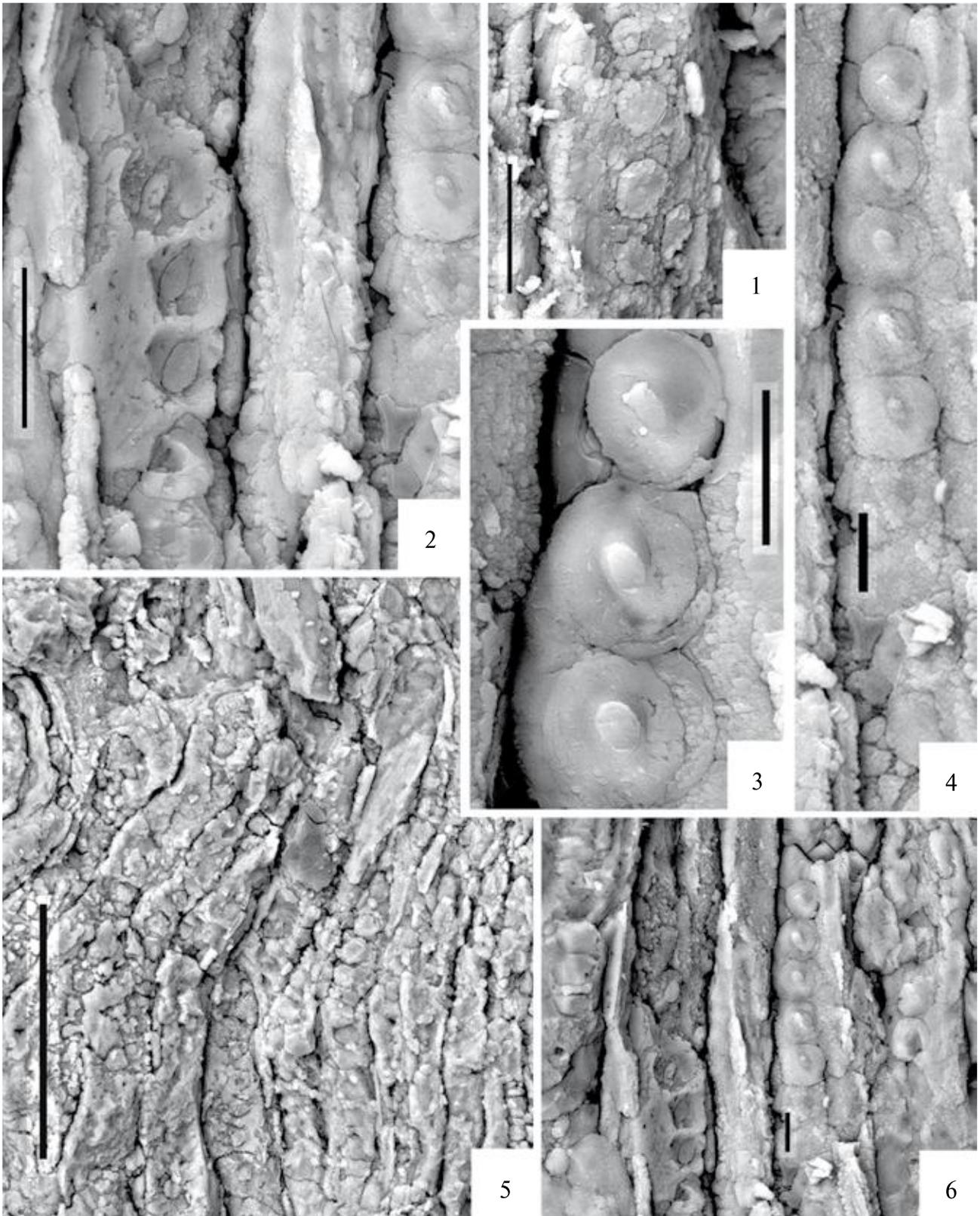


Таблица LXXXI

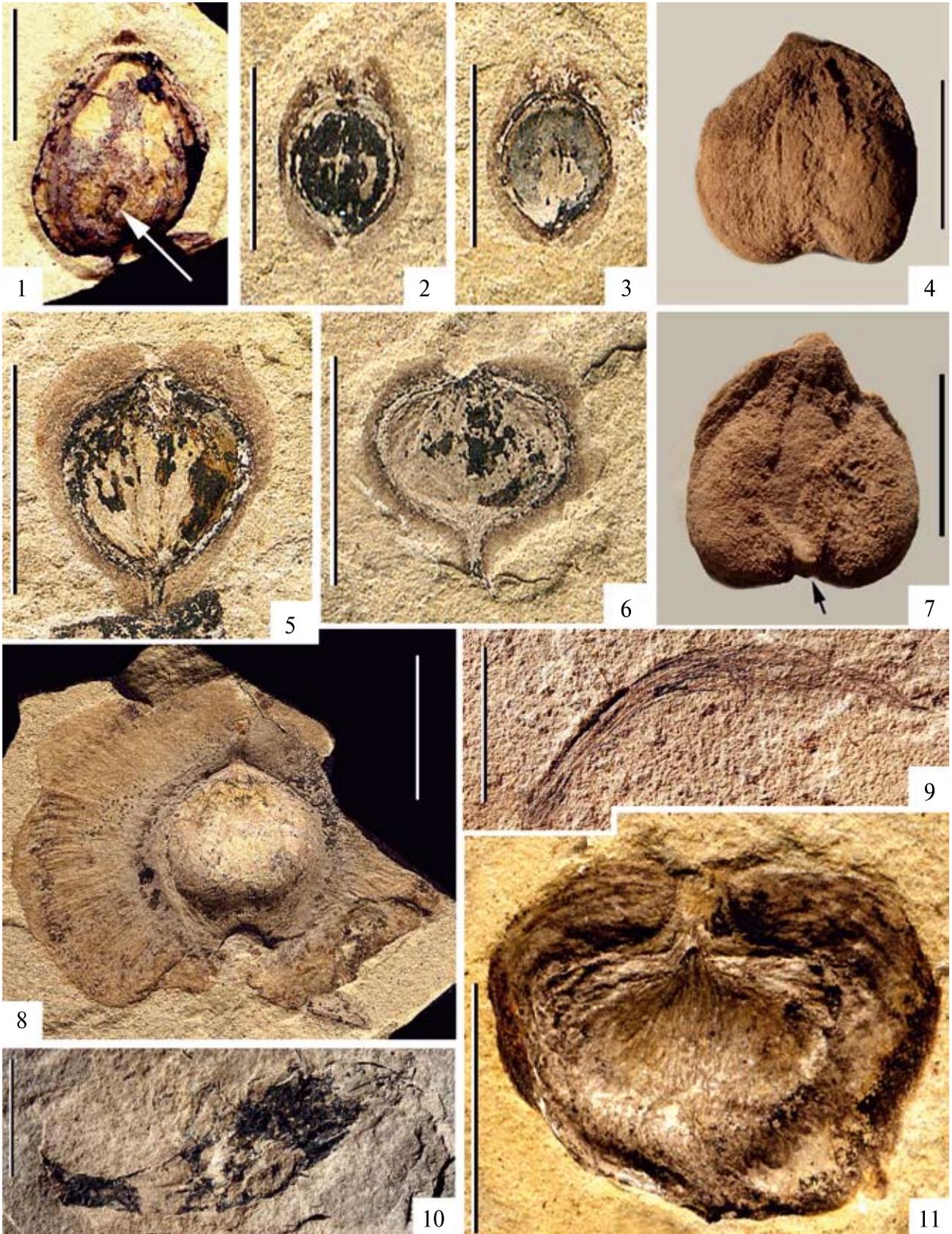


Таблица LXXXII

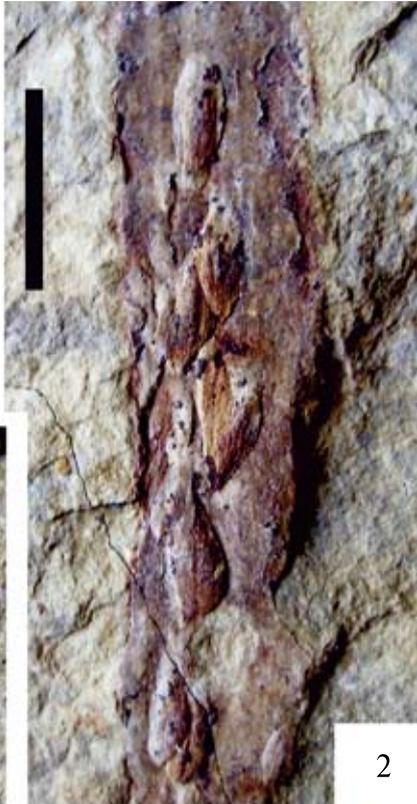
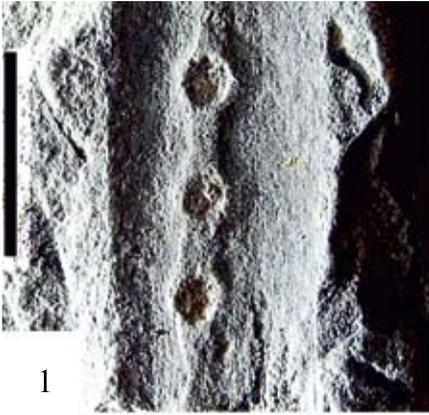


Таблица LXXXIII

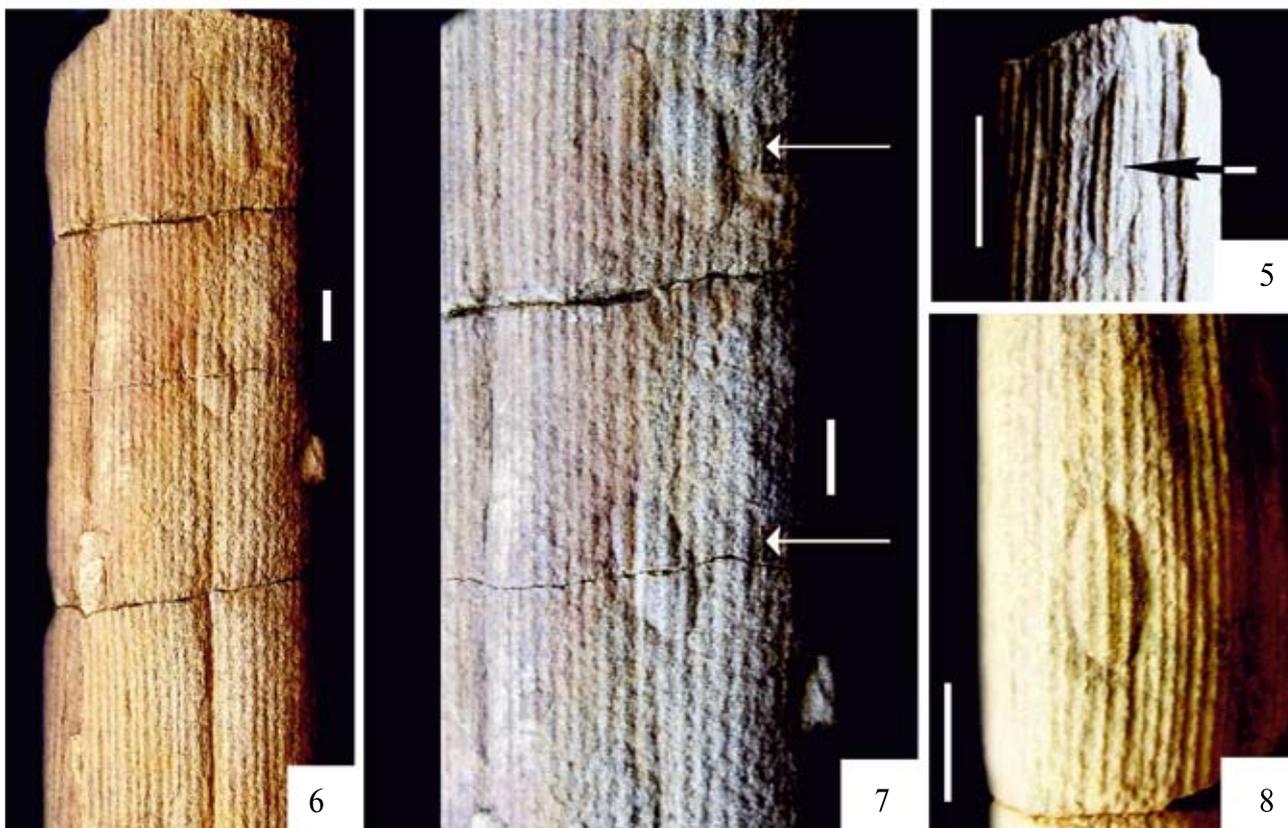
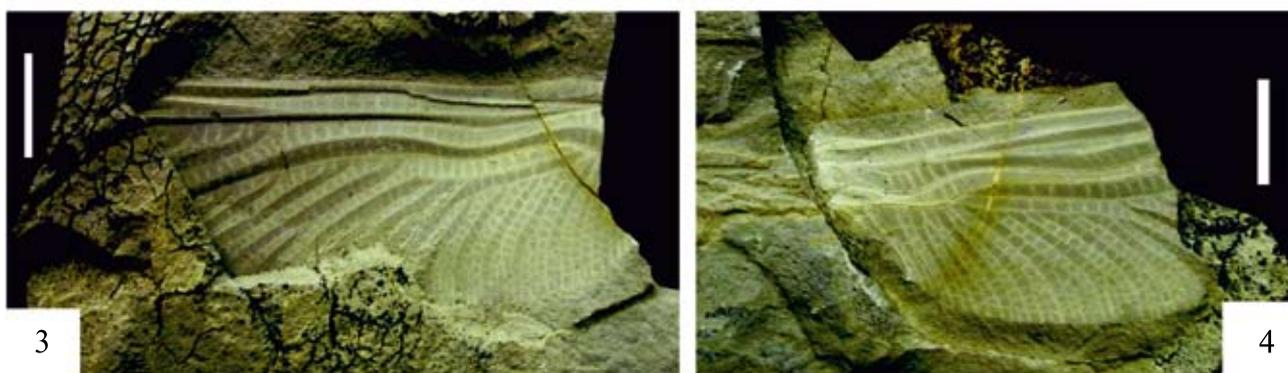
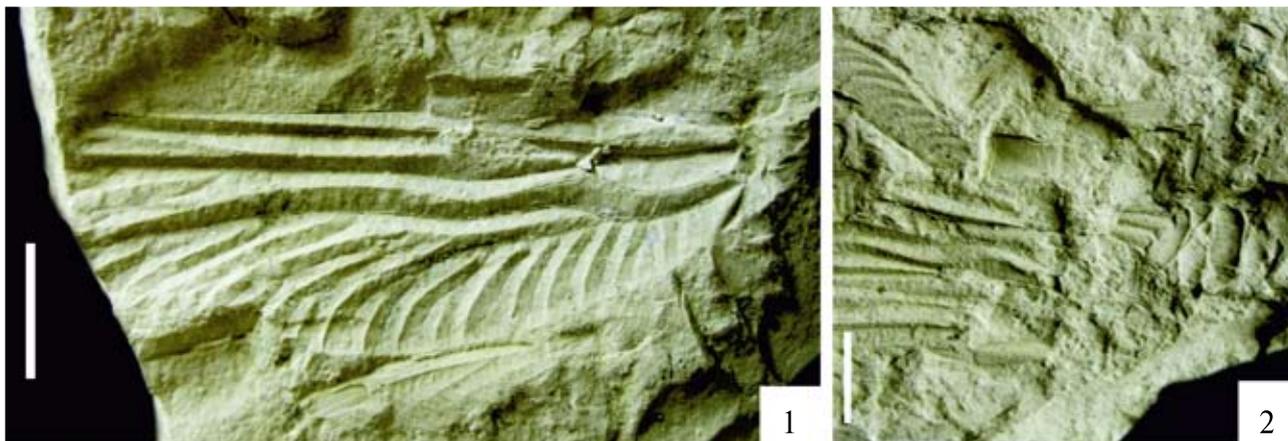


Таблица LXXXIV

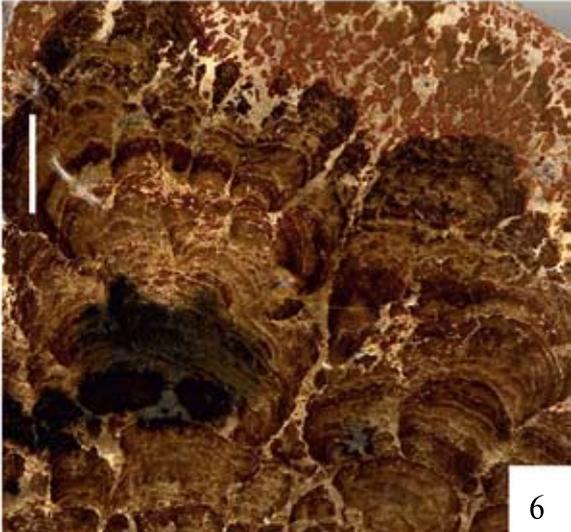
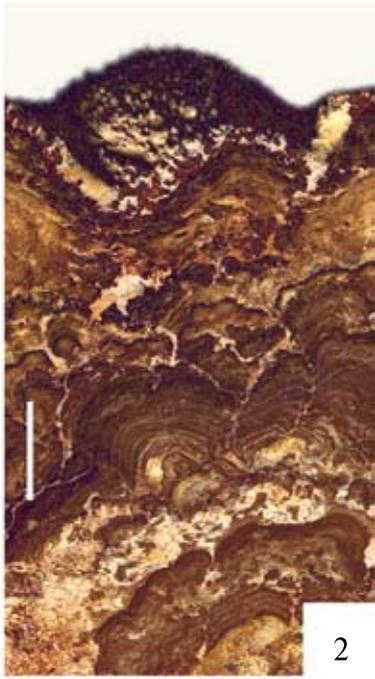


Таблица LXXXV

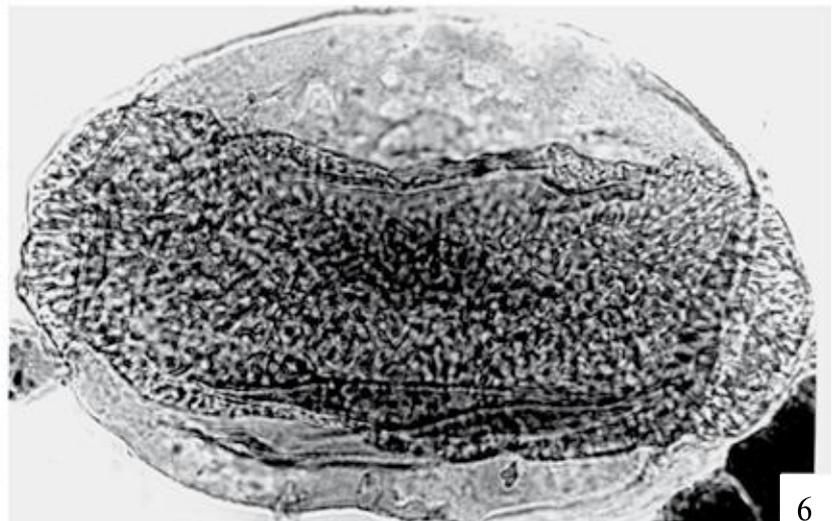
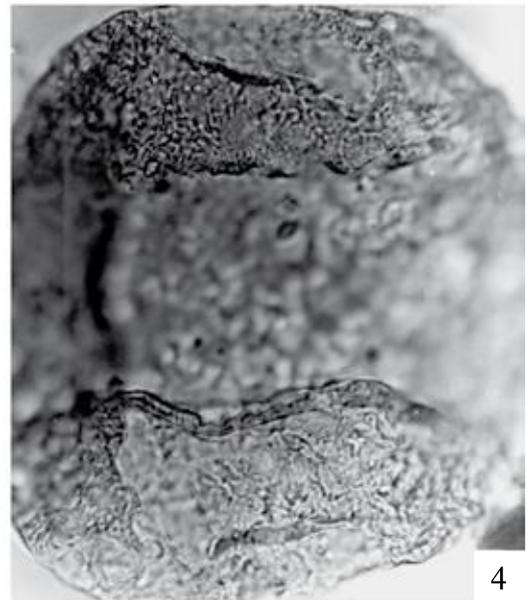
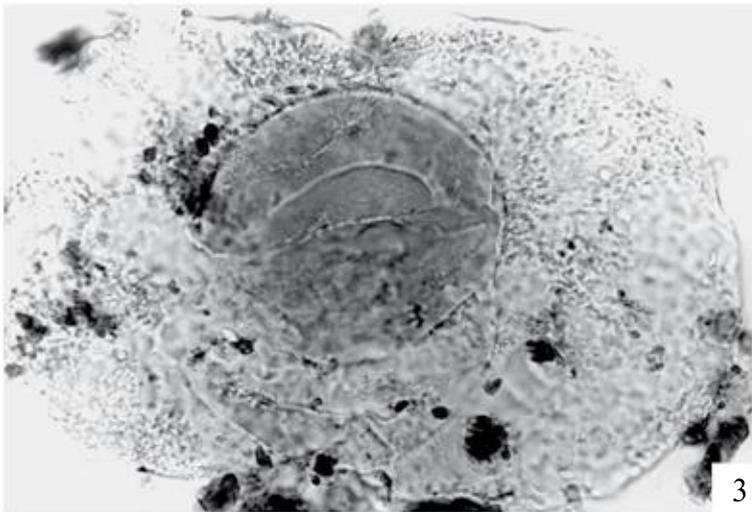
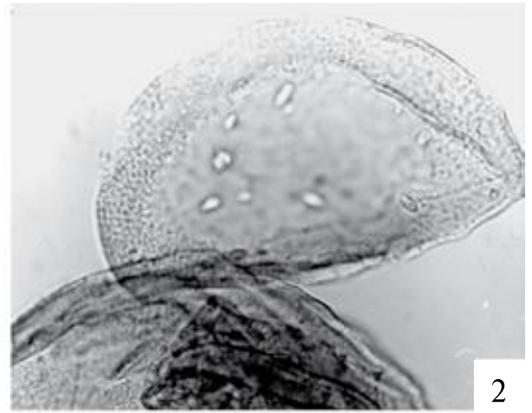
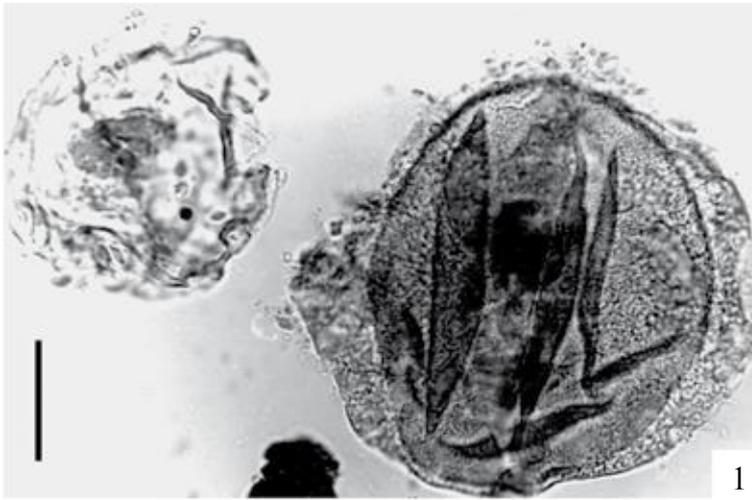


Таблица LXXXVI

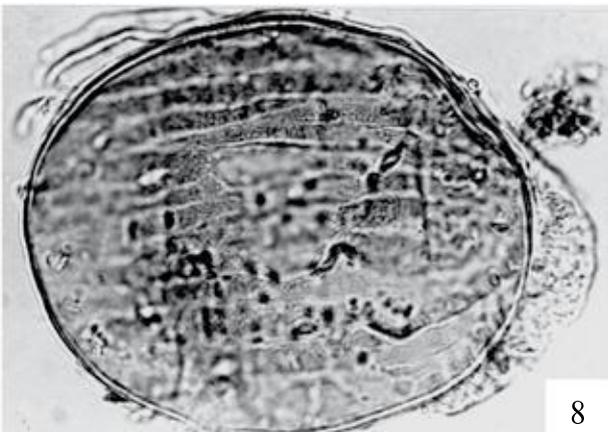
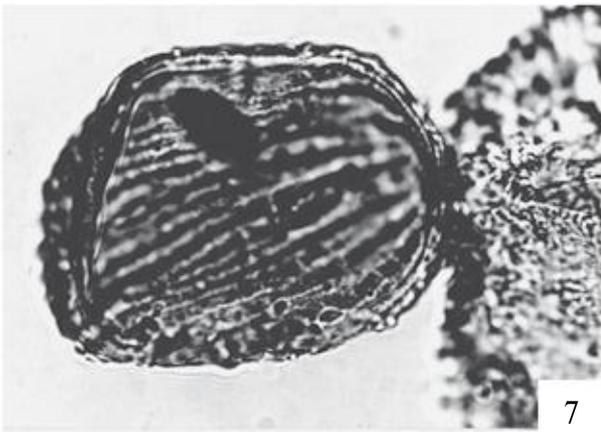
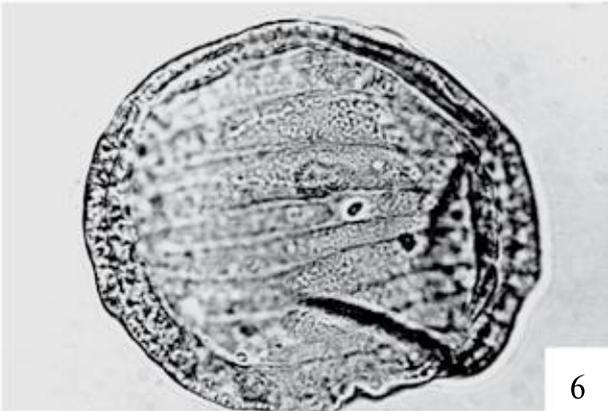
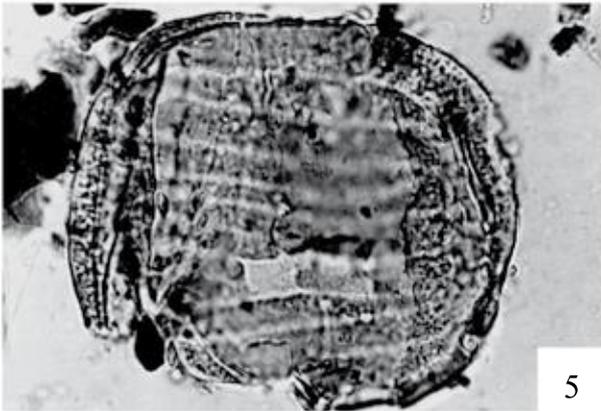
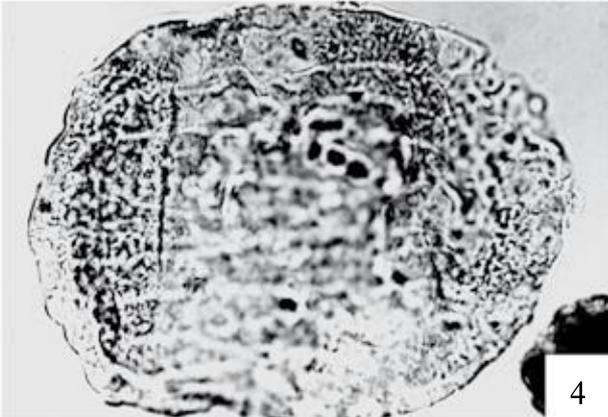
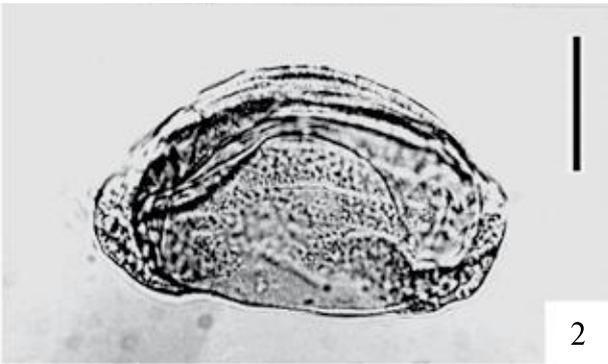


Таблица LXXXVII

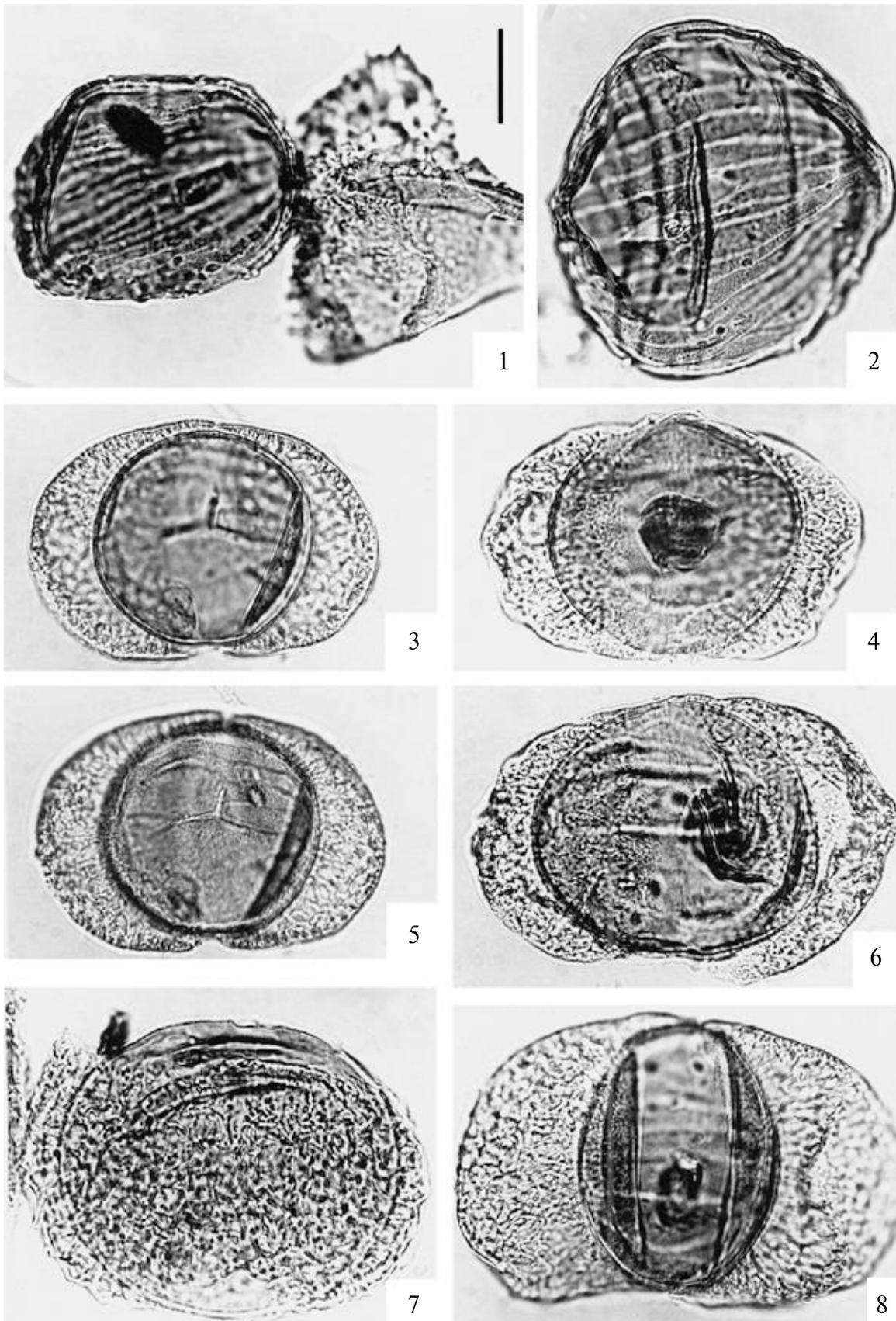


Таблица LXXXVIII

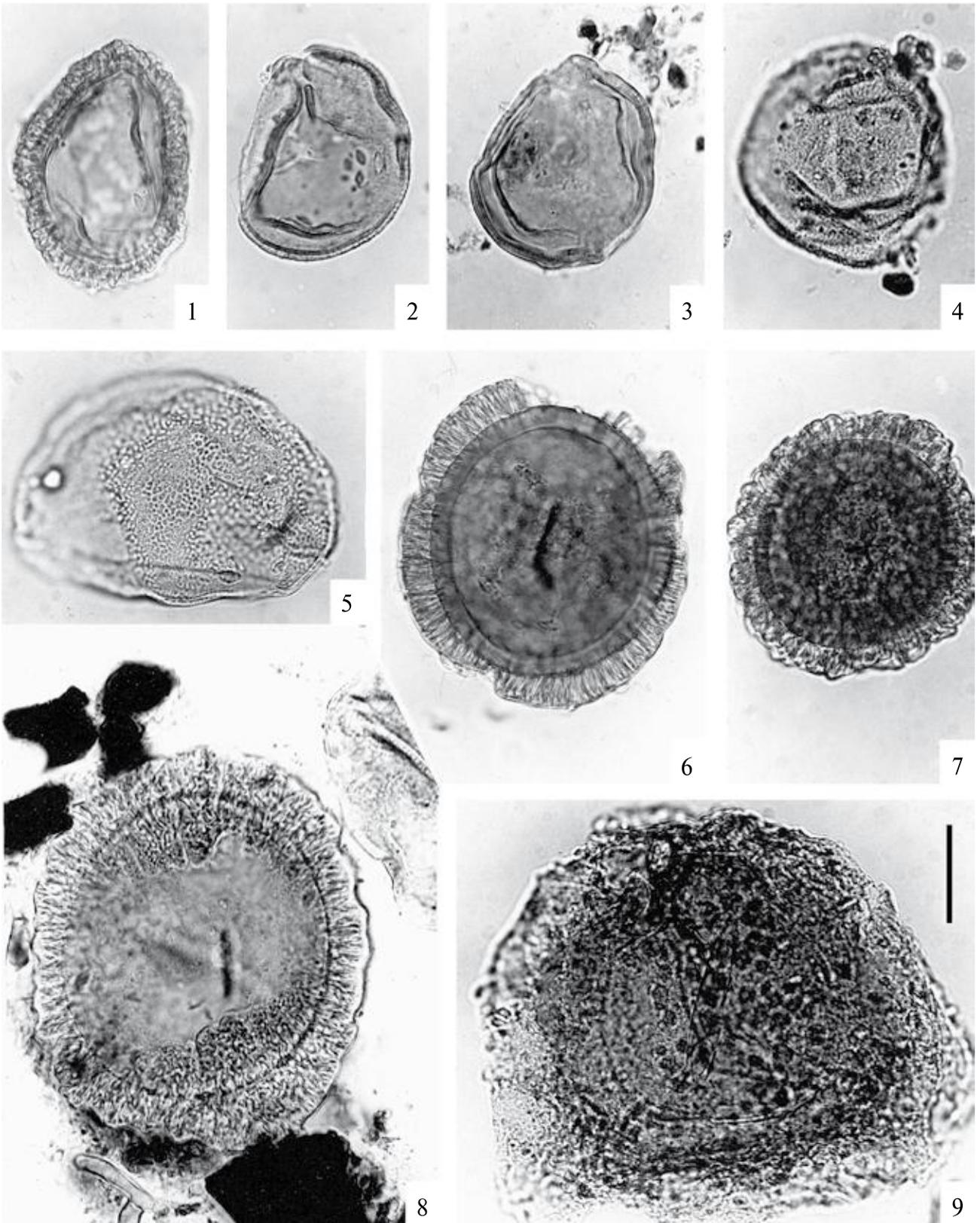


Таблица LXXXIX

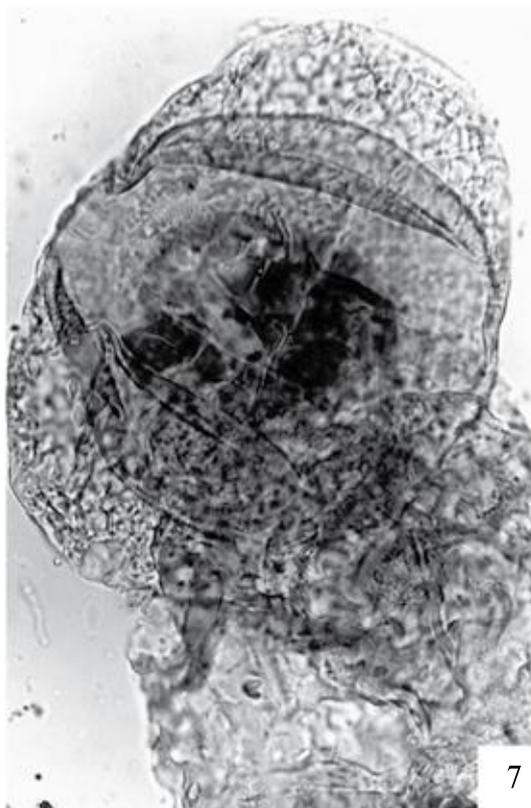
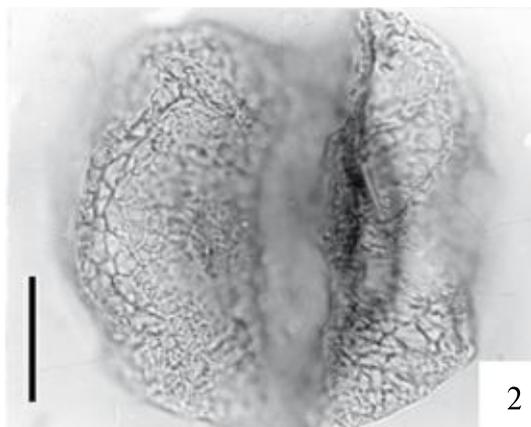


Таблица ХС

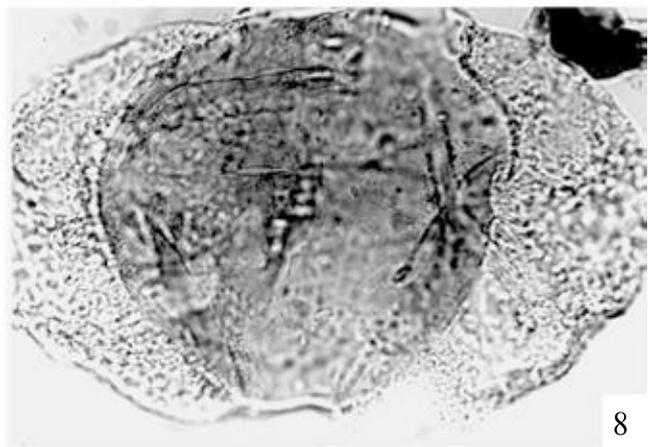
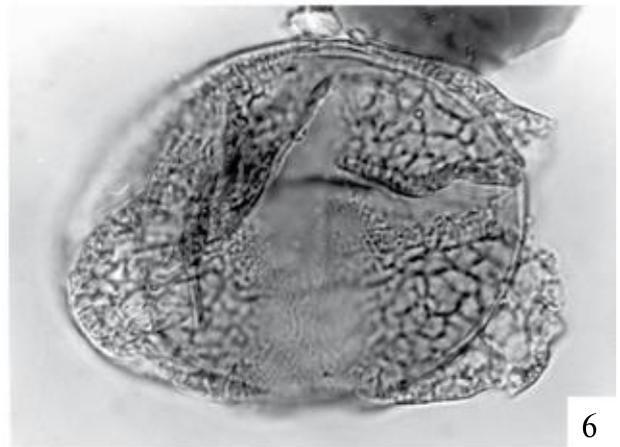
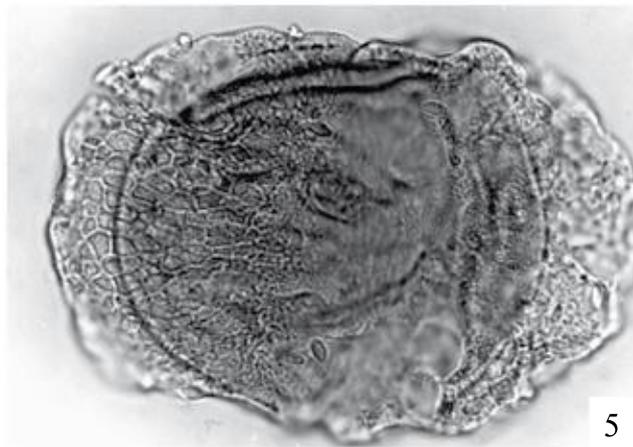
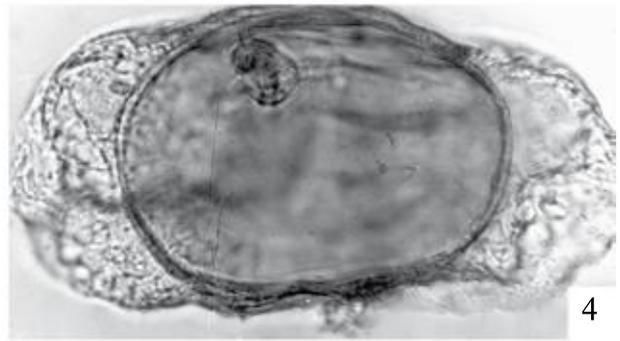
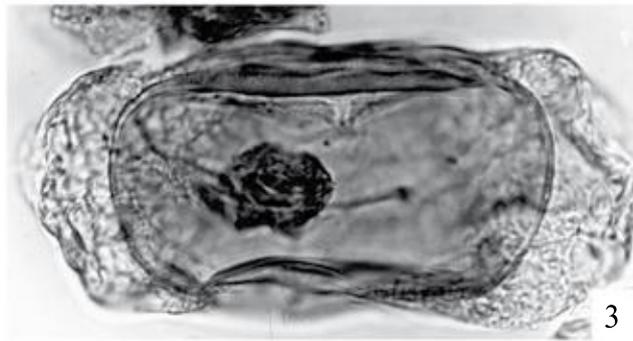
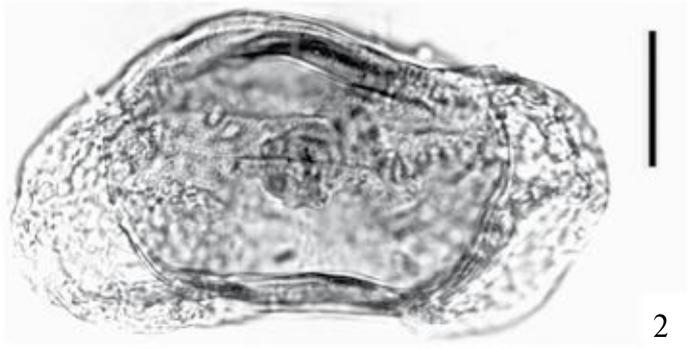
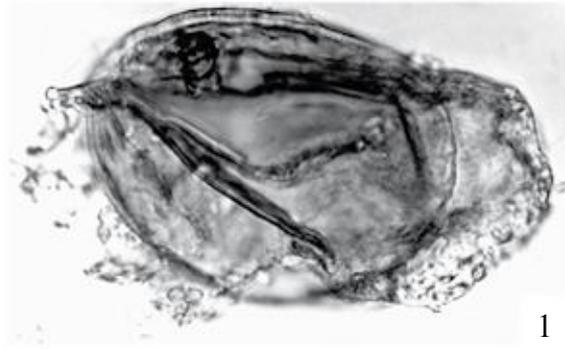


Таблица ХСІ

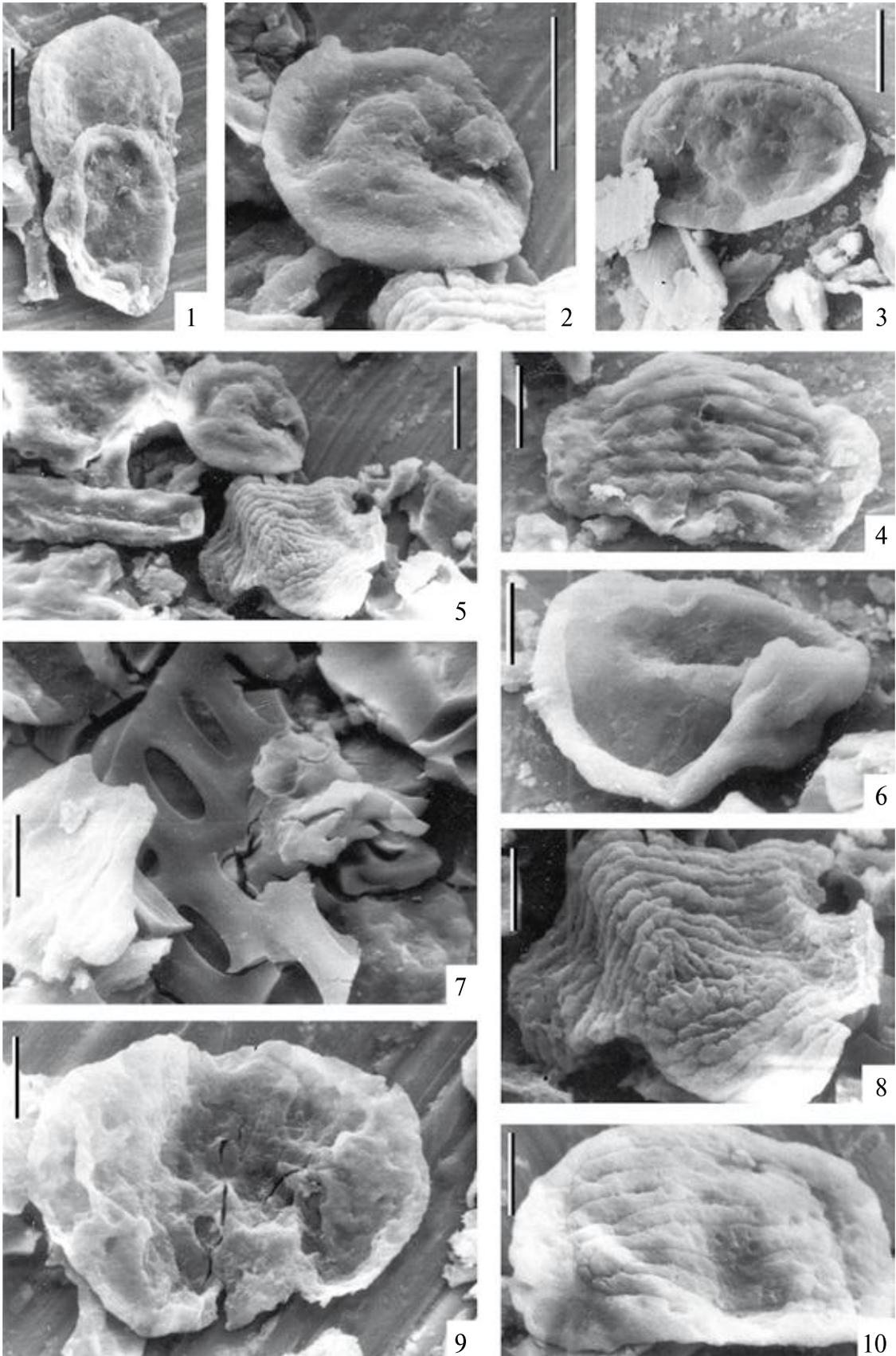


Таблица ХСII

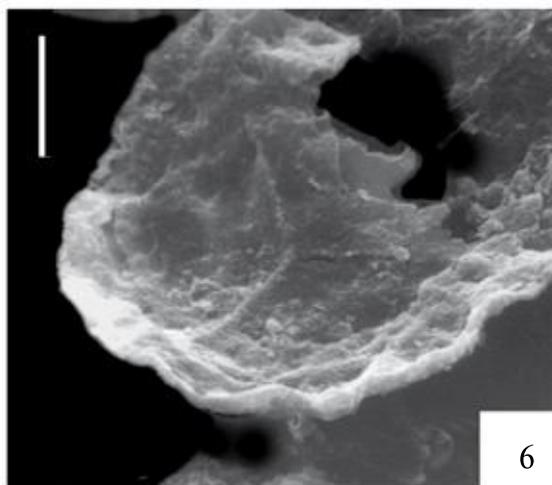
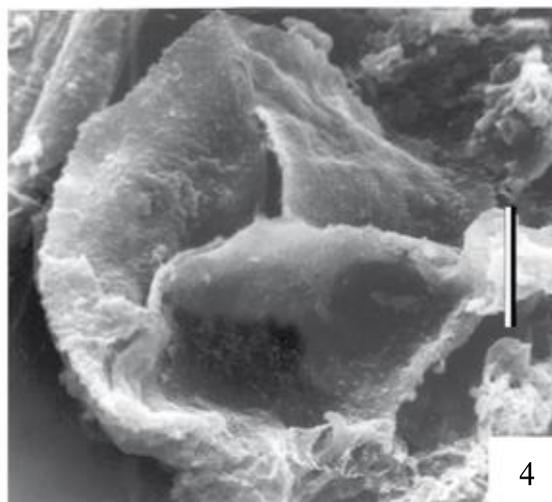
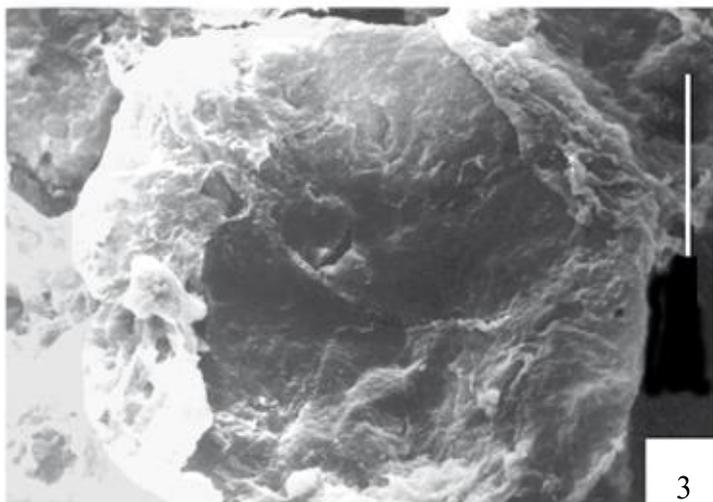
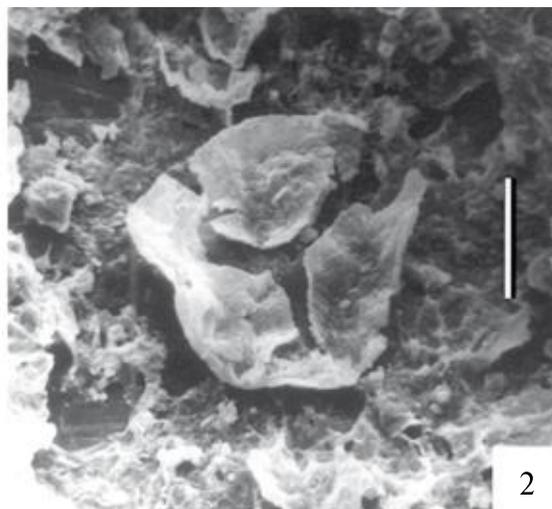
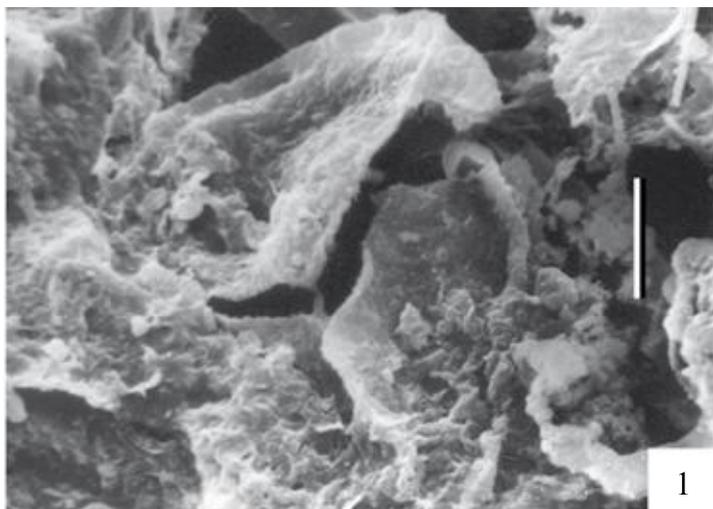


Таблица ХСІІІ

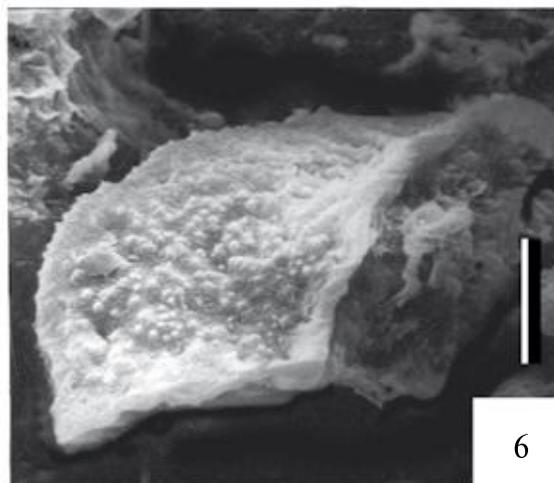
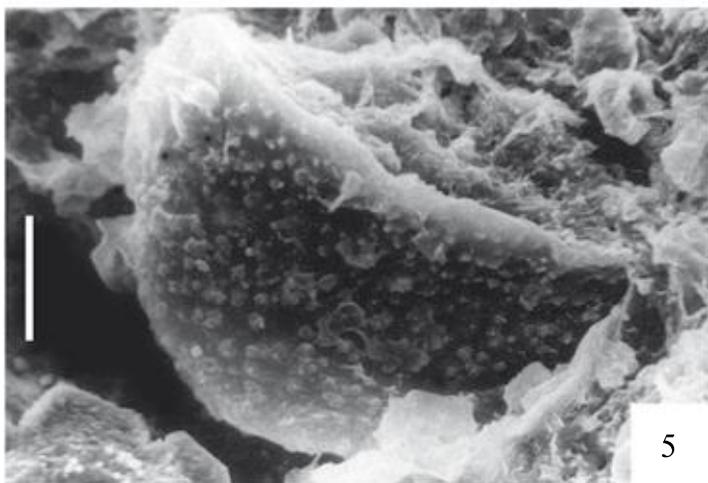
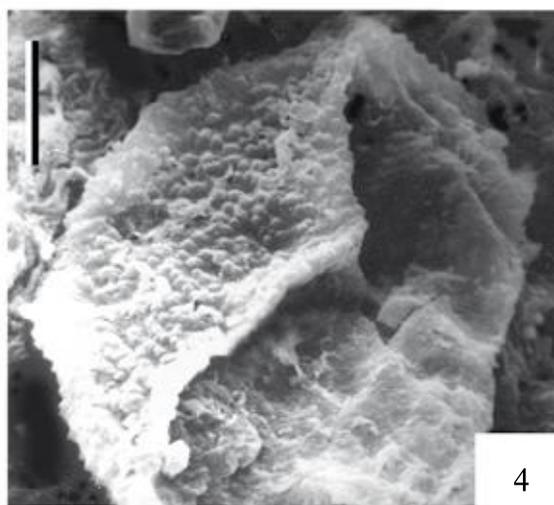
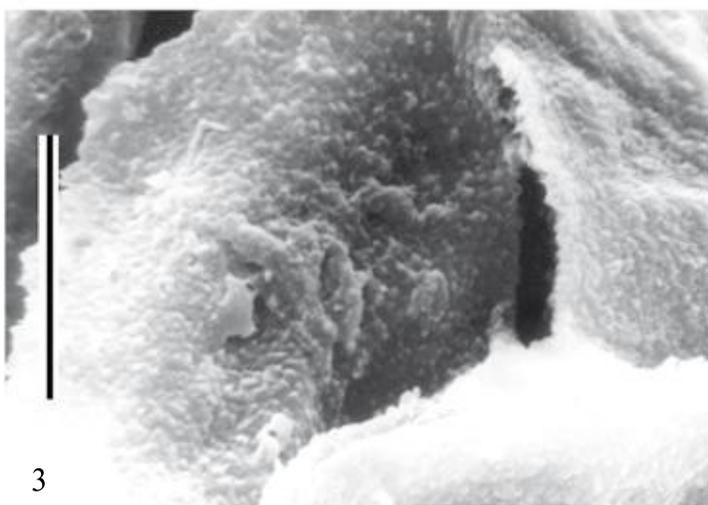
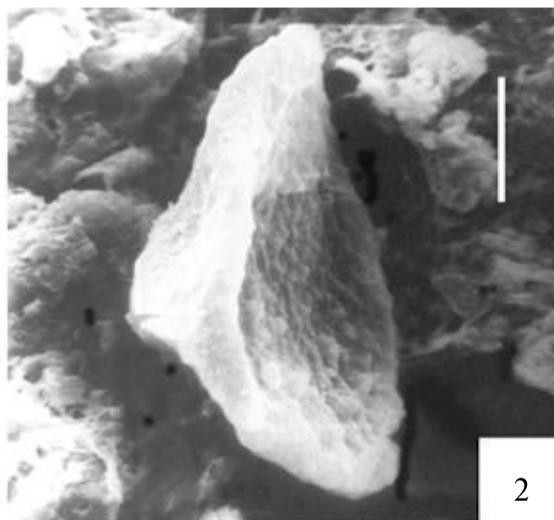
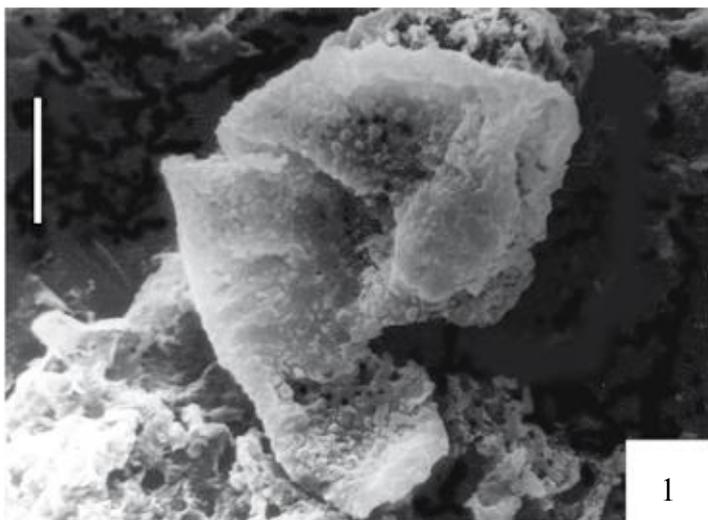
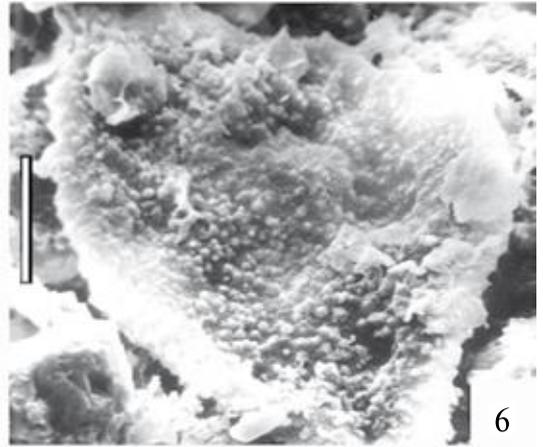
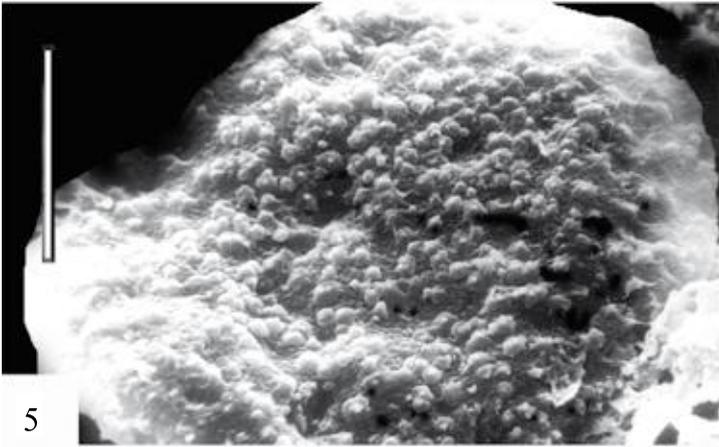
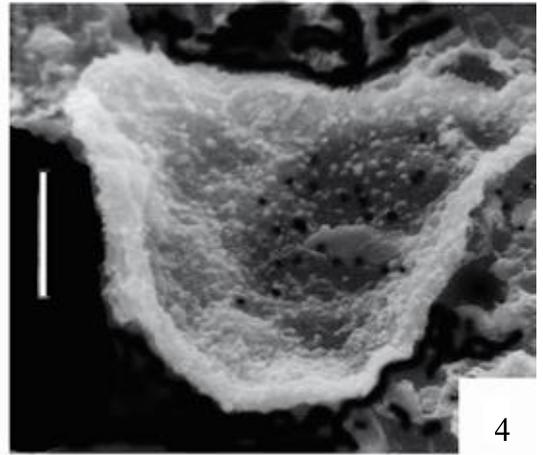
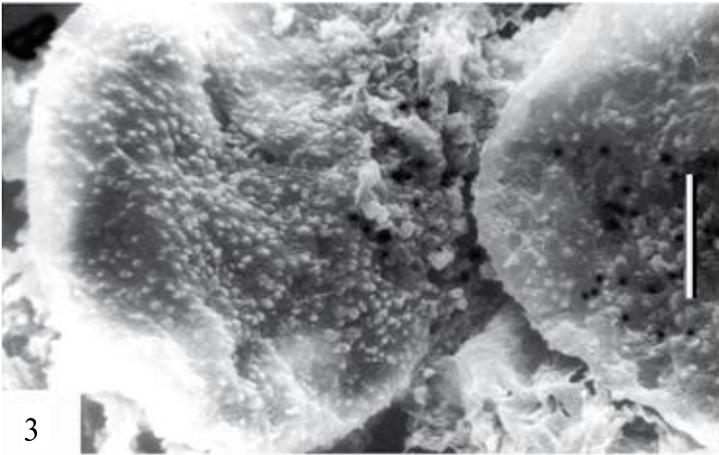
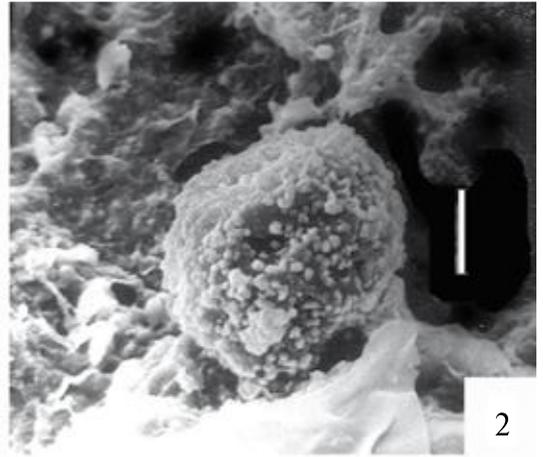
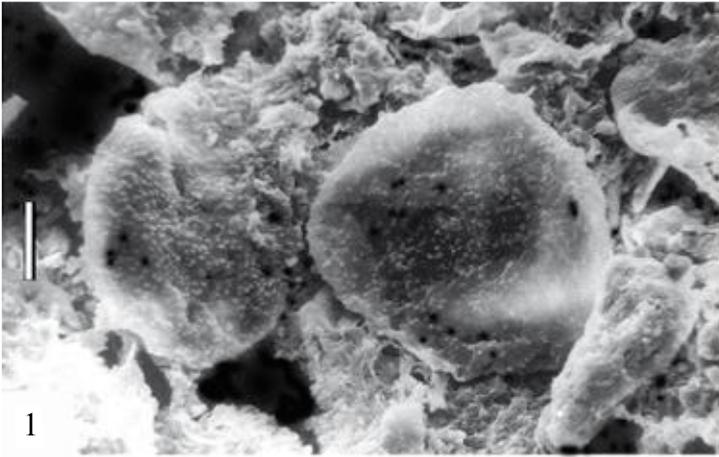


Таблица ХСІV



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ I–XCIV

Таблица I

Некоторые из наиболее значимых изученных разрезов. Среднее и Южное Приуралье. Артинский ярус

1 — Шайдуры (= Шайдурово); 2 — Соболя, г. Красноуфимск; 3 — Селекция, г. Красноуфимск

Таблица II

Некоторые из наиболее значимых изученных разрезов. Среднее и Южное Приуралье. Кунгурский ярус

1 — Чекарда-1; 2 — Красная Глинка; 3 — Таежное-1, средняя часть разреза, слои 9–12; 4 — Ачит

Таблица III

Минерализованные органические остатки из верхнеартинских отложений (саргинский горизонт, урминская свита)

1 — раковина брахиоподы в поперечном сечении; 2 — ювенильная раковина гониатита в поперечном сечении; 3 — продольное сечение семязачатка *Cordaicarpus* sp. (прорисовку см. в [Наугольных, 2007, с. 177, рис. 87, I]); 4 — вторичная ксилема минерализованной древесины *Coenoxylon* cf. *scotii* Zalesky; 5 — поперечное сечение через минерализованный стерильный лист птеридофила (возможно, папоротника; прорисовку см. в [Наугольных, 2007, с. 177, рис. 87, A]); 6 — фрагмент раковины морского беспозвоночного *Incertae sedis*; 7 — поперечное сечение листовидного органа *Incertae sedis*; 8 — поперечное сечение минерализованной древесины *Coenoxylon* cf. *scotii* Zalesky (прорисовку и морфологическую интерпретацию см. в [Наугольных, 2007, с. 177, рис. 87, L]); 9 — продольное сечение семязачатка *Cordaicarpus* sp., детальный вид халазальной части; общий вид см. на фиг. 3.

Местонахождение: Шайдуры (= Шайдурово), слой 6. Длина масштабной линейки — 1 мм

Таблица IV

Исследователи пермских отложений Приуралья

Фотография С.В. Мейена предоставлена А.Б. Германом

Таблица V
Плауновидные из пермских отложений
Среднего и Южного Приуралья

1 — *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh, голотип ГДМ № ОФ 15450; 2–6 — *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky emend. Naugolnykh: 2, 4 — декортицированные побеги (2 — экз. ГИН № 4856/384, 4 — экз. ГИН № 4856/383), 3 — позитивный рельеф коры (экз. ГИН № 4856/393), 5, 6 — отпечатки коры с негативным рельефом (5 — экз. ГИН № 4856/394, этот же экземпляр изображен в работе [Ожгибесов и др., 2009, с. 32, фото слева внизу], 6 — экз. ГИН № 4856/382).

Местонахождения: Александровское (1); Новые Ляды (2, 4); Полазна (3, 5, 6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица VI
Плауновидные и мхи из пермских отложений Среднего Приуралья

1 — микроспора *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova; 2, 3 — листостебельные мхи *Intia* cf. *variabilis* Neuburg; 4–7 — морфология коры *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (5 — экз. ГИН № 4856/394); 8 — скопление филлоидов и спорофилл (отмечено стрелкой) *Viatcheslavia vorcutensis*.

Местонахождение: Полазна-1 (1–8). Длина масштабной линейки — 1 см (2–7); диаметр микроспоры на фиг. 1 — 50 мкм

Таблица VII
Различные органы,
принадлежавшие пермскому каламиту
***Calamites gigas* Brongniart**

1 — *Annularia carinata* Gutbier, коллекция В.А. Цимбала (Московская область, Шелковский район, Загорянский ботанический сад); 2 — *Annularia carinata* Gutbier, коллекция КИАХМЗ, экз. № ККМ ИК 9699/8; 3 — *Sachyogyrus multifarius* Zalessky, базальная часть крупного фертильного побега, коллекция ПКМ № 19342/9-2; 4 — *Sachyogyrus multifarius* Zalessky, экз. ГИН № 4856/392; 5 — *Calamites gigas* Brongniart, коллекция КИАХМЗ, экз. № ККМ ИК 9760/1; 6 — *Sachyogyrus multifarius* Zalessky, коллекция КИАХМЗ, экз. № ККМ ИК 9699/7; 7 — *Calamites gigas* Brongniart, фрагмент крупного хорошо развитого ствола, коллекция ГГМ № 507-09 ФЛ 02685; 8 — *Sachyogyrus multifarius* Zalessky, латеральный стробил, экз. ГИН № 4856/223; 9 — *Calamites gigas* Brongniart, длинный и относительно узкий молодой побег, экз. ГИН № 4856/389.

Местонахождения: Шайдуры (= Шайдурово), слой 8 (9); Таежное-1, слой 5 (4); Чекарда-1, слой 7 (8), слой 10 (1–3, 5, 6); Воскресенский рудник Юговской дистанции (7). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица VIII
Хвощевидные растения и папоротник
из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1 — *Paracalamitina laptevae* Naugolnykh, голотип ГИН № 4856/246; 2 — *Equisetinostachys pereimensis* (Zalessky) Naugolnykh, ГИН № 2009/53; 3 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, ГИН № 3773(11)/190(91); 4 — *Phyllothea* sp., КИАХМЗ № ККМ ИК 9615/9.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–3); Мазуевка (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица IX

Хвоцевидные из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1 — *Phyllothea stenophylloides* Zalessky, апикальная часть побега, свободные части листьев длинные и узкие, листовые влагалища относительно короткие, но хорошо развитые, междоузлия апикальной части побега относительно короткие, междоузлия средней и нижней частей побега более длинные, экз. ГИН № 4856/239; 2, 3 — *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, ювенильный побег, свободные части листьев короткие, листовые влагалища относительно длинные и узкие, очень хорошо развитые; 4 — *Phyllothea scyphulifera* Zalessky, часть развитого ветвящегося побега, свободные части листьев редуцированы, листовые влагалища средних размеров, относительно широкие, ширина междоузлий и размеры листовых влагалищ постепенно уменьшаются к верхушке побега (экз. ПГУ); 5 — *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, нижняя часть побега крупного хвоцевидного, продольные ребра противопоставлены друг другу в узлах побега, в зонах роста встречаются вставочные (интеркалирующие) ребра, каждое ребро несет отчетливый продольный желобок, экз. ГИН № 4031/6.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–4), нижняя пермь, кунгурский ярус; Черная Гора (Шалинский район Свердловской области), артинский ярус (5). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица X

Споровые из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1 — *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, фертильный побег, экз. ГИН № 3773(11)/387a(93); 2 — побег гетероспорового плауновидного, возможно, относящегося к новым виду и роду, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 94556/1; 3 — *Pecopteris uralica* Zalessky, перо последнего порядка, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9641/5; 4 — *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, развитый побег с рубцом прикрепления боковой ветви (внизу), экз. ГИН № 3773(11)/262(91); 5 — *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, emend. Naugolnykh, фрагмент побега с тремя узлами, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9661/2; 6 — *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9456/4.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 4); Мазуевка (2, 3, 5, 6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XI

Хвоцевидные из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1–3 — *Paracalamites tubicinus* Naugolnykh: 1 — экз. ГИН № 4856/385, 2 — экз. ГИН № 4856/386, 3 — голотип ГИН № 3773/797; 4 — укорененный побег *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naugolnykh, экз. ГИН № 4856/378; 5, 6 — *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, базальные части побегов: 5 — экз. ГИН № 3773(11)/218(90), 6 — экз. ГИН № 4856/310.

Местонахождения: Черная Гора, р. Сылва (1); Крутая Катушка-1 (3); Урма-1 (5, 6); Чекарда-1, слой 10 (4); Мазуевка (2). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XII

Хвоцевидные перми Западной Ангариды (1, 3, 4) в сравнительном аспекте с современным хвощом *Equisetum majus* Garsault (= *E. telmateia* Ehrh.); Крым, Никитский ботанический сад (2)

1 — *Paracalamites frigidus* Neuburg, строение узла с листовыми рубцами; часть побега, изображенного на этой же фототаблице на фиг. 5, экз. ГИН № 4856/390; 2 — *Equisetum majus* Garsault, часть боковых побегов обесцвечена вследствие сезонной сухости; полевая фотография; 3 — *Paracalamites similis* Zalessky, средняя часть побега, экз. ГИН б/н; 4 — *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky,

базальная часть крупного побега, экз. ГИН б/н; 5 — *Paracalamites frigidus* Neuburg, побег хвощевидного с отчетливыми листовыми рубцами, сохранившимися на узлах, экз. ГИН № 4856/390 (этот же экземпляр изображен на фиг. 1).

Местонахождения: Устье рек Быковки и Сылвы (1, 5); Урма-1 (3, 4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XIII

Хвощевидные из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1–3 — *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg: 1 — экз. ГИН № 3773/46а, 2 — экз. ПКМ № 19342/5-2, 3 — экз. ПКМ № 19342/5-1.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XIV

Клинолистники из пермских отложений Среднего Приуралья

1–5 — облиственный побег *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, экз. ГИН № 4856/539.

Местонахождение: Красная Глинка (образец из сборов Ю.М. Залесского; исходный номер отсутствует). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XV

Клинолистники из пермских отложений Печорского Приуралья

1, 3, 5–7 — *Sphenophyllum comiense* Tschirkova и близкие формы: морфология вегетативных побегов (1, 3, 6), эпидермально-кутикулярное строение (7) и репродуктивный орган (2): 1 — листовая мутовка с шестью в различной степени сохранившимися листьями и двумя отчетливыми веточными почками, экз. ГИН № 4851/289 А, 3 — часть побега с двумя узлами, несущими обоватные листья, экз. ГИН № 4851/287, 5 — часть междоузлия и листовая мутовка, у листьев которой было изучено эпидермально-кутикулярное строение (см. здесь фиг. 7), экз. ГИН № 4851/289 В, 6 — хорошо сохранившийся облиственный побег, фрагмент которого с большей детальностью изображен здесь на фиг. 3, экз. ГИН № 4851/287, 7 — эпидермально-кутикулярное строение листа, экз. ГИН № 4851/289В; 2 — стробил, из которого были выделены трилетные споры с оторочками, экз. ГИН № 4851/285; 4 — *Sphenophyllum* sp. nov. (описание готовится к публикации), листовая мутовка с относительно короткими округлыми листьями, экз. ГИН № 4851/282.

Местонахождения: Печорский угольный бассейн, скв. ХК-1155, глубина 51,6 м (1, 5, 7); скв. УК-47, глубина 348,0 м (2); скв. ХК-157, глубина 460 м (3, 6); скв. К-1348 (4). Длина масштабной линейки — 1 см (1–6), 0,1 мм (7)

Таблица XVI

Споровые растения из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, перо последнего порядка, экз. ГИН № 4856/478; 2, 4 — *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, побег с листьями, сохранившимися в прикреплении: 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9895/7, 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9895/6; 3 — *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naugolnykh, отдельный лист, экз. ГИН № 4856/456; 5 — *Pecopteris* cf. *anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, перо последнего порядка, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9895/8; 6 — *Pecopteris* sp., фрагмент пера предпоследнего порядка с двумя ювенильными перьями последнего порядка, экз. ГИН № 4856/465.

Местонахождения: Крутая Катущка-2 (1, 6), Таежное-1, слой 5 (2–5). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XVII Папоротники из нижнепермских отложений Среднего Приуралья

1 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, перо последнего порядка, экз. ГИН № 4856/509; 2 — *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, фертильное перо последнего порядка, экз. ГИН № 3773(11)/286(91); 3 — *Corsinopteris dicranophorus* (Naugolnykh) Doweld, фертильное перо последнего порядка, голотип ГИН № 3773(11)/291(91); 4 — *Ovopteris* sp., перо последнего порядка, экз. ГИН № 3773(11)/288(91); 5 — *Pecopteris uralica* Zalessky, экз. ГИН № 4856/513 (слева); ГИН № 4856/512 (справа).

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XVIII Осмундовый папоротник *Todites coronatus* Naugolnykh

1 — макроморфология; 2–10 — споры, сохранившиеся in situ. Голотип ГИН № 4851/203а.

Местонахождение: Печорское Приуралье, Печорский угольный бассейн, скв. ИК 657, глубина 532,0 м; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки — 1 см (1), 20 мкм (2–10)

Таблица XIX Осмундовый папоротник *Todites coronatus* Naugolnykh

1 — строение костальных клеток; 2, 3 — споры, сохранившиеся in situ; 4 — макроморфология; 5 — раскрытый спорангий. Голотип ГИН № 4851/203а.

Местонахождение: Печорское Приуралье, Печорский угольный бассейн, скв. ИК 657, глубина 532,0 м; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1, 2, 5), 100 мкм (3), 1 см (4)

Таблица XX Макроморфология и строение сорусов лептоспорангиатного папоротника *Tumidopteris clavata* Naugolnykh

1–4, 6 — голотип ГИН № 4851/167: 1 — группа из трех сорусов, 2, 3 — строение отдельных сорусов, 4 — два соседних соруса, 6 — отдельный спорангий с апикальным синусом; 5 — стерильная вайя, экз. ГИН № 4851/168.

Местонахождение: Печорский угольный бассейн, Халмерьюсское месторождение, скв. ХК-1137, глубина 244,2 м; средняя пермь, казанский ярус (1–4, 6); скв. ИК-687, глубина 102 м (5). Длина масштабной линейки — 500 мкм (1), 200 мкм (2–4, 6), 1 см (5)

Таблица XXI Папоротники из пермских отложений Приуралья

1 — спирально свернутое перо, предположительно, принадлежавшее папоротнику *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, экз. ГИН № 4856/221; 2 — *Sphenopteris* sp., отдельные перышки

и фрагменты перьев последнего порядка, экз. ГИН № 3773(11)/394; 3 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goerpert) Zalessky, стерильное перо последнего порядка, экз. ГИН № 4856/293; 4 — *Tumidopteris clavata* Naugolnykh, фрагмент вайи, экз. ГИН № 4851/183; 5 — *Acrogenotheca ramificata* Naugolnykh, фрагмент фертильной вайи, голотип ГИН № 3773(11)/318(92); 6 — *Pecopteris synica* Zalessky, фрагмент стерильной вайи, экз. ГИН б/н; 7 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goerpert) Zalessky, перо последнего порядка, экз. ГИН № 4851/184.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–3, 5); Печорский угольный бассейн, скв. ИК-686, глубина 349,1 м (4); скв. ХК-1134, глубина 242,7 м (6); скв. ИК-657, глубина 864,8 м (7). Длина масштабной линейки — 1 см (1–4, 6, 7), 5 мм (5)

Таблица XXII

Папоротники из нижнепермских отложений Приуралья

1 — *Pecopteris tchekardensis* Vladimirovich, средняя часть вайи, экз. ГИН № 3773(11)/441(96); 2 — *Pecopteris helenaeana* Zalessky, средняя часть стерильного пера с хорошо сохранившимся жилкованием, коллекция В.А. Цимбала; 3 — *Pecopteris anthriscifolia* (Goerpert) Zalessky, перо последнего порядка, экз. ГИН № 4856/295; 4 — *Pecopteris uralica* Zalessky, средняя часть пера последнего порядка, экз. ГИН № 4856/513.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXIII

Листья каллиптеридной морфологии из нижнепермских отложений Приуралья

1 — *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, средняя часть пера последнего порядка с длинными ланцетовидными перышками, жилкование перистое с боковыми жилками, отходящими от средней под относительно острым углом, экз. ГИН № 4856/501a; 2–4 — *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh, фрагменты триждыперистых листьев с линейно-ланцетными лопастями сегментов последнего порядка: 2 — экз. ГИН № 4856/498, 3 — экз. ГИН б/н, 4 — экз. ГИН № 3737/238.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 3, 4), слой 7 (2), нижняя пермь, кунгурский ярус (для фиг. 4 слой указан предположительно). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXIV

Permocallipteris artipinnata (Zalessky) Naugolnykh, макроморфология и эпидермально-кутикулярное строение

1 — апикальная часть вайи, экз. ГИН № 3773(11)/328(92); 2 — перо последнего порядка, экз. ГИН № 3737/97; 3 — базальная часть вайи, экз. ГИН № 3773(11)/329(92); 4 — апикальная часть вайи, с которой были получены препараты кутикулы (см. здесь фиг. 6–8), экз. ГИН № 3773/368; 5 — средняя часть вайи, коллекция МПС, б/н; 6, 7 — строение устьица, экз. ГИН № 3773/368; 8 — общая топография эпидермы, видны два устьица, экз. ГИН № 3773/368.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см (1–5), 20 мкм (6), 10 мкм (7), 40 мкм (8)

Таблица XXV

Permocallipteris artipinnata (Zalessky) Naugolnykh

1, 3–6 — макроморфология листьев: 1 — средняя часть пера последнего порядка, экз. ГИН № 4856/508, 3 — средняя часть вайи, экз. УГМ № 2286, 4 — перо последнего порядка, экз. ГИН № 4856/500,

5 — перо с гипертрофированными ланцетовидными перышками, экз. ГИН № 4856/501, 6 — апикальная часть молодой вайи, экз. ГИН № 3773(11)/328(92); 2 — *Peltaspermum* sp., семенной диск, ассоциативно связанный с листьями *Permocallipteris artipinnata*.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 4–6); Александровское (2); Рахмангулово (3; ранее местонахождение этого экземпляра по ошибке было обозначено как Александровское [Абросимова, 2012, с. 62, Табл. II, фиг. 3]). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXVI
***Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh,**
макроморфологическое строение листьев

1 — апикальная часть молодой вайи, экз. ГИН № 4856/316; 2 — псевдодихотомия (перевершинивание) апикальной части вайи, экз. ГИН № 3773(11)/54(89); 3, 3а — перо последнего порядка, слева в верхней половине, возможно, с краевыми погрызами насекомым, экз. ГИН № 4856/317; 4 — представительный фрагмент развитой вайи, образец из коллекции Суксунского краеведческого музея (фото предоставлено Л.А. Долгих; цифровая обработка автора).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–3); Суксун (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXVII
***Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh,**
макроморфологическое строение листьев

1–4 — фрагменты перьев последнего порядка: 1 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9642/6, 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9576/3, 3 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9461/10, 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9642/5.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXVIII
***Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh (1–5)**
и *Gracilopteris lonchophylloides* Naugolnykh (6)

1 — средняя часть пера последнего порядка с двумя сохранившимися перышками, экз. ГИН № 3773(11)/343(93); 2 — кутикула верхней стороны листа, экз. ГИН № 3773(11)/54(89)1 (см. Табл. XXVI, фиг. 2); 3 — апикальный фрагмент молодой вайи, экз. из коллекции В.А. Цимбала, б/н; 4 — средняя часть пера последнего порядка с гипертрофированными перышками, экз. ГИН № 4856/312; 5 — перо последнего порядка с гипертрофированными перышками (морфотип «*Callipteris angustata*» Zalessky), экз. УГМ № 2185; 6 — апикальная часть дваждыперистой вайи, экз. ГИН 4856/544.

Местонахождения: Ачит (1); Чекарда-1, слой 2 (6), слой 10 (2, 3); Молебка (4); Рахмангулово (5). Длина масштабной линейки — 1 см (1, 3–6), 100 мкм (2)

Таблица XXIX
Морфологическое разнообразие семенных дисков
***Peltaspermum petaloides* Naugolnykh sp. nov. (1–4, 6) и *Peltaspermum* sp. (5)**
из нижнепермских отложений Среднего и Южного Приуралья

1 — три семенных диска, принадлежавших одному собранию; общая ось, к которой прикреплены пельтоиды, находится в матриксе, экз. ГИН № 4856/275; 2 — асимметричный семенной

диск, экз. ГИН № 4856/82; 3 — негативный отпечаток абаксиальной стороны семеносного диска, экз. ГИН № 4856/123а; 4 — семеносный диск с сохранившейся по периферии фитолеймой и отпечатком адаксиальной поверхности пельтоида; в центре видна ножка пельтоида, уходящая в матрикс, экз. ГИН № 4856/256; 5 — отпечаток адаксиальной поверхности семеносного диска, экз. ГИН № 4856/259; 6 — кистевидное собрание семеносных дисков с семенами, сохранившимися в прикреплении; голотип ГИН № 4856/148.

Местонахождения: Рахмангулово, карьер на восточной окраине с. Рахмангулово (1); Крутая Катущка-2 (3); Чекарда-1, слой 10 (2, 4–6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXX

Пельтаспермовые птеридоспермы, семейство *Peltaspermaceae*, порядок *Peltaspermales*, класс *Peltaspermopsida*

1–8 — *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., препараты кутикулы, полученные с экземпляра, изображенного на Табл. XXIX, фиг. 4 и рис. 40, 41, экз. ГИН № 4856-256а: 1 — устьице с валикообразным утолщением вокруг апертуры; 2 — нижняя кутикула; видны устьица с проксимальной кутинизацией побочных клеток, а также зоны с неравномерной кутинизацией радиальных стенок покровных клеток эпидермы; 3 — верхняя кутикула с толстыми радиальными стенками покровных клеток, видны три устьица; 4 — устьице с папиллами, проксимально располагающимися на побочных клетках; 5 — нижняя кутикула, в центре — основание трихомы; 6 — верхняя кутикула с неравномерной кутинизацией радиальных стенок покровных клеток эпидермы; 7 — контакт верхней и нижней кутикул на краю семеносного органа; 8 — верхняя кутикула с толстыми радиальными стенками покровных клеток эпидермы.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1, 4), 100 мкм (2, 3, 5–8)

Таблица XXXI

Пельтаспермовые птеридоспермы семейств *Peltaspermaceae* (4–6), *Angaropeltaceae* (= *Angaropeltidiaceae* nomen. ungramm.) (1, 2) и *Incertae sedis* (3)

1 — *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, семеносная капсула, возможно, принадлежавшая растению с листьями *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh, голотип ГИН № 3773(11)/244(91), вид с адаксиальной стороны; 2 — *Permoxylocarpus* sp., семеносная капсула, деформированная в процессе диагенеза, экз. ГИН № 4856/162; 3 — репродуктивный орган неопределенного систематического положения (? *Peltaspermales*), экз. ГИН б/н; 4–6 — *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., семеносные диски, возможно, принадлежавшие растению с листьями *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh: 4 — экз. ГИН № 4856/123а, 5 — экз. ГИН № 4856/83, 6 — 3737/241.

Местонахождения: Крутая Катущка-2 (1, 4); Чекарда-1, слой 10 (2, 3, 5, 6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXII

Семеносные капсулы ангаропельтового *Sylvocarpus armatus* Naugolnykh, семейство *Angaropeltaceae* (= *Angaropeltidiaceae* nom. ungramm.)

1 — голотип ГИН № 4856/161; 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10127/1; 3 — ГИН № 4856/368; 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10127/2; 5 — микроперфорация во внешней кутикуле абаксиальной поверхности семеносной капсулы, голотип ГИН № 4856/161; 6 — растительные остатки на общей поверхности напластования, экз. ГИН № 4856/369: А — изолированный семязачаток с саркотестой, уплощенной по периметру, В — латерально деформированная семеносная капсула, С —

семенная капсула с оборванными краями, но с хорошо заметными шестью семенными рубцами; 7 — экз. ГИН № 4856/367.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 3, 5–7); Таежное-1 (2, 4). Длина масштабной линейки — 1 см (1–4, 6, 7), 10 мкм (5)

Таблица XXXIII
Семейство *Psugmophyllaceae* Zalesky emend. Naugolnykh,
порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*

1–3 — *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper: 1 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9577/2, 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9530/12, 3 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/1; 4 — *Psugmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9655/6.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXIV
Семейство *Psugmophyllaceae* Zalesky emend. Naugolnykh,
порядок *Ginkgoales*, класс *Ginkgoopsida*

1–3 — *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, макроморфология: 1 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9655/1, 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9577/10, 3 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9655/2.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXV
***Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper (1–4),**
***Psugmophyllum intermedium* Naugolnykh (5)**

1 — экз. ГИН б/н; 2 — экз. ГИН б/н; 3 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9577/7; 4 — экз. ГИН б/н; 5 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9655/9.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXVI
***Psugmophyllum intermedium* Naugolnykh (1),**
***Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper (2, 3),**
***Psugmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (4)**

1–4 — экземпляры ГИН: 1 — б/н, 2 — № 4856/560, 3 — № 4856/559, 4 — № 3773(11)/22(89).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1), слой 7 (4); Мазуевка (3); Рахмангулово (2). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXVII
***Psugmophyllum intermedium* Naugolnykh, морфологическое разнообразие листьев**

1 — экз. КИАХМЗ б/н; 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9461/11; 3 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/10; 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/12; 5 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/13.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XXXVIII

Psugmophyllum intermedium Naugolnykh, морфологическое разнообразие листьев и эпидермально-кутикулярное строение

1 — практически целый молодой лист, экз. ГИН № 4856/412; 2, 4 — крупный лист, экз. ГИН № 4856/252; 3, 5, 8 — голотип ГИН № № 4856/248; 3 — макроморфология, 5 — строение устьица, вид изнутри, хорошо заметны замыкающие клетки, 8 — два соседних устьица, вид снаружи, хорошо заметна кольцевидная кутикулизация побочных клеток; 6 — ювенильный лист, экз. КИАХМЗ б/н; 7 — характер прикрепления и жилкование в основаниях сегментов последнего порядка, экз. ГИН № 4856/251.

Местонахождения: Крутая Катужка-2 (1); Чекарда-1, слой 10 (3, 5, 8); Мазуевка (6); Александровское (2, 4, 7). Длина масштабной линейки — 1 см (1–4, 6, 7), 10 мкм (5, 8)

Таблица XXXIX

Прегинкгофиты, гинкгофиты и современный *Ginkgo biloba* L.

1 — облиственные побеги современного гинкго, интродукционный экземпляр; 2, 4, 7 — *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, экз. ГИН б/н (сейчас в ГДМ); 3 — *Kerpiya macroloba* Naugolnykh, почти целый билобатный лист, экз. ГИН б/н; 5 — *Bardia mauerii* Zalessky, почти целый лист, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9759/2; 6 — *Psugmophyllum expansum* var. *cuneatum* Naugolnykh, экз. ГММ № 469-34 ФЛ-02622 (в работе [Наугольных, 2002] на с. 28 в подписи к рис. 9 этот экземпляр пронумерован ошибочно как голотип, но в подписи к Табл. VI, фиг. 1 в той же работе дан правильный номер этого экземпляра).

Местонахождения: Московская область, Загорянка (1); Березовка (2); Рахмангулово (3, 4, 7); Крутая Катужка-2 (5); Мотовилиха (6, предположительно). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XL

Прегинкгофиты, гинкгофиты и современный *Ginkgo biloba* L.

1 — современный гинкго, брахибласт с четырьмя листьями, интродукционный экземпляр; 2, 3 — *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper: 2 — перо с терминальным синусом, экз. ГИН б/н, 3 — почти целый молодой лист с базальными лопастями, экз. ГИН б/н; 4 — *Bardia mauerii* Zalessky, экз. ГИН № 3773 (11)/196(90); 5 — *Flabellofolium lamellatus* Naugolnykh, sp. nov., голотип ГИН № 3773(11)/227(90); 6 — *Kerpiya macroloba* Naugolnykh, молодой лист, экз. ГИН № 4856/365.

Местонахождения: Московская область, г. Новая Трехгорка (1); Ачит (2); Чекарда-1, слой 1 (3), слой 10 (4); слой 7 (5); Березовка (6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XLI

Морфологическое разнообразие гинкгофитов из нижнепермских отложений Приуралья

1 — *Karkeniania permiana* Naugolnykh, фрагмент семеносного органа, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/1; 2 — *Kerpiya macroloba* Naugolnykh, билобатный лист с частично утраченной левой лопастью, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/2; 3 — *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., лист с двумя порядками рассечения, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9642/9; 4, 5 — *Alternopsis stricta* Naugolnykh: 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9590/17, 5 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9690/18; 6 — *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, отдельные лопасти листа, экз. ГИН б/н.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XLII
Фолиарные семеносные органы *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh (1–4)
и *Cheirocladus*-подобные остатки (5, 6)

1 — кладосперм (?), экз. ГИН № 4856/261; 2 — *Cheirocladus longicheirus* Naugolnykh, голотип ГИН № 4856/159; 3 — стерильный экземпляр *Cheirocladus longicheirus*, экз. ГИН № 4856/254; 4 — *Cheirocladus longicheirus* экземпляр с ветвлением, экз. ГИН № 4856/255; 5, 6 — *Cheirocladus* sp., семеносный (?) орган, экз. КИАХИМЗ № ККМ Н/В 3734/93 (старый номер 2/85), мемориальная коллекция Г.Т. Мауэра; 5 — часть органа, 6 — общий вид.

Местонахождение: Чекарда-1 слой 7 (1), слой 10 (2–6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XLIII
Семейство *Incertae sedis*, порядок *Ginkgoales*,
класс *Ginkgoopsida*

1–6 — *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., голотип ГИН № 4856/461: 1 — две трихомы с апикальными расширениями, у левой трихомы расширение разорвано, 2 — строение устьица, 3 — общий вид листа, с которого были получены препараты кутикулы, 4 — строение проводящих тканей листа, видны трахеиды с кольцевыми утолщениями стенок, 5 — кутикула костального ряда, предположительно, принадлежавшая функционально нижней стороне листа, 6 — интеркостальная кутикула функционально верхней стороны листа.

Местонахождение: Крутая Катущка-2. Длина масштабной линейки — 10 мкм (1, 2), 1 см (3), 100 мкм (4–6)

Таблица XLIV
Семейство *Incertae sedis*, порядок *Ginkgoales*,
класс *Ginkgoopsida*

1–3, 6 — *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov.: 1 — экз. ГИН б/н, 2 — лист с неравнодихотомирующими сегментами, экз. ГИН № 4856/402, 3 — экз. ГИН б/н, 6 — почти целый лист с длинным черешком, экз. ГИН № 3773/427; 4 — лист *Gracilopteris* sp., лист с частично оборванными сегментами *Incertae sedis*, экз. ГИН № 4856/573; 5 — фолиарный семеносный орган *Varuligyna* sp., экз. ГИН б/н.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 5); Крутая Катущка-2 (2, 3, 6); Таежное-1, слой 5 (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XLV
***Biarmobaiera uralensis* Zalessky и близкие по морфологии растения.**
Макроморфология

1 — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky (изображение голотипа по [Zalessky, 1939b, p. 362, fig. 40]); 2 — *Uralobaiera biarmica* Zalessky (по [Zalessky, 1939b, p. 362, fig. 41]); 3 — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, средняя часть листа, экз. ГИН № 4856/458; 4 — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, верхушка листа с длинными апикальными лопастями, экз. ГИН № 4856/459; 5 — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, экз. ГИН № 4856/402; 6 — *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, противоположный от экземпляра, изображенного на фиг. 3, экз. ГИН № 4856/400.

Местонахождения: Чекарда (Чекарда-2-?) (1); Крутая Катущка-1 (2); Крутая Катущка-2 (3, 5, 6); Таежное-1, слой 5 (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица XLVI
***Biarmobaiera uralensis* Zalesky**

1, 3–5 — эпидермально-кутикулярное строение, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10184/10: 1 — общая топография эпидермы, 3 — строение устьица, хорошо видна проксимальная кутинизация побочных клеток, 4 — строение покровных клеток эпидермы, 5 — устьице с неравномерной кутинизацией побочных клеток; 2 — макроморфологическое строение листа, с которого были получены препараты кутикулы.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1, 3–5), 1 см (2)

Таблица XLVII
***Biarmobaiera uralensis* Zalesky**

1–7 — эпидермально-кутикулярное строение, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10184/10; на фиг. 6 стрелками отмечены устьица.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1, 5, 7), 100 мкм (2–4, 6)

Таблица XLVIII
***Biarmobaiera uralensis* Zalesky**

1–7 — эпидермально-кутикулярное строение, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10184/10: 1, 4 — покровные клетки эпидермы, 2, 5 — устьице, расположенное в интеркостальном поле, 3 — апертура устьица, изображенного на фиг. 2 и 5, 6 — устьице с сильной кутинизацией побочных клеток, 7 — верхняя (слева, AD — адаксиальная) и нижняя (справа, AB — абаксиальная) кутикулы со складкой, соответствующей краю листа.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1, 4), 100 мкм (2, 5, 7), 10 мкм (6), 5 мкм (3)

Таблица XLIX
***Biarmobaiera uralensis* Zalesky**

1–10 — эпидермально-кутикулярное строение в сканирующем электронном микроскопе, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10184/10.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 10 мкм (1, 6, 10), 20 мкм (2, 9), 50 мкм (8), 100 мкм (3–5, 7)

Таблица L
***Biarmobaiera uralensis* Zalesky**

1–5 — эпидермально-кутикулярное строение в сканирующем электронном микроскопе, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10184/10: 1, 2, 3, 4 — строение устьиц; 5 — строение радиальных клеточных стенок.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 50 мкм (1), 100 мкм (2, 4), 60 мкм (3, 5)

Таблица LI
Микроспорангиатные органы *Permotheca Zalesky*
из нижнепермских отложений Приуралья и сопредельных регионов

1 — *Permotheca disparis* (Zalesky) Naugolnykh, крупный, розетковидный синангий, экз. ГИН б/н; 2–4, 6, 7 — *Permotheca colovratica* Naugolnykh: 2 — синангий экз. ГИН № 3773(11)/144a(89), 3 — отдельный спорангий, хорошо заметно спиральное расположение покровных клеток, экз. ГИН № 4856/244, 4 — голотип ГИН № 4856/243, 6 — синангий, с которого были получены препараты кутикулы (см. Табл. LII), экз. ГИН № 4856/244, 7 — кистевидное собрание андрофоров, стрелкой отмечен один из синангиев, экз. ГМ 1423-17/ФЛ-07986; 5 — *Permotheca deodara* Naugolnykh, голотип ГИН № 3773(11)/327a(92).

Местонахождения: Чекрда-1, слой 10 (1–4, 6), слой 7 (5); Новый Кувак (7). Длина масштабной линейки — 1 см (1, 2, 4–7), 1 мм (3)

Таблица LII
***Permotheca colovratica* Naugolnykh**

1–9 — эпидермально-кутикулярное строение, экз. ГИН № 4856/244.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 100 мкм

Таблица LIII
Голосеменные класса войновскиеих (*Vojnovskyopsida*)

1 — *Nephropsis integerrima* (Schmalhausen) Zalesky, изолированная брактя, экз. 90 (старый номер); 2 — *Vojnovskya paradoxa* Neuburg, мужской латеральный стробил в ассоциативной связи с брактеей *Nephropsis rhomboidea* Neuburg, на этой же поверхности напластования найдены изолированные семена *Samaropsis vorcutana* Tchirkova, экз. 226 (старый номер ГИН); 3 — *Nephropsis rhomboidea* Neuburg, экз. № 91 (старый номер ГИН); 4 — *Vojnovskya paradoxa* Neuburg, апикальная часть мужского латерального стробила, экз. 85 (50 — старый номер ГИН).

Местонахождения: Печорский угольный бассейн, скв. ХК-841, глубина 220,5 м (1); скв. СВК-95, глубина 150,1 м (2); скв. К-117,7, глубина 270,0 м (3); скв. СДК 432, глубина 203,8 м (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LIV
Голосеменные класса войновскиеих (*Vojnovskyopsida*)

1 — *Bardocarpus spicatus* Naugolnykh, кистевидное собрание семян, голотип ГИН № 3773(11)/326(92); 2 — *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh, женский стробил, экз. ГИН № 3773(11)/147(89); 3 — *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh, фрагмент женского стробила с семенами, сохранившимися в прикреплении, голотип ГИН № 3773(11)/332(91); 4 — *Samaropsis triquetra* Zalesky, экз. ГИН № 3773(11)/168(89); 5 — *Suchoviella triquetraphora* Naugolnykh, женский стробил с семенами, сохранившимися в прикреплении, экз. ГИН № 3773(11)/408(96); 6 — *Vojnovskya* sp., латеральный мужской стробил, экз. ГИН № 3773(11)/349(93); 7 — *Vojnovskya* sp., латеральный мужской стробил, экз. ГИН № 3773(11)/214(90).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 2, 4, 5, 7); Красная Глинка (3); Юлаево (6). Длина масштабной линейки — 1 см (1, 3–5, 7), 5 мм (2), 1 мм (6)

Таблица LV
Голосеменные класса войновскиевых (Vojnovskyopsida)

1–9 — *Samaropsis triquetra* Zalessky, морфологическое разнообразие семян: 1 — экз. ГИН № 4856/309, 2 — экз. ГИН № 4856/308, 3 — экз. ГИН № 4856/305, 4 — экз. ГИН № 4856/299, 5 — экз. ГИН № 4856/298, 6 — экз. ГИН № 4856/304, 7 — экз. ГИН № 4856/301, 8 — экз. ГИН № 4856/300, 9 — экз. ГИН № 4856/307.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 5 мм

Таблица LVI
Голосеменные класса войновскиевых (Vojnovskyopsida)

1–5 — *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, макроморфология и эпидермально-кутикулярное строение: 1 — синтип экз. ГИН № 4856/163, строение кутикулы, 2 — голотип ГИН № 3773(11)/326(92), головчатый семеносный орган, 3 — экз. ГИН № 4856/552, почти полностью сохранившийся семеносный орган, 4 — экз. ГИН № 4856/551, семеносный орган, сохранившийся в прикреплении к несущему побегу, 5 — экз. ГИН № 4856/553, головчатый семеносный орган, хорошо видны относительно короткие семяножки, радиально расходящиеся от общего основания, и более длинные линейные брактее (межсеменные чешуи).

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 100 мкм (1), 1 см (2–5)

Таблица LVII
Голосеменные класса войновскиевых (Vojnovskyopsida)

1–9 — *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, эпидермально-кутикулярное строение, экз. ГИН № 4856/163: 1 — общая топология эпидермы, видны основания трех трихом, 2 — основание трихомы, 3 — покровные клетки эпидермы с основаниями трихом, 4 — частично изогнутая кутикула, видно одно устье (слева) и полусферические одноклеточные трихомы (вид сбоку; в центре и справа), 5 — два устья со слабо специализированными побочными клетками, 6 — устье, хорошо видны замыкающие клетки с губовидными утолщениями, 7 — внешняя поверхность кутикулы с основаниями трихом и с двумя одноклеточными трихомами (слева вверху — бочонковидной, справа — конической), сохранившимися в прикреплении, 8 — фрагмент кутикулы с основаниями двух трихом, 9 — проводящий элемент с кольцевидными утолщениями. Графическую дешифровку этой фототаблицы см. на рис. 76.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LVIII
Голосеменные класса войновскиевых (Vojnovskyopsida).
Макроморфологическое строение листьев

1, 4, 5 — *Ruffloria recta* (Neuburg) S. Meyen: 1 — детальное строение поверхности листа, стрелками отмечены негативные отпечатки (слепки) устьичных («дорзальных») желобков, экз. ГИН № 4856/325, 4 — лист с сохранившимся основанием, экз. ГИН № 4856/324, 5 — противоотпечаток от экземпляра, изображенного на фиг. 4, хорошо видно окаймленное основание, экз. ГИН № 4856/325; 2, 3 — *Ruffloria derzavinii* (Neuburg) S. Meyen, молодые листья: 2 — экз. ГИН № 4856/323, 3 — экз. ГИН № 4856/326; 6 — *Leprophyllum* sp., чешуевидный лист — катафилл, экз. ГИН № 4856/329; 7 — *Leprophyllum* sp. / *Nephropsis* sp., экз. ГИН № 3773(11)/339a(93).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–5, 7); Быково (6). Длина масштабной линейки — 1 мм (1), 1 см (2–7)

Таблица LIX
Голосеменные класса войновские (Vojnovskyopsida).
Макроморфологическое строение листьев

1 — *Rufhoria salamatensis* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov.; репродукция изображения голотипа из работы М.Д. Залесского: *Noeggerathiopsis salamatensis* Zalessky [Zalessky, 1937b, p. 67, fig. 29]; 2 — *Rufhoria salamatensis*, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 10198; 3 — *Rufhoria* (sp. nov.), экз. ГИН № 4856/457; 4 — *Rufhoria* (sp. nov.), экз. ГИН № 4856/381; 5 — *Rufhoria recta* (Neuburg) S.Meyen, экз. ГИН № 4856/401; 6 — *Lepeophyllum* sp. / *Nephropsis* sp., экз. ГИН № 4856/503; 7 — *Rufhoria recta* (Neuburg) S.Meyen, экз. ГИН № 4856/403; 8 — *Lepeophyllum sabanakovae* Vladimirovich, экз. ГИН № 4856/502.

Местонахождения: г. Красноуфимск, Соболевский карьер (= карьер Солнечный) (4); Саламатский овраг в 4 км от станции Кишерть в направлении станции Шумково (1); Филипповский карьер (2); Крутая Катушка-2 (3, 5, 7); Чекарда-1, слой 10 (6, 8). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LX
Голосеменные класса войновские (Vojnovskyopsida)

1, 2 — *Astrogaussia imbricata* (Naugolnykh) Naugolnykh, межсеменная чешуя: 1 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/14, 2 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/13; 3 — *Sylvella alata* Zalessky, семя с апикальным крылом, экз. ГИН б/н; 4, 5 — *Vojnovskya* sp., латеральный мужской стробил: 4 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/15, 5 — экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/16; 6 — *Rufhoria* sp., ланцетовидный лист, разорванный вдоль, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/12; 7 — *Nephropsis crinitus* Gluchova, брактя, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/12.

Местонахождение: Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXI
Голосеменные класса войновские (Vojnovskyopsida).
Эпидермально-кутикулярное строение

1, 2, 5, 6 — *Entsovia inornata* Gluchova; 3, 4, 7–11 — *Rufhoria lanata* Gluchova.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 7. Длина масштабной линейки — 100 мкм (1, 2, 6), 40 мкм (5), 50 мкм (3, 4, 7–11)

Таблица LXII
***Sylvella alata* Zalessky, морфологическое разнообразие семян**

1–6 — экземпляры ГИН: 1 — № 3773(11)/425(96), 2 — № 3773(11)/424(96); 3 — № 3773(11)/433(96); 4 — № 3773(11)/430(96); 5 — № 3737/11; 6 — № 3737/8.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXIII
Ископаемые хвойные из нижнепермских отложений Приуралья

1, 5 — *Archaeovoltzia meyeniana* Naug., gen. et sp. nov.: 1 — семенная чешуя вольциевого хвойного, экз. ГИН № 4856/160, 5 — изолированная семенная чешуя, экз. ГИН № 4856/331; 2, 3 — *Bardella*

splendida Zalessky: 2 — пыльцевое зерно, выделенное из мужского стробила, сохранившегося на побеге *Bardella splendida* Zalessky (см. здесь фиг. 3), экз. ГИН № 4856/179, 3 — *Bardella splendida* Zalessky, побег хвойного с однократно бифуркирующими листьями и мужским стробилом, экз. ГИН № 4856/179; 4 — *Walchia appressa* Zalessky / *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, собрание мужских стробиллов на облиственном побеге, экз. ГИН № 3773(11)/193(90); 6 — *Walchia bardaeana* Zalessky, средняя часть женского стробила, стрелкой отмечена одна из семенных чешуй с единственным семенным рубцом, голотип ГИН № 3773(11)/422(96).

Местонахождения: Красная Глинка (1, 6); Крутая Катушка-2 (2, 3); Чекарда-1, слой 10 (4, 5). Длина масштабной линейки — 1 см (1, 3–6), 50 мкм (2)

Таблица LXIV Строение микростробила *Kungurodendron sharovii* S.Meyen

1–10 — экз. ГИН № 3773(11)/173(89)В: 1 — макроморфология микростробила, 2–5 — отдельные пыльцевые зерна, извлеченные из микроспорангиев, 6 — скопление пыльцы, сохранившейся *in situ*, 7 — два пыльцевых зерна, сохранившихся рядом с фрагментом кутикулы, принадлежавшей стенке микроспорангия, 8–10 — строение устьичных аппаратов, располагавшихся на брактее.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки: 1 см (1), 20 мкм (2, 4, 6), 50 мкм (3, 5, 7), 10 мкм (8–10)

Таблица LXV Строение микростробила *Kungurodendron sharovii* S.Meyen

1–7 — экз. ГИН № 3773(11)/173(89)В: 1 — фрагмент брактееи микроспорофилла с краевыми трихомами (справа), стрелкой отмечен фрагмент сохранившегося микроспорангия с пыльцевыми зернами *in situ*; 2 — фрагмент брактееи микроспорофилла с краевыми трихомами; 3, 4 — эпидерма брактееи микроспорофилла с многочисленными папиллами и устьичными аппаратами; 5 — краевая трихома брактееи микроспорофилла; 6 — эпидермально-кутикулярное строение микроспорофилла, справа внизу виден край микроспорофилла с трихомами; 7 — край микроспорофилла в его нижней части, слева — абаксиальная кутикула, справа — адаксиальная кутикула.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки: 40 мкм (1, 2), 50 мкм (3, 4, 7), 20 мкм (5, 6)

Таблица LXVI Вальхиевые хвойные в сравнительном аспекте с облиственной ветвью современной араукарии (*Araucaria columnaris* (G.Forst.) Hook)

1 — *Araucaria columnaris*, гербарий автора. Гуанчжоу, Китай, кампус университета Сунь-Ятсена; 2 — побег *Walchia bardaeana* Zalessky с терминальным стробилом, экз. ПКМ № 7705/88, коллекция Пермского краеведческого музея; 3 — *Walchia bardaeana* Zalessky, экз. ГИН № 3773(11)/296(91), два соседних облиственных побега разной длины; 4 — *Gomphostrobus* sp., экз. ГИН № 4856/433, брактеея женского стробила вальхиевого хвойного; 5 — *Walchia appressa* Zalessky, экз. ПКМ 19342/2, коллекция Пермского краеведческого музея; 6 — *Walchia appressa* Zalessky, экз. ГИН № 3773(11)/300(91), облиственная ветвь с двумя порядками ветвления.

Местонахождения: Матвеево (2); Чекарда-1 (3, 5); Таежное-1 (4); Крутая Катущка-2 (6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXVII *Walchia bardaeana* Zalesky

1 — средняя часть облиственного побега последнего порядка, экз. ГИН № 4856/338; 2 — два соседних облиственных побега, принадлежавших ветви с двумя порядками ветвления, экз. ГИН № 4856/338; 3 — ветвь с перистым расположением облиственных побегов последнего порядка, экз. из коллекции В.А. Цимбала; 4 — побег с тремя порядками ветвления, экз. ГИН № 3773(11)/139(89); 5 — облиственный побег последнего порядка, экз. ГИН № 4856/340; 6 — облиственный побег последнего порядка, экз. ГИН № 3773(11)/386(93); 7 — ветвь с перистым расположением облиственных побегов последнего порядка, экземпляр из коллекции В.А. Цимбала.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXVIII Представители хвойных из нижнепермских отложений Приуралья

1–3 — *Kungurodendron sharovii* S.Meyen: 1 — изолированная семенная чешуя, экз. ГИН 4856/225, 2 — семенная чешуя (справа) и облиственный побег, экз. ГИН № 3773(11)/407(96), 3 — частично сохранившийся женский стробил, экз. из коллекции В.А. Цимбала; 4 — мужской стробил, экз. ГИН № 4856/341; 5, 6 — *Walchia appressa* Zalesky: 5 — облиственная ветвь последнего порядка, экз. КИАХМЗ б/н, 6 — побег с двумя порядками ветвления, экз. ГИН № 3773/695.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–5); Чекарда-2 (6). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXIX Палеоэкология (1, 2) и представители хвойных из нижнепермских отложений Приуралья (3–5)

1 — биогенные изменения рахиса листа *Psymphyllum expansum* (Brongniart), экз. ГИН б/н; 2 — биогенные изменения листовой пластинки *Psymphyllum expansum* (Brongniart), экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9559/1; 3 — *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, частично сохранившийся женский стробил, экз. ГИН б/н; 4 — *Tyloedendron speciosum* Weiss, побег хвойного, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9616/19; 5 — *Walchia* sp., облиственный побег вальхиевого хвойного, экз. КИАХМЗ № ККМ ИК 9660/2.

Местонахождения: Мазуевка (1, 2, 4, 5); Чекарда-1, слой 10 (3). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXX Вальхиевые хвойные нижней перми Приуралья

1, 7 — *Kungurodendron sharovii* S.Meyen: 1 — экз. ГИН № 4856/346, 7 — экз. КИАХМЗ, коллекция Г.Т. Мауэра, № ККМ ИК 7580/31; 2, 4–6 — *Walchia appressa* Zalesky: 2 — экз. ГИН № 3773(11)/396(93), побег с пролиферацией, 4 — длинный облиственный побег последнего порядка, экз. ГИН б/н, 5 — средняя часть облиственного побега, экз. ГИН № 3773(11)/170a(89), 6 — облиственный побег последнего порядка, экз. ГИН № 4856/348; 3 — *Walchia* sp., экз. ГИН № 4856/342.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–6); Красная Глинка (7). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXI
***Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh,**
gen. et sp. nov., макроморфология
и анатомическое строение

1 — изолированная семенная чешуя, синтип экз. ГИН № 4856/349; 2 — женский стробил, стрелками отмечены семенные чешуи, голотип ГИН № 4856/350; 3 — женский стробил, стрелками отмечены семенные чешуи, голотип (продолжение того же образца, что и на фиг. 2) ГИН № 4856/351; 4 — продольное сечение через побег, экз. ГИН № 4856/356; 5 — крупный облиственный побег последнего порядка, экз. ГИН № 4856/364; 6 — поперечное сечение через побег, экз. ГИН № 4856/357.

Местонахождения: Шайдурь, слой 6 (1–4, 6); Киселево-Суксун (5). Длина масштабной линейки — 1 см (1–3, 5), 1 мм (4, 6)

Таблица LXXII
***Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh,**
gen. et sp. nov.

1–5 — анатомическое строение в сканирующем электронном микроскопе, экз. ГИН № 4856/358. Местонахождение: Шайдурь, слой 6. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LXXIII
***Ullmannia* sp., макроморфология (1)**
и эпидермально-кутикулярное строение (2–9)

1–9 — экз. ГИН № 4856/177: 1 — облиственный побег, с которого были изготовлены препараты кутикулы (фиг. 2–9), 2 — относительно длинная трихома, 3 — папиллозная кутикула, 4 — поверхность кутикулы с многочисленными округлыми изометричными папиллами и единичными трихомами, 5, 6 — устьичный аппарат, снимки с разной глубиной фокусировки, 7 — два устьица (графическую дешифровку снимка см. на рис. 93, G), 8 — короткая трихома, 9 — эпидерма с четырьмя устьицами (графическую дешифровку снимка см. на рис. 93, I).

Местонахождение: Красная Глинка. Длина масштабной линейки — 1 см (1), 20 мкм (2, 4, 8, 9), 50 мкм (3, 5, 6), 45 мкм (7)

Таблица LXXIV
***Bardella splendida* Zalessky (1, 4, 5)**
и *Voltzia*-подобные хвойные
из нижнепермских отложений Приуралья (2, 3)

1, 4, 5 — *Bardella splendida* Zalessky, голотип ГИН № 2009/35: 1 — макроморфология, 4 — толстая кутикула функционально верхней стороны листа, 5 — тонкая кутикула функционально нижней стороны листа; 2 — облиственный побег, условно отнесенный к *Bardospermum rigidum* S. Meyen, экз. ГИН № 3773(11)/330(93); 3 — облиственный побег, отнесенный автором [Наугольных, 2007] к *Bardella splendida*, но также обнаруживающий сходство с экземплярами, описанными МД. Залесским как *Voltzia principalis* Zalessky [Zalessky, 1939b], экз. № 4856/178.

Местонахождения: Крутая Катушка-1 (1, 4, 5); Крутая Катушка-2 (3); Чекарда-1, слой 10 (2). Длина масштабной линейки — 1 см (1–3), 100 мкм (4, 5)

Таблица LXXV
Хвойные семейства Voltziaceae,
порядок Voltziales

1 — *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, gen. et sp. nov., семенная чешуя вольциевого хвойного, экз. ГИН № 4856/160; 2 — терминальная часть облиственного побега последнего порядка, морфотип *Voltzia prisca* Zalessky, экз. ГИН № 4856/318; 3 — относительно толстая облиственная ветвь, морфотип *Voltzia principalis* Zalessky, экз. ГИН № 3773(11)/274(91); 4 — средняя часть облиственного побега последнего порядка, морфотип *Voltzia prisca* Zalessky, экз. 3773(11)/298(91).

Местонахождения: Красная Глинка (1); Шайдурь, слой 8 (2); Крутая Катущка-2 (3); Чекарда-1, слой 10 (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXVI
Хвойные семейства Voltziaceae,
порядок Voltziales

1–4 — вольциевое хвойное *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: 1 — голотип ГИН № 3773(11)/138(89) (слева), ГИН № 3773(11)/123(89) (справа), противоотпечаток от образца слева, 2 — детальное изображение средней части фертильной зоны, голотип ГИН № 3773(11)/138(89), 3 — терминальная часть облиственного побега, экземпляр из коллекции В.А. Цимбала, 4 — фертильная зона на облиственном побеге, экз. ГИН № 4856/377.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–3); Крутая Катущка-1 (4). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXVII
Хвойные семейства Voltziaceae,
порядок Voltziales

1–5 — *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh, макроморфологическое строение микростробила: 1, 2 — практически полностью сохранившийся мужской стробил, экз. ГИН № 4856/297, 3–5 — голотип: 3, 4 — экз. ГИН 3773(11)/179(89), 5 — экз. ГИН № 3773(11)/179а(89).

Местонахождения: Соболя (1, 2); Чекарда-1, слой 7 (3–5). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXVIII
Хвойные семейства Voltziaceae,
порядок Voltziales

1–13 — *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh: 1–4, 6, 7, 9–13 — пыльца, сохранившаяся in situ, 5 — микроспорангий, 8 — отдельный проводящий элемент. Стрелкой отмечено скопление пыльцы в микроспорангии. Голотип ГИН № 3773(11)/179(89).

Местонахождение: Чекарда-1, слой 7. Длина масштабной линейки — 50 мкм

Таблица LXXIX
Анатомическое строение побегов кониферофитов

1 — *Coenoxylon* cf. *scotii* Zalessky, экз. № 4856/562; 2 — *Dadoxylon* sp., экз. № 4856/363.

Местонахождение: Шайдурь, слой 6. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXX

Анатомическое строение минерализованной древесины *Dadoxylon* sp. (1–6)

Местонахождение: Очер-Кокуй, казанский ярус. Длина масштабной линейки — 20 мкм (1, 2), 10 мкм (3, 4, 6), 100 мкм (5)

Таблица LXXXI

Изолированные семена из нижней перми Приуралья

1 — *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, семязачаток с проколом спермодермы (отмечен стрелкой), оставленным насекомым, предположительно, из группы диктиоптерид, экз. из коллекции В.А. Цимбала; 2, 3 — *Samaropsis subpatula* Suchov: 2 — экз. ГИН № 3737/163, 3 — экз. ГИН № 3737/163а; 4, 7 — *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, семязачаток с асимметричным положением фуникулюса, смещенного к одной из сторон (на фиг. 7, отмечен стрелкой), экз. ГИН № 4856/561; 5, 6 — *Samaropsis tuberculata* Dombrovskaya: 5 — экз. ГИН № 3737/65, 6 — экз. ГИН № 3737/101 (ранее эти семена были мной ориентированы микропиле вниз [Наугольных, 1998, рис. 85, А–Е]); 8 — *Samaropsis* aff. *dombrovskae* Vladimirovich, крупный семязачаток с гипертрофированным крылом, экз. ГИН № 3737/100а; 9, 10 — *Hirsutospermum paniculatum* Naugolnykh: 9 — голотип ГИН № 3773(11)/271(91), 10 — синтип экз. ГИН № 3773(11)/104(89); 11 — *Bardocarpus superus* Neuburg, экз. ГИН № 3737/225.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–3, 5, 6, 8, 11), слой 7 (10); Чекарда-2 (9); Актюбинск (4, 7). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXXII

Яйцекладки стрекоз из нижнепермских отложений Приуралья

1, 5 — экз. ГДМ № КП ОФ 15170; 2, 4 — экз. ГДМ № КП ОФ 15168; 3 — КИАХМЗ № ККМ ИК 9559/5; 6 — экз. ГДМ № КП ОФ 15169.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 5, 6); Красноуфимские Ключики (2, 4); Мазуевка (3). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXXIII

Крылья стрекоз-меганеврид (1–4) и гигантские яйцекладки (5–8) из пермских отложений Приуралья

1–4 — *Arctotypus sylvensis* Martynov. Стрелками на 5 и 7 показано положение яиц, отложенных под эпидермис крупных эквизетофитов *Paracalamites* sp.

Местонахождения: Тюлькино (1, 2); Соликамский район, 1 км по шоссе севернее с. Жуланово, коллекция геологического факультета Пермского государственного университета (3, 4); Урма-2 (5–8). Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXXIV

Строматолиты *Alebastrophyton sylvensis* Naugolnykh et Litvinova, 2014

1 — столбчатый строматолитовый биогерм, общий вид сверху; 2–6 — продольные сечения через столбики строматолитов (4 — голотип ГИН № 4856/505).

Местонахождение: Алебастрово. Длина масштабной линейки — 1 см

Таблица LXXXV
Палиноморфы из нижнепермских отложений Среднего Приуралья,
кунгурский ярус

1 — справа — *Cladaitina* с частично разрушенным воздушным мешком, слева — *Incertae sedis*; 2 — *Junetella*, пыльцевое зерно, принадлежавшее вальхиевому хвойному *Kungurodendron sharovii* S.Meyen; 3 — *Lunatisporites*; 4 — *Crucisaccites*; 5 — тетрада пыльцевых зерен *Cladaitina*; 6 — *Densipollenites*, вид с экватора.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LXXXVI
Палиноморфы из нижнепермских отложений Среднего Приуралья,
кунгурский ярус

1–8 — *Vittatina*, морфологическое разнообразие пыльцевых зерен.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LXXXVII
Палиноморфы из нижнепермских отложений
Среднего Приуралья,
кунгурский ярус

1 — *Vittatina*, справа — оболочка акритархи; 2 — *Vittatina*; 3–6 — *Protohaploxyrinus* (3, 5 — одно и то же пыльцевое зерно, сфотографированное с разной глубиной фокусировки); 7 — *Cordaitina*, вид с экватора; 8 — *Striadopodocarpites*. На фиг. 4, 5 и 6 видны проталиальные клетки мужского гаметофита (небольшое округлое темное пятно внутри корпуса).

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LXXXVIII
Палиноморфы из нижнепермских отложений
Среднего Приуралья,
кунгурский ярус

1 — *Bascanisporites*; 2, 3 — *Leiosphaeridia*; 4, 5 — *Junetella*, пыльцевые зерна, принадлежавшие вальхиевому хвойному *Kungurodendron sharovii* S.Meyen; 6, 7 — предполагаемые микроспоры гетероспоровых плауновидных; 8 — *Cordaitina*; 9 — *Valatisporites*.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица LXXXIX
Палиноморфы из нижнепермских отложений
Среднего Приуралья,
кунгурский ярус

1 — *Platysaccus*; 2, 4 — *Falcisporites*; 3 — *Alisporites*; 5 — *Incertae sedis*; 6, 7 — *Protohaploxyrinus*.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица XC
Палиноморфы из нижнепермских отложений
Среднего Приуралья, кунгурский ярус

1–4 — *Pityosporites* / *Piceapollenites*: 1 — протомоносаккатная модификация, 2–4 — протодисаккатная модификация; 5, 6, 8 — *Protohaploxypinus*; 7 — *Incertae sedis*.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 20 мкм

Таблица XCI
Палиноморфы (1–6, 8–10) и фрагмент проводящего элемента (7)
из нижнепермских отложений Среднего Приуралья, кунгурский ярус

1, 2, 6 — *Cladaitina*; 3, 4, 10 — *Vittatina*; 5, 8 — ребристая форма *Incertae sedis*; 7 — фрагмент трахеиды с двурядным расположением пор; 9 — *Falcisporites*.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 40 мкм (1), 20 мкм (2–7, 9, 10), 10 мкм (8)

Таблица XCII
***Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova,**
микроспоры гетероспорового плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky

1–6 — вид с проксимальной стороны. Среднепермские отложения Среднего Приуралья, уфимский ярус.

Местонахождение: Полазна-1. Длина масштабной линейки — 10 мкм

Таблица XCIII
***Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova,**
микроспоры гетероспорового плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky

1, 3 — вид с проксимальной стороны; 2, 4–6 — вид с экватора. Среднепермские отложения Среднего Приуралья, уфимский ярус.

Местонахождение: Полазна-1. Длина масштабной линейки — 10 мкм

Таблица XCIV
***Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova,**
микроспоры гетероспорового плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky

1–6 — вид с дистальной стороны. Среднепермские отложения Среднего Приуралья, уфимский ярус.

Местонахождение: Полазна-1. Длина масштабной линейки — 10 мкм

Глава 6 ПЕРЕХОД ОТ ПАЛЕОФИТА К МЕЗОФИТУ

Рассмотрению характера перехода от палеофита к мезофиту и/или от палеозойских флор к мезозойским, посвящено много работ, из которых бóльшая часть построена на анализе европейского материала (обзор проблемы см. в [Гоманьков, Мейен, 1986]), в меньшей степени — флор Северной Евразии [Могучева, Наугольных, 2010] и Китая [Yang et al., 1986; Wang, 1993, 1996a, 1996b]. Большой массив литературы сфокусирован на переходе от палеозойских флор к мезозойским в Гондване [Retallack, 1980; McLoughlin et al., 1997; Pal, Ghosh, 1997; Anderson et al., 1999; Retallack, Krull, 1999; Chandra et al., 2008; Singh et al., 2012].

Результаты, полученные в ходе этих аналитических исследований, трудно привести к общему знаменателю. Но, тем не менее, общие положения можно кратко просуммировать.

Основные флорогенетические процессы и закономерности

Во-первых, несмотря на неоднородность позднермских флор в разных регионах мира, все они в очень высокой степени наследуют наиболее эволюционно продвинутые формы из раннепермских и даже позднекаменноугольных флор-предшественниц. Помимо наследования реликтовых элементов, происходил и привнос новых компонентов в результате миграций. О миграционных процессах, связывавших растительность соседних палеофитогеографических областей пермского периода, свидетельствуют флоры смешанного таксономического состава (рис. 107).

Во-вторых, происходит качественное обновление таксономического состава позднермских флор с постепенным появлением в них форм, получивших дальнейшее развитие уже в мезозойскую эру (например, осмундовых папоротников, хвощевидных семейства Equisetaceae, гинкгофитов, цикадофитов, вольциевых хвойных и др.). Процесс замены архаичных палеозойских элементов более эволюционно продвинутыми мезозойскими был значительно облегчен, а в чем-то даже обусловлен освобождением экологических ниш в момент пермо-триасового экосистемного кризиса.

В пределах европейской части России флоры терминальной перми и раннего триаса отличаются отчетливым ксероморфизмом [Lozovsky et al., 2001; Наугольных, 2006], как и позднермские и раннетриасовые флоры Западной и Центральной Европы [Gall et al., 1998]. Исходя из данных по изотопии кислорода и углерода из озерных карбонатов верхнепермских разрезов Устье Стрельны, Никулино и Одомчино (бассейн р. Сухоны), можно сделать вывод о том, что температура атмосферы во время образования этих карбонатов приближалась к +30° С (по данным В.Н. Кулешова, ГИН РАН, образцы №№ 5275–5279). Эти данные подтверждаются выводами, сделанными на основе изучения палеопочв [Yakimemko et al., 2004; Иноземцев и др., 2011; Inozemtsev et al., 2011].

Признаки аридизации климата на рубеже перми и триаса присутствуют и в других регионах земного шара. По мнению многих исследователей, эта аридизация была спровоцирована разогревом центральных областей Пангеи, а также усилением вулканической активности. В нижнетриасовых отложениях нередко встре-

чаются пепловые горизонты [Лозовский и др., 2001].

Необходимо отметить, что кризисные события в эволюции наземных организмов в течение пермского периода происходили и до перм-триасового рубежа [Наугольных, 1992б; Wang, 1996а; Shen, Wang, 2003; Retallack et al., 2006], но отличались меньшим масштабом.

На рубеже перми и триаса палеофитные флоры резко исчезают. Им на смену приходят флоры с доминированием гетероспоровых плауновидных, в низких широтах — древовидных *Pleuromeia*, в более высоких широтах — травянистых *Tomiostrabus* и *Isoetes*. По солидарному мнению многих палеоботаников [Retallack, 1975; Wang, 1993; Grauvogel-Stamm, 1999; Naugolnykh,

2000, 2008], раннетриасовые сообщества с доминированием этих плауновидных следует рассматривать как пионерные палеофитоценозы, сформировавшиеся после вымирания многих групп типично палеозойских растений (в массе своей — сфенофиллов, последних реликтов тригонокарповых, вальхиевых хвойных, кордаитов, войновскиевых — в Северном полушарии; глоссоптерид — на материках Гондваны) на рубеже перми и триаса.

Ниже проанализированы процессы и тенденции, имевшие место на рубеже перми и триаса в эволюции одной из групп высших растений — папоротников. В сокращенном виде эти материалы были опубликованы ранее [Наугольных, Пронин, 2015].

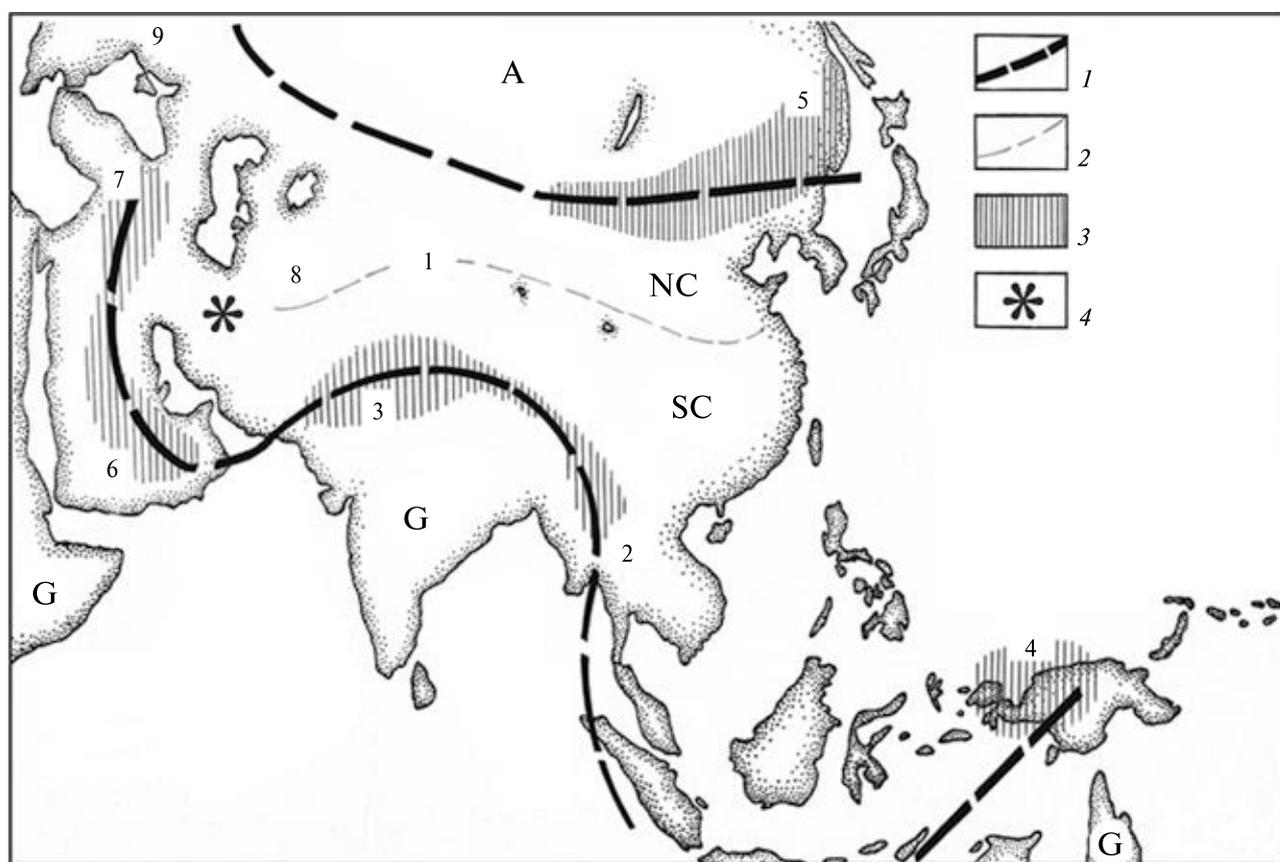


Рис. 107. Распределение местонахождений смешанных флор в южной части Ангариды и в сопредельных регионах

A — Ангариды; NC — Северный Китай; SC — Южный Китай; G — Гондвана.

1 — границы палеофлористических областей; 2 — условная граница между северо-казахстанскими и южно-казахстанскими флорами; 3 — зоны смешения флор разного палеофитогеографического статуса (смешанного таксономического состава); 4 — астериск, указывающий на месторасположение флоры Годаре-Гачал (Центральный Иран).

Цифры на карте соответствуют конкретным флорам: 1 — Кармазар (Узбекистан); 2 — Фетчабун (Таиланд); 3 — Кашмир (Индия); 4 — Ириан Джайя (Новая Гвинея); 5 — Приморье (Россия); 6 — Хариф (Оман); 7 — Хазро (Турция); 8 — Сары-Тайпан (Таджикистан); 9 — Восточный Донбасс (Ростовская область, Россия). Подробные объяснения и информацию о таксономическом составе флор см. в [Наугольных, 2007]

Эволюция папоротников как отражение флорогенеза при переходе от палеофита к мезофиту

Разнообразие пермских папоротников Русской платформы и Приуралья (включая Печорский угольный бассейн) один из авторов упомянутой выше статьи посвятил специальную работу [Naugolnykh, 2013b], в которой были проsumмированы все имеющиеся на текущий момент заслуживающие доверия данные по распространению папоротников в пределах данного региона и описаны новые роды и виды.

Безусловными доминантами среди папоротников позднего палеозоя были разнообразные эуспорангиатные формы, из которых особенно многочисленными и разнообразными были мараттиевые (обзор см. в [Millay, 1997; Barthel, Rössler, 1995; Barthel, 2005]). Именно среди мараттиевых в карбоне и перми развились крупные древовидные формы. Вторыми по распространенности групп палеозойских папоротников были ботриоптеридиевые, характерные преимущественно для карбона [Good, 1979; Millay, Taylor, 1980; Thomas, Taylor, 1993].

Лептоспорангиатные папоротники позднего палеозоя были немногочисленны, однако и среди них встречались весьма своеобразные узко специализированные формы, например, лианоподобный *Sphyropteris obliqua* (Marrat) Kidston [Amerom van, 1990]. Органами фиксации на опоре у сфироптериса являлись колючки-зацепки, располагавшиеся на рахисе. Не менее своеобразной морфологией обладали карбоновые лептоспорангиатные папоротники родов *Discopteris* Stur, 1883 [Brousmiche, 1977, 1979; Pfefferkorn, 1978], *Grambastia* Brousmiche, 1978 [Brousmiche, 1978] и *Tenchovia* Pšenička et Bek [Pšenička, Bek, 2004].

В пределах Гондваны в позднем палеозое сформировалось несколько эндемичных филетических линий папоротников, вымерших к концу пермского периода. Из гондванских эндемиков можно назвать роды *Damudopteris* Pant et Khare, 1974 [Pant, Khare, 1974], *Cuticulopteris* Pant et Misra, 1983 [Pant, Misra, 1983], *Skaaripteris* Galtier et Taylor [Galtier, Taylor, 1994]. Среди гондванских эндемиков были и древовидные формы, такие как *Dernbachia brasiliensis* Rössler et Galtier из пермских отложений Бразилии [Rössler, Galtier, 2002].

В Северном полушарии в пределах Ангариды также появился ряд эндемиков: пермокарбонный род *Prynadaeopteris* Radczenko emend. Na-

ugolnykh, а также пермские роды *Acrogenothesa* Naugolnykh, *Convexocarpus* Naugolnykh, *Geperarteris* S.Meyen, *Tumidopteris* Naugolnykh [Мейен, 1987; Naugolnykh, 2013b]. Род *Prynadaeopteris* также отмечался из пермских отложений Катазии [Huang, 1983]. В катазиатских флорах, относившихся к тропическому поясу пермского периода, помимо многочисленных и разнообразных мараттиевых [Wang, Yang, 1996], также присутствовали глейхениевые папоротники нескольких родов (обзор см. в [Yang et al., 1997; Wang et al., 1999; Wang, Wu, 1999]).

На рубеже палеозоя и мезозоя общая ситуация в таксономическом разнообразии флор очень быстро и драматично изменилась в глобальном масштабе. Эти изменения, естественно, затронули и папоротники.

Своеобразие триасовых папоротников, многое унаследовавших от своих позднепалеозойских предшественников, обозначилось уже в раннем триасе. Так, например, в классических раннетриасовых (бунтзандштайн) флорах Западной и Центральной Европы присутствует весьма своеобразный род *Anomopteris* Brongniart, 1828, родственные связи которого пока точно не установлены, несмотря на блестящее и исчерпывающее описание, произведенное в лучших традициях ботанической иконографии [Grauvogel-Stamm, Grauvogel, 1980]. Высока вероятность принадлежности аномоптериса особой филетической ветви осмундовых папоротников, впервые появившихся в середине пермского периода [Залесский, 1931a, 1931b; Naugolnykh, 2002a], но достигших фазы идиоадаптивной радиации только в начале мезозойской эры [Шорохова, 1975]. При этом уже в триасе появляются осмундовые, относящиеся к современному роду *Osmunda* L. [Phipps et al., 1998].

Из отложений верхнего триаса известны весьма убедительные находки гименофилловых папоротников, отнесенных к новому роду *Hopetedia* Axsmith, Krings et Taylor, 2001 [Axsmith et al., 2001]. Древнейшие гименофилловые известны из каменноугольных отложений, но там эти растения исключительно редки.

В конце триаса климат в пределах Евро-Синийской фитогеографической области [Вахрамеев, 1990] был теплым и влажным, гумидным, от влажного субтропического до влажного тропического. Практически на всей протяженности этого пояса, в его растительности доминировали цикадофиты и теплолюбивые папоротники, к которым можно причислить представителей рода *Phlebopteris*. В низкоширотной раститель-

ности позднего триаса, помимо матониевых папоротников рода *Phlebopteris*, широкое распространение получили осмундовые *Todites* Seward, предположительно глейхениевые *Wingatea* Ash, диптеридиевые *Clathropteris* Brongniart [Litwin, 1985]. В некоторых районах, например, на Кавказе, дальнейшее развитие получают мараттиевые, принадлежащие уже современным конституциональным типам [Делле и др., 1986].

Начало юрского периода ознаменовалось интенсивной дивергенцией схизейных папоротников, достигших расцвета в раннемеловую эпоху [Красилов, 1977]. Среди циатейных папоротников в середине мезозоя появились древовидные формы [Tidwell et al., 1989].

Подводя итог, в целом можно констатировать, что на рубеже палеозоя и мезозоя в эволюции папоротников произошел значительный перелом. Эуспорангиатные представители папо-

ротников, доминировавшие в палеозое и в основном представленные древовидными формами, к концу перми резко сократили свое значение, сохранившись в низкоширотной растительности в виде относительно редких реликтов. Протолептоспорангиатные папоротники (осмундовые), появившись в середине пермского периода, резко увеличили свое количество и разнообразие ко второй половине триасового периода, а в юре и раннем мелу достигли расцвета. Лептоспорангиатные папоротники, составляющие основное таксономическое разнообразие птеридофитов в современной растительности и по количеству видов уступающие только покрытосеменным, появившись в позднем палеозое (но в очень небольшом количестве видов), после пермо-триасовой экосистемной перестройки получили новые возможности для своего эволюционного развития.

SUMMARY

Flora Permica.

Plant World of Permian Period: Cis-Urals

(Serge V. Naugolnykh)

The monograph deals with the Permian flora of Western Angaraland (Middle and South Cis-Urals) with involving of some data from adjacent regions (Pechora Cis-Urals, central regions of Angaraland). Information about the localities studied with layer-by-layer description of the most important geological sections (Taezhnoe-1, Chekarda-1) and the lists of plant megafossils are given. History of study of the Upper Palaeozoic plants of Russia with special reference to the Cis-Urals localities is considered. The special central chapter devoted to description of higher fossil plants includes data on all the most important plant groups which are characteristic of the Permian deposits of the Cis-Urals: lycopodiopsids, sphenophylls, calamites, equisetophytes, ferns, pteridosperms, ginkgophytes, vojnovskyans, and conifers. Several taxa are described for the first time: *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, sp. nov., *Zamiopteris svetlanae* Naugolnykh, sp. nov., *Flabellofolium lamellatus* Naugolnykh, sp. nov., *Sphenobaiera kungurica* Naugolnykh, sp. nov., *Shaidurodendron columnaris* Naugolnykh, gen. et sp. nov., *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, gen. et sp. nov. A new combination *Rufloria salamatensis* (Zalessky, 1937) Naugolnykh, comb. nov. is proposed. The author's viewpoint on the paleoecological reconstructions of Permian floras of the Cis Urals is presented in conclusive part of the monograph.

RÉSUMÉ

Flora Permica.

Le monde des plantes du permien: Pré-Oural

(Serge V. Naugolnykh)

La monographie donne une analyse détaillée de la flore permienne de l'Angaride occidentale (Pré-Oural moyen et Pré-Oural du Sud), elle emploie les données des régions voisines (Pré-Oural de la Petchora, des régions centrales de l'Angaride). Le travail présent donne des renseignements sur des localités des restes végétaux et la description de chaque couche des profils les plus importants (Tayeuzchnoé-1 et Tchekharda-1) avec les listes des restes végétaux. L'histoire de l'étude des plantes du Paléozoïque avancé est examinée en détail ayant accent sur des localités du Pré-Oural. Dans le chapitre consacré à la description des restes végétaux ont été caractérisés tous les groupes principaux des plantes supérieures dont les restes peuvent être trouvés dans des dépôts du Pré-Oural. Ces groupes sont: lycopodes, sphénophylles, calamites, prèles, fougères, ptéridospermes, ginkgophytes, voinovskyaes et conifères. De nouveaux taxons *Peltaspermum petaloides* sp. nov., *Zamiopteris svetlanae* sp. nov., *Flabellofolium lamellatus* sp. nov., *Sphenobaiera kungurica* sp. nov., *Shaidurodendron columnaris* gen. et sp. nov., *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, gen. et sp. nov. ont été décrits dans le travail. Une nouvelle combinaison *Rufhoria salamatensis* (Zalessky, 1937) Naugolnykh, comb. nov. a été proposée. Dans la partie finale du travail l'auteur montre ses avis sur les reconstructions paléo-écologiques des flores permienes du Pré-Oural.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросимова О.В.* Изучение пермских морских отложений Красноуфимского района Свердловской области // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли (в музейном контексте). М.: ГЕОС, 2012. С. 59–62.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л., Данилов В.И., Батяева С.П., Токарева П.А.* Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора. Новосибирск: Наука, 1988. 256 с.
- Бетехтина О.А., Сухов С.В.* Фауна и флора Горловского бассейна. М.: Наука, 1968. 140 с.
- Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми / Ред. Т.А. Грунт, Н.К. Есаулова, Г.П. Канев. М.: ГЕОС, 1998. 356 с.
- Богословская М.Ф.* Кунгурские аммоноидеи Среднего Предуралья // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 43–50.
- Богословская М.Ф.* Аммоноидеи // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 14–15.
- 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.* О флористических связях между западными и восточными частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94–103.
- Бураго В.И.* К морфологии листа рода *Psugtophyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128–136.
- Василенко Д.В., Наугольных С.В.* Эндоемные яйцекладки насекомых в перми европейской части России // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб: Маматов, 2011. С. 58–59.
- Вахрамеев В.А.* Палеофлористика, фитогеография и климаты мезозоя. М.: Наука, 1990. 292 с.
- Вахрамеев В.А., Василевская И.А., Владимирович В.П., Кара-Мурза Э.Н., Новик Е.О.* Подкласс Marattiidae, мараттиевые // Основы палеонтологии. Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. М.: Госгеолнаучтехиздат, 1963. С. 563–569.
- Вахрамеев В.А., Долуденко М.П.* Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 54.)
- Владимирович В.П.* Типовая кунгурская флора Среднего Урала. Л., 1985. 56 с. (Деп. в ВИНТИ. 29.12.85. № 377-В86.)
- Владимирович В.П.* Высшие растения: Telomophyta // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы / Ред. В.П. Горский, М.А. Калмыкова. Л.: Недра, 1986. С. 32–38. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; Т. 331.)
- Владимирович В.П., Горский В.П.* Крутая Катунка // Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране. СПб: БИН РАН, 1994. С. 53.
- Гиляров М.С.* (ред.). Большой энциклопедический словарь: Биология. М.: Большая Российская энциклопедия, 1999. 864 с.
- Глухова Л.В.* Микроструктура кордаитоподобных листьев нижней перми Приуралья // Палеонтол. журн. 1984а. № 3. С. 120–127.
- Глухова Л.В.* Систематика и микроструктура чешуевидных листьев кордаитантовых // Палеонтол. журн. 1984б. № 2. С. 109–114.
- Глухова Л.В.* Микроструктура и стратиграфическое распространение руфлорий. Красноярск, 1989. 77 с. (Деп. в ВИНТИ. 31.10.89. № 2467-В89.)
- Гоманьков А.В.* О женских фруктификациях пельтаспермовых из пермских отложений Восточно-Европейской платформы // *Lethaea rossica*. 2010. Т. 2. С. 28–40.

- Гоманьков А.В. Об эпидермальной структуре некоторых голосеменных из кунгурских отложений Приуралья // Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 7. СПб: Марафон, 2011. С. 22–36.
- 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.)
- Горелова С.Г. О новом растении из отложений балахонской свиты Кузбасса // Вестн. Зап.-Сиб. геол. упр. 1957. Вып. 1. С. 90–93.
- Горелова С.Г. Описание вида *Vojnovskya mirabile* (Gogel.) Gogel. // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области / Ред. Л.Л. Халфин. Т. 3: Верхний палеозой. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1962. (Тр. СНИИГГиМС; Вып. 21.)
- Горелова С.Г., Радченко Г.П. Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области // Материалы к флостратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области. Л.; Петрозаводск: Тип. им. Анохина, 1962. С. 39–241. (Тр. ВСЕГЕИ, Н.С.; Т. 79.)
- Давыдов В.И., Попов А.Б., Богословская М.Ф., Черных В.В., Козицкая Р.И., Ахметшина Л.З. Разрез Айдаралаш // Пермская система земного шара: Путеводитель геологических экскурсий. Ч. 2, вып. 2: Разрезы пермской системы бассейна р. Урал (западный склон Южного Урала). Свердловск: ИГиГ УрО РАН им. А.Н. Заварицкого, 1991. С. 54–84.
- Делле Г.В., Долуденко М.П., Красилов В.А. Первая находка в СССР юрского *Angiopteris Hoffmann* (Marattiaceae) // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 38–43.
- Долгих Л.А. Краевед Г.Т. Мауэр: Кунгурские страницы биографии // Грибушинские чтения — 2009: Музей в пространстве и времени: Тез. докл. и сообщ. VII межрегион. научно-практич. конф. г. Кунгур, 23–25 апреля 2009 г. Кунгур: Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник, 2009. С. 183–187.
- Долгих Л.А. Из истории сборов палеонтологической коллекции Г.Т. Мауэра // Геолого-палеонтологические памятники Красноуфимска: Актуальные проблемы охраны и изучения. Красноуфимск: Красноуфимский краеведческий музей, 2013. С. 32–39.
- Долгих Л.А., Наугольных С.В. Ископаемые пермские растения из коллекции Г.Т. Мауэра в Кунгурском историко-архитектурном и художественном музее-заповеднике // Верхний палеозой России: Биостратиграфия и фациальный анализ // Материалы Второй всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Николая Алексеевича Головкинского. Казань: КГУ, 2009. С. 182–183.
- Долуденко М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау. М.: Наука, 1976. 264 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 284.)
- Домбровская Х.Р. Семена пермских растений Печорского угольного бассейна и их стратиграфическое значение // Материалы по геологии и полезным ископаемым северо-востока Европейской части СССР. 1976. № 8. С. 28–56.
- Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3–12.
- Залесский М.Д. О *Cordaites aequalis* Goepfert из Сибири и о тождестве его с *Neggerathiopsis hislorii* Bunbury sp. флоры Гондваны. СПб: Тип. М.М. Стасюлевича, 1912. 43 с. (Тр. Геолкома, Н.С.; Вып. 86.)
- Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна реки Печоры. 1: Река Адзъва. Екатеринбург: Тип. Е.Н. Ершова и Комп., 1914. С. 55–85. (Зап. Урал. общества любителей естествознания; Т. 33.)
- Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии: Атлас. Птг: 15-я гос. тип., 1918. 76 с. (Тр. Геолкома, Н.С.; Вып. 174.)
- Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды: Атлас. Л.: Геолком, 1927. 52 с. (Тр. Геолкома, Н.С.; Вып. 176.)
- Залесский М.Д. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии // Изв. АН СССР. VII сер. Отд. физ.-мат. наук. 1930. № 9. С. 913–930.
- Залесский М.Д. Анатомическое строение стебля *Chasmatopteris principalis* n. gen. et sp. — нового представителя пермских *Osmundaceae* // Изв. АН СССР. VII сер. Отд. мат. и естеств. наук. 1931а. № 5. С. 720 (резюме на рус. яз.).
- Залесский М.Д. Анатомическое строение стебля *Petcheropteris splendida* n. gen. et sp. — нового представителя пермских *Osmundaceae* // Изв. АН СССР. VII сер. Отд. мат. и естеств. наук. 1931б. № 5. С. 710 (резюме на рус. яз.).
- Залесский М.Д. О двух новых *Dicranophyllum* из артинских отложений Приуралья // Изв. АН

- СССР. VII сер. Отд. мат. и естеств. наук. 1932. № 9. С. 1361–1364.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.* Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хой / Ред. Н.М. Книпович. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 52 с.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.* О выделении бардинского яруса в «артинских» отложениях Урала // Докл. АН СССР. 1940. Т. 26, № 6. С. 595–598.
- Залесский Ю.М.* Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. Ч. 3: Новые представители Protohymenoptera, Homoptera, Hemipteroptera, Psocoptera, Protoperlaria, Isoptera и Protoblattoidea // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1939. Т. 5. С. 33–91.
- Зими́на В.Г.* Первая находка *Vojnovskya* в пермских отложениях Южного Приморья // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 112–117.
- Зими́на В.Г.* О *Nephropsis* из пермских отложений Южного Приморья // Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток: ДВГИ ДВФ СО АН СССР, 1969. С. 79–94.
- Зими́на В.Г.* Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья / Ред. А.Г. Аблаев. М.: Наука, 1977. 127 с.
- Игнатъев И.А.* Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). М.: ВИНТИ, 1983. Ч. 1. 62 с. (Деп. в ВИНТИ. 06.10.83. № 6126-83.)
- Игнатъев И.А.* Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). М.: ВИНТИ, 1987. Ч. 2. 87 с. (Деп. в ВИНТИ. 17.12.86. № 591-B87.)
- Игнатъев И.А.* Морфология и систематическое положение *Pholidophyllum ornatum* Zal. (кунгур Приуралья). М.: ВИНТИ, 1988а. 26 с. (Деп. в ВИНТИ. 28.06.88. № 5791-B88.)
- Игнатъев И.А.* *Rukhontella* — новый род руфлориевых из перми Ангариды // Палеонтол. журн. 1988б. № 1. С. 83–91.
- Игнатъев И.А., Наугольных С.В.* Раннеказанская флора р. Сояны и ее положение в ряду одно-возрастных флор и растительных зон Ангариды // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 3. С. 58–75.
- Иноземцев С.А., Наугольных С.В., Якименко Е.Ю.* Верхнепермские палеопочвы на известняках: морфология и генезис (среднее течение р. Волги) // Почвоведение. 2011. № 6. С. 660–674.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 5. С. 3–8.
- Карпунин А.М., Мамонов С.В., Мироненко О.А., Соколов А.Р.* Геологические памятники природы России / Ред. В.П. Орлов. СПб: Лориен, 1998. 200 с. (Сер. «Природное наследие России».)
- Киричкова А.И.* (автор-составитель). Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л.: Недра, 1985. 223 с.
- Костина Е.И.* Юрская флора Канского угленосного бассейна / Ред. М.А. Ахметьев, Ю.Г. Леонов. М.: ГЕОС, 2004. 166 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 564.)
- Красилов В.А.* Мезозойская флора р. Буреи (*Ginkgoales* и *Czekanowskiales*). М.: Наука, 1972. 150 с.
- Красилов В.А.* *Klukia* и палеошироты // Палеонтол. журн. 1977. № 7. С. 127–133.
- Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Красилов В.А.* Повторное появление архаичной структуры у позднепермских семян // Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 123–125.
- Кремп Г.О.У.* Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. 412 с.
- Кротов П.И.* Артинский ярус: Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника. Казань: Тип. Импер. ун-та, 1885. 314 с. (Тр. Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском университете; Т. 13, Вып. 5.)
- Куторга С.С.* Естественная история Земной коры. СПб: Тип. Императорской академии наук, 1858. 467 с.
- Лозовский В.Р., Ерошев-Шак В.А., Афонин С.А.* О пепловых горизонтах и продуктах постэруптивных изменений пеплов в нижнем триасе Московской синеклизы // Изв. вузов. Геология и разведка. 2001. № 3. С. 19–28.
- Мейен С.В.* Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1962. № 2. С. 133–144.
- Мейен С.В.* Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 96–107.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 150.)

- Мейен С.В. Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 97–110.
- Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982а. Т. 43, № 3. С. 303–323.
- Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1982б. № 2. С. 109–120.
- Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1983. Т. 88, № 1. С. 3–14.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. М.: ГИН РАН, 1986. 140 с. (Деп. в ВИНТИ. 21.03.86. № 3405-B86.)
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники / Ред. Б.С. Соколов. М.: Наука, 1990а. С. 76–124.
- Мейен С.В. *Bardospermum* — новый род хвойных из кунгура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных // Палеонтол. журн. 1990б. № 2. С. 3–12.
- Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники / Ред. А.В. Гоманьков. М.: Наука, 1992. С. 120–147.
- Могучева Н.К., Наугольных С.В. *Gagariostrobus cylindricus* (Prynada) Mogutcheva и пермо-триасовая экосистемная перестройка флор Тунгусского бассейна // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010. Т. 18, № 1. С. 34–44.
- Мурчисон Р.И., Вернейль Э., Кейзерлинг Э. Геологическое описание Европейской России и хребта Уральского / Пер. с англ., примеч. и доп. полк. А.Д. Озерского. СПб: Тип. И. Глазунова и К°, 1849. Ч. 1: 1141 с.; Ч. 2: 649 с.
- Наливкин Д.В. (ред.). Геологическая карта СССР. Масштаб 1:2 500 000. Л.: ВСЕГЕИ, 1980.
- Наугольных С.В. Морфология и систематика некоторых каллиптерид (Peltaspermeae) кунгура Приуралья // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1991. № 4. С. 40–48.
- Наугольных С.В. Каллиптериды перми Приуралья: Некоторые аспекты морфологии и систематики. М.: ГИН РАН, 1992а. 47 с. (Деп. в ВИНТИ. № 2953-B92.)
- Наугольных С.В. Экологическая катастрофа в пермском периоде? // Природа. 1992б. № 4. С. 64–66.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья и ее корреляция с флорами Центральной Ангариды // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 5. С. 53–62.
- Наугольных С.В. Новый лепидофит из кунгура Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 131–136.
- Наугольных С.В. Новый род гинкгоподобных листьев из кунгура Приуралья // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 106–116.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 201 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 509.)
- Наугольных С.В. Морфология и систематическое положение представителей порядка *Vojnovskyales* // Палеонтол. журн. 2001. № 5. С. 95–105.
- Наугольных С.В. Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates: Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В. Морфологические особенности и таксономический статус вида *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, 1937 (нижняя пермь Приуралья) // Палеонтол. журн. 2003. № 2. С. 99–108.
- Наугольных С.В. О некоторых аберрациях современных хвощей (*Equisetum* L.) и происхождении семейства Equisetaceae // Палеонтол. журн. 2004а. № 3. С. 98–104.
- Наугольных С.В. Палеофитогеография пермского периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М.: Наука, 2004б. С. 194–220. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550.)
- Наугольных С.В. Ископаемые растения из верхней перми Пермского Приуралья (коллекция Г.Т. Мауэра) в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН // VM-Novitates: Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2005а. № 13. 44 с.
- Наугольных С.В. Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтол. журн. 2005б. № 3. С. 94–103.
- Наугольных С.В. Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания // Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. М.: ГЕОС, 2006. С. 42–71. (Тр. ГИН РАН; Вып. 580.)

- Наугольных С.В.* Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. 322 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 524.)
- Наугольных С.В.* Аналитические реконструкции древних растительных сообществ как результат синтеза макрофлористических и палинологических данных // Палинология: Стратиграфия и геоэкология: В 3 т. // Сборник трудов XII Всероссийской палинологической конференции. Санкт-Петербург, 29 сент. — 4 окт. 2008 г. / Ред. О.М. Прищепа, Д.А. Субетто, О.Ф. Дзюба. СПб: ВНИГРИ, 2008а. Т. 3. С. 65–69.
- Наугольных С.В.* Новые голосеменные *Sylvocarpus armatus* gen. et sp. nov. из нижней перми Урала // Палеонтол. журн. 2008б. № 4. С. 94–100.
- Наугольных С.В.* Новые семена голосеменных из нижней перми Урала // Палеонтол. журн. 2008в. № 5. С. 88–95.
- Наугольных С.В.* Разрез Ключики (уникальное местонахождение пермских рыб, тетрапод и флоры) // Геологические памятники Пермского края: Энциклопедия / Ред. И.И. Чайковский. Пермь: Книжная площадь, 2009. С. 188–191.
- Наугольных С.В.* Голосеменные класса *Vojnovskyorsida*: новый взгляд на старые проблемы // Палеонтология и стратиграфия пермской системы: В музейных экспозициях и частных коллекциях: Сб. науч. работ / Ред. С.В. Наугольных. Кунгур: Кунгур. историко-архитектур. и худож. музей-заповедник, 2010. С. 10–18.
- Наугольных С.В.* Новый вид рода *Psygmaphyllum Schimper* из нижней перми Урала // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 98–107.
- Наугольных С.В.* Новые мужские репродуктивные органы голосеменных *Permotheca colovratia* sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 91–102.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора местонахождения Александровское (нижняя пермь, кунгурский ярус; Красноуфимский район Свердловской области): таксономический состав, тафономия и новый представитель плауновидных // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 105–112.
- Наугольных С.В., Долгих Л.А.* Генрих Тимофеевич Мауэр. Жизнь, посвященная палеонтологии // ПалеоМир. 2010. № 1 (8). С. 70–77.
- Наугольных С.В., Кулешов В.Н.* Ископаемая флора р. Сояны: Окно в пермский период. Архангельск: ООО «Издательский центр СГМУ», 2005. 48 с.
- Наугольных С.В., Мороз В.П., Варенов Д.В., Варенова Т.В.* Флора казанского яруса местонахождения Исаклы (Самарская область) как отражение гидрофильных растительных сообществ середины пермского периода // Палеонтология в музейной практике: Сб. науч. работ. / Ред. С.В. Наугольных. М.: Медиа-Гранд, 2014. С. 98–112.
- Наугольных С.В., Пронин А.П.* Новый матониевый папоротник из верхнетриасовых отложений Прикаспийской впадины в контексте флорогенетических процессов перехода от палеозоя к мезозою // Палеонтол. журн. 2015. № 3. С. 103–112.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А., Варенов Д.В., Варенова Т.В.* Пермские ископаемые растения из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш (Самарская область): таксономическое разнообразие // Объекты палеонтологического и геологического наследия и роль музеев в их изучении и охране / Ред. С.В. Наугольных. Кунгур: Кунгур. историко-архитектур. и худож. музей-заповедник, 2013. С. 46–61.
- Нейбург М.Ф.* Исследования по стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна 1930–1931 гг. Л.: Гостоптехиздат, 1934. 47 с. (Тр. Всесоюз. геолого-разведочного объединения НКТП СССР; Вып. 348.)
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с.
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна: В 3 ч. Ч. 1: Плауновидные и гинкговые (*Lycopodiales et Ginkgoales*). М.: Изд-во АН СССР, 1960. 64 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 43).
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна: В 3 ч. Ч. 2: Членистостебельные (*Sphenopsida*). М.: Наука, 1964. 137 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 111.)
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3: Кордаитовые (*Cordaitales*), войновские (*Vojnovskyales*), семена голосеменных неопределенного систематического положения (*Semina gymnospermarum incertae sedis*). М.: Наука, 1965. 144 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 116.)
- Новокшионов В.Г.* Ископаемые насекомые Чекарды // Чекарда — местонахождение пермских ископаемых растений и насекомых / Ред. В.Г. Новокшионов. Пермь: Изд-во Перм. унта, 1998. С. 25–54.
- Ожгибесов В.П., Терещенко И.И., Наугольных С.В.* Пермский период: Органический мир на за-

- кате палеозоя. Пермь: Арт-Дизайн, 2009. 107 с.
- Основы палеонтологии: В 15 т. Т. 14: Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники / Ред. В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджян. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с.
- Ошуркова М.В. Морфология, классификация и описания форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.
- Пономарева Г.Ю., Новокшионов В.Г., Ваулев Д.Ю. Новое местонахождение пермских ископаемых растений и насекомых в Пермской области // Проблемы геологии Пермского Урала и Приуралья: Материалы региональной научной конференции / Ред. Б.М. Осовецкий, Р.Г. Ибламинов, В.А. Гершанок и др. Пермь, 19–21 мая 1998 г. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1998. С. 73–76.
- Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна / Ред. М.В. Дуранте, В.Ф. Череповский. М.: Научный мир, 1998. 312 с.
- Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна / Ред. С.В. Мейн. Л.: Наука, 1983. С. 28–92.
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири: В 2 т. / Ред. Л.Л. Халфин. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 2. С. 42–154.
- Радченко Г.П. Род *Tomiodendron* Radczenko gen. nov. // Материалы по палеонтологии: Новые семейства и роды / Ред. Л.Д. Кипарисова, Б.П. Марковский, Г.П. Радченко. М.: Госгеолтехиздат, 1956. С. 197–199. (Тр. ВСЕГЕИ, Н.С.; Вып. 12: Палеонтология.)
- Радченко Г.П. Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции // Сборник памяти Африкана Николаевича Криштофовича / Ред. П.И. Дорофеев. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 33–54.
- Радченко Г.П. Этапы развития позднепалеозойских флор на территории Тунгусской фитогеографической области // Congreso Geológico Internacional. XX Sesión, Ciudad de Mexico, 1956. Sección VII. Paleontología, taxonomía y evolución. Mexico, 1958. P. 243–258. (Тр. XX Междунар. геол. конгр., Мексика.)
- Радченко Г.П. О раннепермской флоре района г. Охотска // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. 1961. № 15. С. 214–226.
- Савицкая Л.А. О каменноугольной флоре Гиссарского и Кураминского хребтов // Биостратиграфия осадочных формаций Узбекистана. Л.: Недра, 1970. С. 110–129.
- Сенкевич М.А. Девонские лигульные лепидофиты // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 112–119.
- Сикстель Т.А., Савицкая Л.И., Искандарходжаев Т.А. Растения среднего карбона, верхнего карбона и нижней перми Ферганы // Биостратиграфия верхнего палеозоя горного обрамления Южной Ферганы / Ред. Т.А. Сикстель. Ташкент: Фан, 1975. С. 77–143.
- Снигиревская Н.С., Жилин С.Г. (ред.) Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране / Ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: БИН РАН, 1994. 100 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 12.)
- Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. Л.: Недра, 1969. 264 с.
- Тахтаджян А.Л. Высшие растения. Т. 1: От псилофитовых до хвойных. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.
- Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала: В 2 ч.: Материалы и решения III Уральского межведомственного стратиграф. совещ. Сердловск. 8 апр. 1977 г. Свердловск: ИГиГ УНЦ РАН, 1980. Ч. 1: 153 с.; Ч. 2: 134 с.
- Фаддеева И.З. Палиностратиграфия пермских отложений // Практическая палиностратиграфия / Ред. Л.А. Панова, М.В. Ошуркова, Г.М. Романовская. Л.: Недра, 1990. С. 59–80.
- Фаддеева Т.В., Новокшионов В.Г., Ожгибесов В.П., Ваулев Д.Ю. История сборов палеонтологической коллекции Г.Т. Мауэра // Вестн. Перм. ун-та. 1997. Вып. 4: Геология. С. 210–214.
- Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Приуральяского прогиба / Ред. В.И. Чалышев. Л.: Наука, 1973. 192 с.
- Фефилова Л.А. Макрофлора // Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми севера Европейской части СССР / Ред. В.А. Де-

- деев. Л.: Наука, 1981. С. 16–18, 25–29, 74–83, 101–103, 109–114.
- Фигье Л. Картины древняго міра, или земля до потопа. 4-е изд. / Пер. с фр. М.: Тип. Готье, 1866. 301 с.
- Хахлов В.А. Верхнепалеозойская флора севера Сибири. Вып. 1: Хвоцевидные. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1964. 112 с.
- Хржановский В.Г. Основы ботаники с практикумом. М.: Высш. шк., 1969. 575 с.
- Цимбал В.А. Новый род семенных органов гинкгофитов из пермских отложений Татарстана // Палеонтология в музейной практике. М.: Медиа-Гранд, 2014. С. 60–65.
- Черных М.Н. (сост.). Павел Александрович Софроницкий (1910–1997): К 90-летию со дня рождения. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2001. 119 с.
- Черных М.Н. (сост.). Герасимов Николай Павлович (1898–1952): К 50-летию со дня кончины. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2002. 99 с.
- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1973. 208 с. (Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР; Вып. 105.)
- Шмальгаузен И.Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений. СПб, 1887. 42 с. (Тр. Геолкома; Т. 2, № 4.)
- Шорохова С.А. Новые осмундовые папоротники из верхнего триаса Приморья // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 106–110.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России: Древний период. Ч. 1: Флора граувакковой, горноизвестковистой и медистосланцевой формаций России. СПб: Тип. Я.Ионсона, 1854. 245 с.
- Эйхвальд Э.И. Атлас к «Палеонтологии России: Древний период». СПб: Б.И., 1861. 23 л. табл.
- Amerom van H.W.J. Die eusphenopteridischen Pteridophyllen aus der Sammlung des Geologischen Bureaus in Heerlen, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Stratigraphie bezüglich des Suedlimburger Kohlenreviers // Mededelingen Rijks Geologische Dienst. 1975. Serie C. Bd. 3. Lieferung 1, № 7. S. 1–201.
- Amerom van H.W.J. (Ed.) *Sphyropteris obliqua* (Martrat) Kidston, a fossil fern fructification from the Waste Dump of the former Laura & Vereeniging coal mine at Eyselshoven (Interesting plant fossils from the Dutch Upper Carboniferous, III) // Mededelingen Rijks Geologische Dienst. 1990. Vol. 44, № 1. P. 11–22.
- Anderson H.M., Anderson J.M. Molteno ferns: Late Triassic Biodiversity in Southern Africa // *Strelitzia*. Vol. 21. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, 2008. 259 p.
- Anderson J.M., Anderson H.M. Paleoflora of Southern Africa, Molteno Formation (Triassic). Vol. 2: Gymnosperms (excluding *Dicroidium*). Rotterdam: A.A. Balkema, 1989. 567 p.
- Anderson J.M., Anderson H.M., Archangelsky S., Bamford M., Chandra S., Dettmann M., Hill R., McLoughlin S., Rösler O. Patterns of Gondwana plant colonisation and diversification // *J. African Earth Sci.* 1999. Vol. 28, № 1. P. 145–167.
- Axsmith B.J., Krings M., Taylor T.N. A filmy fern from the Upper Triassic of North Carolina (USA) // *Amer. J. Bot.* 2001. Vol. 88, № 9. P. 1558–1567.
- Balme B.E. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1995. Vol. 87, Issue 2/4. P. 81–323.
- Barthel M. Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 3: Farne // *Veröffentlichungen Naturhist. Museum Schleusingen*. 2005. Bd. 20. S. 27–56.
- Barthel M., Rössler R. Rotliegend-Farne in weissen Vulkan-Aschen-“Tonsteine” der Döhlen-Formation als paläobotanische Fundschichten // *Veröffentl. Museum für Naturkunde Chemnitz*. 1995. Bd. 18. S. 5–24.
- Bommer Ch. Les causes d'erreur dans l'étude des empreintes végétales. Bruxelles: Hayez, imprimeur des académies royales de Belgique, 1903. 33 p.
- Boureau Ed. *Traité de Paléobotanique*. T. 3: Sphenophyta, Neggerathiophyta. Paris: Masson et Cie éditeurs, 1964. 544 p.
- Brongniart A. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris: G.Dufour et E. d'Ocagne, 1828. 488 p.
- Brongniart A. *Végétaux // Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural* / R.I. Murchison, E. Verneuil, A. Keyserling. T. 2, pt. 3: Paléontologie. Ldn; Paris: John Murray, 1845. P. 5–13.
- Brousmiche C. Considérations sur *Discopteris occidentalis* Gothan 1954 (Pteridophyta du Westphalien d'Europe Occidentale) // *Géobios*. 1977. Vol. 10, Issue 2. P. 251–273.
- Brousmiche C. *Grambastia (Sphenopteris) goldenbergii* (Andrae) nov. comb., espèce-type d'un nouveau genre de fougère leptosporangiée du

- Carbonifère // Géobios. 1978. Vol. 11, Issue 2. P. 157–173.
- Brousmitche C.* Précisions sur *Discopteris opulenta* Danzé (Pteridophyta du Westphalien C et D inférieur d'Europe Occidentale) // Ann. Soc. Géol. Nord. 1979. Vol. 98. P. 105–112.
- Castro M.P.* La flora estefaniense B de La Magdalena (León, España), un referente europeo. T. 1: Antecedentes y análisis florístico; T. 2: Descripción sistemática de las Gimnospermas // Cuadernos del Museo Geominero. 2005. № 4. T. 1: 251 p.; T. 2: 229 p.
- Cesari S.N., Cuneo N.R., Archangelsky S.* Una nueva probable Gleicheniaceae del Permico Inferior de Patagonia, Argentina // Rev. Espan. Paleontol. 1998. Vol. 13, № 1. P. 81–92.
- Chandra S., Singh K.J., Jha N.* First report of the fertile plant genus *Umkomasia* from Late Permian beds in India and its biostratigraphic significance // Palaeontology. 2008. Vol. 51, pt. 4. P. 817–826.
- Clarke R.F.A.* British Permian saccate and monosulcate miospores // Palaeontology. 1965. Vol. 8, pt. 2. P. 322–354.
- Cleal C.J., Thomas B.A.* Plant fossils of the British Coal Measures (Palaeontology FG Fossils): Field Guides to Fossils. № 6. Ldn: The Palaeontological Association, 1994. 222 p.
- Clement-Westerhof J.A.* Morphology and phylogeny of Palaeozoic conifers // Origin and evolution of Gymnosperms / Ed. Ch.B. Beck. N.Y.: Columbia University Press, 1988. P. 298–337.
- Doweld A.B.* *Paravojnovskya*, a new substitute name for *Gaussia* (Vojnovskyales) based on fossil female fructifications // Taxon. 2004. Vol. 53, № 2. P. 553–554.
- Eschrich W.* Funktionelle Pflanzenanatomie. Berlin: Springer, 1995. 393 s.
- Fischer T.C., Meller B., Kustatscher E., Butzmann R.* Permian ginkgophyte fossil from the Dolomites resemble extant *O-ha-tsuki* aberrant leaf-like fructifications of *Ginkgo biloba* L. // BMC Evolutionary Biology. 2010. Vol. 10, Issue 1. Article 337. 17 p.
- Fischer de Waldheim G.* Notice sur quelques plantes fossiles de la Russie // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1840. № 2. P. 234–240.
- Fischer de Waldheim G.* Note sur les plantes fossiles du système Permien recueillies et communiquées a la société par Mr. le capitaine Planer // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1847. Vol. 20, № 4. P. 513–516.
- Foster C.B.* Permian plant microfossils of the Blair Athol coal measures, Baralaba coal measures, and basal Rewan Formation of Queensland // Geological Survey of Queensland Publication. 1979. № 372. P. 1–244.
- Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L., Nel A., Papier F.* La crise biologique du Permien et la renaissance triassique // Compt. Ren. Acad. Sci. Paris. 1998. T. 326. P. 1–12.
- Galtier J., Taylor T.N.* The first record of ferns from the Permian of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 83, Issue 1/3. P. 227–239.
- Goepfert H.R.* Chapitre 12 in: *Tchihatcheff P.* Voyage scientifique dans l'Altai oriental et les parties adjacentes de la frontière de Chine. Paris: Chez Gide, 1845. P. 378–392.
- Good C.W.* *Botryopteris* pinnules with abaxial sporangia // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, № 1. P. 19–25.
- Grauvogel-Stamm L.* *Pleuromeia sternbergii* (Münster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias — Eine ganz andere Welt / Eds N.Hauschke, V.Wilde. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. S. 271–282.
- Grauvogel-Stamm L., Doubinger J.* Deux fougères fertiles du Stéphanien du Massif Central (France) // Geobios. 1975. Vol. 8, Issue 6. P. 409–421.
- Grauvogel-Stamm L., Grauvogel L.* Morphologie et anatomie d'*Anomopteris mougeotii* Brongniart (synonyme: *Pecopteris sulziana* Brongniart), une fougère du Buntsandstein supérieur des Vosges (France) // Sci. Géol. Bull. Strasbourg. 1980. Vol. 33, № 1. P. 53–66.
- Gutierrez P.R., Cesari S.N., Limarino C.O.* *Bumbudendron versiforme*, a new lycophyte species from the Late Paleozoic of Argentina // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 46, Issue 3/4. P. 377–386.
- Hall J.W., Stidd B.M.* Ontogeny of *Vesicaspora*, a Late Pennsylvanian pollen grain // Palaeontology. 1971. Vol. 14, Issue 3. P. 431–436.
- Harris T.M.* A new member of the Caytoniales // New Phytol. 1933. Vol. 32, Issue 2. P. 97–114.
- Hilton J., Geng B.* *Batenburgia sakmarica* Hilton et Geng, gen. et sp. nov., a new genus of conifer from the Lower Permian of China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. Vol. 103, Issue 3/4. P. 263–287.
- Holmes W.B.K., Anderson H.M.* The Middle Triassic megafossil flora of the Basin Creek Formation, Nymboida Coal Measures, New South Wales, Australia. Pt. 6: Ginkgophyta // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. 2007. Vol. 128. P. 155–200.

- Huang B.H.* Fossil plants from the Taohaiyingzi Formation (Late Permian) in Eastern Nei Mongol // *Acta Bot. Sinica*. 1983. Vol. 25, № 6. P. 580–583.
- Iannuzzi R., Pfefferkorn H.W.* A pre-glacial, warm-temperate floral belt in Gondwana (Late Visean, Early Carboniferous) // *Palaios*. 2002. Vol. 17. P. 571–590.
- Inozemtsev S.A., Naugolnykh S.V., Yakimenko E.Yu.* Upper Permian paleosols developed from limestone in the middle reaches of the Volga River: morphology and genesis // *Eurasian Soil Science*. 2011. Vol. 44, № 6. P. 604–617.
- Jansonius J.* Emended diagnosis of *Alisporites* Daugherty 1941 // *Pollen and Spores*. 1971. Vol. 13, Issue 2. P. 349–357.
- Jizba K.M.M.* Late Paleozoic bisaccate pollen from the United States mid-continent area // *J. Paleontol.* 1962. Vol. 36, Issue 5. P. 871–887.
- Karasev E.V.* A new genus *Navipelta* (Peltaspermales, Pteridospermae) from the Permian/Triassic boundary deposits of the Moscow syncline // *Paleontol. J.* 2009. Vol. 43, Issue 10. P. 1262–1271.
- Kerp H.* Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermales) and form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1988. Vol. 54, Issue 3/4. P. 249–360.
- Kerp H., Fichter J.* Die Makroflora des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon — Unter-Perm; SW-Deutschland) // *Mainzer geowiss. Mitt.* 1985. Bd. 14. S. 159–286.
- Kerp H., Poort R.J., Swinkels H.A., Verwer R.* Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. IX. Conifer dominated Rotliegend floras from the Saar-Nahe Basin (? Late Carboniferous — Early Permian; SW-Germany) with special reference to the reproductive biology of early conifers // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1990. Vol. 62, Issue 3/4. P. 205–248.
- Kirchner M., Müller A.* *Umkomasia franconica* n. sp. und *Pteruchus septentrionalis* n. sp., Fruktifikationen von *Thinnfeldia* Ettingshausen // *Palaeontographica*. Abt. B. 1992. Bd. 224, № 1/3. S. 63–73.
- Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V.* *Permotheca* with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals // *Palaeobotanist*. 1999. Vol. 48, № 1. P. 19–25.
- Krassilov V.A., Burago V.I.* New interpretation of *Gaussia* (Vojnovskyales) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1981. Vol. 32, Issue 2/3. P. 227–237.
- Krassilov V.A., Doludenko M.P.* New Jurassic cycadalean ovuliphores and the origins of the Cycadales // *Palaeobotanist*. 2004. Vol. 53, Issue 1/3. P. 83–89.
- Kutorga S.S.* Beitrag zur Kenntniss der organischen Ueberreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhänge des Urals. St. Petersburg, 1838. S. 24–34. (Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg.)
- Kutorga S.S.* Beitrag zur Palaeontologie Russlands. St. Petersburg, 1842. S. 1–33. (Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg.)
- Kutorga S.S.* Zweite Beiträge zur Palaeontologie Russlands. St. Petersburg, 1844. S. 62–104. (Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg.)
- Lemoigne Y., Brown J.T.* Sur une flore à Glossopteropsida et Lycopsida de Namibie (Sud-Ouest Africain) // *Geobios*. 1980. Vol. 13, Issue 4. P. 541–553.
- Leschik G.* Sporen aus dem Saltzton des Zechsteins von Neuhof (bei Fulda) // *Palaeontographica*. Abt. B. 1956. Bd. 100. P. 122–142.
- Litwin R.J.* Fertile organs and in situ spores of ferns from the Late Triassic Chinle Formation of Arizona and New Mexico, with discussion of the associated dispersed spores // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1985. Vol. 44, Issue 1/2. P. 101–146.
- Looij C.V.* Extending the range of derived Late Paleozoic conifers: *Lebowskia* gen. nov. (Majoniaceae) // *Intern. J. Plant Sci.* 2007. Vol. 168, Issue 6. P. 957–972.
- Looij C.V., Stevenson R.A.* Earliest occurrence of autorotating seeds in conifers: the Permian (Kungurian-Roadian) *Manifera talaris* gen. et sp. nov. // *Intern. J. Plant Sci.* 2014. Vol. 175, Issue 7. P. 841–854.
- Lotsy J.P.* Vorträge über botanische Stammesgeschichte gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Bd. 2: Cormophyta Zoidogamia. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1909. 902 s.
- Lozovsky V.R., Krassilov V.A., Afonin S.A., Burov B.V., Yaroshenko O.P.* Transitional Permian-Triassic deposits in European Russia, and non-marine correlations // Permian continental deposits of Europe and other areas: Regional reports and correlations / Ed. G. Cassinis // *Natura Bresciana. Annali del Museo Civico di Scienze Naturali di Brescia*. 2001. Vol. 25. P. 301–310.
- Maheshwari H.K., Meyen S.V.* *Cladostrobus* and the systematics of cordaitalean leaves // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, Issue 2. P. 103–123.

- Mapes G., Rothwell G.W.* Diversity among Hamilton conifers // Regional geology and paleontology of Upper Paleozoic Hamilton quarry area in south-eastern Kansas / Eds G. Mapes, R.H. Mapes. USA, KS, Lawrence: Kansas Geological Survey, 1988. P. 225–244. (Guidebook series; Vol. 6.)
- McLoughlin S., Drinnan A.N.* Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from East Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 92, Issue 3/4. P. 207–227.
- McLoughlin S., Lindström S., Drinnan A.N.* Gondwanan floristic and sedimentological trends during the Permian–Triassic transition: new evidence from the Amery Group, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica // Antarctic Science. 1997. Vol. 9, № 3. P. 281–298.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. 1976. Bd. 157. P. 112–157.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: a synthesis // Biological Memoirs. 1982. Vol. 7. P. 1–109.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematic and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50, № 1. P. 1–111.
- Meyen S.V.* Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of gymnosperms / Ed. Ch.B. Beck. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 338–381.
- Meyen S.V.* Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 96, Issue 3/4. P. 351–447.
- Meyer-Berthaud B., Galtier J.* Une nouvelle fructification du Carbonifère inférieur d'Escosse: *Burnitheca*, Filicinee ou pteridospermale? // C.R. Acad. Sci. Paris. 1986. Ser. 2. Vol. 303, № 13. P. 1263–1268.
- Millay M.A.* A review of permineralized Euramerican Carboniferous tree ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95, Issue 1/4. P. 191–209.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Morphological studies of Paleozoic saccate pollen // Palaeontographica. 1974. Abt. B. P. 75–99.
- Millay M.A., Taylor T.N.* An unusual botryopterid sporangial aggregation from the Middle Pennsylvanian of North America // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, № 5. P. 758–773.
- Murchison R.I., Verneuil E. de, Keyserling A.* Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Vol. 2, pt. 3: Paléontologie. Ldn: John Murray; Paris: Bertrand, 1845. 512 p.
- Naugolnykh S.V.* Peltaspermeous Pteridosperms from the Lower Permian of the Middle Fore-Urals // Occasional publication of Earth Sciences and Resources Institute. Columbia, USA: University of South Carolina, 1992. № 8B. P. 69–73.
- Naugolnykh S.V.* New species of *Ptychocarpus* Weiss from the Lower Permian of the Middle Cisurals with remarks on systematics and morphology of some associated features // Palaeontol. J. Scripta Technica Inc. 1995. Vol. 29, № 1A. P. 44–62.
- Naugolnykh S.V.* Subangaraland: Permian palaeocommunities and their succession // The Sixth Conference of International Organization of Palaeobotany (IOPC-VI): Episodes 23. China, July 30 — August 3, 2000. Qinhuangdao of Hebei, 2000. P. 93–94.
- Naugolnykh S.V.* A new peltaspermeous pteridosperm from the Upper Permian of the Russian platform // Palaeobotanist. 2001. Vol. 50, № 2/3. P. 189–205.
- Naugolnykh S.V.* A new species of *Todites* (Pteridophyta) with in situ spores from the Upper Permian of Pechora Cis-Urals (Russia) // Acta Palaeontologica Polonica. 2002a. Vol. 47, Issue 3. P. 469–478.
- Naugolnykh S.V.* *Paracalamitina striata* — a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // J. Paleontology. 2002b. Vol. 76, № 2. P. 377–385.
- Naugolnykh S.V.* Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction // The Nonmarine Permian / Eds S.G. Lucas, K.E. Zeigler. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2005. Bull. 30. P. 226–242.
- Naugolnykh S.V.* Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // Paleontol. J. 2007. Vol. 41, Issue 8. P. 815–859.
- Naugolnykh S.V.* The Great Break in history of the plant world // Mineral Observer: Mineral news from Russia and Beyond // Mineralogical Almanac. 2008. Vol. 13c. P. 36–50.
- Naugolnykh S.V.* Permian and Triassic peltasperms as phase in gymnosperm evolution // Proceedings of 2009 International Symposium on Geosciences in Northeast Asia, Changchun, China, Sept. 27–30, 2009. Changchun: Jilin University, 2009. P. 1–4.
- Naugolnykh S.V.* A new species of *Karkenian* (Ginkgoales) from the Lower Permian of the Urals (Russia) and the associated leaves probably belonging to the same parent plant // Evolution of the organic world in the Paleozoic and Mesozoic: In collections and expositions of natural-

- history museums: Collection of scientific articles / Ed. S.V. Naugolnykh. Saint-Petersburg: Mamatov publisher, 2011. P. 25–38.
- Naugolnykh S.V. Vetlugospermum and Vetlugospermaeae: A new genus and family of peltasperms from the Lower Triassic of Moscow syncline (Russia) // Geobios. 2012. Vol. 45, № 5. P. 451–462.*
- Naugolnykh S.V. Lower Permian (Kungurian) flora of the Mazuevka locality (Perm region, Urals, Russia): Taxonomic composition, taphonomy, and paleoecology // The Carboniferous-Permian Transition / Eds S.G. Lucas, W.A. DiMichele, J.E. Barrick, J.W. Schneider, J.A. Spielmann. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2013a. Bull. 60. P. 274–285.*
- Naugolnykh S.V. Permian ferns of Western Angaraland // Paleontol. J. 2013b. Vol. 47, Issue 12. P. 1379–1462.*
- Naugolnykh S.V. A new genus of male cones of voltzialean affinity, *Uralostrobos voltzioides* nov. gen., nov. sp., from the Lower Permian of the Urals (Russia) // Geobios. 2014. Vol. 47, Issue 1/2. P. 315–324.*
- 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 (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 91, Issue 1/4. P. 35–62.*
- Naugolnykh S.V., Oskolski A.A. An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? // Wulfenia. 2010. Vol. 17. P. 29–43.*
- Naugolnykh S.V., Zavalova N.E. *Densoisporites polaznaensis* sp. nov.: with comments on its relation to *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky // Palaeobotanist. 2004. Vol. 53, № 1/3. P. 21–33.*
- Pal P.K., Ghosh A.K. Megafloral zonation of Permian-Triassic sequence in the Kamthi Formation, Talcher Coalfield, Orissa // Palaeobotanist. 1997. Vol. 46, № 1/2. P. 81–87.*
- Pant D.D., Khare P.K. *Damudopteris* gen. nov. — a new genus of ferns from the Lower Gondwanas of the Raniganj coalfield, India // Proc. Roy Soc. London. 1974. Vol. B186, Issue 1083. P. 121–135.*
- Pant D.D., Misra L. *Cuticulopteris* gen. nov. and some other pteridophylls from the Raniganj coalfield, India (Lower Gondwana) // Palaeontographica. Abt. B. 1983. Vol. 185, № 1/3. P. 27–37.*
- Pant D.D., Nautiyal D.D. Some seeds and sporangia of *Glossopteris* flora from the Raniganj Coalfield, India // Palaeontographica. 1960. Abt. B. Vol. 107. P. 41–64.*
- Pfefferkorn N.W. Revision der sphenopteriden *Discopteris karwienensis* Stur, *Discopteris vuellersi* Stur und der Gattung *Discopteris* Stur // Argumenta Palaeobotanica. 1978. H. 5. S. 167–193.*
- Phipps C.J., Taylor T.N., Taylor E.L., Cúneo N.R., Boucher L.D., Yao X. *Osmunda* (Osmundaceae) from the Triassic of Antarctica: an example of evolutionary stasis // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85, № 6. P. 888–895.*
- Pšenička J., Bek J. *Oligocarpia lindsaeoides* (Ettingshausen) Stur and its spores from the Westphalian of Central Bohemia (Czech Republic) // Acta Musei Nationalis Pragae. Ser. B: Historia Naturalis. 2001. Vol. 57, № 3/4. P. 57–68.*
- Pšenička J., Bek J. *Tenchovia bulgariensis* gen. et sp. nov. from the Pennsylvanian of the Dobrudzha Coalfield, Bulgaria // Geologica Balcanica. 2004. Vol. 34, № 1/2. P. 69–76.*
- Rayner R.J. *Azaniadendron*, a new genus of lycopod from South Africa // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 47, Issue 1/2. P. 129–143.*
- Remy W. Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. Teil 2: Fruktifikationen // Sitzungsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin; Klasse für Mathematisch-Naturwissenschaftliche Abteilung. 1954. № 3. S. 1–24.*
- Retallack G.J. The life and times of a Triassic lycopod // Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology. 1975. Vol. 1, Issue 2. P. 3–29.*
- Retallack G.J. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin // A guide to the Sydney Basin / Eds R.J. Helby, C. Herbert // New South Wales Geol. Surv. Bull. 1980. Vol. 26. P. 385–430.*
- Retallack G.J. *Lepidopteris callipteroides*, an earliest Triassic seed fern of the Sydney Basin, southeastern Australia // Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology. 2002. Vol. 26, Issue 4. P. 475–500.*
- Retallack G.J., Krull E.S. Landscape ecological shift at the Permian–Triassic boundary in Antarctica // Australian Journal of Earth Sciences. 1999. Vol. 46. P. 785–812.*
- Retallack G.J., Metzger Ch.A., Greaver T., Jahren A.H., Smith R.M.H., Sheldon N.D. Middle-Late Permian mass extinction on land // GSA Bulletin. 2006. Vol. 118, № 11/12. P. 1398–1411.*
- Rössler R. Der Versteinerte Wald von Chemnitz: Katalog zur Ausstellung Sterzeleanum. Chemnitz: Museum für Naturkunde, 2001. 252 s.*
- Rössler R., Galtier J. *Dernbachia brasiliensis* gen. nov. et sp. nov. — a new small tree fern from the Per-*

- mian of NE Brazil // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. Vol. 122, Issue 3/4. P. 239–263.
- Rothwell G., Mapes G. Barthelia furcata* gen. et sp. nov., with a review of Paleozoic coniferophytes and a discussion of coniferophyte systematics // *Intern. J. Plant Sci.* 2001. Vol. 162, № 3. P. 637–667.
- Rothwell G.W., Mapes G., Mapes R.H.* Anatomically preserved voynovskyaean seed plants in Upper Pennsylvanian (Stephanian) marine shales of North America // *J. Paleontology.* 1996. Vol. 70, № 6. P. 1067–1079.
- Samoilovich S.R.* Pollen and spores from the Permian of the Cis-Urals // *Oklahoma Geological Survey.* 1961. Circular 56. 103 p.
- Schemel M.P.* Small spores of the Mystic coal of Iowa // *Amer. Midland Naturalist.* 1951. Vol. 46, № 3. P. 743–750.
- Shen G., Wang Y.* Permian floral events in the North Qilianshan Mountains, NW China // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg.* 2003. Bd. 241. S. 43–50.
- Schmalhausen J.* Beiträge zur Jura-Flora Russlands // *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg.* VII sér. 1879. Tome 27, № 4. 96 s.
- Singh K.J., Naugolnykh S.V., Saxena A.* Permian and Triassic plant assemblages from the Tatapani-Ramkola coalfield (India) // *Palaeontology and evolution of the biodiversity in the Earth history (in museum context): Collection of scientific articles / Ed. S.V. Naugolnykh.* Moscow: GEOS, 2012. P. 98–107.
- Srivastava S.C. Lelestromus:* A new microsporangiate organ from the Triassic of Nidpur, India // *Palaeobotanist.* 1984. Vol. 32, № 1. P. 86–90.
- Stur M.D.* Zur Morphologie und Systematik der Culm- und Carbonfarne // *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien.* 1883. Bd. 88, Abt. 1. S. 633–846.
- Taylor T.N., Archangelsky S.* The Cretaceous pteridosperms *Ruflorenia* and *Ktalenia* and implications on cupule and carpel evolution // *Amer. J. Bot.* 1985. Vol. 72, № 12. P. 1842–1853.
- Taylor T.N., Del Fueyo G.M., Taylor E.L.* Permianized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: implications for cupule and carpel evolution // *Amer. J. Bot.* 1994. Vol. 81, № 6. P. 666–677.
- Taylor T.N., Taylor E.L.* The ultrastructure of fossil gymnosperm pollen // *Bull. Soc. Bot. France, Actual. Bot.* 1987. Vol. 134, № 2. P. 121–140.
- Thomas B.A., Brack-Hanes S.D.* A new approach to family groupings in the lycophytes // *Taxon.* 1984. Vol. 33, № 2. P. 247–255.
- Thomas B.A., Spicer R.A. Meyenodendron borealis* gen. et sp. nov., a new lepidodendrid of Angaran affinity from Northern Alaska // *Bull. British Museum Nat. Hist. (Geol. Ser.).* 1986. Vol. 40, № 5. P. 293–297.
- Thomas B.A., Taylor T.N.* A probable botryopterid fructification with *Verrucosiporites* miospores from Mar-Schacht, Poland // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1993. Vol. 77, Issue 1/2. P. 45–49.
- Tidwell W.D., Nishida N., Webster N. Oguracaulis banksii* gen. et sp. nov., a mid-Mesozoic tree fern stem from Tasmania, Australia // *Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania.* 1989. Vol. 123. P. 15–25.
- Visscher H., Kerp H., Clement-Westerhof J.A., Looij C.V.* Permian floras of the Southern Alps // *Natura Bresciana. Monographia* № 25 // *Natura Bresciana Annali Museo Civico di Scienze Naturali di Brescia.* 2001. P. 117–123.
- Wagner R.H.* Fósiles vegetales. Fósiles vegetales. Córdoba: Departamento de Medio Ambiente y Protección Civil: Diputación de Córdoba, 2001. 105 p. (Serie Recursos Naturales; № 6.)
- Wagner R.H., Fernández Garcia L.G., Eagar R.M.C.* Geology and palaeontology of the Guardo Coalfield (NE Leon — NW Palencia), Cantabrian Mts. Madrid: Instituto Geológico y Minero de España: Ministerio de Industria y Energía, 1983. 109 p.
- Wagner R.H., Lemos de Sousa M.J. Oligocarpia leptophylla* (Bunbury), nomenclatorial history and description of the lectotype // *Contribution to the Carboniferous Geology and Palaeontology of the Iberian Peninsula / Ed. M.J. Lemos de Sousa.* Porto: Universidade do Porto, 1983. Suppl. 64. P. 481–490.
- Wang H., Yang G.* Microscopical study of *Qasimia* from the Permian of western Henan Province, Central China // *Palaeobotanist.* 1996. Vol. 45, № 1/3. P. 255–258.
- Wang Y.* Fern ecological implications from the Lower Jurassic in Western Hubei, China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. Vol. 119, Issue 1/2. P. 125–141.
- Wang Y.D., Guignard G., Barale G.* Morphological and ultrastructural studies on in situ spores of *Oligocarpia* (Gleicheniaceae) from the Lower Permian of Xinjiang, China // *Intern. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160, № 5. P. 1035–1045.
- Wang Y., Mei Sh.* Fertile organs and in situ spores of a matoniaceous fern from the Lower Jurassic of West Hubei // *Chinese Sci Bull. (English version).* 1999. Vol. 44, № 14. P. 1333–1337.
- Wang Y., Wu X. Oligocarpia kepingensis* sp. nov. from the Lower Permian of the Northern Tarim

- basin, Xinjiang and its in situ spores // Chinese Sci Bull. (English version). 1999. Vol. 44, № 2. P. 108–111.
- Wang Z.-Q. Evolutionary ecosystem of Permian-Triassic redbeds in North China: a historical record of global desertification // The Nonmarine Triassic / Eds S.G. Lucas, M. Morales. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 1993. Vol. 3. P. 471–476.
- Wang Z.-Q. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Paleontology. 1996a. Vol. 39, pt. 1. P. 189–217.
- Wang Z.-Q. Recovery of vegetation from the terminal Permian mass extinction in North China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996b. Vol. 91, Issue 1/4. P. 121–142.
- Wendland H. *Gaussia princeps* // Nachrichten von der Königlich-Gesellschaft der Wissenschaften und von der Georg-Augusts-Universität. zu Göttingen. Göttingen: Verlag der Dieterichschen Buchhandlung, 1865. S. 327.
- Wilson L.R., Venkatachala B.S. A morphologic study and emendation of *Vesicaspora* Schemel, 1951 // Oklahoma Geological Notes. 1963. Vol. 23, № 6. P. 142–151.
- Yang G., Sheng A., Wang H. A new species: *Szea* (*Cladophlebis*) *henanense* sp. nov. in Henan Province and its evolutionary significance // Chinese Science Bulletin. 1997. Vol. 42, № 12. P. 1023–1027.
- Yang J., Qu L., Zhou H., Cheng Z., Zhou T., Hou J., Li P., Sun S., Li Y., Zhang Y., Wu X., Zhang Z., Wang Z. Permian and Triassic strata and fossil assemblages in the Dalongkou area of Jimsar, Xinjiang. Beijing: Geological Publishing House, 1986. 263 p.
- Yao Z., Taylor T.N., Taylor E.L. The Triassic seed cone *Telemachus* from Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. Vol. 78, Issue 3/4. P. 269–276.
- Yakimemko E., Inozemtsev S., Naugolonykh S. Upper Permian paleosols (Salarevskian Formation) in the central part of the Russian Platform: Paleocology and paleoenvironment // Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 2004. Vol. 21, № 1. P. 110–119.
- Zalessky M.D. Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux // Compte rendu sommaire et bulletin de la société géologique de France. Sér. 4. 1929a. №. 29. P. 189–198.
- Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permiennes // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Ser. 7. Classe des sciences Phys.-Math. 1929b. № 6. P. 677–689.
- Zalessky M. Structure anatomique du stipe du *Chasmatopteris principalis* n. g. et sp., un nouveau représentant des Osmundacées permiennes // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. мат. и естеств. наук. 1931a. № 5. С. 715–720.
- Zalessky M. Structure anatomique du stipe du *Petcheropteris splendida* n. g. et sp., nouveau représentant des Osmundacées permiennes // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. мат. и естеств. наук. 1931b. № 5. С. 705–710.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain Permien inférieur de l'Oural. I // Bull. de l'Acad. des Sciences. de l'URSS. Ser. 7. Classe des Sciences Math. et Naturels. 1933. № 2. P. 283–291.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. II // Bull. de l'Académie des Sciences de l'URSS. Ser. 7. Classe des Sciences Math. et Naturels. 1934a. № 7. P. 1093–1103.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. I // Bull. de l'Académie des Sciences de l'URSS. Ser. 7. Classe des Sciences Math. et Naturels. 1934b. № 2/3. P. 241–290.
- Zalessky M.D. Flores permiennes de la plaine Russe, de l'Oural et du bassin de Kousnetz et les corrélatons des dépôts qui les contiennent // Problems of Paleontology. 1937a. Vol. 2/3. P. 9–35.
- Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. 1937b. Vol. 2/3. P. 37–101.
- Zalessky M.D. Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terrains Carbonifère et Permien du bassin du Donetz // Problems of Paleontology. 1937c. Vol. 1/3. P. 155–193.
- Zalessky M.D. Sur deux végétaux permien nouveaux du Bardien de l'Oural // Bull. de la Société géologique de France. Ser. 5. 1939a. Vol. 9. Fasc. 8/9. P. 703–711.
- Zalessky M.D. Végétaux Permien du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. 1939b. Vol. 5. P. 329–374.
- Zavialova N.E., Gomankov A.V., Yaroshenko O.P., Rovnina L.V. Morphology and ultrastructure of some monosaccate pollen grains of *Cordaitina* Samoilovich 1953 from the Permian of Russia // Acta Palaeobotanica. 2004. Vol. 44, № 1. P. 3–35.
- Zodrow E.L., McCandlish K. *Oligocarpia bellii*, sp. nov. from the middle Upper Carboniferous of Cape Breton Island, Nova Scotia, Canada // Palaeontographica. Abt. B. 1980. Bd. 181, Lfg 4/6. P. 109–117.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Глава 1. Местонахождения	9
Ассельский ярус	9
Сакмарский ярус	9
Артинский ярус	9
Кунгурский ярус	10
Уфимский ярус	11
Казанский ярус	11
Уржумский ярус	11
Северодвинский ярус	11
Вятский ярус	12
Владимирский ярус	12
Глава 2. Описание геологических разрезов	13
Крутая Катущка-1	18
Красная Глинка	18
Крутая Катущка-2	18
Матвеево	19
Таежное-1	20
Чекарда-1	22
Александровское	24
Глава 3. Исторический обзор	27
Глава 4. Описание растительных остатков	31
Высшие растения	31
Споровые (Sporatae)	31
Отдел Lycopodiophyta D.H. Scott, 1900	31
Класс Isoetopsida Bartl., 1830	31
Порядок Isoetales Prantl, 1874	31
Семейство Tomiodendraceae Naugolnykh, family nov.	31
Семейство Pleuromeiaceae Potonie, 1901	35

Отдел Equisetophyta D.H. Scott, 1900	38
Класс Equisetopsida C.Agardh, 1825	38
Порядок Calamitales (= Calamostachyales) Eichwald, 1852	38
Семейство Calamitaceae Unger, 1840	38
Порядок Equisetales Dumort., 1829	40
Семейство Tchernoviaceae S.Meyen, 1983	40
Порядок Sphenophyllales (= Bowmaniales) D.H. Campbell, 1905	52
Семейство Sphenophyllaceae (= Bowmaniaceae) Warm, 1891	52
Отдел Pteridophyta Schimper, 1879	55
Класс Marattiopsida Takhtadjan, 1986	55
Порядок Marattiales Prantl, 1874	55
Семейство Marattiaceae Bercht. et J.Presl, 1820	55
Класс Osmundopsida Takhtadjan, 1986	63
Порядок Osmundales Bromhead, 1838	63
Семейство Osmundaceae Bercht. et Presl, 1820	63
Класс Gleicheniopsida Doweld, 2001	67
Порядок Gleicheniales Frank, 1877	67
Семейство Gleicheniaceae Presl, 1825	67
Формальные роды и виды папоротников	69
Отдел Noeggerathiophyta Zimmermann, 1959	75
Репродуктивные органы неггератиевых. Общие замечания	75
Семенные	76
Голосеменные (Gymnospermae)	76
Отдел Pteridospermatophyta (= Lyginopteridophyta)	76
Класс Lyginopteridopsida	76
Порядок Lyginopteridales	76
Репродуктивные и вегетативные органы лигиноптеридиевых. Общие замечания	76
Порядок Medullosales Havlena, 1961 (= Trigonocarpaceae S.Meyen)	78
Семейство Neuropteridaceae Goeppert, 1842	78
Класс Peltaspermopsida Cronquist, 1981	79
Порядок Peltaspermales Taylor, 1981	79
Семейство Peltaspermaceae (Thomas, 1933) Pilg. et Melchior, 1954	79
Семейство Angaropeltaceae (Doweld, 2001, orf. incorr.) Naugolnykh, 2012	95
Семейство Incertae sedis	100
Отдел Ginkgophyta Bessey, 1907	101
Класс Ginkgoopsida Engler, 1897	101
Порядок Ginkgoales Goroschankin, 1904	101
Семейство Psymnophyllaceae Zalessky 1937, emend. Naugolnykh, 2007	101
Семейство Cheirocladaceae Naugolnykh, 2007	114
Семейство Karkeniaceae Krassilov, 1972	116
Листья гинкгофитов ближе не установленного систематического положения	119
Мужские фруктификации пельтаспермовых и ранних гинкгофитов	131
Отдел Pinophyta Reveal, 1996	137
Класс Vojnovskyopsida Naugolnykh, 2010	137

Порядок Vojnovskyales Neuburg ex Emberger, 1968	137
Семейство Vojnovskyaceae Neuburg, 1963	137
Класс Pinopsida Burnett, 1835	153
Порядок Walchiales Krassilov, 1989	153
Семейство Walchiaceae Goeppert ex Stur, 1875	153
Семейство Bartheliaceae Rothwell et Mapes, 2001	166
Порядок Voltziales Andreanszky, 1954	167
Семейство Voltziaceae Arnold, 1947	167
Изолированные семена	175
Глава 5. Палеоэкология	183
Объяснение тафономической схемы (см. рис. 103)	189
Характеристика пермских палинокомплексов Приуралья в сравнительном аспекте	190
Таблицы I–XCIV	193
Объяснения к таблицам I–XCIV	289
Глава 6. Переход от палеофита к мезофиту	311
Основные флорогенетические процессы и закономерности	311
Эволюция папоротников как отражение флорогенеза при переходе от палеофита к мезофиту	312
Summary. Flora Permica. Plant World of Permian Period: Cis-Urals	315
Résumé. Flora Permica. Le monde des plantes du permien: Pré-Oural	316
Литература	317

CONTENT

Introduction	5
Chapter 1. Localities	9
Asselian stage	9
Sakmarian stage	9
Artinskian stage	9
Kungurian stage	10
Ufimian stage	11
Kazanian stage	11
Urzhumian stage	11
Severodvinian stage	11
Vjatskian stage	12
Vladimirian stage	12
Chapter 2. Description of the geological sections	13
Krutaya Katushka-1	18
Krasnaya Glinka	18
Krutaya Katushka-2	18
Matveevo	19
Taezhnoe-1	20
Chekarda-1	22
Aleksandrovscoe	24
Chapter 3. Historical overview	27
Chapter 4. Palaeobotanical description	31
Higher plants	31
Sporatae	31
Division Lycopodiophyta D.H. Scott, 1900	31
Class Isoetopsida Bartl., 1830	31
Order Isoetales Prantl, 1874	31
Family Tomiodendraceae Naugolnykh, family nov.	31
Family Pleuromeiaceae Potonie, 1901	35

Division Equisetophyta D.H. Scott, 1900	38
Class Equisetopsida C.Agardh, 1825	38
Order Calamitales (= Calamostachyales) Eichwald, 1852	38
Family Calamitaceae Unger, 1840	38
Order Equisetales Dumort., 1829	40
Family Tchernoviaceae S.Meyen, 1983	40
Order Sphenophyllales (= Bowmaniales) D.H. Campbell, 1905	52
Family Sphenophyllaceae (= Bowmaniaceae) Warm. 1891	52
Division Pteridophyta Schimper, 1879	55
Class Marattiopsida Takhtadjan, 1986	55
Order Marattiales Prantl, 1874	55
Family Marattiaceae Bercht. et J. Presl, 1820	55
Class Osmundopsida Takhtadjan, 1986	63
Order Osmundales Bromhead, 1838	63
Family Osmundaceae Bercht. et Presl, 1820	63
Class Gleicheniopsida Doweld, 2001	67
Order Gleicheniales Frank, 1877	67
Family Gleicheniaceae Presl, 1825	67
Formal genera and species of ferns	69
Division Noeggerathiophyta Zimmermann, 1959	75
Reproductive organs of noeggerathiophytes. General remarks	75
Seed-plants	76
Gymnosperms (Gymnospermae)	76
Division Pteridospermatophyta (= Lyginopteridophyta)	76
Class Lyginopteridopsida	76
Order Lyginopteridales	76
Reproductive and vegetative organs of the lyginopteridian pteridosperms.	
General remarks	76
Order Medullosales Havlena, 1961 (= Trigonocarpales S.Meyen)	78
Family Neuropteridaceae Goepfert, 1842	78
Class Peltaspermopsida Cronquist, 1981	79
Order Peltaspermales Taylor, 1981	79
Family Peltaspermaceae (Thomas, 1933) Pilg. et Melchior, 1954	79
Family Angaropeltaceae (Doweld, 2001, orf. incorr.)	
Naugolnykh, 2012	95
Family Incertae sedis	100
Division Ginkgophyta Bessey, 1907	101
Class Ginkgoopsida Engler, 1897	101
Order Ginkgoales Goroschankin, 1904	101
Family Psymnophyllaceae Zalessky 1937,	
emend. Naugolnykh, 2007	101
Family Cheirocladaceae Naugolnykh, 2007	114
Family Karkeniaceae Krassilov, 1972	116
Leaves of ginkgophytes	
of uncertain affinity	119
Male fructifications of peltasperms	
and early ginkgophytes	131
Division Pinophyta Reveal, 1996	137
Class Vojnovskyopsida Naugolnykh, 2010	137

Order Vojnovskyales Neuburg ex Emberger, 1968	137
Family Vojnovskyaceae Neuburg, 1963	137
Class Pinopsida Burnett, 1835	153
Order Walchiales Krassilov, 1989	153
Family Walchiaceae Goepfert ex Stur, 1875	153
Family Bartheliaceae Rothwell et Mapes, 2001	166
Order Voltziales Andreanszky, 1954	167
Family Voltziaceae Arnold, 1947	167
Isolated seeds	175
Chapter 5. Palaeoecology	183
Explanation of the taphonomical scheme (see. text-fig. 103)	189
Characteristics of the Permian palynoassemblages of the Cis-Urals in comparative aspect	190
Plates I–XCIV	193
Explanations for plates I–XCIV	289
Chapter 6. Transition between Palaeophytic and Mesophytic	311
Main florogenetical processes and rules	311
Evolution of ferns as a florogenetic function during the transition between Palaeophytic to Mesophytic vegetations	312
Summary. Flora Permica. Plant World of Permian Period: Cis-Urals	315
Résumé. Flora Permica. Le monde des plantes du permien: Pré-Oural	316
References	317

Научное издание

Наугольных Сергей Владимирович

**Flora Permica. Растительный мир пермского периода:
Приуралье**

Редактор *И.М. Ерофеева*

Подписано к печати 26.04.2016
Формат 60x90 1/8. Бумага офсетная 1,80 г/м²
Гарнитура Таймс Кириллик. Печать офсетная.
Уч.-изд. 45 л. Усл.-печ. 42 л.
Тираж 300 экз.
Тип. зак. № _____, Москва

Издательство ГЕОС
Изд. лицензия ИД № 01613 от 19.04.2000 г.
109017, Москва, Пыжевский пер., 7.
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел.: (495) 959-35-16
Факс: (495) 959-35-16, (499) 152-19-14, 8-926-222-30-91
e-mail: geos@yandex.ru
www.geos-books.ru