С.В.Наугольных

ФЛОРА КУНГУРСКОГО ЯРУСА СРЕДНЕГО ПРИУРАЛЬЯ

ГЕОС

S.V.Naugolnykh

KUNGURIAN FLORA OF THE MIDDLE CIS-URALS

Transactions, vol. 509
Founded in 1932

Responsible editor
M.P.Doludenko

Moscow
GEOS
1998

С.В.Наугольных

ФЛОРА КУНГУРСКОГО ЯРУСА СРЕДНЕГО ПРИУРАЛЬЯ

Труды, вып. 509
Основаны в 1932 году

Ответственный редактор
М.П.Долуденко

Москва
ГЕОС
1998

ББК 26.323
Н 34
УДК 581:551.736.1 (470.53)

Наугольных С.В.
Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья.– М.: ГЕОС, 1998. – 201 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 509).
ISBN 5-89118-051-0

Монография посвящена описанию флоры кунгурского яруса Среднего Приуралья. Эта флора очень своеобразна, содержит много эндемичных форм, но, вместе с тем, включает в свой состав ангарские и еврамерийские элементы, что открывает возможности для межрегиональной корреляции кунгурского яруса по палеоботаническим данным. Проведено сопоставление кунгурского яруса по комплексам растительных остатков с близкими по возрасту отложениями в Печорском Приуралье, Казахстане, Кузбассе и на Дальнем Востоке (Приморье). В Казахстане кунгурский возраст имеет кармызский горизонт, в Печорском Приуралье – верхняя часть талатинской свиты и лекворкутская свита (до пакета "М"), в Кузбасе – ишановский горизонт, в Приморье – нижняя часть абрекского горизонта.

Автором выделены шесть флористических комплексов в отложениях позднеартинского, кунгурского и раннеуфимского возраста в стратотипическом регионе; для всех комплексов указаны доминирующие и диагносцирующие таксоны. Уточнен и расширен таксономический состав кунгурской флоры, описаны новые таксоны: *Bowmanites biarmensis* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Orthotheca dicranophora* Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Pholidophyllum pterocerum* Naug., *Samaropsis macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug.

В монографии также рассмотрены общие вопросы, касающиеся филогении лепидофитов семейства Pleuromeiaceae, морфогенеза стерильного побега субангарских филлотек (семейство Tschernoviaceae), раннепермский этап в эволюции пельтаспермовых птеридоспермов (семейства Peltaspermaceae и Trichopityaceae).

5 табл. Приложения. Ил. 95. Фототабл. 32. Библ. 318 назв.

Редакционная коллегия:
Ю.Г.Леонов (главный редактор), *М.А.Ахметьев, Ю.О.Гаврилов,*
Ю.В.Карякин, С.А.Куренков, М.А.Семихатов

Naugolnykh S.V.
Kungurian Flora of the Middle Cis-Urals. – Moscow: GEOS, 1998. – 201 p. (Transactions of GIN RAS; Vol. 509)

The monograph is focused on description of the Kungurian flora of the Middle Cis-Urals. This flora is quite uncommon and particular, contains many endemic species, but in the same time includes in its composition both Angaran and Euramerican components. This phenomenon gives the possibility for interregional correlation of the Kungurian on the base of palaeobotanical data. The correlation between the stratotype Kungurian and synchronous formations of the Pechora Cis-Urals, Kazakhstan, Kuzbass and Far-East (Primorie) is proposed. The Karmysian horizon (regional stage) of Kazakhstan, upper part of the Talatinskian and Lekvorkutskian (till "M" packet) formations of the Pechora Cis-Urals, the Ishanovian horizon (regional stage) of Kuzbass and lower part of the Abrekskian horizon (regional stage) of Primorie are Kungurian by their age.

Six main floristic assemblages are distinguished for stratotype sequences of the Upper Artinskian, Kungurian and Lower Ufimian. The dominating and diagnostic taxa are pointed out for all assemblages. The following new taxa are described: *Bowmanites biarmensis* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Orthotheca dicranophora* Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Pholidophyllum pterocerum* Naug., *Samaropsis macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug.

Some questions of phylogeny of Pleuromeiaceae family, morphogenesis of vegetative structures of the Subangaran phyllothecas (Tschernoviaceae family), Early Permian phase in the peltasperm evolution (Peltaspermaceae and Trichopityaceae families) are discussed.

5 tables Appendix. Il. 95. Plates 32. Bibl. 318 titles.

Editorial Board:
Yu.G.Leonov (Editor-in-Chief), *M.A.Akhmetiev, Yu.O.Gavrilov,*
Yu.V.Kariakin, S.A.Kurenkov, M.A.Semikhatov

ББК 26.323
Н 34
ISBN 5–89118–051–0

© С.В.Наугольных, 1998
© Геологический институт РАН, 1998
© ГЕОС, 1998

Введение

Необходимость детального исследования флоры кунгурского яруса Среднего Приуралья обусловлена требованиями уточнения и палеонтологического обоснования границ кунгурского яруса в стратотипической местности и выявления палеоботанических критериев для корреляции кунгура с близкими по возрасту стратонами в других регионах, прежде всего, в пределах Субангарского экотонного пояса, в Ангариде и на восточных окраинах Еврамерийской фитохории. Во всех этих регионах терминальная часть нижнего отдела пермской системы представлена преимущественно континентальными терригенными отложениями, и нередко их единственной палеонтологической характеристикой являются лишь растительные остатки.

Очень важно изучение флоры кунгурского яруса Среднего Приуралья с палеофитогеографической точки зрения, поскольку эта флора занимает промежуточное положение между основными фитохориями перми северного полушария – Еврамерийской и Ангарской – и содержит в своем составе как еврамерийские, так и ангарские элементы. Детальная характеристика кунгурской флоры Среднего Приуралья дополняет ряд уже известных ранне- и позднепермских флор Русской платформы и Приуралья и позволяет расширить имеющиеся представления об эволюции некоторых групп растений и развитии флористических комплексов в течение кунгурского века, а также на рубеже ранней и поздней перми в Среднем Приуралье.

Цель работы заключается в монографическом описании растительных остатков из кунгурского яруса Среднего Приуралья с исследованием их микроструктурного строения (использовалась методика эпидермально-кутикулярного анализа с применением как световой, так и электронной микроскопии), а также определением диапазонов изменчивости растений. Особое внимание уделялось тем морфологическим признакам-маркерам и тафономическим наблюдениям, которые помогли установить экологическую ориентацию изученных таксонов. Во многих случаях описания растений сопровождаются обсуждением возможных филогенетических связей данных таксонов, прижизненного сочетания различных дисперсных органов и рассмотрением возникающих номенклатурных проблем. Дополнительной задачей является сопоставление кунгурского яруса с близкими по возрасту отложениями других регионов по палеоботаническим данным.

В работе приведены новые данные о флористических комплексах верхнеартинского подъяруса, кунгурского яруса и нижнеуфимского подъяруса Среднего Приуралья. Автор выделяет следующие флористические комплексы (фл. компл.): типичный верхнеартинский (саргинско-саранинский) фл. компл., атипичный верхнеартинский фл. компл., смешанный (переходный) верхнеартинско-нижнекунгурский фл. компл., типичный кунгурский фл. компл., типичный соликамский фл. компл., атипичный соликамский фл. комплекс.

В описательной части работы диагнозы даны для новых видов, или видов, объем которых существенно переработан. В остальных случаях автор ограничился рубрикой "Описание". В характеристике таксонов, определенных в открытой номенклатуре по единичным экземплярам, отсутствует рубрика "Распространение".

Фактический материал представлен 1500 образцами из 25 местонахождений позднеартинского, кунгурского и нижнеуфимского возраста (рис. 1–3; см. рис. 8). Основная часть изученной коллекции была собрана автором в 1987–1994 гг. Кроме этого, использовались образцы из коллекции С.В.Мейена (ГИН 3737), А.Г.Шарова (ГИН 3773 без дополнительного номера), Г.Т.Мауэра (Пермский областной краеведческий музей, ПОКМ) и Е.И.Пермяковой (палеонтологический музей при кафедре региональной геологии Пермского государственного университета, ПГУ).

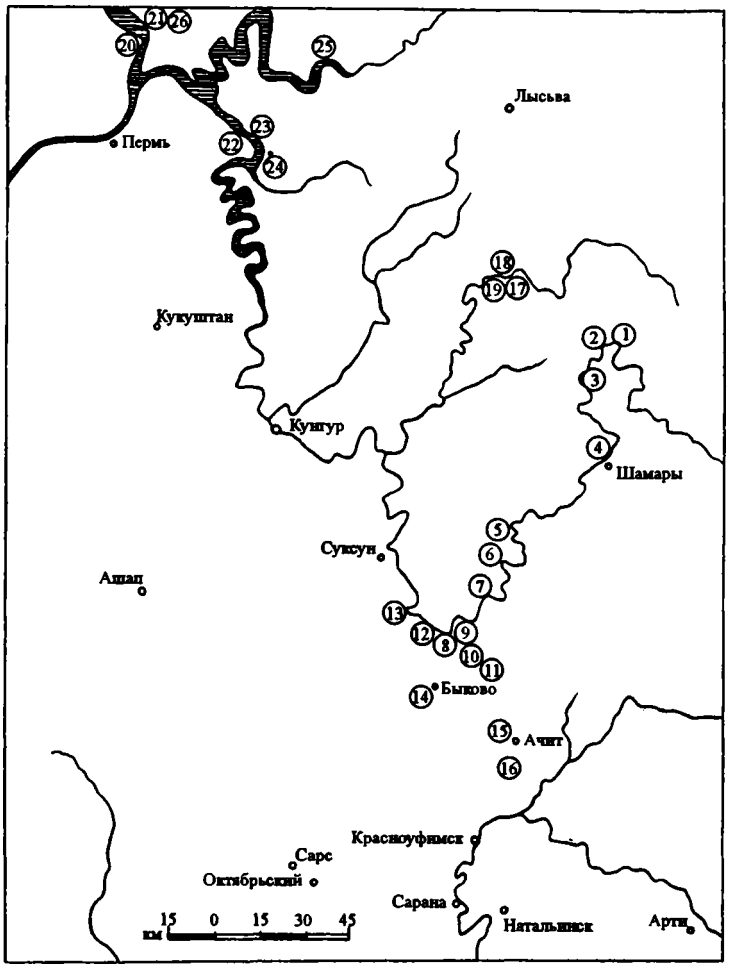


Рис. 1. Схема расположения изученных местонахождений растительных остатков позднеартинского, кунгурского и раннеуфимского возраста

Местонахождения: 1 – Урма-1; 2 – Урма-2; 3 – Шайдуры; 4 – Шамары; 5 – Молебка; 6 – Красный Луг; 7 – Березовка; 8 – Чекарда-1; 9 – Чекарда-2; 10 – Сосновое-1; 11 – Сосновое-2; 12 – Юлаево; 13 – Тис; 14 – Быково; 15 – Ачит; 16 – Александровское; 17 – Красная Глинка; 18 – Матвеево; 19 – Крутая Катушка; 20 – Хохловка; 21 – Чумкасский карьер; 22 – Сылва-1; 23 – Сылва-2; 24 – Алебастрово; 25 – Успенка; 26 – Полазна

Для видов, описанных в открытой номенклатуре, автор, вслед за А.В.Гоманьковым и С.В.Мейеном (1986), использовал индексы, состоящие из аббревиатуры SVN и цифровых обозначений. Буквы в индексах обозначают инициалы автора, а цифры – порядковый номер морфологической группировки в данном роде, выделяемой автором и, возможно, соответствующей отдельному виду.

Работа была выполнена при финансовой поддержке грантов PalSIRP и РФФИ (№ 98-05-64880 и 96-05-65554).

В работе были использованы иллюстрации (см. рис. 26, изображение справа, рис. 60, 64, М), которые были подготовлены М.Д.Залесским для одной из его неопубликованных работ, обнаруженные автором вместе с некоторыми из сохранившихся образцов, принадлежавших М.Д.Залесскому, в Геологическом музее им. В.И.Вернадского (г. Москва).

Кроме этого, в монографии были использованы материалы, ранее опубликованные в сокращенном виде [Наугольных, 1993, 1994] или без русского эквивалента [Naugolnykh, 1992, 1995].

Автор выражает глубокую признательность М.А.Ахметьеву, А.В.Гоманькову, М.П.Долуденко, М.В.Дуранте, И.А.Игнатьеву (Геологический институт РАН), В.А.Красилову (Палеонтологический институт РАН) и Г.Н.Садовникову (Московская геологоразведочная академия) за обсуждение результатов работы и ценные консультации.

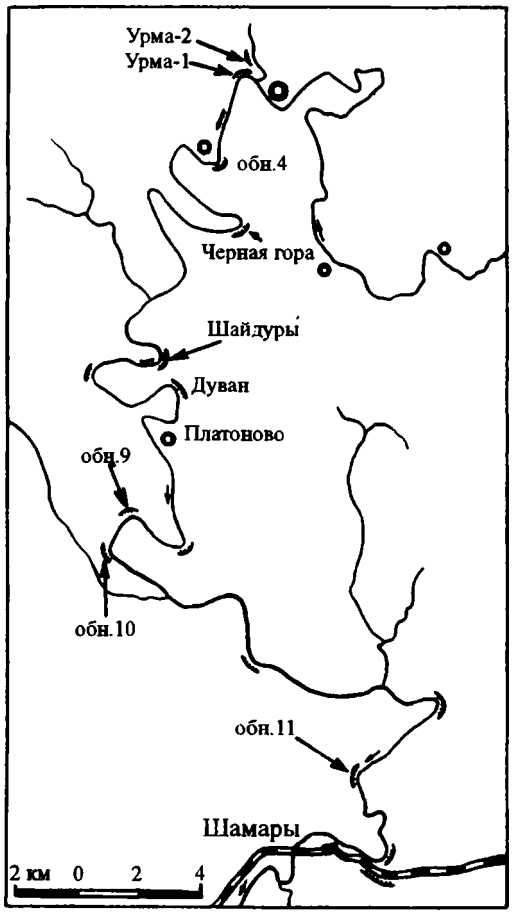


Рис. 2. Географическое положение изученных местонахождений позднеартинского возраста в среднем течении р. Сылва

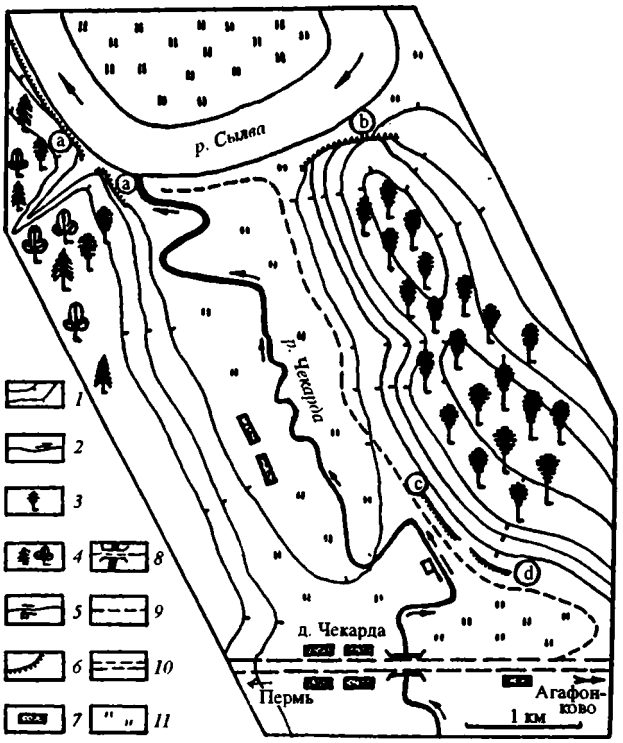


Рис. 3. План-схема расположения основных местонахождений позднекунгурского возраста у дер. Чекарда

Местонахождения: a – Чекарда-1; b – Чекарда-2; c – Сосновое-2; d – Сосновое-1

1 – горизонтали; 2 – река, указано направление течения; 3 – сосновый лес; 4 – смешанный хвойно-лиственный лес; 5 – старая разрушенная мельница; 6 – обрыв, образующий вертикальную стенку; 7 – отдельные строения и группы домов; 8 – мост; 9 – старая грунтовая дорога; 10 – новая грунтовая дорога; 11 – пойменный болотистый луг

История изучения кунгурской флоры Среднего Приуралья

Первые описания растений из перми Приуралья,в том числе и из отложений кунгурского яруса, были сделаны в прошлом веке С.С. Куторгой [Kutorga, 1838, 1844], Э.И.Эйхвальдом [1854, 1861] и некоторыми другими палеонтологами. В силу случайности сборов и отсутствия точных географических и стратиграфических привязок в этих работах, они имеют, в основном, исторический интерес.

В 30-х и 40-х годах нашего столетия изучением кунгурской флоры Среднего Приуралья занимался М.Д.Залесский [1932, 1933, 1934; Zalessky, 1937a, 1939a,b]. Он ввел в палеоботаническую и стратиграфическую литературу специальный термин "бардинская флора" [Zalessky, 1937a, b], относящийся ко всему комплексу верхнеартинских и кунгурских растений Приуралья. По бардинскому флористическому комплексу Залесским выделялся бардинский ярус нижней перми, который (в его узком понимании), соответствует кунгурскому ярусу, представленному в восточной части Среднего Приуралья терригенными фациями. Термин "бардинская флора" s.s. (т.е. как эквивалент кунгурской флоры Среднего Приуралья) вслед за другими палеоботаниками [Мейен, 1971, 1987б и др.; Lemoigne, 1988; и др.] использует и автор настоящей работы. Исследования М.Д.Залесского были бы невозможны без обширных коллекционных сборов Г.Т.Мауэра, который в 30-х годах заведовал Отделом природы Пермского областного краеведческого музея. В течение многих лет им была собрана представительная коллекция растительных остатков из кунгурского яруса Среднего Приуралья, часть из которой была описана М.Д.Залесским. Значительное число растительных остатков из коллекции Г.Т.Мауэра до настоящего времени хранится в Пермском краеведческом музее.

С.В. Мейеном было сделано подробное монографическое описание хвойных перми Субангариды [1986б, 1990a], в которое вошли сведения и о кунгурских хвойных Среднего Приуралья: *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Cyparissidium appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella bardaeana* (Zal.) S.Meyen и *Bardospermum rigidum* S.Meyen. Кроме этого, ранее из отложений кунгурского яруса С.В.Мейеном [1969] было описано своеобразное дикранофилловое *Entsovia kungurica* S.Meyen, а также предложена новая интерпретация трихопитиевого *Mauerites* Zal., обладавшего кладоспермами *Biarmopteris* Zal. [Мейен, 1983].

Л.В.Глуховой были изучены некоторые кордаиты и кордаитоподобные листья родов *Rufloria*, *Angophyllites*, *Sparsistomites*, *Entsovia*, а также чешуевидные листья *Nephropsis* из кунгура Приуралья [1984a,б, 1989]. Особое внимание в этих работах было уделено эпидермально-кутикулярным данным; описание макроморфологических особенностей было приведено Л.В.Глуховой очень кратко, отчасти из-за фрагментарности мацерировавшихся экземпляров.

В.П.Владимирович [1985] составила довольно подробный каталог основных местонахождений растений кунгурского яруса; значительная часть (особенно иллюстративная) этой работы вошла в раздел "Высшие растения" опубликованного позднее "Атласа характерных комплексов..." [Владимирович, 1986].

Новая интерпретация *Pholidophyllum ornatum* Zal. – изолированных уплощенных полиспермов кордаитовых – была предложена И.А. Игнатьевым [1988a].

Автором были опубликованы данные по макроморфологии, эпидермально-кутикулярному строению и предполагаемым генеративным органам некоторых кунгурских пельтаспермовых птеридоспермов – каллиптерид и псигмофиллоидов [Наугольных, 1991, 1992a,б; Naugolnykh, 1991, 1992]. Была предложена реконструкция растения, объединявшего при жизни вайи *Rhachiphyllum retensorium* (Zal.) Naug., семеносные диски *Lopadiangium* sp. SVN-1, семена *Cordaicarpus* sp. и синангии *Permotheca* sp., а также изложены представления о ранней эволюции семейства

Peltaspermaceae [Naugolnykh, Kerp, 1996]. Впервые из кунгурского яруса Среднего Приуралья были описаны остатки плауновидных, в том числе и спорофиллы, отнесенные к новому роду *Sadovnikovia* Naug., обнаруживающему сходство с триасовыми плевромейевыми [Наугольных, 1994]. Установлен новый род гинкгоподобных листьев *Kerpia* Naug. [Наугольных, 1995а]. Были опубликованы новые данные о разнообразии стерильной и фертильной листвы кунгурских папоротников и установлен новый вид *Ptychocarpus distichus* [Naugolnykh, 1995]. В специальной статье были рассмотрены проблемы сопоставления типового кунгура с некоторыми стратонами Центральной Ангариды по палеоботаническим данным [Наугольных, 1993]. Кроме этого, в некоторых работах были предложены решения номенклатурных проблем [Наугольных, 1992а; Kerp et al., 1991].

Стратиграфический очерк

Флора бардинского типа приурочена почти исключительно к отложениям кунгурского яруса стратотипической местности, там, где они представлены песчано-глинистыми континентальными и прибрежно-морскими фациями.

Кунгурский ярус был установлен А.А.Штукенбергом [1890] в качестве верхнего члена "пермокарбона" (т.е. нижнего отдела пермской системы по современной номенклатуре). Стратотип (типовые разрезы) яруса находится в Среднем Приуралье, Пермской области у г. Кунгура (название ярусу было дано по бывшему Кунгурскому уезду Пермской губернии). Иногда [Стратиграфический словарь ..., 1977] в качестве стратотипа кунгурского яруса указывается разрез доломитово-известняковой толщи, располагающийся в районе с. Верхний Бардым к юго-востоку от г. Красноуфимска (Екатеринбургская область).

Современное понимание объема яруса было заложено в работах Н.П.Герасимова [1937, 1952], Н.П.Герасимова и Е.И.Тихвинской [1934], В.Д.Наливкина [1949, 1955], Д.Л.Степанова [1951] и др.

Кунгурский ярус в стратотипической местности имеет четкое двучленное деление. В его составе выделяют два горизонта: филипповский (нижний) и иренский (верхний) [Гусева, 1967, 1969; Гусева и др., 1968; Софроницкий, Чувашов, 1980; и др.], которым соответствуют лоны (провинциальные зоны) по остракодам: филипповскому – лона Paraparchites humerosus и иренскому – Acratia similaris. Указанный П.А.Софроницким и Б.И.Чувашовым в качестве индекс-вида лоны Acratia similaris *Samaropsis triquetra* Zal по данным автора встречается и в филипповском горизонте (лекская свита и ее аналоги). В настоящее время [Софроницкий, Золотова, 1988] предложено более дробное лональное деление кунгурского яруса. В соответствии с ним филипповскому горизонту соответствует одна комплексная лона Nodosaria pugoidea, Frondicularia extera, Paraparchites germashovae; иренскому горизонту – две лоны: нижняя – Nodosaria polasnensis, Tetrataxis secunda, Bairdia nevolinoensis, верхняя – Nodosaria sexangulata, Landella ovalis, Bairdia indefinita. Отдельно указываются находки аммоноидей в лоне Nodosaria pugoioidea (*Uraloceras tchuvaschovi* Bogosl.) и в лоне Nodosaria sexangulata (*Paragastrioceras kungurense* Mirsk.). Необходимо отметить, что, по существу, лональные комплексы иренского горизонта установлены лишь в двух карбонатных пачках – неволинской (нижней) и елкинской (верхней); остальная часть разреза фаунистически охарактеризована очень слабо.

В стратотипической местности, по данным П.А.Софроницкого и В.П.Золотовой [1988], к западу от Уральского мегантиклинория в филипповском горизонте распознаются четыре типа разрезов: 1) сульфатно-(ангидрито-)терригенный (конгломерато-песчано-глинистый), 75–100 м; 2) доломитово-известняково-ангидритовый, 50–200 м; 3) доломитовый с редкими известняками на востоке региона, 20–85 м; 4) ангидрито-доломитовый, 25 м, и шесть типов разрезов в иренском горизонте: 1) ангидрито-терригенный (конгломерато-песчано-глинистый) с линзами галита, 350 м; 2) ангидрито-галито-глинистый, 500 м; 3). ангидрито-глинисто-галитовый, с сильвинитом и карналлитом, 360–680 м; 4) глинисто-карбонатно-ангидритовый, 230–450 м; 5) доломитово-ангидритовый с редкими прослоями и линзами глин и известняков, 250 м; 6) ангидрито-доломитовый, 20–50 м. Первому типу разреза иренского горизонта соответствует кошелевская свита, второму – поповская свита, третьему – березниковская свита. Свитное деление для остальной части разреза кунгурского яруса в Среднем Приуралье в настоящее время не является общепринятым.

Кунгурский ярус в типовой местности палеонтологически охарактеризован преимущественно рядом таксонов "мелких" фораминифер и остракод, из которых наиболее важные в стратиграфическом отношении указаны выше в названиях

лональных подразделений. Кроме фораминифер и остракод, встречаются брахиоподы, гастроподы, пелециподы, цефалоподы (*Uraloceras alskense, U. sofronizkyi, U. tchuvaschovi, Paragastrioceras kungurense, Neopronorites permicus, Thalassoceras gemmilaroi, Medlicottia* sp. – последние три таксона известны и в артинском ярусе [Богословская, 1976, 1988]), мшанки (*Polipora porosa* (Eichw.), *P. biarmica* Keys. – встречаются в неволинской пачке [Ожгибесов, 1991]). В континентальных фациях обильны остатки разнообразных насекомых [Мартынов, 1930,1940 и др.; J.Zalessky, 1937a,b, 1939; Синиченкова, 1980; Новокшонов, Паньков, 1980; Новокшонов, 1992а, б,в, 1993, 1994, 1995а,б; Novokshonov, 1993a,b; Вилесов, Новокшонов, 1993; Вилесов, 1995; Новокшонов, Вилесов, 1994; Storozhenko, Novokshonov, 1994; и др.]. По конодонтам весь кунгурский ярус вместе с терминальной частью артинского яруса (саранинский горизонт) отнесен В.В.Черных и Б.И.Чувашовым [1991] к зоне Neostreptognathodus pnevi.

По спорам и пыльце в кунгурском ярусе в Среднем Приуралье распознаются два комплекса [Дюпина, 1988]: нижний – Luberisaccites – Asonaletes? mikroretientatus – Vittatina vittifera f. cinetutus и верхний – Crucisaccites variosulcatus – Striatohaplopinites perfectus, характеризующие филипповский и иренский горизонты соответственно.

К сожалению, сведения о достоверном сопоставлении кунгурских отложений с их аналогами за пределами Приуралья очень ограничены.

Ниже в виде краткого обзора помещены сведения о традиционных сопоставлениях кунгурского яруса с синхронными отложениями в других регионах. Там, где сопоставления производились по комплексу признаков, т. е. использовались литологические, палеонтологические и другие характеристики стратонов, при цитировании приведены только библиографические ссылки, без указания конкретных данных, по которым был определен кунгурский возраст отложений.

В пределах Приуральского краевого прогиба и смежных с ним территорий кунгурский ярус уверенно прослеживается в Актюбинском Приуралье и Астраханско-Калмыцком Прикаспии [Л.М.Попонина, Попонина, 1991], где выделяются два палинокомплекса – филипповский (Striatosaccites – Vittatina – Samoilovitchisaccites tuberculatus) и иренский (Striatosaccites – Vittatina – V. persecta), а также в Прикаспийской впадине [Левина и др., 1991; Писаренко, Московский, 1991], где к кунгуру отнесена циклическая толща сульфатно-галогенных пород (частично соответствующая "волгоградской ритмопачке") мощностью до 3000 м, в которой по палинокомплексам определяются филипповский и иренский горизонты. По другим данным [Подгайная, 1991], для верхов артинского яруса, всего кунгурского и уфимского ярусов в Прикаспийской синеклизе характерен единый палинокомплекс (Cordaitina – Striatosaccites – Vittatina – Entylissa).

В Северном Казахстане кунгурский возраст, скорее всего, имеет кармызский фитостратиграфический горизонт [Сальменова, 1991]. В Печорском угольном бассейне кунгурский возраст имеет, хотя бы частично, лекворкутская свита, залегающая в основании воркутской серии и имеющая двучленное строение: аячьягинская (нижняя) подсвита и рудницкая (верхняя) подсвита. Свита в целом представляет собой циклическое переслаивание отложений с морской и пресноводной фауной и наземной флорой, различной угленосности и с карбонатными конкрециями. Циклы интерпретируются как лагунные, лагунно-морские и болотные (слои с углями) образования [Геология угольных месторождений ..., 1990]. На Приполярном Урале основанию кунгура, видимо, соответствует средняя часть талатинской свиты, на р.Кожим – основание кожимской свиты [Гуськов и др., 1980].

В Кузнецком и Горловском бассейнах кунгурскому ярусу соответствует ишановский горизонт [Глухова, 1984а; Наугольных, 1993]. Иногда с кунгуром сопоставляется усятский или кемеровский горизонты верхнебалахонской подсерии [Дуранте, 1978; Спасская, 1978; Бетехтина, Горелова, 1988; и др.] или кузнецкая свита или ее нижняя часть [Молчанов, Халфин, 1955; Бетехтина, 1978]. В Тунгусском бассейне кунгурской по возрасту принято считать часть бургуклинской свиты, сложенной в основном углистыми аргиллитами и угольными пластами [Радченко, Шведов, 1940; Нейбург, 1956; Рассказова, 1958; Геология угольных месторождений ..., 1990], в Минусинском бассейне – часть нарылковской свиты [Спасская, 1978].

В Норильском районе с кунгурским ярусом может быть сопоставлена верхняя часть быст-

ринской свиты [Геология угольных месторождений..., 1990], литологически представленной алевролитами, аргиллитами и пластами углей, в Таймырском бассейне – соколинский горизонт. Он имеет двучленное строение. Нижняя свита (ефремовская) сложена морскими терригенными отложениями с фауной пелециподов, верхняя свита (убойнинсная) – континентальными угленосными породами. Возможно, эти свиты приблизительно соответствуют горизонтам кунгура в его типовых разрезах.

В Вилюйской синеклизе [Граусман, Мейен, 1987] кунгурскому ярусу соответствует харбалахская (нижняя) и кубалангдинская (верхняя) толщи махсоголохской серии.

На северо-востоке России по неморским двустворкам (выделяются две зоны – Aphanaia lina; Aphanaia andrianovi) кунгурский возраст имеет джигдалинский горизонт [Бяков, 1991], охарактеризованный также своеобразной фауной аммоноидей – роды *Neouddenites, Epijuresanites, Tumaroceras, Baraioceras, Paragastrioceras, Uraloceras* (последние два рода редки [Андрианов, 1985; Богословская, 1988]).

На Новой Земле имеется толща аргиллитов и алевролитов (соколовская свита) с олистолитами органогенных каменноугольных известняков мощностью от 120 до 1000 м, вероятно, частично соответствующая кунгурскому ярусу [Астафьева, Астафьева-Урбайтис, 1988; Геология угольных месторождений ..., 1990]. В северо-западной части шельфа Баренцева моря (архипелаг Шпицберген) при бурении вскрывается толща песчанистых биокластических известняков и конгломератов, которые в своей верхней части предположительно имеют кунгурский возраст [Накчет, Манчеруд, 1991].

Интересные данные опубликованы по более широким корреляциям кунгурского яруса. В Тетической области с кунгуром обычно сопоставляется яхташский ярус [Мовшович, 1988; Коцур, 1991, Kozur,1980a,b, 1989] или нижняя и средняя части формации Чися (Chihsia) [Hayashi, 1981; Cheng-Yuan et al., 1987], однако в целом, видимо, более вероятным является сопоставление формации Чися с уфимским ярусом. При корреляции по аммоноидеям, яхташский ярус Дарваза сопоставляется с артинским Урала. Кунгурский ярус в этом случае должен соответствовать болорскому ярусу тетической шкалы (т.е. бозтеринскому ярусу Юго-Восточного Памира) [Левен, Дмитриев, 1974; Леонова, 1985, 1988; Левен и др., 1989]. В Северной Америке кунгур соответствует части серии ленард (Leonardian) [Харленд и др., 1985; Мовшович, 1988]. В Делаверском бассейне кунгурский ярус по мнению некоторых исследователей сопоставляется с нижней частью гваделупия [Wang, 1990; Джонсон, 1991], что маловероятно [Лозовский, 1991]. В арктической Канаде также есть аналоги кунгурского яруса, к которому, кстати, приурочен событийный рубеж, отмеченный исчезновением ряда колониальных кораллов и представителей большинства семейств фузулинид [Бошам, 1991].

В Японии с кунгуром сопоставляется верхняя часть формации Набеяма (Nabeyman) или нижняя часть формации Акасака (Acasacan) [Харленд и др., 1985; Hayashi, 1981].

Крайне сложны и опосредованны корреляции типовых ярусов бореальной перми с пермскими стратонами южного полушария. Тем не менее, имеется ряд данных для сопоставления кунгурского яруса с некоторыми стратиграфическими подразделениями Гондваны. Так, в Австралии (Квинсленд) с кунгурским ярусом предположительно коррелируется самая верхняя часть формации Гебби [Харленд и др., 1985], в западной части Сиднейского прогиба – средняя часть группы Шоал-Хэвен (тиллиты), в восточной части Австралии – (прогибы Боуэн и Сидней) – формации Оуп-Галли, Роквуд (вулканиты) [Сафронов, 1978].

В Западной Австралии, по данным Дж.Уотерхауза [Waterhouse, 1969, 1971a, b] и В.И.Устрицкого [1974], с кунгурским ярусом должны сопоставляться отложения нижней части формации Ливеринг, в Восточной Австралии – группа Мейтленд, в Новой Зеландии – группа Бранкстоун. Эти данные, как и вообще корреляции с пермскими отложениями Гондваны, носят предварительный характер.

* * *

Представления, сложившиеся к настоящему времени в отношении палеоботанического обоснования границ кунгурского яруса стратотипической местности, нельзя признать удовлетворительными.

При составлении списков "флористических комплексов" как первоначально М.Д.Залесским

[Zalessky, 1937a, 1939b], М.Д.Залесским и Е.Ф.Чирковой [1940], так и впоследствии В.П.Владимирович [1985, 1986], лишь приблизительно оценивалась принадлежность каждого такого комплекса определенной свите или горизонту. Далее литостратиграфические и фитостратиграфические понятия, далеко не всегда эквивалентные, как бы сливались. Дальнейшие сопоставления уже производились со стратиграфическими подразделениями (преимущественно свитами), охарактеризованными списками растительных остатков. Тот факт, что разные авторы понимают объем многих свит существенно по-разному, как при составлении списков комплексов растительных остатков, так и при попытках с их помощью скоррелировать изучаемые отложения, во внимание не принимался. Общую картину очень осложняет отсутствие четких указаний на стратотипы свит и их плохая изученность.

Распространение кунгурских видов высших растений, в настоящее время достаточно широко используемых в литературе, в конкретных разрезах, свитах и горизонтах, рассматриваемых в их современном объеме, оставалось очень неопределенным. В лучшем случае давались географическая привязка и принадлежность флористическому комплексу [Владимирович, 1981, 1985, 1986]. Иногда одни и те же экземпляры (!) изображались при характеристике разных флористических комплексов. В.П.Владимирович были составлены списки флоры по выделенным ею флористическим комплексам, с ее точки зрения, примерно соответствующим стратиграфическим горизонтам, что само по себе может считаться большим достижением. Однако при этом не учитывались такие важные моменты, как процентное соотношение таксонов в ориктоценозах, макроморфологическая изменчивость описанных ранее таксонов и их эпидермально-кутикулярные признаки. В качестве самостоятельных видов рассматривались *Callipteris angustata* Zal., *C. polyneura* Zal., *Comia biarmica* (Zal.) Vlad. и др., причем этим видам придавалось важное стратиграфическое значение: они диагносцировали выделенные В.П.Владимирович флористические комплексы. Так, например, крыловский комплекс отличается от тисовского комплекса отсутствием видов *Callipteris pubescens* Zal., *C. angustata* Zal.и *C. polynenra* Zal., *Comia biarmica* (Zal.) и одновременно присутствием *Callipteris bella* Zal и *C. bardensis* Zal. Полученные автором данные по изменчивости уральских каллиптерид и их эпидермальному строению заставляют считать эти виды таксономическими синонимами.

Бросается в глаза несоответствие списка макрофлористических остатков, характеризующих артинские отложения в стратотипической местности, и списка для синхронных отложений за ее пределами (прежде всего, в Печорском Приуралье), при большом сходстве споро-пыльцевых комплексов этих отложений. В стратотипических разрезах отсутствуют такие виды, как *Pecopteris vorcutana* Zal., *Samaropsis tirquetra* Zal., *Sylvella brevialata* Neub., *Cordaites lancifolius* Schmalh, *Mauerites* sp., *Samaropsis pusilla* Neub. Часть из них (*Samaropsis tirquetra*, *Mauerites* и др.) встречается в вышележащих – кунгурских отложениях. При этом очень важно отметить, что литологически терригенные отложения артинского яруса стратотипической местности в целом отличаются от кунгурского терригенного комплекса (кошелевская и лекская свиты и их аналоги) существенно большей долей средне- и крупнозернистых песчаников, к которым преимущественно и приурочены местонахождения типовой артинской флоры. В сходных, но реже встречающихся прослоях песчаников кунгурского яруса (как в лекской, так и кошелевской свите) комплекс растительных остатков поразительно близок артинскому, в то время как в более тонкозернистых кунгурских осадках (алевропелитах, алевролитах, аргиллитах, мергелях) присутствует типично кунгурский, или бардинский комплекс. Характерно, что в тонкообломочных отложениях артинского яруса растительные остатки гораздо богаче в систематическом отношении, хотя и встречаются реже. Так, например, при планомерном и продолжительном сборе растительных остатков в обнажении "Шайдуры", где в песчаниках (слой 8) имеется обычный артинский комплекс остатков макрофлоры, в слое 6 были встречены растения, считавшиеся отсутствующими в артинских отложениях и типичными для кунгурского яруса: *Pecopteris uralica* Zal., *Taxodiella* ex gr. *bardaeana* (Zal.) S. Meyen.

Эти факты заставляют пересмотреть палеоботаническое обоснование выделения макрофлористических комплексов В.П.Владимирович, возможно, симулированных разницей в фациальной

представленности верхнеартинского подъяруса (урминской и габдрашитовской свит) и кунгурского яруса (лекской и кошелевской свит). Одной из главных задач, таким образом, являлся поиск таких таксонов, которые действительно могли бы стать диагносцирующими для границы между артинским и кунгурским ярусами в терригенных фациях и могли бы уточнить палеоботаническую характеристику этих ярусов в целом. При этом особенно важно объективно зафиксировать уровни появления или исчезновения таксонов, вне зависимости от их совпадения с формальными границами между литостратиграфическими подразделениями.

В этих условиях автору представлялось необходимым добиться максимально точной и корректной стратиграфической привязки палеоботанического материала, но, вместе с тем, с минимальной зависимостью от меняющегося сопоставления местных (а иногда и региональных) стратиграфических подразделений. Для этого были изучены наиболее полные и хорошо охарактеризованные в палеонтологическом отношении конкретные разрезы, сделано их подробное описание с послойной привязкой растительных остатков.

Послойные сборы позволяют дать детальную и объективную картину распределения растительных комплексов и их изменения на интервале от верхнеартинского до нижнеуфимского подъярусов, т.е. охарактеризовать как верхнюю, так и нижнюю границы кунгурского яруса и дать более полную палеоботаническую характеристику этому ярусу в целом. Мощность изученных разрезов сопоставима с общей мощностью представленных в них стратиграфических подразделений.

В разделе "Местонахождения растительных остатков ..." приводится список изученных и цитируемых в работе местонахождений растительных остатков, обсуждается их положение в сводном разрезе и указывается точное географическое положение.

Характеристика флористических комплексов, их распространение во времени и пространстве

Одним из самых распространенных в палеоботанике, палеофлористике и фитостратиграфии терминов является "флористический комплекс". К сожалению, далеко не все авторы однозначно определяют этот термин и используют его достаточно последовательно. Иногда термину "флористический комплекс" придается сугубо палеогеоботанический или палеофитоценологический смысл, в то время, как во многих других случаях термин используется как тафономический.

В настоящей работе под флористическим комплексом понимается совокупность видов более или менее постоянного таксономического состава (как правило, палеоботанических, т.е. паратаксономических; см.: [Мейен, 1987а и др.]), распространенных в пределах одного региона. Эта совокупность видов обычно приурочена к конкретному стратиграфическому уровню или стратону. Во флористических комплексах возможно наличие различных видовых группировок меньшего ранга, характеризующих различные фации, т.е. сформировавшихся под воздействием локальных факторов, как фитоценотических, так и тафономических. При этом во многих случаях видовой спектр в локальных видовых группировках будет совпадать, а отличия будут заключаться лишь в доминирующих таксонах.

Различные флористические комплексы никогда не совпадают одновременно и по географическому положению, и по вертикальному распространению (т.е. по приуроченности к стратиграфическому уровню). В одинаковых фациях различные флористические комплексы почти всегда будут иметь существенно разный видовой состав.

Таким образом, приведенное выше определение флористического комплекса является достаточно нейтральным и представляет собой качественную и количественную (с учетом доли участия таксонов) характеристики объектов одного класса (комплексов растений), безотносительно к природе связей, объединяющих их элементарные компоненты (виды). Единственным строгим критерием для выделения флористического комплекса в соответствии с этим определением является относительное постоянство таксономического состава. Тем не менее, необходимо отметить, что термин "флористический комплекс" используется здесь скорее в палеогеоботаническом смысле, нежели в чисто тафономическом.

В качестве дополнительного термина автором используется "флористический подкомплекс", под которым понимается такая совокупность видов, которая включает некоторое количество диагносцирующих таксонов, не встречающихся в другом подкомплексе того же комплекса. Одновременно с этим, большая часть видов, включая диагносцирующие и субдоминирующие таксоны комплекса, должна являться общей для всех подкомплексов одного флористического комплекса.

Все рассматриваемые ниже флористические комплексы географически приурочены к Среднему Приуралью. Отмечаемые закономерности во взаимоотношениях этих комплексов (см. Приложение, табл. 1–4) прежде всего справедливы именно для этого региона. Появившиеся в настоящее время в распоряжении автора дополнительные данные (еще не опубликованные) позволяют предполагать, что сходные закономерности в стратиграфическом распространении флористических комплексов присутствуют в Южном Приуралье (бассейн р. Ай), Северном Приуралье (бассейн р. Вишера) и Печорском Приуралье (бассейн р. Кожим).

Типичный верхнеартинский (саргинско-саранинский) флористический комплекс приурочен к среднезернистым полимиктовым песчаникам урминской свиты (местонахождения Урма-1, Урма-2 и др.). Несмотря на довольно высокое

обилие остатков растений в ориктоценозах, принадлежащих этому флористическому комплексу, таксономический спектр в них однообразен. Безусловными доминантами являются паракаламиты, относящиеся к видам *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. и *P. frigidus* Neub. Кроме этих таксонов, типичными для данного флористического комплекса являются крупные псигмофиллоиды *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, своеобразные руфлории с редкими дорзальными желобками и языковидными листьями *Rufloria duvanica* Vlad. Нередко встречаются хвойные *Tylodendron speciosum* Weiss.

Атипичный верхнеартинский флористический комплекс был выделен по единственному местонахождению (Шайдуры, слой 6), где в карбонатных конкрециях в слое темных плотных аргиллитов совместно с богатой фауной аммоноидей были обнаружены и растительные остатки. Их разнообразие значительно выше, чем в типичном верхнеартинском комплексе, причем здесь были встречены остатки растений, более характерных для типичного кунгурского флористического комплекса.

Переходный (смешанный) верхнеартинско-нижнекунгурский флористический комплекс выделен по ориктоценозам из местонахождений Дуван, Молебка, Красный Луч, Березовка и др., расположенных в среднем течении р. Сылва. Они условно названы олигодоминантными: на фоне обычных для этих отложений паракаламитов (*Paracalamites decoratus*, *P.frigidus*) усиливается роль кордаитов (*Rufloria* cf. *derzavinii*, *Lepeophyllum* sp.). В некоторых местонахождениях (Молебка, Красный Луг) особенно многочисленны псигмофиллоиды, прежде всего, крупнолистные *Psygmophyllum expansum*. Обращает на себя внимание значительно более высокое разнообразие стерильной листвы папоротников (*Pecopteris leptophylla*, *P. crenulata*, *Sphenopteris* sp.), особенно – в предположительно нижнекунгурских местонахождениях, относящихся к этому комплексу. В целом, верхнеартинские местонахождения переходного флористического комплекса мало отличаются от нижнекунгурских. Единственным более или менее выдерживающимся критерием может служить наличие в верхнеартинских местонахождениях вида *Rufloria duvanica* Vlad., достоверно не известного из более молодых отложений

Типичный кунгурский (= бардинский) флористический комплекс наиболее разнообразен в отношении видового состава, причем необычно высокий процент составляют эндемичные таксоны [Наугольных, 1993]. Этот феномен, по всей видимости, объясняется значительной географической изолированностью бардинской флоры. Видовой состав флоры в различных местонахождениях, относящихся к данному флористическому комплексу, остается, как правило, постоянным. Изменяется лишь состав доминирующих таксонов. Намечается обогащение таксономического состава флоры от нижнекунгурских отложений к более молодым.

В настоящей работе в пределах кунгурского флористического комплекса распознаются два подкомплекса: филипповский (нижний) и иренский (верхний). Ориктоценозы филипповского подкомплекса менее разнообразны в отношении таксономического состава, по сравнению с иренскими. Так, например, в филипповском подкомплексе отсутствуют виды *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Samaropsis danilovii* Suchov, *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombr. и некоторые другие. Однако нельзя исключать возможность того, что это чисто тафономический феномен.

Типичный нижнеуфимский (соликамский) флористический комплекс объединяет монодоминантные ориктоценозы, состоящие из кор и фрагментов стволов древовидного лепидофита *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub. (в палеоботанических работах довольно часто встречается другое написание названия этого рода – *Viatscheslavia*, использованное ранее и автором, однако в протологе [Zalessky, 1936] было дано название *Viatcheslavia*), его спорофиллов и филлоидов *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub. Кроме этого, в комплексе обычны листостебельные мхи, пока детально не изученные.

Атипичный соликамский комплекс содержит большее количество таксонов, хотя доминантом остается *Viatcheslavia vorcutensis*. Кроме этого вида, изредка встречаются коры *V. elongata* Neub., изолированные листья кордаитов *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen (на сотни экземпляров *Viatcheslavia* встречен только один лист *R. derzavinii*) и оси членистостебельных *Paracalamites frigidus* Neub., *Phyllotheca* sp.

Межрегиональные корреляции кунгурского яруса по палеоботаническим данным и некоторые стратиграфические выводы

Ниже кратко рассмотрены сопоставления кунгурского яруса Среднего Приуралья с синхронными отложениями Казахстана, Печорского бассейна, Кузнецкого бассейна и Дальнего Востока по палеоботаническим данным (см. Приложение, табл. 5).

Пермские флоры Казахстана, особенно его южной части (Прибалхашье), относящиеся к кармызскому фитостратиграфическому горизонту, обладают существенным сходством с типовой кунгурской флорой. Из соответствующих отложений этого региона определяются такие типично бардинские роды, как *Mauerites*, *Entsovia*, *Biarmobaiera*, *Taxodiella*, *Bardella* [Сальменова, 1978, 1979, 1991]. Остатки, относимые к последнему роду, вероятно, являются стерильными ветвями *Bardospermum*. Кроме этого, во флористических комплексах присутствуют и другие растения, возможно, близкие таксонам из кунгура Среднего Приуралья. К ним следует отнести листья типа *Psygmophyllum cuneifolium* и пельтатные семеносные диски, собранные в рыхлые кистевидные собрания [Сальменова, 1979]. Диски рассечены на большое количество (более 20) радиальных секторов, что делает их очень сходными с некоторыми из пельтоидов *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp [Naugolnykh, Kerp, 1996]. Обращает на себя внимание тот факт, что в некоторых из изученных К.З.Сальменовой ориктоценозов доминируют хвойные (преимущественно, "еврамерийского облика"). По этому признаку казахстанские нижнепермские флористические комплексы существенно отличаются от типично ангарских, где хвойные крайне редки, и обладают сходством с кунгурским флористическим комплексом Среднего Приуралья.

Раньше других наличие в пермских комплексах Прибалхашья уральских элементов отметил Г.П.Радченко [1966; Радченко, Розенкранц, 1960]. Уральские виды появляются в основании кызылкиинской свиты [Сальменова, 1978] и относятся к членистостебельным (*Paracalamites kutorgae* (Gein.) Zal.) и птеридоспермам (*Kirkoria multifida* Zal.). Еще больше уральских элементов присутствует в кызылкиинской свите: *Paracalamites similis* Zal., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Phyllotheca* sp. субангарского облика, *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Samaropsis*. К сожалению, из перечисленных выше видов только *R. derzavinii* может считаться стратиграфически важным. Листья такого типа распространены с верхов артинского до низов уфимского яруса. Необычным является обилие в кызылкиинской флоре представителей рода *Zamiopteris*, пока не укладывающееся в общую картину флорогенеза в пределах Субангарского экотонного пояса. Редкие единичные листья *Zamioteris* встречаются в кунгурском ярусе Среднего Приуралья. Кроме этого, они обычны в средней части кожимрудницкой свиты, имеющей позднекунгурский возраст.

Кармызская свита Прибалхашья сопоставляется с типовым кунгуром еще и по той причине, что в вышележащей бакалинской свите уже присутствуют филладодермы (*Phylladoderma stenuifolia* Salmenova), которые в стратотипических разрезах перми достоверно появляются лишь в шешминском горизонте, т.е. со второй половины уфимского века. Собственно кармызская флора пока еще остается слабо изученной. Особенный интерес вызывают кармызские хвойные, которые до настоящего времени относятся к таксонам еврамерийского отэна. Не исключено, что кармызские растения могут оказаться более близкими бардинским хвойным, некоторые из которых по макроморфологическим особенностям стерильных побегов очень напоминают такие европей-

ские виды, как *Ernestiodendron filiciforme* (Schloth.) Florin и *Otovicia hypnoides* (Brongn.) Kerp et al.

В Печорском Приуралье в отложениях верхней части воркутской серии (лекворкутская свита, аячьягинская и рудницкая подсвиты) содержится макрофлористический комплекс, включающий ряд видов, общих с кунгурской флорой Среднего Приуралья. Прежде всего, это виды *Rufloria ensiformis* (Neub.) S.Meyen, *Xiphophyllum kulikii* Zal., *Samaropsis triquetra* Zal., *Nephropsis integerrima* Zal., *Bardocarpus aliger* Zal. [Пухонто, Фефилова, 1983]. Встречающийся в лекворкутской свите *Sphenophyllum comiense* Tschirk. близок типично кунгурскому *S. biarmicum* Zal. В нижележащей талатинской свите также встречаются растительные остатки, но их описания, изображения и даже определения до настоящего времени не опубликованы. Подстилающая талатинскую бельковская свита имеет позднеартинский возраст, однозначно определяемый по характерному комплексу аммоноидей *Artinskia artiensis* (Gruen.), *Paragastrioceras jossae* (Vern.), *Uraloceras suessi* Karp. и др. Таким образом, нижняя граница кунгура в Печорском Приуралье скорее всего располагается внутри талатинской свиты или совпадает с ее нижней границей.

Верхняя граница кунгурского яруса в Печорском Приуралье, без всякого сомнения, соответствует границе между пакетами "N" и "M" лекворкутской свиты. Эта граница, так же, как и в Среднем Приуралье, маркируется массовым появлением плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., с которым в Печорском Приуралье часто ассоциируют листостебельные мхи *Intia variabilis* Neub., *Uskatia dentata* Fefilova, *Protosphagnum nervatum* Neub. Массовое появление почти во всем Приуралье вячеславиевой флоры очевидно отражает событийный рубеж, связанный с существенными климатическими изменениями.

В специальной статье, посвященной общей характеристике кунгурского флористического комплекса и сопоставлению его с центральноангарскими флорами, автор касался проблемы определения границ яруса в Центральной Ангариде (на примере Кузбасса). По комплексу изолированных семян (*Samaropsis danilovii*, *S. tuberculata*, *S. subpatula* и др.) и кордаитам (*Rufloria papillosa*, *R. meyenii* и др.) кунгурский ярус Среднего Приуралья довольно уверенно коррелируется с ишановским горизонтом Кузбасса и его аналогами в других регионах Центральной Ангариды. Особенно хорошо прослеживается верхняя граница кунгурского яруса, которая маркируется исчезновением перечисленных выше таксонов. Определить точное положение границы между артинским и кунгурским ярусами в сибирских разрезах пока не представляется возможным. Скорее всего, она располагается на уровне "промежуточного" горизонта, но это утверждение является предварительным.

Корреляция кунгурского яруса с разрезами перми на Дальнем Востоке, несмотря на то, что флоры этих регионов принадлежали единому Субангарскому экотонному поясу, очень нетривиальна. Автор разделяет точку зрения В.И.Бураго [1976 и др.] на возраст выделяемых ею биостратиграфических подразделений (фитогоризонтов). Тем не менее, необходимо отметить, что палеоботаническое обоснование именно такого варианта привязки местных дальневосточных стратонов к подразделениям общей стратиграфической шкалы должно быть в будущем подкреплено более вескими аргументами. Пока же корреляция подразделений перми на Дальнем Востоке опирается скорее на анализ общей динамики развития флоры, чем на реальные коррелятивы.

Местонахождения растительных остатков, их положение в разрезе и таксономический состав

Ниже дан список изученных местонахождений растительных остатков с указанием их возраста и географического положения. В таблице (см. Приложение) указано распределение таксонов по местонахождениям. Стратиграфические колонки приведены на рис. 4–7. Схематическая приуроченность изученных местонахождений растительных остатков к различным типам разрезов от верхнеартинского до нижнеуфимского подъяруса включительно показана на рис. 8.

В качестве дополнительного материала были привлечены сборы растительных остатков С.В. Мейена (1968 г.) из местонахождений Александровское и Кушкаяк.

Обн. 9 и Обн. 10 (саргинский горизонт) и Успенка и Алебастрово (соликамский горизонт) не приводятся в общем списке; их географическое и стратиграфическое положение показано на рис. 1, 2, 7, 8.

Местонахождения артинского яруса

1. Урма-1 – Свердловская область, Шамарский район, правый берег р. Сылва, карьер у западной окраины пос. Роща (= Урма). В слоях 2 и 4 были собраны растительные остатки: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.), *Rufloria duvanica* Vlad, *Rufloria* sp., Schimper, *Tylodendron speciosum* Weiss, *Tylodendron* sp.

2. Урма-2 – Свердловская область, Шамарский район, правый берег р. Сылва, береговой обрыв в 100 м ниже по течению от пос. Роща. Из слоев 3 и 5 собраны: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rufloria duvamica* Vlad., *Rufloria* sp., *Tylodendron speciosum Weiss*, *Tylodendron* sp.

3. Шайдуры – Свердловская область, Шамарский район, левый берег р. Сылва в 4 км выше по течению от пос. Платоново. В слое 6 (в глинисто-карбонатных конкрециях) были найдены: *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Pecopteris uralica* Zal., *Pecopteris* sp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Taxodiella bardaeana* (Zal.) S.Meyen. В слое 8 (среднезернистый сероватo-желтый или слегка зеленоватый полимиктовый песчаник): *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Tylodendron speciosum* Weiss.

4. Шамары (=обн. № 11) – Свердловская область, Шамарский район, правый берег р. Сылва в 2 км выше по течению от ст. Шамары, в слое 1 собраны остатки: *Paracalamites frigidus* Neub., *P.decoratus* (Eichw.) Zal. и *Paracalamites* sp.

Местонахождения Урма-1, Урма-2, Шайдуры и Шамары относятся к урминской свите (верхнеурминской подсвите), возраст которой однозначно определяется как верхнеартинский (саргинско-саранинский), что подтверждается верхнеартинским комплексом аммоноидей, нередко встречающихся совместно с растительными остатками.

5. Кушкаяк – Башкирия, бассейн р. Ай, левый берег р. Кушкаяк, карьер у дороги, пересекающей р. Кушкаяк в 1–2 км выше по течению от дер. Каранаево (в 500 м на юг от горы Тыгирмантау). В светлых среднезернистых песчаниках найдены: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris sp.*, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Cordaites* sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S. Meyen, *R.* ex gr. *loriformis* (?) (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Cyparissidium* (al. *Walchia*) cf. *appressum* (Zal.) S. Meyen. *Tylodendron speciosum* Weiss, *Entsovia* sp., *Cordaicladus* sp., *Cardiocarpus* sp., *Cordaicarpus* sp., *Carpolithes* sp.

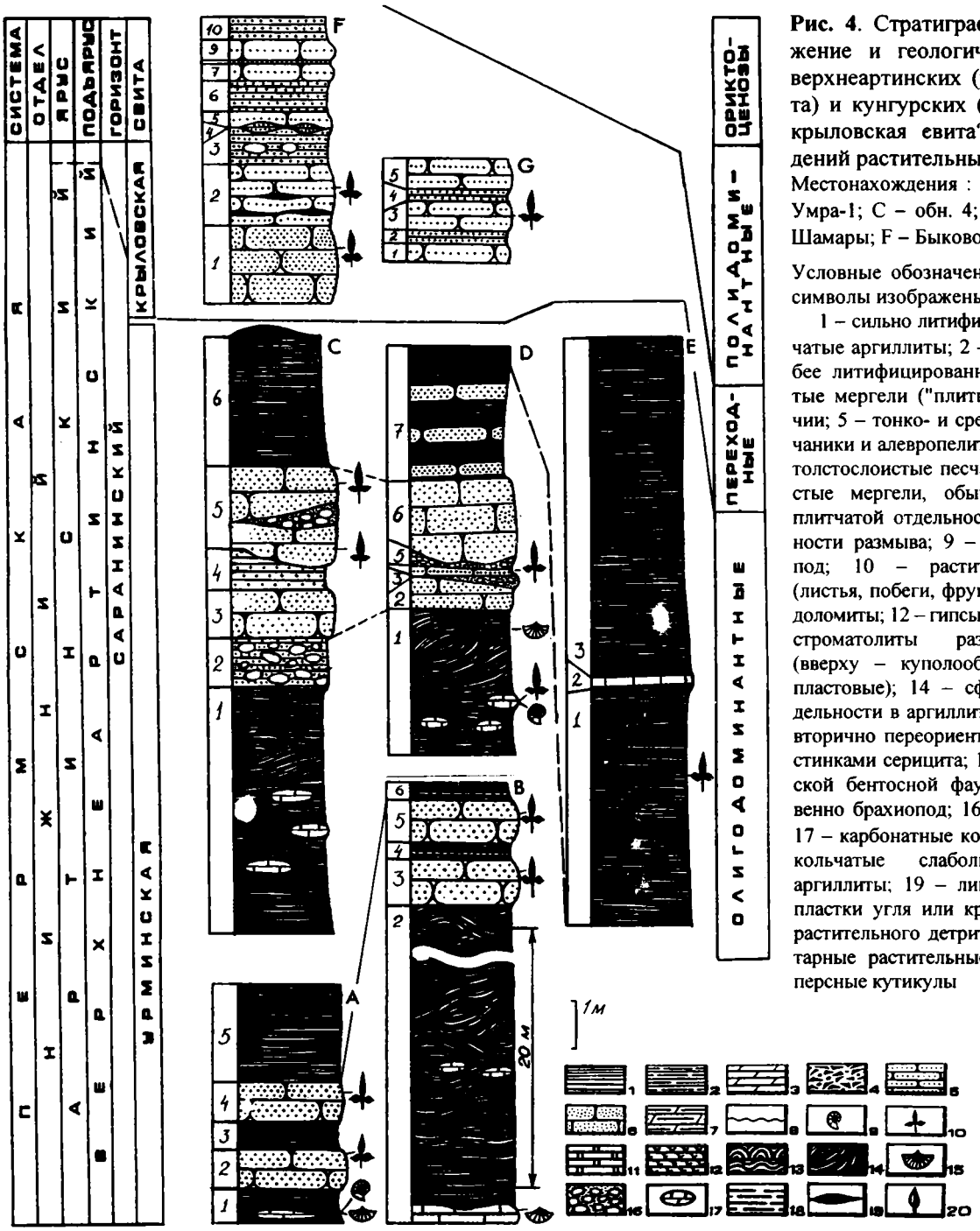


Рис. 4. Стратиграфическое положение и геологические разрезы верхнеартинских (урминская свита) и кунгурских (мысовская или крыловская свита?) местонахождений растительных остатков

Местонахождения : A – Умра-2; B – Умра-1; C – обн. 4; D – обн. 9; E – Шамары; F – Быково; G – Агит

Условные обозначения для рис. 4–7, символы изображены на рис. 4:

1 – сильно литифицированные плитчатые аргиллиты; 2 – аргиллиты, слабее литифицированные; 3 – плитчатые мергели ("плитняки"); 4 – брекчии; 5 – тонко- и среднеслоистые песчаники и алевропелиты; 6 – массивные толстослоистые песчаники; 7 – глинистые мергели, обычно обладающие плитчатой отдельностью; 8 – поверхности размыва; 9 – находки цефалопод; 10 – растительные остатки (листья, побеги, фруктификации); 11 – доломиты; 12 – гипсы и ангидриты; 13 – строматолиты различных типов (вверху – куполообразные, внизу – пластовые); 14 – сфероидальные отдельности в аргиллитах, образованные вторично переориентированными пластинками серицита; 15 – находки морской бентосной фауны, преимущественно брахиопод; 16 – конгломераты; 17 – карбонатные конкреции; 18 – оскольчатые слаболитифицированные аргиллиты; 19 – линзообразные пропластки угля или крупные скопления растительного детрита; 20 – фрагментарные растительные остатки и дисперсные кутикулы

Местонахождение Кушкаяк относится к габдрашитовской свите, возраст которой определяется как верхнеартинский.

Местонахождения нижнекунгурского подъяруса

6. Ачит – Свердловская область, Красноуфимский район, дорожная выемка на северо-западной окраине г. Ачит (дорога Кунгур-Ключи – Ачит). В светло-желтых песчаниках и алевропелитах (слои 2–3) найдены: *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Rufloria* sp., *Tylodendron* sp., *Cordaicarpus* sp., *Cardiocarpus* sp.

7. Быково – Свердловская область, Красноуфимский район, дорожная выемка в 3 км вос-

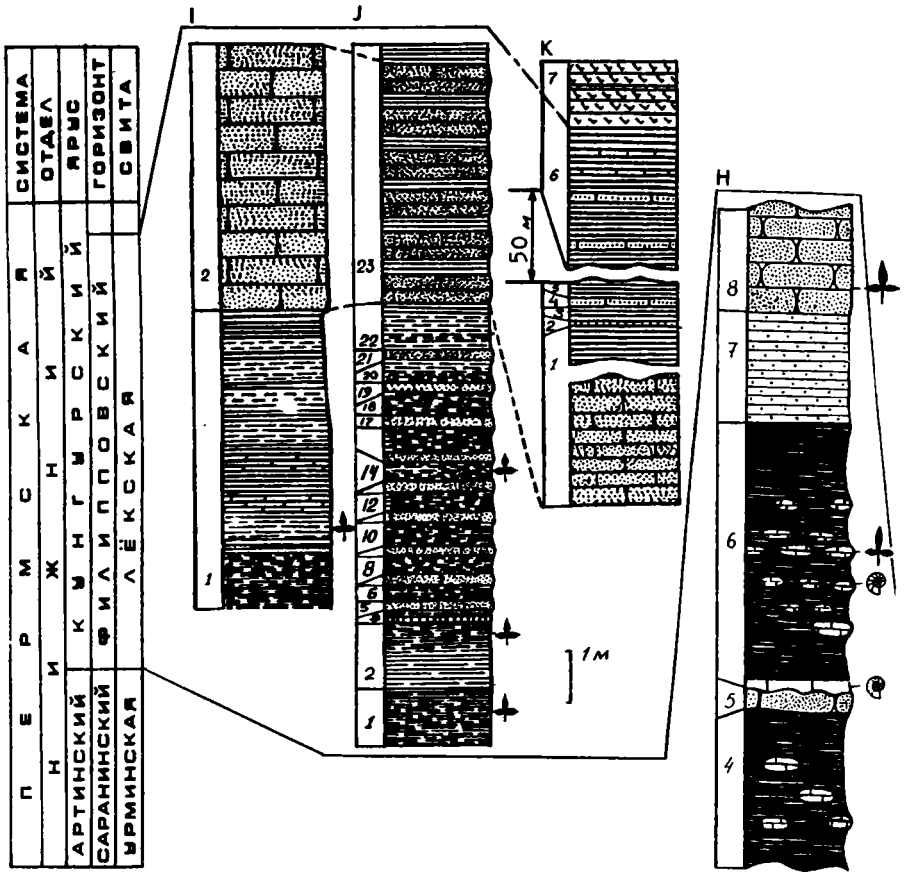


Рис. 5. Стратиграфическое положение и геологические разрезы верхнеартинских (урминская свита) и нижнекунгурских (лекская свита) местонахождений растительных остатков

Местонахождения: Н – Шайдуры; I – Крутая Катушка; J – Красная Глинка; К – Матвеево

Условные обозначения см. на рис. 4

точнее с. Быково (дорога Кунгур – Ачит, слои 1–2). В настоящее время обнажение засыпано при строительстве дороги. Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Pecopteris* cf. *suksunensis* Zal., *P. anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Tylodendron speciosum* Weiss, *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S. Meyen, "Walchia" sp., *Lepeophyllum leninskiensis* Popova vel *Crassinervia peltiformis* Gorelova (=? *Rufloria minima* (Such.) S.Meyen), *Cordaicarpus uralicus Dombr.*, *Cordaicarpus* sp., *Samaropsis* sp., *Carpolithes* sp.

8. Александровское – Свердловская область, Красноуфимский район, левый берег р. Зюрзя выше плотины в дорожной выемке (дорога Ачит – Александровское – Красноуфимск). Из тонко- и среднезернистых светло-желтых песчаников и алевропелитов определены: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Paracalamitina* cf. *ignatievii* Naug., *Phyllotheca* sp., *Pecopteris* cf. *suksunensis* Zal., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Psygmophyllum* sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Samaropsis triquetra* Zal., *Carpolithes* sp., *Cardiocarpus* sp., *Cordaicarpus* sp., *Samaropsis* sp. Из этого местонахождения С.В.Мейеном (сборы 1968 г.). были определены: *Samaropsis extensa* Neub. vel *uncinata* Neub. (=? *S. salamatica* Zal.), *Kirkoria multifida* Zal., *Walchia* sp., *Entsovia* sp., *Rufloria* cf. *recta* (Neub.) S.Meyen.

Местонахождения Ачит, Быково, Александровское относятся к терригенной толще, возраст которой оценивается как верхнеартинский (саранинский) [Владимирович, 1981, 1986] или кунгурский (иренский) [Чувашов, Дюпина, 1973; Чувашов и др., 1990]. Автор разделяет мнение о кунгурском возрасте указанных местонахождений, основываясь на комплексе растительных остатков.

9. Матвеево – Пермская область, Лысьвенский район, левый берег р. Барды в 1,3 км ниже по течению от моста в с. Матвеево. Растительные остатки происходят преимущественно из слоя 4. В

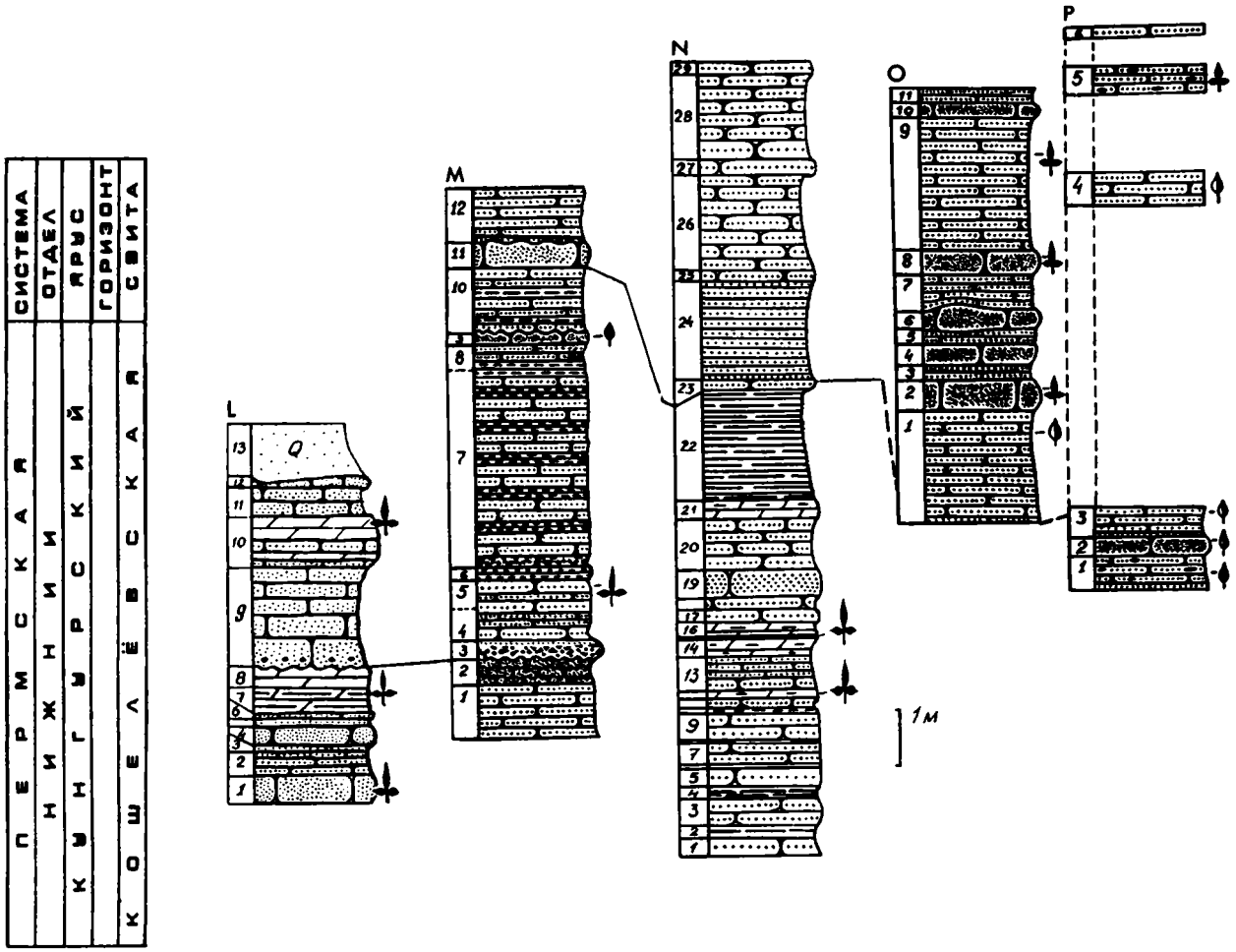


Рис. 6. Стратиграфическое положение и геологические разрезы верхнекунгурских (кошелевская свита) местонахождений растительных остатков

Местонахождения: L – Чекарда-1; M – Чекарда-2; N – Юлаево; O – Сосновое-1; P – Сосновое-2

Условные обозначения см. на рис. 4

темно-серых аргиллитах и алевролитах собраны растительные остатки: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Equisetinostachys* sp. SVN-1, *Phyllotheca biarmica* Zal., *P. campanularis* Zal. emend. Naug., *Calamites* sp., *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Viatscheslaviophyllum* (?) sp., *Knorria* sp., *Pecopteris uralica* Zal., *P. anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris pennaticisa* Zal., *Sphenopteris* sp., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum* (al. "Odontopteris") *artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* sp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Mauerites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Psygmophyllum* sp., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Pholidophyllum ornatum* Zal. emend. Ignatiev, *Cyparissidium* (al. Walchia) *apressum* (Zal.) S. Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen, *Bardospermum rigidum* S. Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes globosus* Suchov, *Carpolithes* sp., *Sylvella alata* Zal., *Sylvella* sp.

10. Красная Глинка – Пермская область, Лысьвенский район, правый берег р. Барда в 1,3 км выше моста в с. Матвеево. Из слоя 6 были собраны: *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Phyllotheca* sp., *Equisetina magnivaginata* Zal. *Annulina neuburgiana* Zal., *Viatscheslaviophyllum* (?) sp., *Knorria* sp., *Pecopteris uralica* Zal. *P.anthriscifolia*

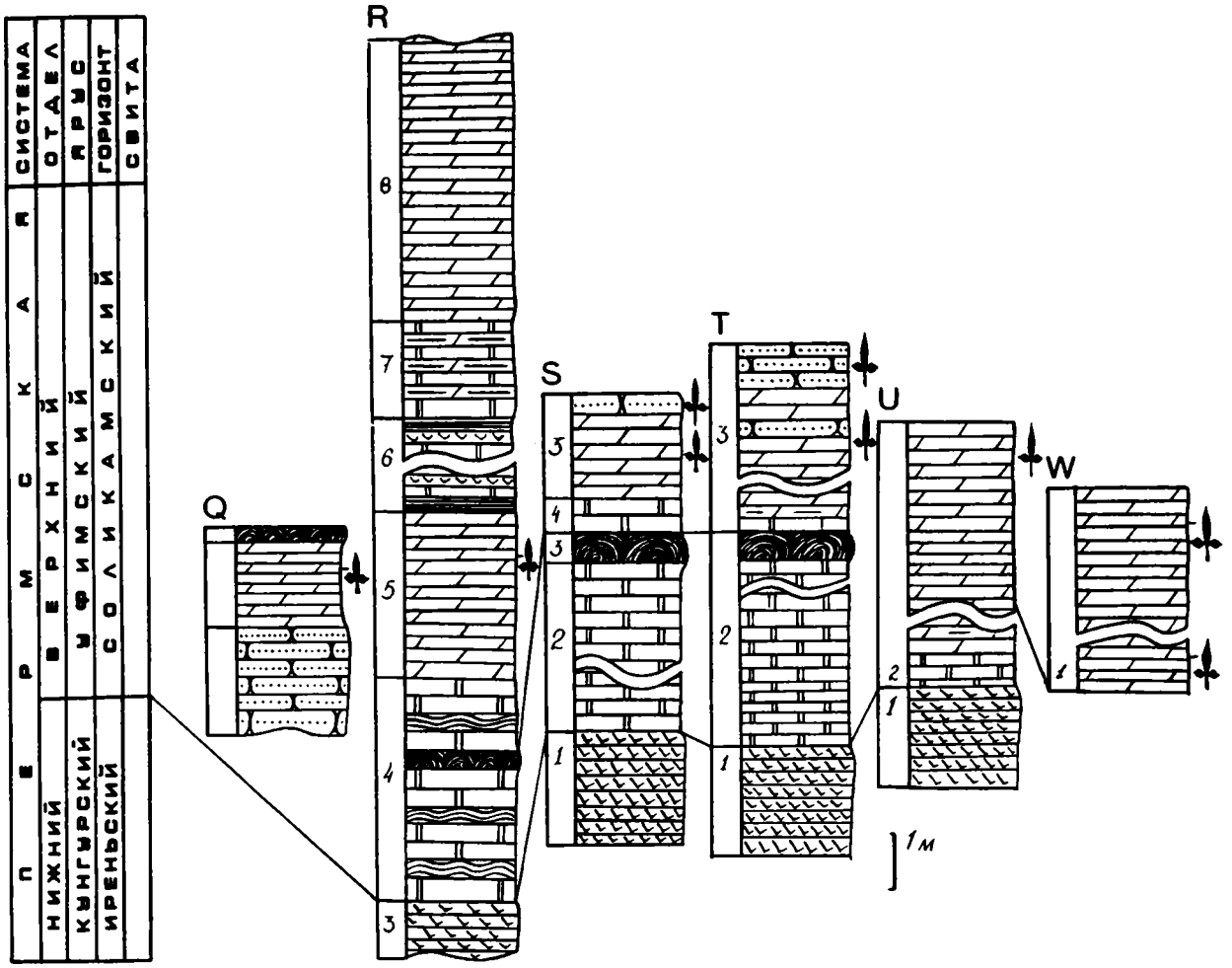


Рис. 7. Стратиграфическое положение и геологические разрезы нижнеуфимских (соликамская свита) местонахождений растительных остатков

Местонахождения: Q –Успенка; R – Чумкасский карьер; S – Сылва-1 и Сылва-2, комбинированная колонка двух разрезов; T – Алебастрово; U – Хохловка; W – Полазна

Условные обозначения см. на рис. 4

(Goepp.) Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris pennaticisa* Zal., *Sphenopteris* sp., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum (al. "Odontopteris") artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* sp., *Rhachiphyllum* (?) sp. SVN-1, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Biarmopteris pulchra* Zal., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Pholidophyllum ornatum* Zal. emend. Ignatiev, *Angophyllites ordinatus* Gluch., *Nephropsis* sp., *Crassinervia* sp., *Cordaites sp., Entsovia* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Cyparissidium (al. Walchia) appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella (al. Walchia) bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Bardospermum rigidum* S.Meyen, "*Walchia*" sp., *Tylodendron* sp., *Samaropsis triquetra* Zal., *Samaropsis* sp., *Bardocarpus aliger* Zal., *Cordaicarpus* sp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp., *Sylvella alata* Zal. Из этого же местонахождения Л.В.Глуховой [1989] были описаны *Rufloria* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluch., *R. unica* Gluch.

11. Крутая Катушка – Пермская область, Лысьвенский район, левый берег р. Барда в 2 км ниже моста в с. Матвеево. В темно-серых аргиллитах и мергелях найдены: *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Phyllotheca campanularis* Zal.

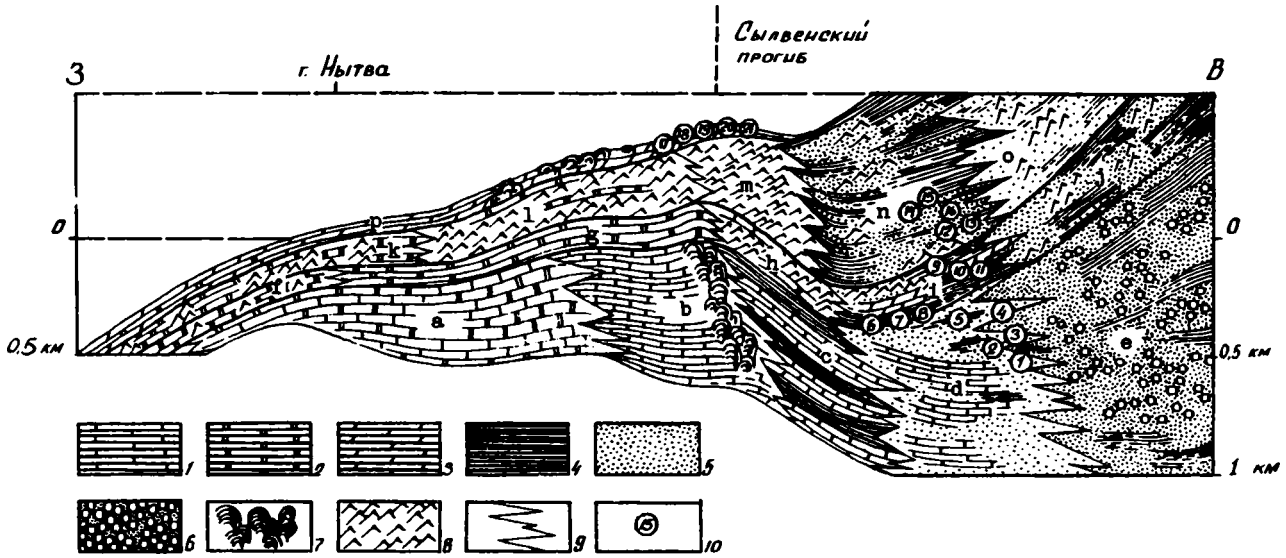


Рис. 8. Схематическая приуроченность изученных местонахождений растительных остатков к различным типам разрезов от верхнеартинского до нижнеуфимского подъяруса включительно. Поперечное сечение через Предуральский краевой прогиб дается приблизительно на широте г. Нытвы, по П.А. Софроницкому, В.П. Золотовой [1988], с изменениями и дополнениями

Свиты верхнеартинского подъяруса: a,b – камайская и иргинская свиты (нерасчлененные), c – шуртанская свита (ее фациальный аналог в южной части Среднего Приуралья – дивьинская свита), d,e – урминская свита (верхняя часть толщи d и нижняя часть толщи i соответствуют уровню крыловской свиты);
свиты нижнекунгурского подъяруса: f-h – филипповская свита, i,j – карнауховская и лекская свиты (нерасчлененные);
свиты верхнекунгурского подъяруса: k-m – иренская свита, n,o – поповская и кошелевская свиты (нерасчлененные);
свиты нижнеуфимского подъяруса: p – соликамская свита

1 – известняки; 2 – доломиты; 3 – мергели; 4 – аргиллиты; 5 – песчаники; 6 – конгломераты; 7 – органогенные постройки; 8 – эвапориты (преимущественно гипсы и ангидриты); 9 – фациальные границы; 10 – положение местонахождений. Номера местонахождений соответствуют их номерам в общем списке (стратиграфический очерк). Местонахождения на схеме показаны условно: отмечается их стратиграфическая и фациальная приуроченность, а не точное географическое положение

emend. Naug., *P. biarmica* Zal., *Phyllotheca* sp., *Sphenophyllum* sp., *Equisetina magnivaginata* Zal., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., *Viatscheslaviophyllum* sp., *Ptychocarpus* (?) sp., *Pecopteris uralica* Zal., *P. anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris pennaticisa* Zal., *Sphenopteris* sp., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum* (al."*Odontopteris*") *artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* (?) sp. SVN-1, *Rhachiphyllum* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Psygmophyllum* sp., *Mauerites* sp., *Gracilopteris lonchophylliodes* Naug., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Biarmopteris pulchra* Zal., *Entsovia inornata* Gluch., *Entsovia* sp., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen, *Rufloria* sp., *Pholidophyllum ornatum* Zal. emend. Ignatiev, *Suchoviella triquetrapora* Naug., *Cordaites* ex gr. *lineatus* (Neub.) S. Meyen, *C.* cf. *signularis* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Nephropsis* sp., *Bardia insignis* Zal., *B. gracilis* Zal., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Cyparissidium* (al.*Walchia*) *appressum* (Zal.) S. Meyen, *Taxodiella* (al. Walchia) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Bardospermum rigidum* S. Meyen, *Permotheca* sp., *Sylvella alata* Zal., *Sylvella* sp., *Carpolithes* sp., *Crassinervia* sp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis triquetra* Zal., *Samaropsis* sp., *Cardiocarpus* sp., *Cordaicarpus* sp., *Bardocarpus aliger* Zal., *Craspedosperma bardaeanum* Zal. Из этого же местонахождения Л.В.Глуховой [1989] были описаны *Rufloria lae-vis* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *R. papillosa* Gluch. Местонахождения Матвеево, Красная Глинка, Крутая Катушка относятся к отложениям лекской свиты, которая имеет раннекунгурский (филипповский) возраст.

Местонахождения верхнекунгурского подъяруса

12. Чекарда-1 – Пермская область, Суксунский район, левый берег р. Сылва непосредственно ниже устья р.Чекарда. Это местонахождение было детально изучено и описано автором [Наугольных, 1992а]. Флористические остатки происходят в основном из трех слоев. Из слоя 1 были собраны: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Kerpia macroloba* Naug., *Tylodendron speciosum* Weiss. Из слоя 7 были собраны: *Paracalamites frigidus* Neub., *P.* cf. *striatus* (Schmalh.) Zal., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *Phyllotheca* sp., *Pecopteris uralica* Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp. SVN-1, *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2, *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Flabellofolium* sp., *Mauerites confertus* Zal., *Mauerites* sp., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Permotheca* sp., *Kerpia macroloba* Naug., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaicladus* sp., *Rufloria* sp., *Nephropsis rhomboidea* Neub., *Entsovia kungurica* S.Meyen, *Entsovia* sp. *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Bardospermum rigidum* S. Meyen (стерильные побеги), *Samaropsis triquetra* Zal., *Samaropsis* sp., *Sylvella alata* Zal., *Sylvella* sp., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cardiocarpus* sp., *Samaropsis* cf. *subpatula* Suchov, *Carpolithes* sp., *Samaropsis macroptera* Naug., *S. complanata* Naug., *Radicites* sp. SVN-1., *Craspedosperma bardaeanum* Zal.

Из слоя 10 были собраны растительные остатки: *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp. SVN-1, *Paracalamites* sp., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *Phyllotheca* sp. SVN-3, *P.* aff. *stenophylloides* Zal., *Phyllotheca* sp. SVN-1, *P. biarmica* Zal., *Phyllotheca* sp., *Sachyogyrus multifarius* Zal., *Equisetinostachys* sp. SVN-1, *Bowmanites biarmensis* Naug., *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Sphenophyllum* sp. SVN-1, *Sphenophyllum* sp. SVN-2 (*aff. thonii* Mahr), *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., *Equisetina* (?) sp., *Pecopteris helenaeana* Zal., *P uralica* Zal., *P.* cf. *suksunensis* Zal., *P. synica* Zal., *P. tchekardensis* Vlad., *Pecopteris* sp. SVN-1, *Pecopteris* sp. SVN-2, *Ptychocarpus distichus* Naug., *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-1, *Pecopteris* cf. *filatovae* Sixtel, *Orthotheca dicranophora* Naug., *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum* cf. *shenkii* (Heyer) Kerp, *R.* (al. "*Odontopteris*") *artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Psygmophyllum* sp., *Bardia* aff. *mauerii* Zal., *Mauerites confertus* Zal., *Mauerites* sp., *Biarmopteris pulchra* Zal., *Alternopsis stricta* Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Gracilopteris* sp. SVN-1, *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Permotheca* sp., *Kerpia macroloba* Naug., *Lepeophyllum* sp., *Crassinervia* sp., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. recta* (Neub.) S. Meyen, *R. papillosa* Gluchova, *Rufloria* sp., *Cordaites* sp., *Nephropsis rhomboidea* Neub., *N. (Sulcinephropsis) crinitus* Gluch., *Nephropsis* sp., *Pholidophyllum pterocerum* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S. Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Entsovia kungurica* S.Meyen, *Entsovia* sp., *Samaropsis triquetra* Zal., *S. danilovii* Suchov, *S.* ex gr. *erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombrovskaya, *S.* aff. *dombrovskae* Vlad., *S.* cf. *extensa* Neub., *Samaropsis macroptera* Naug., *S. complanata* Naug., *Semina* gen. et sp. nov?, *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes globosus* Suchov, *Garpolithes* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombrovskaya, *Bardocarpus superus* Neub., *Bardocarpus* sp., *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Sylvella alata* Zal., *Sylvella* sp., *Graspedosperma bardaeanum* Zal.. Из этого же местонахождения (привязка к слою неизвестна) Л.В. Глуховой описаны *Rufloria laevis* Gluchova, *R. papillosa* Gluchova, *R. unica* Gluchova.

13. Чекарда-2 – Пермская обл., Суксунский район, левый берег р. Сылва в 100 м выше по течению от устья р. Чекарда. Из слоя 5 были собраны растительные остатки: *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Equisetinostachys* (?) sp. SVN-2, *Phyllotheca biarmica* Zal., *P.*

campanularis Zal. emend. Naug., *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum (al. "Odontopteris") artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Mauerites* sp., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen, *Cordaites* sp., *Rufloria* sp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis triquetra* Zal., *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp., *Carpolithes* sp.

14. Сосновое-1 – располагается в 150 м от обнажения Сосновое-2 (см. ниже) в направлении к р. Сылва, в уступе над проселочной дорогой на склоне холма. В слоях 2 и 9 собраны остатки стеблей *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp. и редкие аллохтонные остатки *Rhachiphyllum* sp.

15. Сосновое-2 – Пермская область, Суксунский район, правый берег р. Чекарда в 150 м ниже по течению от дер. Чекарда, в 200 м по направлению к р. Сылва от дороги Чекарда – Агафонково, в уступе холма непосредственно над проселочной дорогой, напротив излучины р. Чекарда у старой плотины (мельницы ?). В слоях 5 и 6 обнаружены остатки *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brogn.) Schimper, *Rhachiphyllum* sp.

16. Юлаево – Пермская область, Суксунский район, левый берег р. Сылва в 50 м выше по течению от дер. Юлаево. В слоях 12 и 15 собраны растительные остатки: *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *Phyllotheca* sp., *Sachyogyrus multifarius* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Pecopteris uralica* Zal., *P.anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum (al. "Odontopteris") artipinnatum* (Zal.) Naug., *Rhachiphyllum* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P.cuneifolium (Kutorga)* Schimper, *Psygmophyllum* sp., *Mauerites* sp., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Cyparissidium (al. Walchia) appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen, "*Walchia*" sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Nephropsis* sp., *Lepeophyllum* sp., *Entsovia kungurica* S.Meyen, *Entsovia* sp., *Vojnovskya* sp., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp., *Samaropsis* sp., *Sylvella alata* Zal., *Sylvella* sp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp.

Местонахождения Чекарда-1, Чекарда-2, Сосновое-1, Сосновое-2 и Юлаево относятся к кошелевской свите иренского горизонта кургурского яруса.

Местонахождения нижнеуфимского подъяруса

17. Полазна – Пермская область, железнодорожная выемка у ст. Полазна железной дороги Пермь – Углеуральская. В слое 1 в плитчатом коричневато-сером мергелистом известняке собраны растительные остатки: *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Musci* (*Bryopsida*) indet., *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen.

18. Хохловка – Пермская область, правый берег р.Кама вблизи архитектурно-этнографического музея "Хохловка", обнажение вдоль ручья, впадающего в залив в 200 м ниже по течению от музея. В слое 2 в 20 м над кровлей слоя 1 в серых плитчатых мергелистых известняках обнаружены многочисленные, но однообразные растительные остатки: *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *V. elongata* Neub., *Viatscheslaviophyllum* sp., Musci (Bryopsida) indet.

19. Чумкасский карьер – Пермская область, левый берег р. Кама в 10 км от ст. Пальники железной дороги Пермь – Углеуральская. В слое 5 были собраны растительные остатки: *Viatcheslavia* (?) sp. (тип сохранности – *Knorria*), *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub.

20. Сылва-1 – Пермская область, левый берег р. Сылва, рядом со ст. Сылва железной дороги Пермь – Чусовская. В слое 2 (среднеслоистый светло-желтый песчаник) собраны растительные остатки: *Viatcheslavia* (?) sp. (тип сохранности – *Knorria*), *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Rufloria* sp., *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Calamites gigas* Brongn.

21. Сылва-2 – Пермская область, правый, берег р. Сылва непосредственно напротив ст. Сылва железной дороги Пермь – Чусовская. В слое 4 (светло-желтый песчаник) собраны растительные

остатки: *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *Viatcheslavia* (?) sp., (тип сохранности – *Knorria*), *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn) Schimper, *Rufloria* sp.

Местонахождения Полазна, Хохловка, Чумкасский карьер, Сылва-1, Сылва-2, Успенка и Алебастрово относятся к соликамскому горизонту уфимского яруса.

Помимо приведенных в этом списке местонахождений, в тексте есть ссылки на ряд верхнеартинско-нижнекунгурских местонахождений, располагающихся в среднем течении р. Сылва (участок от ст. Шамары до с. Агафонково), которые не были детально описаны. Точное географическое положение этих местонахождений (Дуван, Молебка, Красный Луг, Березовка и др.) показано на рис. 1 и 2.

Описание растений.
Замечания о систематике, филогении и номенклатуре

Отдел **Pteridophyta. Птеридофиты**
Класс **Lycopodiopsida**
Порядок **Isoetales**
Семейство **Pleuromeiaceae (?)** Potonie, 1904
Род ***Sadovnikovia*** Naugolnykh, 1994

Sadovnikovia: Наугольных, 1994, с. 135.

Типовой вид: *Sadovnikovia belemnoides* Naug., 1994, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Диагноз. Изолированные спорофиллы плауновидных. Очертания спорофиллов субтреугольные. Спорофиллы очень длинные и узкие, немного расширяющиеся в проксимальной части. Верхушка спорофилла сильно оттянута. Имеется единственная средняя жилка. Вдоль оси спорофилла по его адаксиальной стороне проходит узкий килевидный валик.

Сравнение. От наиболее сходного рода *Tomiostrobus* Neuburg emend. Sadovnikov род *Sadovnikovia* Naug. отличаеся сильно оттянутой апикальной частью.

Видовой состав: типовой вид.

Распространение. Иренский горизонт кунгурского яруса, Среднее Поволжье.

Sadovnikovia belemnoides Naug.
Рис. 9, А, В, Н; рис. 11, А

Sadovnikovia: Наугольных, 1994, с. 136, рис. 1,г,д, рис. 2,а-в,д, рис. 3,а

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/ 313(92), Среднее Приуралье, Пермская область, левый берег р.Сылва непосредственно ниже устья р. Чекарда, местонахождение Чекарда-1, слой 10; кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь.

Описание. Спорофиллы субтреугольных очертаний, с единственной средней жилкой и сильно удлиненным дистальным концом (верхушкой). Спорангий имеет овальную форму с заостряющимся апексом. Спорангий вытянут вдоль оси спорофилла и осложнен срединным валиком. Вдоль проводящего пучка проходят тяжи механической ткани.

В колекции имеются три экземпляра спорофиллов, на которых сохранились средняя и проксимальная части. Длина наиболее представительного фрагмента спорофилла, избранного голотипом, составляет 44 мм, максимальная ширина, вблизи основания спорофилла – 12 мм, минимальная ширина дистальной части спорофилла 4 мм. Края спорофилла ровные, слегка изогнутые, вогнутые в направлении оси спорофилла. В проксимальной части края закруглялись, образуя вокруг спорангия кайму шириной около 3 мм. Вдоль средней части спорофилла располагается единственная тонкая (0,5 мм в ширину) средняя жилка.

В проксимальной части спорофилла имеется темноокрашенное вздутие овальных очертаний с заостряющейся дистальной частью, разделенное продольным килем, вероятно, располагавшимся на адаксиальной стороне. На голотипе киль выражен желобком, поскольку спорофилл ориентирован к наблюдателю абаксиальной поверхностью. Эта структура интерпретируется как спорангий, располагавшийся на адаксиальной стороне спорофилла и пропечатавшийся на породе сквозь его абаксиальную поверхность. Длина спорангия – 13 мм, его максимальная ширина – 6 мм. Апикальная часть спорангия клиновидно вытянута в направлении верхушки спорофилла.

В рельефе поверхности спорофилла на голотипе заметны два слабых валика, располагающихся по обеим сторонам вдоль проводящего пучка. Эти валики, возможно, соответствуют гиподермальной обкладке проводящего пучка.

В средней части спорофилла вдоль его краев располагаются две симметричные темные поло-

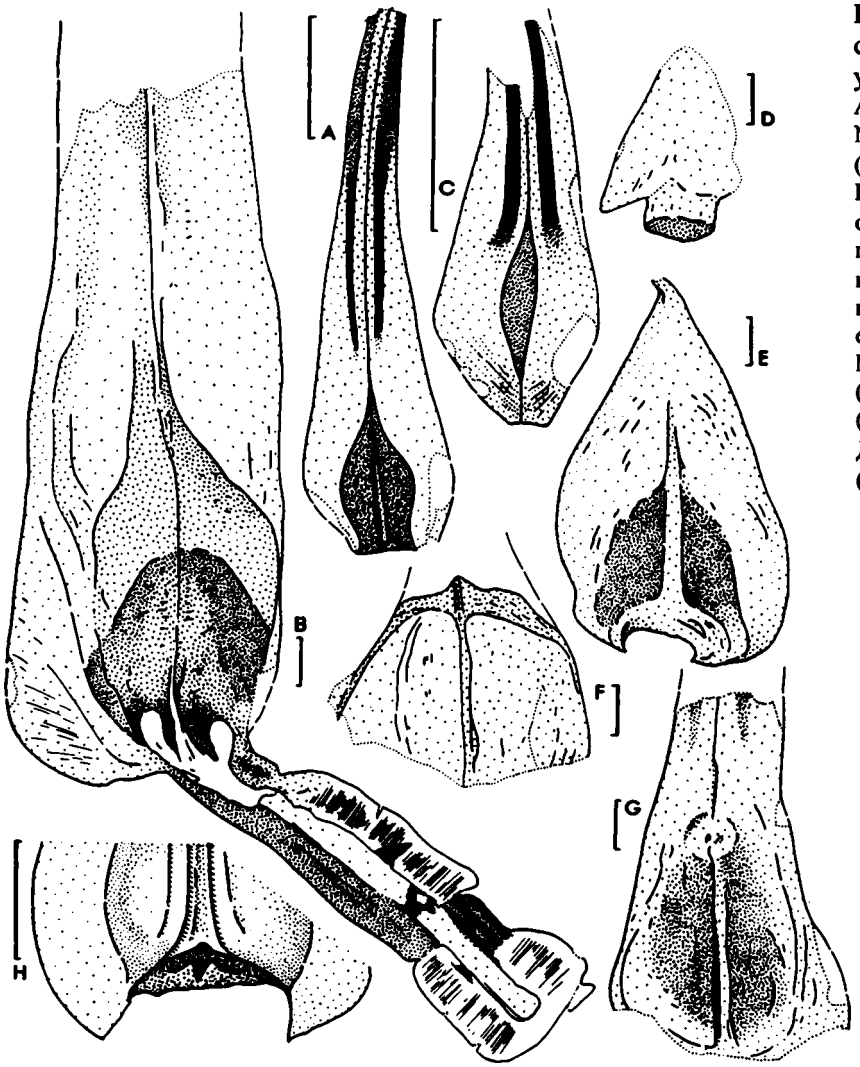


Рис. 9. Кунгурские и нижнеуфимские лепидофиты Среднего Приуралья

А, В, Н – *Sadovnikovia belemnoides* Naug.: А – голотип № 3773(11)/313 (92), В – синтип № 3773(11)/400(96), Н – генерализованная схема строения основания спорофилла с рубцом прикрепления; С–G – спорофиллы нескольких типов, ассоциирующие с корами *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub.

Местонахождения: Крутая Катушка (В), Чекарда-1, слой 10 (А), Полазна-I (С–G)

Длина масштабной линейки – 1 см (А), 0,5 см (Н), 2 мм (В-G)

сы. Они могут соответствовать устьичным полосам, известным у филлоидов верхнепермского лепидофита *Fasciostomia delicata* Gomankov [Гоманьков, Мейен, 1986].

В основании спорофилла располагается рубцеобразная структура правильной серповидной формы, скорее всего образованная отделительным слоем. На этот рубец проецируется килевидный валик. Он отпечатывался и на рубце, остававшемся от опавшего спорофилла на побеге лепидофита.

Лигула на имеющемся образце не наблюдается, видимо потому, что спорофилл виден с абаксиальной стороны.

Замечания. В кунгурском ярусе Среднего Приуралья остатки плауновидных исключительно редки. Помимо описанных выше остатков изолированных спорофиллов, спорадически встречаются обрывки филлоидов и в разной степени декортицированные фрагменты коры лепидофитов (рис. 10). Возможно, все эти остатки принадлежали одному естественному ("ботаническому") виду плауновидных.

Один из наиболее хорошо сохранившихся слабо декортицированных остатков коры обнаруживает сходство с некоторыми триасовыми лепидофитами, прежде всего, – *Pleuromeia* [Наугольных, 1994; Нейбург, 1960б, рис. 6; Добрускина, 1974, рис. 4, а-г, рис. 5; 1982, рис. 26, г, рис. 27, в,з].

Если рассматривать спорофиллы *Sadovnikovia* и рецентного *Isoetes* как крайние члены гипотетического филогенетического ряда, то часть триасовых представителей семейства Pleuromeiaceae и близкого ему семейства Takhtajanodoxaceae могут быть закономерно расположены

между *Sadovnikovia* и *Isoetes* (рис. 11). При этом выявляется морфогенетический тренд, выражающийся в уменьшении относительных размеров дистального сегмента спорофилла и его большей морфологической обособленности от фертильной части спорофилла. Кроме этого, усложняется и общая организация фертильной части спорофиллов.

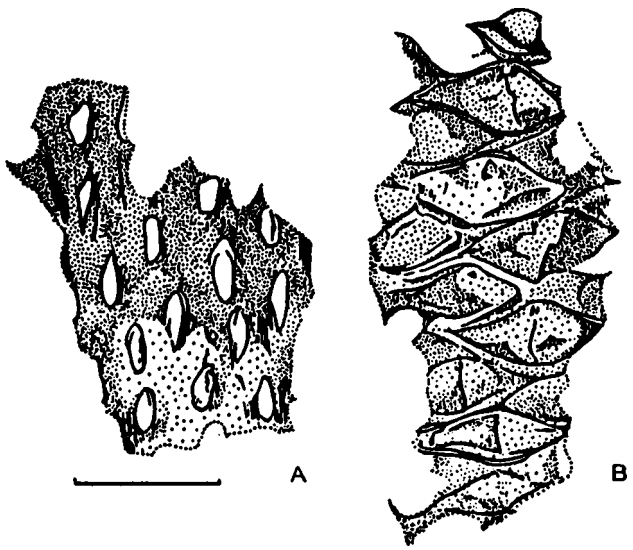


Рис. 10. Изолированные коры кунгурских лепидофитов
А – *Knorria* sp., экз. № ПГУ 2/262; В – предполагаемая кора *Sadovnikovia belemnoides* Naug., экз. № ПОКМ 7707/14
Местонахождения: Красная Глинка (А), Матвеево (В)
Длина масштабной линейки – 1 см

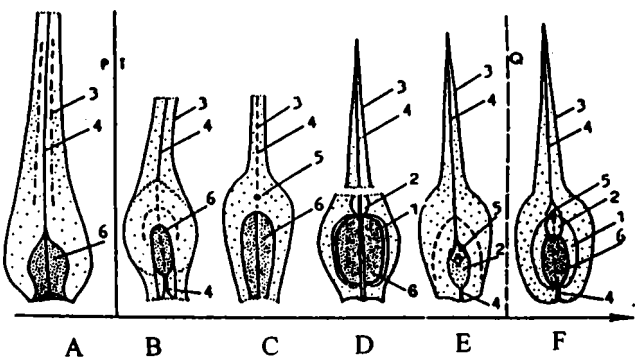


Рис. 11. Направление морфогенеза (основное звено в развитии) позднепалеозойских и раннемезозойских представителей порядка Isoetales
А – *Sadovnikovia belemnoides* Naug.; В – *Tomiostrobus radiatus* Neub.; С – *T. migayi* (Schved.) Sadovnikov; D – *Pleuromeia rossica* Neub.; E – *Takhtajanodoxa mirabilis* Snig.; F – *Isoetes* sp. (В – по И.А. Добрускиной [1985]; с – по Г.Н. Садовникову [1982]; D, E, F – по Н.С. Снигиревской [1989])
Цифрами обозначены: 1 – велум, 2 – глоссоподий, 3 – дистальный сегмент, 4 – проводящий пучок, 5 – лигула, 6 – спорангий

Таким образом, спорофилл *S. belmnoides* и некоторые из ассоциирующих с ним остатков коры лепидофитов наибольшее сходство обнаруживают с триасовыми родами *Tomiostrobus* и *Pleuromeia*, что может указывать на их филогенетическую связь. *S. belemnoides* скорее всего является наиболее древним (раннепермским) предком мезозойских Pleuromeiaceae.

Интересен тот факт, что спорофиллы *S. belemnoides* очень напоминают общими очертаниями, размерами и наличием двух темноокрашенных (устьичных?) полос, расположенных по обеим сторонам спорофилла вдоль его средней жилки, спорофиллы, ассоциирующие с корами лепидофита *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend Neub. и филлоидами *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub. (см. рис. 9,C-G), образующими монодоминантные ориктоценозы в соликамском горизонте уфимского яруса (верхняя пермь) в Среднем Приуралье. Не будет преувеличением сказать, что садовниковия – филогенетический предшественник вячеславий. Высказывалось мнение [Мейен, 1987б; Meyen, 1982, 1987 и др.], что *Viatcheslavia* вместе с близким родом *Signacularia*, известным из казанских отложений Русской платформы, могут являться позднепермскими предками триасовых *Pleuromeia*, что косвенно также свидетельствует в пользу отнесения *Sadovnikovia* к семейству Pleuromeiaceae.

Распространение. Иренский горизонт, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Голотип (почти целый спорофилл) с противоотпечатком и два синтипа.

Класс **Equisetopsida**
Подкласс **Bowmantidae**
Порядок **Bowmanitales**
Семейство **Bowmanitaceae** S.Meyen 1978
(= Sphenophyllaceae Potonie, 1887)
Род ***Bowmanites*** Binney, 1871

Bowmanites: Binney, 1871, с. 59–60; Halle, 1927; Hoskins, Cross, 1943, с. 139–140; Seward, 1898, с. 401; Основы палеонтологии, 1963, с. 499; Снигиревская, 1962, с. 546–547; Emberger, 1944, с. 176; Arnold, 1947, с. 136–138; Nemejc, 1963, с. 281; Мейен 1987б, с. 88–89; Meyen, 1987, с. 85–88; Gothan, Weyland, 1954, с. 178.

Sphenophyllostachys: Seward, 1898, с. 402–406; Hirmer, 1927, ; Zimmermann, 1930, с. 164–165; Emberger, 1944, с. 17; Nemejc, 1963, с. 281; Boureau,1964, с. 105–108; Основы палеонтологии, 1963, с. 499.

Monosphenophyllum: Lotsy, 1909, c. 2–525.
Bifurcosphenophyllum: Lotsy, 1909, c. 2–525.
Tetrasphenophyllum: Lotsy, 1909, c. 2–525.
Sphenophyllostrobus: Carpenter, 1919, c. 18–247.
Koinostachys: Remy, 1955, c. 5–40; Nemejc, 1963, c. 282–283.
Aspidostachys: Remy, 1955, c. 5–40; Nemejc, 1963, c. 283.
Anastachys: Remy, 1955, c. 5–40; Nemejc, 1963, c. 288.

Типовой вид: *B. cambrensis* Binney, 1871, верхний карбон Европы.

Диагноз. Компактные терминальные или боковые (латеральные) стробилы, образованные сближенными мутовчато расположенными спорофиллами, сидящими на оси. В каждой мутовке имеется три спорофилла. Вдоль оси спорофиллы расположены правильными рядами. Спорофиллы хорошо развиты и состоят из двух частей: нижней (брактея) и верхней (спорангиофор s.s.). Нижняя часть является стерильной и имеет форму чешуевидного листа с загнутой кверху верхушкой. Верхняя часть (спорангиофор) является собственно фертильной и представляет собой систему разветвленных или, реже, простых осей – "ножек", на концах которых располагается по одному спорангию, иногда проксимально раздваивающемуся. Форма спорангиев близка к яйцевидной.

Растения в большинстве своем изоспоровые, но известен, как минимум, один гетероспоровый вид. Споры трехлучевые, округлых очертаний с длиной лучей около половины радиуса, 50–90 мкм в диаметре. Экзина тонкая, гладкая или со слабой точечной скульптурой, реже крупносетчатая с шипиками в углах сетки.

Видовой состав: *B. angustifolius* (Germar) Hoskins et Cross, *B. bifurcatus* Andrews et Mamay, *B. cambrensis* Binney, *B. cuneifolius* (Sternberg) Hoskins et Cross, *B. dawsonii* (Will.) Weiss, *B. fertilis* (Scott) Hoskins et Cross, *B. gracilis* (Grepin) Hoskins et Cross, *B. jablokovii* Snigirevskaja, *B. kidstonii* (Hemingway) Hoskins et Cross, *B. laxus* Halle, *B. major* (Kidston) Hoskins et Cross, *B. moorei* Mamay, *B. nindeli* Remy, *B. pterosporus* Snigirevskaja, *B. roemeri* Solms-Laubach, *B. scottii* Hoskins et Cross, *B. simplex* Hoskins et Cross, *B. simonii* R.Remy, *B. tenerrimus* (Ettingshausen) Hoskins et Cross, *B. tenuissimus* (Kidston) Hoskins et Cross, *B. trichomatosus* (Stur) Hoskins et Cross, *B. trisporangiatus* Hoskins et Cross, *B. tumbana* W.Remy et C.Spassov, *B. verticillatus* (Schlotheim) Hoskins et Cross, *B. biarmensis* sp. nov.

Распространение. Карбон и пермь Евразии и Северной Америки (табл. 5).

Bowmanites biarmensis Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 12, D

Название вида от "Биармия" (мифологическая страна, располагавшаяся к северо-западу от Уральских гор).

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/217(91), стробил на облиственном побеге; Среднее Приуралье, бассейн р.Сылва, левый берег р.Барда, в 2 км ниже пос. Матвеево, местонахождение Крутая Катушка, слой 1; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Diagnosis. Strobiles of sphenophyllalean affinity bear ten or slightly more metamers (whorls of sporophylls). Bracts (sterile lower parts of sporophylls) are scale-like. Upper margin of bracts bears short spines. Terminal metamer of fructification is conic. Structure of sporangiophores is unknown.

Диагноз. Стробилы из десяти или несколько большего количества мутовок спорофиллов. Стерильные нижние части спорофиллов (брактеи) чешуевидные. Верхний край брактей несет короткие шиповидные выросты. Терминальный метамер фруктификации имеет коническую форму. Строение спорангиофоров неизвестно.

Описание. Единственный имеющийся в моем распоряжении остаток представляет собой отпечаток стробила с частично сохранившейся фитолеймой. Стробил располагается терминально на удлиненном, лишенном листьев членистом побеге из шести междоузлий, который, в свою очередь, присоединяется к оси с тремя сохранившимися мутовками листьев. Представляется маловероятным, чтобы при одних и тех же условиях захоронения с одной части побега были полностью удалены все листья, а на другой части сохранились три последовательно располагающихся мутовки. Возможно, лишенная листьев часть оси, несущая фруктификацию, была специализированной морфологической структурой, которая далее в тексте именуется "удлиненный побег".

Длина стробила составляет 52 мм, ширина – до 9 мм в местах расположения брактей. Диаметр несущей оси равен 5–6 мм. Стробил деформирован давлением (уплощен по продольной оси). На фруктификации ясно видны широкие

Рис. 12. Бовманитовые кунгурского яруса Среднего Приуралья
A–C, E, F – *Sphenophyllum biarmicum* Zal.: A – экз. № 3773(11)/229(90), B – экз. № 3773(11)/115 (89), C – экз. № 3737/146, E – экз. № 3773(11)/ 24(90), F – экз. № 3737/175; D – *Bowmanites biarmensis* Naug., голотип, № 3773(11)/217(90)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

чешуевидные брактеи, выраженные на остатке в виде рельефно выступающих "поясков". В верхней части брактей, по их краю, располагаются короткие (до 1–2 мм) шипообразные выросты, особенно хорошо заметные на периферии стробила. Строение спорангиофоров в целом не известно, но о нем есть косвенные данные. В одном месте остатка за разрушенной чешуевидной пластинкой брактеи видны два округлояйцевидных тела около 2 мм в длину, возможно являющиеся остатками спорангиев. Стробил состоит из десяти метамеров. Терминальный (стерильный?) метамер стробила отличается от остальных своей субконической формой.

"Удлиненный побег", лишенный листьев и несущий стробил, имеет длину около 58 мм и ширину до 2,5 мм. На поверхности побега наблюдаются продольные ребра, проходящие через узлы прямо, без чередования. Междоузлия "удлиненного побега" (всего их шесть) имеют различную длину (здесь и далее последовательность метамеров ведется от стробила), меняющуюся незакономерно: 6, 10, 13, 6, 7, 16 мм. Какие-либо листья или листоподобные придатки в узлах "удлиненного побега" отсутствуют.

"Удлиненный побег" присоединяется к нормальному облиственному побегу. На образце сохранились три узла с листовыми мутовками и

два междоузлия. Ось побега продольно ребристая. Длина первого междоузлия равняется 10 мм, второго – 13 мм. Псевдотризигоидные билатерально симметричные мутовки листьев сохранились не полностью. В первой мутовке имеется один лист, во второй – пять, в третьей – три листа. Листья овально-яйцевидных очертаний с клиновидно сужающимися основаниями. Естественный край листьев сохранился плохо. Он был, по-видимому, ровным, но нельзя исключать и наличие слабой зубчатости, особенно на верхушке листа. Размеры листьев:

длина, мм	18	16	15	16	>14	18	15	15	18
максимальная ширина, мм	5,5	5	>4	6	>5	6	>4	6	6

Жилкование листьев заметно слабо. Жилки повторно дихотомирующие, выходят своими окончаниями как в верхушку, так и в боковые края листа. В основание листа входит одна жилка.

Сравнение. Общим габитусом, архитектурой стробила и своими размерами *B.biarmensis* наиболее сходен с *B.cuneifolius* (Sternberg) Hoskins et Cross, но отличается существенно меньшим количеством метамеров в стробиле, коническим терминальным метамером и строением вегетативной сферы. От другого близкого вида (стробилы, ассоциирующие с *Sphenophyllum oblongifolium* Germ. et. Kaulf. [Haubold, 1983, abb. 39b]) отличается менее рассеченными брактеями и стерильной листвой.

Замечания. Фруктификации *B.biarmensis* и стерильные вегетативные побеги *Sphenophyllum biarmicum* Zal., хорошо известные из тех же отложений, возможно принадлежали одним растениям, но отождествлять *Bowmanites biarmensis* и *Sphenophyllum biarmicum* представляется преждевременным, в частности, потому, что листья, сохранившиеся на несущем побеге *Bowmanites biarmensis,* псевдотризигоидные, тогда как для *Sphenophyllum biarmicum* псевдотризигоидность не характерна. В дальнейшем, в случае подтверждения прижизненной связи указанных фруктификаций и листьев *S. biarmicum* представляется возможным промоцировать вид *B. biarmensis* до естественного статуса.

Распространение. Иренский горизонт, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Голотип.

Род *Sphenophyllum* Koenig, 1825

Palmacites: Schlotheim, 1804.

Sphenophyllites: Brongniart, 1822, с. 8–209, 234.

Rotularia: Sternberg, 1823, с. 1–33.

Sphenophyllum: Koenig, 1825, с. 4; Renault, 1876b, с. 5–29; Williamson, 1892, с. 11; Seward, 1898, с. 389–400; Zimmermann, 1930, с. 162–163; Emberger, 1944, с. 175–180; Arnold, 1947, с. 133–136; Нейбург, 1948, с. 64; Новик, 1952, с. 106; 1968, с. 109–110; Gothan, Weyland, 1954, с. 175–178; Nemejc, 1963, с. 277–286; Основы палеонтологии, 1963, с. 497–499; Boureau, 1964, с. 49–51; Storch, 1983, с. 927–928; Meyen, 1987, с. 85–87; Kon`no, Asama, Rajah, 1971, с. 11; Снигиревская, 1959, с. 109–122; Lemoigne, 1988, с. 245–246; Щеголев, 1991, с. 49–54; McLoughlin, 1992, с. 166.

Parasphenophyllum: Asama, 1970; Kon`no, Asama, Rajah, 1971, с. 11–12.

Paratrizygia: Asama, 1970; Kon`no, Asama, Rajah, 1971, с. 11–12.

Типовой вид: *Sphenophyllum emarginatum* (Brongniart) Koenig, 1825; карбон (стефан и вестфал) Западной и Центральной Европы.

Диагноз. Эпиморфология. Стерильные облиственные оси членистостебельных, известные в отпечатках и петрификациях. Стебли тонкие, нередко ветвящиеся, обычно несколько утолщенные в своих узлах. Длина междоузлий может незакономерно меняться в пределах одного побега. Поверхность стеблей продольно ребристая. Ребра противопоставлены в узлах (расположены в юкстапозиции), соответствуют по своему положению листьям. Листья располагаются мутовчато в узлах побега в юкстапозиции, обычно в количестве, кратном трем (как правило, не менее шести листьев в одной неповрежденной мутовке). Известны виды с 4 и 5 листьями в мутовках. Листья свободные, различной формы – от овальных и субтреугольных цельнокрайних до сильно рассеченных на узкие, повторно дихотомирующие сегменты. Основания листьев всегда клиновидные. В основание листа входит от одной до шести жилок.

Анатомическое строение. Клетки эпидермы вытянуты вдоль жилок и обычно имеют извилистые стенки. Устьица располагаются в основном на нижней стороне листа. Стела треугольная (иногда четырех-, пяти- и шестиугольная) в поперечном сечении, с экзархной или слабо мезархной протоксилемой. Последняя иногда разрушается, образуя лакуны. Может присутствовать вторичная ксилема, образованная лестничными и точечными трахеидами и, возможно,

сосудами. Имеется флоэма и кора с отчетливыми ребрами.

В составе рода имеются виды как с гомо-, так и с гетерофильной листвой. У гетерофильных видов листья могут меняться от линейных дихотомирующих крючковидных или даже шипообразных до нормальных листьев обратно-яйцевидных очертаний с веерообразным жилкованием.

Сравнение, замечания и некоторые вопросы родовой систематики. Долгое время существовала большая путаница с обозначением типового вида *Sphenophyllum*. В отечественной литературе в качестве такового часто указывались *S. verticillatum* (Schlotheim) Zeiller [Нейбург, 1948; Радченко, 1955 и др.] и *S. cuneifolium* (Sternberg) Zeiller [Новик, 1952; Основы палеонтологии, 1963]. В соответствии с положениями МКБН [Vogellehner, 1967], типовым для *Sphenophyllum* является вид *S. emarginatum* (Brongniart) Koenig.

Многими исследователями [Royle, 1833; Asama, 1966, 1970; Seward, 1898; Doubinger, Vetter, 1954; Storch, 1966, 1980, 1983; Есаулова, 1987; и др.] отмечалась гетерогенность рода *Sphenophyllum* Koenig, но выработать единый подход к ревизии рода не удалось. По признаку билатеральности листовых мутовок был установлен род *Trisygia* Royle, объем которого горячо обсуждался [Boureau, 1964; Storch, 1980; и др.]. Позднее был описан ряд катазиатских видов *Sphenophyllum* (*S. sinocoreanum* Yabe, *S. sinense* Hond et Guanglon и др.), обладающих мутовками, изменяющимися в пределах одного побега от анизофильных (билатерально симметричных) до изофильных, что "размыло" границу между *Trisygia* и *Sphenophyllum*.

К. Асама с группой сотрудников [Asama, 1970; Asama, Kim, 1970; Kon'no, Asama, Rajah, 1971], отметив, что у катазиатских видов *Sphenophyllum*, обладающих тризигоидными мутовками, жилкование иное, нежели у типового вида *Trisygia speciosa* (жилки веерообразно расходятся и входят в боковые края листа), предложил для них новое родовое название *Paratrisygia* Asama, одновременно организовав род *Parasphenophyllum* Asama для растений с таким же жилкованием, но изофильной листвой. Система родов, предложенных К. Асамой, не получила широкого распространения (см., например: [Мейен, 1987б]).

В настоящей работе автор использует род *Sphenophyllum* Koenig в его широком понимании, с признанием самостоятельности рода *Trisygia*, который отличается от *Sphenophyllum* сочетанием тризигоидности листовых мутовок с жилкованием, характерным для *T. speciosa* (отсутствием сильно отгибающихся жилок, входящих в боковые края листьев). Сочетание билатеральности листовых мутовок с веерообразным жилкованием здесь именуется псевдотризигоидностью.

Неоднократно указывалось [Renault, 1873, 1876a; Abbott, 1958; Нейбург, 1964; и др.], что в основание листа сфенофиллов всегда входит только одна жилка. Кажущаяся множественность жилок, по этим авторам, симулируется тем, что единственная первичная жилка сразу же после вхождения в лист повторно дихотомирует, а перегиб (или отрыв) листа происходит несколько выше уровня его реального прикрепления. Несмотря на внешнюю убедительность этого объяснения, во многих случаях (см.: [Нейбург, 1964, табл. 1, фиг. 1, 2 и др.]) характер жилкования в основании листа явно иной. Кроме этого, кажется вполне возможным, что дихотомия первичной жилки могла происходить в коре побега ранее отделения от него листовой пластинки, что делает вопрос о количестве жилок в основании листа бессодержательным. Характерно, что сама М.Ф. Нейбург [1964, с. 10] указывает, что "... Иногда дихотомия листового пучка может происходить, очевидно, и раньше вступления его в основание листа, т.е. в листовом следе ..." На это же обстоятельство обратила внимание Н.К. Есаулова [1987, с. 100]. На наш взгляд, количество жилок в основании листа является признаком, имеющим подвидовой, видовой или, как максимум, подродовой ранг.

Видовой состав. *S. acudentatum* Schegolev, *S. alatum* Chachlov, *S. amadokense* Zalessky, *S. angustifolium* (Germar) Goeppert, *S. arkansanium* White, *S. biarmicum* Zalessky, *S.* (?) *brasiliensis* Rosler, *S. comiense* Tschirkova, *S. cornutum* Lesquereux, *S. costae* Sterzel, *S. cuneifolium* Sternberg, *S. denticulatum* Zalessky, *S. duplex* Chachlov, "*S*". *elongatum* Rasskasova, *S. emarginatum* Brongniart, *S. endoscidoi* Nasai, *S. fimbriatum* Halle, *S. galanoi* Broutin, *S. gilmorei* White, *S. hallei* Kawasaki, *S. incitum* Wagner, *S. kawasakii* Stock. et Math., *S. kemerovense* Gorelova, *S. koboense* Gothan et Sze, *S. laterale* Sze, *S. lescurianum* White, *S. lobifolium*

Pant et Srivastava, *S. longifolium* (Germar) Geinitz, *S. lungtanense* Gothan et Sze, *S. macrophyllum* Grepin, *S. majus* Brongniart, *S. meyenii* Zimina, *S. minor* (Sterzel) Lee et al., *S. miriophyllum* Grepin, *S. neofimbriatum* (Halle) Boureau, *S. oblongifolium* (Germar et Kaulfuss) Unger, *S. obovatum* Sel., *S. orbicularis* Remy, *S. orientale* Kawasaki, *S. osipoviense* Zimina, *S. primitivum* Gor, *S. prokopievskiense* Gorelova, *S. pseudocostae* Kawasaki, *S. pseudotenerrimum* Sze, *S. rariforme* Chachlov et Pollak, *S. rotundatum* Halle, *S. saarense* Remy, *S. saxonicum* Remy et Remy, *S. scopulatum* Sze, *S. sinense* Hong et Guang-long, *S. sinocoreanum* Yabe, *S. spathulatum* Sze, *S. spinulosum* Yabe et Oishi, *S. spiralicum* Chachlov, *S. stouckenbergii* Schhmalhausen, *S. subrotundatum* Neuburg, *S. subtenerrimum* Nathorst, *S. tenerrimum* Ettingshausen, *S. tenuifolium* Font. et White, *S. thonii* Mahr, *S. tomiense* (Gorelova et Radczenko) Boureau, *S. trichomatosum* Stur, *S. verticillatum* (Slotheim) Zeiller, "*Parasphenophyllum*" *phetschabunense* Asama, "*P.*" *shansiense* Asama.

Распространение. Карбон и пермь всех континентов. Есть данные о триасовых представителях *Sphenophyllaceae* (Bowmanitaceae), возможно, также относящихся к этому роду [Asama, Oishi, 1980].

Sphenophyllum biarmicum Zalessky

Табл. I, 4; Табл. III, 4-5; Табл. VI, 3; Табл. VII, 6; рис. 12, A-C, E-F; рис. 13, B-D.

Sphenophyllum biarmicum : Zalessky, 1937a, с. 44–46, фиг. 7, 8; Владимирович, 1985, табл. V, фиг. 8, 9, 11, 13, 14; 1986, табл. 139, фиг. 2.

(?)*Sphenophyllum comiense* Tschirkova: Залесский, Чиркова, 1938, с. 15–16, фиг. 7–10; Нейбург, 1964, табл. I, фиг. 1–5; табл. V, фиг. 7.

Trizyigia biarmica (Zalessky): Основы палеонтологии, 1963, рис. 14.

Голотип. В протологе указан не был. Автором в качестве лектотипа избран экземпляр, изображенный М.Д. Залесским [Zalessky, 1937a, с. 44–46, фиг. 7], местонахождение Крутая Катушка, лекская свита, филипповский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь Среднего Приуралья.

Дополненный диагноз. Облиственные стерильные побеги с мутовками из 3–6 удлиненно-овальных или обратно-яйцевидных листьев. Листья верхушечных узлов могут иметь небольшую вырезку в апикальной части. Листья цельнокрайние, их апикальные части могут нести мелкие изометричные зубчики, в каждый из которых входит одна жилка. В клиновидное основание листа входит 4–6 или иногда менее 4 жилок. Жилки дихотомируют до трех раз, веерообразно расходятся и выходят как в апикальный край, так и в края боковых сторон листа.

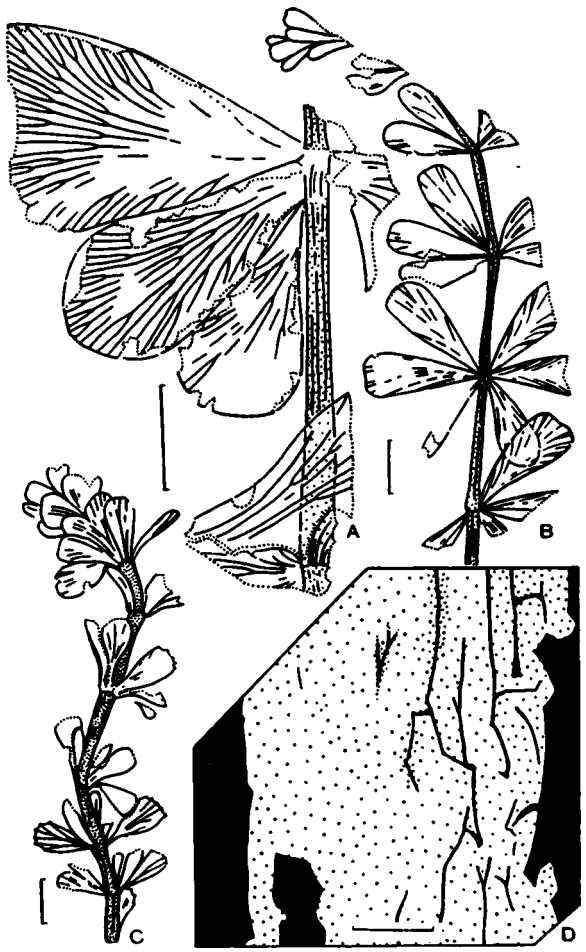


Рис. 13. Представители рода *Sphenophyllum* из кунгурского яруса Среднего Приуралья
A – *Sphenophyllum* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/265(91); B, C – *S. biarmicum* Zal.: B – экз. № 3737/14, C – экз. № 3773(11)/192(90); D – частично сохранившаяся клеточная структура эпидермы листа, экз. № 3773(11)/115(89).
Местонахождение "Чекарда-1", слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см (A–C), 0,1 мм (D)

Описание. Имеются как отдельные сегменты, так и фрагменты листовых мутовок и облиственных побегов. В целом, выборка довольно гомогенная. Основные различия между экземплярами заключаются в размерах и пропорциях листьев и междоузлий. Данные измерений длины, макси-

Номер образца	3773(11)/192(90), рис. 13, С													
Номера мутовок от основания побега к верхушке	I	II		III		IV			V		VI	VII		
Число листьев, сохр. в мутовке	1	3		5		5?			5		4?	5		
Длина листа, мм		5		6	6	6	6	5	7	6	5	6	7	8
Максимальная ширина листа, мм			2	3	3	3	3		3			3	5	3
Номера междоузлий	I/II		II/II		III			IV/V		V/IV		VI/VII		
Длина междоузлий, мм	5,5		5		6,5			10		8		5		
Максимальная ширина междоузлий, мм	1,2		1,3		1,5			1		1,5		0,5		

Номер образца	3737/14, рис. 13, В										
Номера мутовок от основания побега к верхушке	I	II					III			IV	
Число листьев, сохранившихся в мутовке	4	6					5			4	
Длина листа, мм	22	21	23	20	14	19	17	20	20	17	18
Максимальная ширина листа, мм	8,5	8,5	8	8	8	8	6	7	7,5	6	5,5
Номера междоузлий	I/II	II/III							III/IV	VI	
Длина междоузлий, мм	25,5	23,0							20,5	18,0	
Максимальная ширина междоузлий, мм	2,5	2,0							1,3	1,0	

мальной ширины лисатьев, а также длины и максимальной ширины междоузлий у двух наиболее представительных экземпляров приведены ниже.

Размеры и пропорции листьев, равно как и длина междоузлий, имеют тенденцию закономерно изменяться в пределах одного побега. В направлении верхушки побега длина междоузлий сокращается, в то время как длина и ширина листьев уменьшаются, но не пропорционально относительно друг друга, а так, что удлиненно-овальные листья проксимальной части побега сменяются обратно-яйцевидными или даже субтреугольными. Последние в своих апикальных частях могут иметь небольшую вырезку, придающую листу сердцевидные очертания. Иными словами, длина листев уменьшается быстрее, чем их ширина по направлению к верхушке побега.

Угол, под которым листья ориентированы к несущей оси, также уменьшается к верхушке побега. Сочетание всех отмеченных выше морфологических закономерностей приводит к тому, что в верхней части побега формируется стерильный "колосок" из более плотно расположенных листьев, нежели в нижних частях побега.

Иногда встречается и иной тип роста побегов: в нижней части побега располагаются относительно небольшие листья, в средней – более крупные, далее к верхушке побега листья вновь уменьшаются в размерах (см. рис. 13, С).

Несущие оси побегов членистые; междоузлия могут существенно и незакономерно меняться по длине в пределах одного побега. В узлах ось несколько расширяется. Поверхность осей несет продольные ребра, прямо проходящие через узлы.

Жилкование в листьях веерообразное, жилки выходят и в боковые края листа, и в его верхушку. Жилки дихотомируют до трех раз. Характер и количество жилок, входящих в основания листьев, точно установить довольно трудно. Так, например, на экз. 3773(II)/229(90) (табл. VII, 6) в основание левого листа, так же как и правого, входит плотная углистая полоска (жилка ?), выше расходящаяся на несколько дихотомирующих жилок. При рассмотрении среднего частично оборванного листа создается впечатление, что в основание листа входит четыре жилки. При этом следует учитывать, что средний лист ориентирован на породе своей плоскостью к наблюдателю, тогда как соседние в своих основаниях несколько подвернуты. Эта подвернутость и могла создать впечатление о единственной первичной жилке, которая в действительности симулируется взаимным наложением нескольких соседних, близко расположенных жилок.

При изучении поверхности листьев *S. biarmicum* под микроскопом Amplival с люминесцентной насадкой, между двумя жилками в самом основании отделенного от несущего стебля

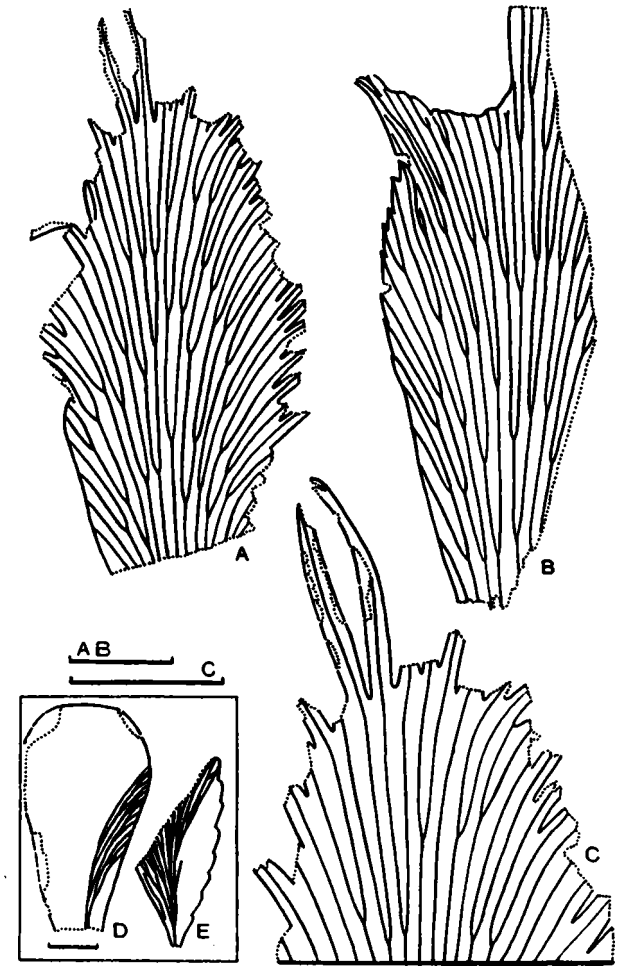


Рис. 14. Аномально крупные листья Sphenophyllum с терминальной бахромчатостью

A–C – *Sphenophyllum* sp. SVN-1: A, C – экз. № 3773(11)/268(91), B – экз. № 3773(11)/309(91); D – "*Gangamopteris*" *tenuinervis* Zal.; E – "*Glossopteris*" *peremiana* Zal. (D, E – по: [Zalessky, 1939], с изменениями). Местонахождение Чекарда-1 (A–C), слой 10

Длина масштабной линейки – 1 см

листа (экз. 3773(II)/115(89)) автором были обнаружены темные углефицированные погруженные в породу органические ткани, образующие сетчатую систему удлиненных в направлении продольной оси листа полигональных ячеек с прямыми стенками, возможно соответствующую очень крупным клеткам эпидермы (рис. 13, D). Другие данные по анатомическому строению *S. biarmicum* пока отсутствуют.

Сравнение. От наиболее близких *S. (Tikhvinskia) stoukenbergii* (Schmalhausen) Esaulova и *S. thonii* Mahr описанный вид отличается отсутствием крупных апикальных зубцов или бахромчатости и мелких зубчиков по латеральным краям листьев.

Распространение. Нижняя пермь, кунгурский ярус Среднего Приуралья, воркутская серия Печорского Приуралья.

Материал. 5 экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности из местонахождения Чекарда-1, слои 7, 10.

Sphenophyllum sp. SVN-I

Рис. 13, A; рис. 14, A-C

Описание. Имеется единственный фрагмент облиственного побега и два фрагмента листьев. На побеге сохранилось одно междоузлие и два узла, несущие листовые мутовки. В верхней мутовке располагаются четыре в разной степени сохранившихся листа, в нижней – два листа. Мутовки листьев билатерально симметричные, псевдотризигоидные, что и позволяет ориентировать фрагмент относительно направления роста растения (различить верхнюю и нижнюю мутовки листьев), а также реконструировать первоначальное количество листьев в мутовках: в каждой мутовке, очевидно, имелось не менее шести листьев. Листья широко ланцетные, расширяющиеся к своим апикальным частям. Верхушки листьев, там, где они сохранились, закругленные или слабо приостренные.

Верхние листья мутовки превышают по размерам нижние почти в два раза. Необходимо отметить в целом аномально большие размеры верхней пары листьев в мутовках: один лист имеет более 27 мм в длину и 20 мм в ширину, что существенно превышает средние размеры листьев у *S. thonii* Mahr, ранее считавшегося самым крупным из всех известных сфенофиллов [Криштофович, 1957, с. 479]. Встречающиеся в том же слое отдельные листья (см. рис. 14, A-C) в два раза крупнее! Вероятно, именно такого типа дисперсные листья были ошибочно отнесены М.Д. Залесским к новым видам родов *Gangamopteris* и *Glossopteris* ([Нейбург, 1964, с. 18; Есаулова, 1987, с. 100], здесь см. рис. 14, D–E).

Жилкование в листьях веерообразное. Жилки выходят как в верхушку, так и в боковые края листа. Центральные жилки дихотомируют до четырех раз. Количество жилок, входящих в основании листа, неопределенно.

Сравнение и замечания. Описанные остатки существенно отличаются от в целом сходного *S.biarmicum* своей псевдотризигоидностью и общими пропорциями более широких листьев, и от всех известных видов *Sphenophyllum* аномально крупными размерами листьев, что заставило вычленить эти остатки из общей выборки.

Материал. Три экземпляра.

Sphenophyllum sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr)
Рис. 17, А

Описание. На имеющемся образце сохранились два листа из одной мутовки, располагающиеся под прямым углом относительно друг друга и соприкасающиеся своими основаниями. Длина листьев составляет 22 и 20 мм, ширина – около 6 мм. Листья продолговатые, удлиненные, слабо расширяющиеся к верхушке. Верхушки несут 5–6 четко выраженных терминальных зубцов. Зубцы начинаются за 4–5 мм до края верхушки листа и выражены в виде темных полос, проходящих вдоль листовой пластинки и, возможно, выделявшихся при жизни растения своим рельефом в виде ребер на поверхности листа. В основания листьев входит одна жилка, которая почти сразу же дихотомирует. Жилкование заметно очень слабо. Тем не менее, удалось установить, что жилки дихотомируют до четырех раз. В каждый из зубцов входит одна жилка.

Сравнение и замечания. Впервые остатки сфенофиллов, определенные как *S.* cf. *thonii* Mahr из кунгурских отложений Среднего Приуралья, были изображены, но не описаны В.П.Владимирович [1985, табл. V, фиг. 10,12]. Экземпляры В.П.Владимирович происходили из местонахождения Красная Глинка. Тождественность нашего экземпляра отпечаткам, изображенным Владимирович, представляется очевидной. Несмотря на сходство с типоидами *S. thonii*, наш экземпляр, как и образцы Владимирович, обладает существенными отличиями, не позволяющими сделать окончательное определение. Прежде всего, это иные пропорции листьев. У наших экземпляров листья более узкие. Соотношение длины и ширины у *S.* aff. *thonii*, описанного выше, равно 23:6, тогда как у *S. thonii* в среднем составляет 10:6. Терминальные зубчики у *S. thonii* более мелкие и многочисленные, жилки чаще дихотомируют (до шести раз). От встречающегося совместно с *S.* aff. *thonii* вида *S. biarmicum* Zal. описанный экземпляр отличается наличием больших терминальных зубцов на верхушке листьев.

Интересно отметить сходство *S.* aff. *thonii* и листьев, описанных М.Ф. Нейбург [1964] как *S. thonii* Mahr. В этой связи хотелось бы подчеркнуть тот факт, что среди образцов М.Ф. Нейбург имелись экземпляры [Нейбург, 1964, табл. II, фиг. 1, 3], у которых на одном побеге располагались листья как с терминальной бахромчатостью (типа *S. thonii*), так и без нее (типа *S. comiense*). Сама М.Ф. Нейбург этот факт никак не комментирует, хотя и отмечает для европейских представителей вида *S. thonii*, что "листья с бахромчатым краем и мелкие цельнокрайние листья встречаются не только совместно, но и на одних и тех же побегах" [Нейбург, 1964, с. 16] (имеются в виду листья *Sphenophyllum thonii minor – С.Н.*). Однако, понимая, что такое замечание противоречит ее собственному таксономическому решению, Нейбург вносит дополнительную ремарку: " Кроме того, край листа иногда кажется ровным, отчасти, быть может, потому, что зубцы обламываются или подвертываются и остаются в породе"(Там же). Вид *S. biarmicum* иногда имеет мелкие зубчики, располагающиеся по краю верхушки листа, что отмечается Нейбург для некоторых экземпляров *S. thonii* из Печорского бассейна. Таким образом, исходя из всего вышесказанного, представляется возможным, что и цельнокрайние листья, и листья с терминальной бахромчатостью могли принадлежать одному биологическому виду, тем более, что гетерофиллия в роде *Sphenophyllum* широко распространена. Тем не менее, пока это предположение не будет подтверждено хорошим фактическим материалом, целесообразно рассматривать приуральские листья сфенофиллов с терминальной зубчатостью или бахромчатостью отдельно как *Sphenophyllum* sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr).

Материал. Единственный экземпляр с противоотпечатком.

Порядок **Equisetales**

Семейство **Tschernoviaceae** S. Meyen, 1971

Род **Equisetinostachys** Rasskasova, 1961

Equisetinostachys sp. SVN-1

Рис. 15, А

Описание. Лучший образец (коллекция Г.Т.Мауэра; Пермский областной краеведческий

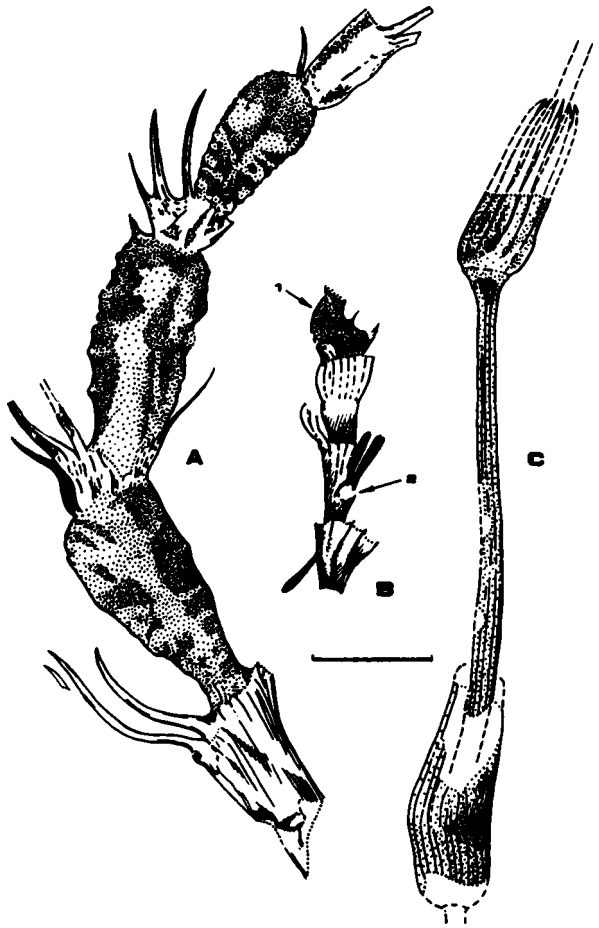


Рис. 15. Представители членистостебельных кунгурского яруса Среднего Приуралья

А – *Equisetinostachys* sp. SVN-1, экз. № ПОКМ 7710/22; В – *Equisetinostachys* (?) sp. SVN-2, экз. № ПОКМ 7710/2 (1 – терминальный стробил, 2 – прокус или погрыз побега насекомым); С – *Phyllotheca* sp. SVN-3, экз. № 3773 (11)/397 (92)
Местестонахождения: Матвеево (А), Чекарда-1, слой 10 (С), Чекарда-2 (В)
Длина масштабной линейки – 1 см

музей. № 7710/92 ПОКМ) представляет собой изогнутую фертильную ось длиной 9 см, которая состоит из пяти междоузлий. Верхнее и нижнее междоузлия стерильны; располагающиеся между ними междоузлия несут вздутия с мелкобугристым рельефом, по всей видимости соответствующие сильно деформированным спорангиофорам.

Остаток по типу сохранности является очень тонкой фитолеймой, располагающейся на поверхности напластования плотного голубовато-серого аргиллита. Попытки мацерировать остаток не дали положительных результатов. Фитолейма сильно корродирована: при мацерации кутикула распадается на очень мелкие неправильные кусочки, лишенные важных анатомических признаков.

Длина и ширина метамеров (= междоузлий) закономерно уменьшается от основания побега к его верхушке. Последний из сохранившихся метамеров меньше нижнего в 1,5 раза как по длине, так и по ширине. Апикальный сегмент не сохранился. Скорее всего, он, так же как и последний из сохранившихся сегментов, был стерильным.

Каждое междоузлие заканчивается пучком линейных листьев с единственной средней жилкой. Длина листьев пропорционально уменьшается от нижних метамеров побега к верхним и составляет в нижнем междоузлии 13–16 мм, во втором снизу – 8–11 мм, в среднем – 4–9 мм, в предпоследнем из сохранившихся – 4 мм, в последнем (верхнем) – около 2–4 мм. Ширина листьев колеблется от 1 мм в нижней мутовке до 0,5–1 мм – в верхней.

Не совсем ясна природа осевого образования, к которому прикрепляются листья и спорангиофоры. Возможны две его интерпретации: 1) наблюдаемая на остатке "ось" – собственно основной проводящий пучок с толстой обкладкой из механических тканей; 2) осевая структура сложена из сросшихся основаниями листьев, сформировавших обычные для *Phyllotheca*-подобных растений листовые влагалища, внутри которых и располагалась настоящая ось. Автор склоняется к последней точке зрения, в пользу которой говорит продольная ребристость на нижнем предполагаемом листовом влагалище. Ребра в этом случае должны соответствовать межлистным коннективам. В фертильных междоузлиях листовые влагалища сильно редуцированы, и спорангиофоры располагаются непосредственно на несущей оси.

Сравнение. *Equisetinostachys* sp. SVN-1 обнаруживает наибольшее сходство с фертильным экземпляром "*Phyllotheca*" *peremensis* Zal. [Залесский, 1934, рис. 2]. Различия заключаются в общих пропорциях (*P. peremensis* значительно шире, чем *Equisetinostachys* sp. SVN-1). В апикальной части у *P. peremensis* имеется относительно длинный (его длина превышает длину последнего фертильного метамера в два раза) груборебристый стерильный сегмент, отсутствующий у описанного выше экземпляра. Кроме этого, для *P. peremensis* известно строение спо-

рангиофоров (*Tschernovia*-подобные пельтатные структуры, несшие 5–7 спорангиев на своей адаксиальной стороне и располагавшиеся в 6–7 горизонтальных рядов на поверхности междоузлий). Строение спорангиофоров у *Equisetinostachys* sp. SVN-1 остается неизвестным. Тем не менее, несмотря на различия между *P. peremensis* и *Equisetinostachys* sp. SVN-1, возможно, они относятся к одному естественному (ботаническому) виду.

Имеется существенное сходство между описанным экземпляром и образцом, определенным как *Phyllotheca* (?) sp. [Бетехтина, Сухов, 1968, с. 59–60, табл. XVI, фиг. 7, 7а] из отложений кемеровской свиты (низы верхней перми) Горловского бассейна. Вне всякого сомнения, этот остаток, так же как и "*Phyllotheca*" *peremensis* Zal., должен быть отнесен к роду *Equisetinostachys*, если принимать последний в том объеме, который придает ему С.В. Мейен [Meyen, 1971]. Отличие *Phyllotheca* (?) sp. из работы Бетехтиной и Сухова и *Equisetinostachys* sp. SVN-1 заключается прежде всего в иных пропорциях фертильных зон (у *Phyllotheca* (?) sp. они короче и толще) и в значительно меньшей длине свободных частей листьев у *Equisetinostachys* sp. SVN-1.

Замечания. Судя по общему строению и пропорциям свободных частей листьев, *Equisetinostachys* sp. SVN-1 мог принадлежать растению со отерильными побегами *Phyllotheca stenophylloides* Zal.

Материал. 2 экземпляра.

Equisetinostachys (?) sp. SVN-2

Рис. 15, В

Описание. Фрагмент членистой оси (коллекция Г.Т.Мауэра, Пермский областной краеведческий музей, № 7710/2 ПОКМ), сохранившейся в виде тонкой фитолеймы, с тремя сохранившимися стерильными междоузлиями и терминальным стробилом (?). Общая длина остатка равна 25 мм. Каждый из сохранившихся узлов несет мутовку листьев, сросшихся основаниями в листовое влагалище. Влагалища располагаются на побеге, заходя одно в другое и образуя структуру "con-in-con". Свободные части листьев имеют длину 3–5 мм. В самом нижнем из сохранившихся листовых влагалищ видны тонкие темные продольные полосы, скорее всего соответствующие проводящим пучкам листьев.

Самый верхний стерильный метамер побега несет образование округлых очертаний, сложенное из более плотного углистого материала, чем остальная часть побега. Поверхность образования имеет неправильный мелкобугорчатый рельеф. По всей видимости, это образование имело генеративную природу и являлось либо большей частью терминального стробила, либо базальной частью фруктификации из нескольких метамеров, разделенных мутовками стерильных листьев (типа *Equisetinostachys*).

Замечания. Исходя из общих пропорций, размера и своеобразной формы листовых влагалищ можно сделать вывод, что *Equisetinostachys* (?) sp. SVN-2 мог принадлежать растению со стерильными побегами *Phylloteca campanularis* Zal. emend. Naug.

Материал. Единственный экземпляр.

Сателлитные таксоны класса Equisetopsida

Род ***Sachyogyrus*** Zalessky, 1939

Sachyogyrus multifarius Zalessky

Табл. VI, 4; рис. 16, с

Sachyogyrus multifarius: Zalessky, 1939b, с. 336–337, fig. 7–8.

Голотип. В протологе указан не был. Мной избран лектотип – фертильный побег, изображенный М.Д. Залесским [Zalessky, 1939a, фиг. 7], лекская свита, кунгурский ярус, нижняя пермь, Среднее Приуралье, местонахождение Красная Глинка.

Описание (в протологе дано на французском языке): "Фрагмент слабо изогнутой ветви, членистой, почти гладкой, с продольными складками, постепенно сужающейся в высоту, длиной 63 мм и шириной (оси ? – *С.Н.*) от 7 до 3 мм; несет 9 коротких междоузлий, достигающих 8 мм в длину, с короткими цилиндрическими колосками фруктификации, находящимися на узлах ветви по ее сторонам, длиной от 12 до 18 мм и диаметром от 3 до 4,5 мм. Поверхность междоузлий покрыта слабыми продольными складками или широкими плоскими ребрами, разделенными узкими, немного углубленными бороздками, которые вырисовываются на стороне, обращен-

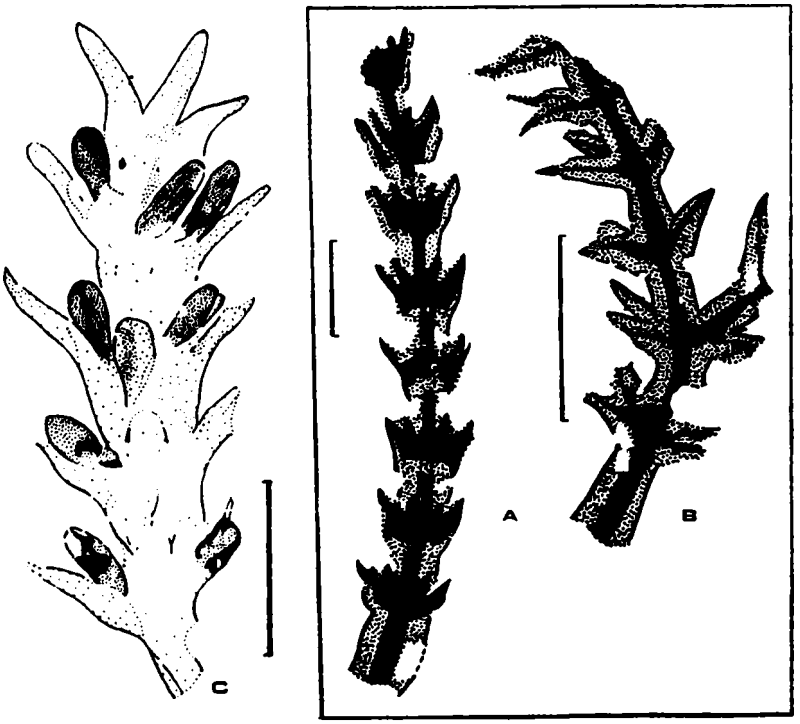


Рис. 16. Представители членистостебельных из кунгурского яруса Среднего Приуралья
A,B – *Phyllotheca biarmica* Zal.: A – экз. № 3737/103, B – экз. № 3737/193; C – *Sachyogyrus multifarius* Zal., экз. № 3773 (11)/350a (93)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, B), Юлаево (C)
Длина масштабной линейки – 1 см

ной к наблюдателю общим количеством 4–5 (ребер – *С.Н.*).

Каждое междоузлие несет на своей верхней части воронкообразное листовое влагалище, низкое, прямостоящее, которое немного отделено от нижней поверхности междоузлия и которое на внешней стороне, где оно закрывается в воронку, поднимается мощными зубчиками, плохо выраженными, неравномерно оборванными на различную высоту. На шестом от основания междоузлии одна такая воронка оканчивается четырьмя низкими, но широкими зубчиками шириной около 2 мм и высотой всего в 1 мм. Каждый из зубчиков имеет всего одну жилку, доходящую до верхушки. На седьмом междоузлии воронка обрамлена зубцами или закругленными фестонами, и только один левый зубчик ясно кажется длинным, заостренным с одной жилкой посередине. Длина этого зубчика около 4 мм, ширина в нижней части около 1,25 мм.

На других междоузлиях листовые влагалища сохранились еще хуже и места их расположения на породе отмечены лишь смутными пятнами угольной пленки, которая покрывает породу. Поверх воронок листовых влагалищ местами заметны на породе кольцеобразно расположенные вокруг стебля маленькие углубления, достигающие в диаметре 0,25 мм с расстоянием 2 мм один от другого (! – косвенное указание на пазушное расположение стробилов – *С.Н.*). На девятом узле верхней членистой ветви ясно видны три углубления подобного рода. Нет сомнения, что эти углубления являются местами прикрепления "колосков" (далее именуются латеральными стробилами – С.Н.), расположенных по кольцу вокруг ветви на каждом из узлов и во множестве рядов сверху вниз, как это видно судя по расположению шести ветвей, сохранившихся на одной стороне отпечатка.

Каждый латеральный стробил состоит из прямостоящей на ветке оси под углом около 70° и немного удлиненных спорофиллов, достигающих длины 2,5 мм, изогнутых к верхушке, узких, заостряющихся. Они покрывают ветку мутовчато, таким образом, что каждая мутовка содержит в своей пазухе сфероидальный спорангий диаметром 1,75 мм, округлый на отпечатке, в котором отпечатались многочисленные круглые образования, представляющие собой отпечатки спор на породе" [Zalessky, 1939b, с. 336–337].

Первоначально в планы автора входило изменить и дополнить диагноз вида *Sachyogyrus multifarius*, предварительно вычленив из описания, предложенного Залесским, родовой диагноз. К сожалению, имеющийся материал (два экземпляра) пока недостаточен для такой работы. Су-

щественными дополнениями, которые позволяют сделать наши образцы, являются следующие замечания.

1. Количество мутовок с латеральными стробилами, несущими спорангиофоры, в одном фертильном побеге может превышать 16; на лектотипе сохранилось лишь шесть.

2. Количество мутовок спорофиллов в каждом латеральном стробиле может составлять 13–14. Этот признак также не наблюдается на лектотипе. Кроме этого, у одного из имеющихся в нашем распоряжении экземпляров (табл. VI, 4) стробилы отходят от несущего стебля под более острым углом (40–50°) и гораздо сильнее серповидно изогнуты к верхушке побега в целом.

Сравнения и замечания. Необходимо отметить сходство архитектуры фертильного побега *Sachyogyrus multifarius* с фруктификациями типично ангарских филлотек – *Sendersonia matura* Meyen et Menshikova, 1983, которое заключается в наличии осевого побега с мутовчато расположенными на нем спороносными осями. Главное различие между *Sachyogyrus* и *Sendersonia* заключается в строении самих спорангиофоров. У *Sachyogyrus* отсутствуют пельтатные структуры типа *Tschernovia*, собранные в фертильные зоны на боковых побегах. Отдельные спорангии у *Sachyogyrus*, как уже было отмечено выше, располагаются в пазухах иглоподобных спорофиллов (брактей). Этим же признаком *Sachyogyrus* отличается и от другого рода для фруктификаций типично ангарских филлотек – *Equisetinostachys* Rasskasova, 1961.

В целом, *Sachyogyrus multifarius* по пазушному положению спорангиев напоминает генеративные органы еврамерийских каламостахиевых (*Palaeostachya* Weiss, 1876 и *Calamostachys* Schimper, 1869), но существенно отличается характером спорангиофоров как таковых (у *Sachyogyrus multifarius* это единичные спорангии) и типом фруктификации (у еврамерийских каламостахиевых это довольно крупные компактные стробилы, а у *Sachyogyrus* – рыхлые латеральные стробилы).

По общей архитектуре побега, наличию в узлах центральной оси мутовок стерильных листьев, развитым брактеям и пазушному положению простых округлых спорангиев (не пельтатных спорангиофоров) *Sachyogyrus multifarius* очень сходен с фертильными побегами *Phyllotheca paulinensis* Mamay et Read из верхнего карбона (Pennsylvanian) Северной Америки (Spotted Ridge flora), организованными в виде терминальных и латеральных стробилов, располагающихся в приверхушечных частях растения [Mamay, Read, 1956]. Главное различие между этими растениями состоит в том, что у *Phyllotheca paulinensis* стробилы несет не каждый узел в пределах фертильного побега: узлы со стробилами неправильно чередуются со стерильными узлами, причем последних, как правило, больше. Еще одно важное отличие заключается в том, что ребра на побеге *P. paulinensis* в некоторых случаях правильно чередуются в узлах [Mamay, Read, 1956, табл. 35, фиг. 2], что, одновременно с организацией стробилов, заставляет сближать ее с каламостахиевыми.

Своеобразие морфологии *S. multifarius*, отсутствие таксономических аналогов в других регионах позволяют рассматривать этот вид, как и монотипический род *Sachyogyrus* в целом, как эндемичный для кунгура Среднего Приуралья.

Не совсем ясно, к каким таксонам семейственно-порядкового уровня следует относить *Sachyogyrus multifarius*. Думается, что данные для окончательного решения могут быть получены в ходе изучения (в том числе и микроструктурного) дополнительных образцов, когда таковые будут найдены. Особенно полезным было бы знание деталей строения спорангиев и самих спор. Пока же автор рассматривает род *Sachyogyrus* в качестве сателлитного для класса Equisetopsida.

Можно сделать предварительное замечание относительно возможных вегетативных органов *Sachyogyrus multifarius*. По наличию тонкой "оторочки", вероятно оставленной на отпечатке мягкими покровами стебля, а также по общей архитектуре побега (наличие главной оси с мутовками дополнительных ветвей второго порядка с иглоподобными листьями и/или брактеями) *S. multifarius* сходен с *Phyllotheca biarmica* (см. ниже). Кроме этого, *S. multifarius* и *Phyllotheca biarmica* встречаются в одних и тех же ассоциациях. Возможно, это различные органы растений, принадлежавших одному виду.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь, Среднее Приуралье.

Материал. Два экземпляра с частично сохранившейся фитолеймой удовлетворительной сохранности.

Род *Phyllotheca* Brongniart, 1828

Phyllotheca: Brongniart, 1828, с. 152; Seward, 1898, с.281-283; Emberger, 1944, с. 192; Arnold, 1947, с. 151- 152; Townrow, 1955, с. 39–63; Хахлов, 1964, с. 15–16; Boureau, 1964, с. 392–393; Основы палеонтологии, 1963, с. 510–511; Meyen, 1971, с. 97, Мейен, 1987б, с. 98; 1990б, с. 17–30; Gothan, Weyland, 1954, с. 487–488; Пухонто, Фефилова, 1983, с. 37–38; Lemoigne, 1988, с. 249; Горелова, Батяева, 1987, с. 122.

Borisiella: Хахлов, 1964, с.83.

?*Corynophyllites*: Zalessky, 1937a, с. 43; Nemejc, 1963, с. 319; Boureau, 1964, с.385; Основы палеонтологии, 1963, с. 512; Lemoigne, 1988, с.249.

Koretrophyllites: Радченко, 1955, с. 77; 1956, с. 167; 1957, с. 46; Основы палеонтологии, 1963, с. 507–508; Boureau, 1964, с. 372–373; Мейен, 1990б, с. 36–38; Lemoigne, 1988, с. 249; Горелова, Батяева, 1987, с. 122.

Sorocaulus: Радченко, 1955, с. 77; 1956, с. 167; 1957, с. 46; Основы палеонтологии, 1963, с. 510–511; Мейен, 1990б, с. 30–34.

Типовой вид: *Phyllotheca australis* Brongniart, 1828; пермь Австралии.

Диагноз. Изолированные стерильные оси членистостебельных, простые или ветвящиеся, разделенные на узлы и междоузлия. Последние несут продольные ребра, противопоставленные в узлах. Имеются многочисленные листья, собранные в мутовки. Листья срастаются своими основаниями в листовые влагалища в форме воронок или цилиндров. форма листовых влагалищ может различаться на главном стебле и боковых побегах. Линия срастания листьев (сутура, шов) маркируется бороздкой. Верхние свободные концы листьев линейно-ланцетные, обычно с единственной срединной жилкой, направлены вверх, или могут быть отогнуты в стороны.

Сравнение. В настоящее время неясно соотношение родов *Phyllotheca* Brongniart, 1828 и *Equisetina* Zalessky, 1939; возможно, это гетеротипные синонимы при широком понимании этих таксонов, младшим из которых является *Equisetina*. Высказаться более определенно можно будет только после детального изучения типового вида *Equisetina magnivaginata* Zal. Здесь оба этих рода рассматриваются отдельно на основании ряда формальных различий: листовые влагалища *Equisetina*, в отличие от *Phyllotheca*, значительно короче междоузлий по своей длине, очень груборебристые, побеги в целом гораздо крупнее (до 10 см в диаметре); возможно наличие вторичной ксилемы.

Замечания. Род *Phyllotheca* в настоящей работе рассматривается в качестве сателлитного для класса *Equisetopsida*, поскольку вегетативные органы такого облика (формально относящиеся к роду *Phyllotheca*) известны у членистостебельных существенно разных таксономических групп: семейств Tschernoviaceae [Meyen, 1971; Мейен, 1967, 1987б, 1990б и др.] и Gondwanostachyaceae [Townrow, 1955].

Видовой состав. Описано не менее 90 видов, самостоятельность части которых сомнительна. Для карбона и перми Ангариды и Субангарской области наиболее характерны: *Phyllotheca turnaensis* Gorelova, *P. eliaschewitschii* Radcz., *P. equisetoides* Schmalh., *P. stellifera* Schmalh., *P. stenophylloides* Zal., *P. campanularis* Zal. и некоторые другие.

Распространение. Верхний палеозой и мезозой (?) Гондваны и северных континентов.

Phyllotheca biarmica Zalessky

Табл. IV, 1; табл. V, 1, 2; табл. VI, 2; рис. 16, A, B

Phyllotheca biarmica: Zalessky, 1937a, p. 43, fig. 5

Голотип. Изображен М.Д.Залесским [Zalessky, 1937a, фиг. 5]; Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-2, кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь.

Первоначальное описание (в протологе дается на французском языке). "Фрагмент одной тонкой ветви, достигающей 5 см в длину, отпечатавшейся на породе, образовав темную кайму вдоль краев основного отпечатка с угольной пленкой. Членистый стебель, разделенный на пять (продольных – *С.Н.*) рёбер 0,75 мм шириной, с короткими (5 мм в длину) междоузлиями. Листья прикрепляются к узлам, остроконечные, длинные, достигающие в длину 5 мм, соединенные по 4 в кольцо, формируя в своем основании влагалище, расширяющееся кверху.

В большей части узлов поверх влагалищ видны два противопоставленных листа, направленных в стороны, в нескольких узлах видно до 4 листьев, из которых два направлены к наблюдателю. Темная кайма обрамляет стебель, так же, как и листья, которые к нему прикреплены; кайма каждой части отпечатка стебля имеет ширину около 2 мм, тогда как отпечаток побега вместе с

темной каймой, которая его обрамляет, имеет ширину 3 мм" [Zalessky, 1937a, c.43].

Дополненный диагноз. Облиственные оси членистостебельных с иглоподобными заостряющимися листьями, срастающимися основаниями в короткие листовые влагалища. Иногда хорошо оформленные листовые влагалища могут отсутствовать. Главные оси (оси первого порядка) достигают 1 см в диаметре и несут мутовчато расположенные на них ветви второго порядка. Иногда оси могут ветвиться (дихотомировать). Наиболее специфичным признаком вида является наличие тонкой, но хорошо выраженной каймы, "оторочки", окружающей плотную углистую осевую часть остатка. "Оторочка" скорее всего соответствует мягким покровам стебля и листьев.

Описание. Наиболее полный экземпляр представляет собой фрагмент крупной (относительно средних размеров побегов этого вида) оси первого порядка шириной около 1 см с пятью сохранившимися боковыми ветвями последнего порядка (табл. V, 2). Ось сохранилась плохо, отдельные узлы почти не просматриваются. Три боковые ветви, сохранившиеся значительно лучше, располагаются субпараллельно относительно друг друга, с одной стороны от основной оси побега, под углом к ней в 50–60°. Каждый из сохранившихся боковых побегов (ветвей второго или последнего порядка) несет 6–7 узлов. Поскольку терминальные части ветвей последнего порядка на образце не сохранились, логично предположить, что количество узлов могло быть значительно большим по сравнению с наблюдаемым. Длина междоузлий от 7 до 5 мм.

Ось первого порядка несет тонкую продольную ребристость. В некоторых узлах сохранились веточные рубцы.

Как боковые ветви, так и ось первого порядка имеют характерную для вида оторочку, образованную очень тонкой углистой пленочкой. Эта оторочка выражена в виде полоски около 1,5 мм шириной, окружающей побеги почти на всем их протяжении. Средняя часть побегов, вероятно соответствующая проводящему пучку, выражена тонкой, до 1 мм шириной, черной углистой полоской.

В своих узлах боковые ветви несут четкие игольчатые листья, слаборазвитые (до 3–4 мм длиной и 2–3 мм шириной при своих основаниях), не образующие развитых листовых влагалищ. В каждом узле наблюдается лишь по одному, реже – двум таким листьям, иногда они совсем отсутствуют. С одной стороны это, видимо, связано с неполнотой сохранности остатка, а с другой – с тем, что в дистальных и, соответственно, более молодых частях боковых ветвей листья в узлах побега не успели развиться.

Второй экземпляр *Phyllotheca biarmica* такого же типа, но худшей сохранности, изображен на табл. IV, 1. Этот фрагмент побега имеет, в отличие от вышеописанного, три порядка ветвления.

Сходный остаток, происходящий из местонахождения Юлаево, был изображен, но не описан В.П.Владимирович [1985, табл. V, фиг. 6, 7]. На образце хорошо видна главная ось (первого порядка), несущая мутовчато расположенные боковые ветви второго порядка. Этот остаток по общей морфологии очень напоминает *Sachyogyrus multifarius* (см. выше). Другие экземпляры филлотек этого вида представлены фрагментами облиственных ветвей последнего порядка, одна из которых дихотомирует.

Сравнение. От всех других видов рода *Phyllotheca* отличается наличием окаймляющей побеги "оторочки".

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, кошелевская свита, иренский горизонт.

Материал. Пять экземпляров удовлетворительной и хорошей сохранности.

Phyllotheca campanularis Zalessky, emend. Naugolnykh, emend. nov.

Табл. IV, 2–5; табл. VI, 5; рис. 17, H-I

Phyllotheca campanularis: Zalessky, 1937a, c. 42, fig. 4.
Phyllotheca sylvensis: Zalessky, 1937a, c. 41–42, fig. 3.
Phyllotheca aperta: Zalessky, 1939b, c. 335, fig. 6.

Голотип. Изображен М.Д.Залесским [Zalessky, 1937a, c. 42, фиг. 4], Среднее Приуралье, местонахождение Красная Глинка, лекская свита, филипповский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь.

Первоначальное описание (в протологе приводится на французском языке). "Членистые стебли, разветвляясь и достигая ширины 4 мм в диаметре, с короткими междоузлиями длиной 9 мм и несущими морщинистые листовые влагалища, слегка расширяются к верхушке и дости-

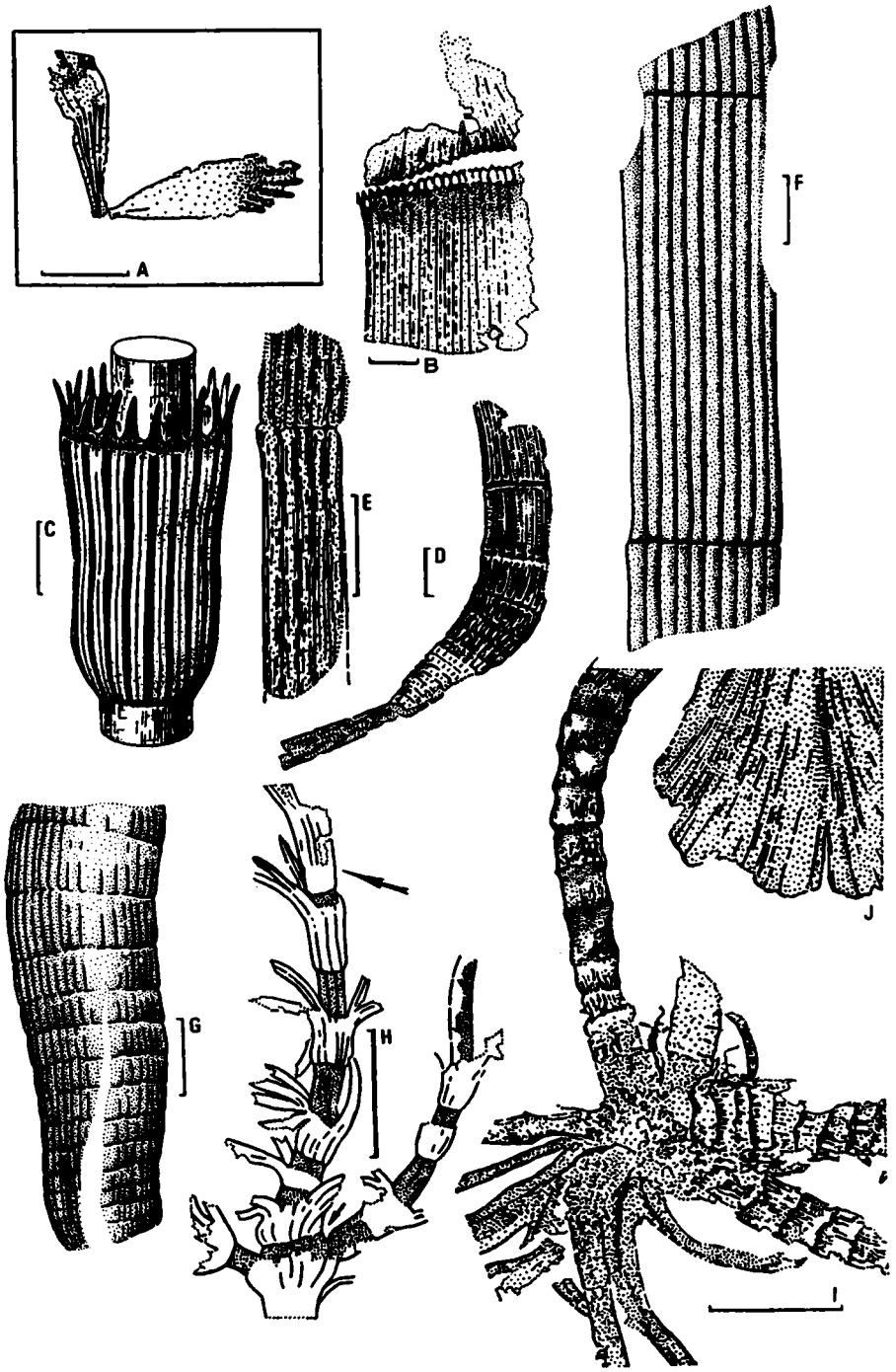


Рис. 17. Представители членистостебельных из кунгурского яруса Среднего Приуралья

A – *Sphenophyllum* sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr.), экз. № 3773/447; B – *Paracalamitina ignatievii* Naug., голотип № 3773(11)/87(89); C – *Phyllotheca* sp. SVN-2, предполагаемая реконструкция, по экз. № 3773(11)/122(89); D – *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., экз. № 3773(11)/84(89); E – *P.* cf. *striatus* (Schmalh.) Zal., экз. № 3773(11)/155(89); F, G – *P. frigidus* Neub.: F – экз. № 3773(11)/86(89), G – экз. № 3773(11)/150(89); H, I – *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., emend. nov.: H – побег *P. campanularis* с двумя порядками ветвления, экз. № 3773/400; верхней стрелкой отмечено предполагаемое направление течения, нижней – пазушное ветвление побега; I – несколько молодых побегов с недоразвитыми листьями и листовыми влагалищами, отходящие от одного укорененного основания и сохранившиеся in situ; J – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., сохранившийся на той же поверхности напластования, экз. № 3773 (11)/122 (89).

Местонахождения: Крутая Катушка (A) , Чекарда-1, слой 1(D, G), Чекарда-1, слой 7(E, F, H), Чекарда-1, слой 10 (B, C, I)

Длина масштабной линейки – 1 см

гают высоты 7,25 мм и заканчиваются мутовкой из маленьких плоских листьев, линейных, суживающихся к верхушкам, изогнутых наружу, длиной 5 мм и шириной от 0,75 до 1 мм. На отпечатке стеблей видны эти листья числом 5–6 в верхней части каждого листового влагалища. Одна такая мутовка с маленькими изогнутыми листьями вместе с листовым влагалищем напоминает маленький перевернутый колокольчик с надрезанным краем. Колокольчикоподобность листовых влагалищ с их листьями придает *Phyllotheca campanularis* характерный облик, отличающий последнюю от вида, который ей родственен, *Phyllotheca sylvensis* Zal., с ее прямыми листьями с приподнятыми верхушками" [Zalessky, 1937a, с. 42].

Имеющаяся монотопная выборка растительных остатков, отнесенных к данному виду, позволяет изменить характеристику этого вида, дополнив ее новыми признаками.

Измененный диагноз. Стерильные облиственные оси членистостебельных, с не менее чем двумя порядками ветвления. Листья, срастаясь основаниями, образуют листовые влагалища. В нижних, прикорневых частях побегов листья могут отсутствовать. Листья срастаются на всю длину в нижней и средней частях осей или на $^1/_2$ в верхних и терминальных участках осей с постепенным переходом от одного типа срастания листьев к другому. Листовые влагалища от цилиндрической до обратноконической воронкообразной формы, иногда со срединным пережимом, создающим сходство с "перевернутым колокольчиком". На внешней поверхности листовых влагалищ четко выделяются комиссуры, выраженные продольными бороздками. Влагалища могут быть несколько короче междоузлий или превышать их по своей длине на $^1/_3$ длины листьев. Свободные части листьев узколинейные, от прямых до сильно изогнутых во внешние стороны. Средняя длина побегов составляет 5–10 см при ширине около 0,5 см. Анатомическое строение и генеративные органы неизвестны.

Генеративная биология. Имеющийся материал позволяет сделать некоторые замечания, касающиеся репродуктивной биологии *P. campanularis*. Судя по постоянному отсутствию фертильных побегов и по регулярной встречаемости остатков растений этого вида с несколькими осями, выросшими из одного укорененного основания (см. рис. 17,I, прораставших, очевидно, прямо в толще осадка на дне водоема, *P. campanularis* размножалась преимущественно путем фрагментации, т.е. вегетативным способом. Отдельные побеги *P. campanularis* обламывались в одном из узлов, а затем переносились под воздействием ветра или течения с последующим опусканием в толщу воды, на дно водоема, и там вновь прорастали. Процесс седиментации иногда происходил быстрее роста растения, и слой осадка погребал побег задолго до созревания генеративных органов. Возможно, именно этим обстоятельством было обусловлено главное преимущество размножения фрагментацией для *P. campanularis*.

Интересно, что в современной растительности имеются аналоги подобной генеративной стратегии. Так, один из самых распространенных и крупных североамериканских хвощей, *Equisetum* X *ferrissii*, является полностью стерильным гибридом *E. hyemale* и *E. lavevigatum*, который, тем не менее, размножаясь исключительно вегетативным путем, занимает своими клонами значительные территории [Рейвн и др., 1990].

Замечания. М.Д.Залесским [Zalessky, 1933, 1937a, 1939b] был установлен ряд новых, эндемичных для кунгурского яруса Среднего Приуралья, видов: *Phyllotheca aperta*, *P. biarmica*, *P. scyphulifera*, *P. sylvensis*, *P. campanularis*, *P. stenophylloides*, *P. bardensis*, *P. stellifera*, *P. macrosachya*, *P. peremensis*. Эти виды были установлены на фрагментарном материале. Валидность видов *P. biarmica*, *P. scyphulifera* и *P. stenophyloides* вместе с некоторыми другими видами, описанными Залесским, мне представляется весьма вероятной, хотя и недостаточно обоснованной в протологе. Что же касается видов *P. aperta*, *P. sylvensis* и *P. campanularis*, то имеющаяся в распоряжении коллекция, заставляет считать, что они являются таксономическими синонимами. Так, один из наиболее полных образцов выборки (см. рис. 17,I, демонстрирует высокую изменчивость таких признаков, как длина листьев и очертания листовых влагалищ, использованных Залесским в качестве видовых. Старшим из синонимов избран *P. campanularis*, поскольку это название обладает приоритетом перед номеном *P. aperta* и предложено на более представительном материале, чем *P. sylvensis*.

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. stenophylloides* описанный вид отличается срав-

нительно короткими листовыми влагалищами и значительно меньшей длиной свободных частей листьев; от вида *P. biarmica* Zal. отличается отсутствием тонкой оторочки вокруг побегов и более развитыми листовыми влагалищами.

Распространение. Кунгурский ярус, нижняя пермь Среднего Приуралья.

Материал. 10 экземпляров хорошей сохранности.

Phyllotheca aff. *stenophylloides* Zalessky

Табл. II, 3

Описание. Имеющейся в распоряжении материал представлен единственным образцом, который несколько отличается от типоидов *Phyllotheca stenophylloides*, поэтому было решено описать его в открытой номенклатуре. Все же кажется весьма вероятным, что наш экземпляр принадлежит именно этому виду, а имеющиеся отличия объясняются индивидуальной или внутривидовой изменчивостью.

Образец представляет собой отпечаток крупного фрагмента членистой оси с сохранившимся облиствением. Общая длина фрагмента побега составляет 10 см. Ось несет 9 междоузлий с восемью узлами. Каждый узел имеет мутовку листьев с хорошо развитыми листовыми влагалищами. Влагалища превышают по своей длине междоузлия и располагаются таким образом, что каждое последующее влагалище перекрывается предыдущим. Собственно несущая ось на отпечатке не видна. Листовые влагалища цилиндрические, слабо сужающиеся в своей нижней части. Максимальная ширина влагалищ составляет 7 мм, минимальная – 5 мм. Поверхность листовых влагалищ осложняется межлистовыми комиссурами, выраженными в форме светлых и темных бороздок. Судя по их взаимоотношениям и количеству на стороне остатка, обращенной к наблюдателю, в каждой мутовке имелось около 10–12 листьев.

Свободные части листьев линейные, по своей длине несколько превышающие листовые влагалища, с плохо выраженной единственной средней жилкой. Они выгибаются во внешние стороны почти под прямым углом к побегу, что при первом беглом осмотре образца создает впечатление их отхождения непосредственно от узла побега без листовых влагалищ. Ширина этих частей составляет в среднем 1 мм.

Сравнения и замечания. Вид *P. stenophylloides* был первоначально описан М.Д. Залесским [Zalessky, 1939b, с. 332–334, фиг. 4, 5] по двум образцам из местонахождений Чекарда и Матвеево. Какое именно местонахождение имел в виду Залесский – Чекарда-1 или Чекарда-2 в соответствии нашим обозначением, остается точно не известным, но, судя по последовавшей дискуссии между Ю.М.Залесским и А.Г.Шаровым [Шаров, 1960], Залесский ссылался на местонахождение Чекарда-2.

На мой взгляд, М.Д.Залесский не совсем правильно интерпретировал морфологию остатков *P. stenophylloides*. Он считал, что на ее побеге отсутствовали листовые влагалища, а свободные листья, по его мнению, отходили непосредственно от стебля, располагаясь ниже узла на 7–12 мм "(... en bas de chaque ligne nodale de cette derniere (la tige – *S.N.*), a une distance de 7–12 mm de cette ligne, on voit en empreinte sur la roche trois verticilles de feuilles uninervides, longues ..." [Zalessky, 1939b, с. 332].

Необходимо отметить, что такое листорасположение абсолютно не характерно для членистостебельных, всегда имеющих листья, закономерно располагающиеся в узлах побега, что контролируется анатомическим строением. Интересно, что даже при такой интерпретации природы остатка, Залесский без колебаний отнес его к роду *Phyllotheca*.

Мне представляется, что Залесский принял за собственно стебель очень узкие, правильные цилиндрические листовые влагалища, отходящие от верно отмеченных Залесским узлов и распадающиеся на отдельные линейные листья, не доходя до следующего узла 7–12 мм. На протяжении этих 7–12 мм видна сама несущая часть побега, по своей морфологии почти не отличающаяся от листовых влагалищ. Очевидно, что листовые влагалища могли быть и несколько длиннее, как на нашем образце или на паратипе, изображенном Залесским [Zalessky, 1939b, фиг. 5] и описанном как *P. stenophylloides* f. *magnifica* Zal. Эти листовые влагалища слагали структуру, описанную выше и напоминающую "фунтики", вложенные один в другой или "con-in-con".

Характерно, что это же явление отмечалось и для сибирских филлотек: симулируя осевую

структуру, оно послужило причиной для неоправданной организации рода *Koretrophyllites* Radczenko, который является младшим синонимом *Phyllotheca* Brongniart [Meyen, 1971, 1982; Мейен, 1987б, 1990б].

В последующие годы путаница с *P. stenophylloides* усугубилась тем, что Г.П.Радченко [1966], не переизучив типового материала или хотя бы топотипов из приуральских местонахождений, воспользовавшись только описанием и изображениями, приводимыми М.Д.Залесским, перенес вид *P. stenophylloides* в род *Gamophyllites* Radczenko, 1962, являющийся, в свою очередь, младшим синонимом рода *Annulina* Neuburg, 1954 [Meyen, 1971]. Позднее, всего два года спустя, Н.Г. Вербицкая [Вербицкая, Радченко, 1968] описывает в роде *Gamophyllites* новый вид *G. stenophylloides* Verb., являющийся младшим гононимом *G. stenophylloides* (Zal.) Radcz. Думается, что какие-либо дополнительные комментарии, квалифицирующие действия Г.П.Радченко и Н.К.Вербицкой как таксономистов, являются излишними.

К счастью, проблема с гомонимией исчезает, поскольку комбинация *G. stenophylloides* (Zal.) Radcz. является незаконной не только с номенклатурной точки зрения, в связи с синонимией *Annulina* и *Gamophyllites*, как это было показано С.В.Мейеном [Meyen, 1971], но и с содержательной стороны, поскольку Г.П.Радченко, вслед за М.Д.Залесским, неверно понимал морфологию *Phyllotheca stenophylloides* Zal. Тем не менее, возникает проблема, связанная с родовой принадлежностью *G. stenophylloides* Verb. и валидностью этого вида в целом. Существует мнение [Meyen, 1971; Мейен, 1990б], что этот вид является младшим синонимом *Phyllotheca turnaensis* Gorelova, 1956, emend. S.Meyen, 1971.

Попутно хотелось бы рассмотреть еще один вопрос, связанный с *P. stenophylloides*. В протологе Залесский указывает на то, что именно виду *P. stenophylloides* могли принадлежать листья, описанные им ранее из Прокопьевского рудника Кузнецкого бассейна как *Stenophyllum uninervium* Zal. (отсюда происходит этимология видового эпитета *stenophylloides*), первоначально отнесенные им к хвойным. Сходные листья были позднее описаны как *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub. [Нейбург, 1960а]. Отмечалась их ассоциативная связь в Печорском бассейне с плауновидными *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., описанными по отпечаткам и ядрам в различной степени декортицированных стволов. Автор встретился с таким же закономерным повторением ассоциации *Viatcheslavia vorcutensis* – *Viatscheslaviophyllum vorcutense* в местонахождениях соликамского горизонта уфимского яруса в Среднем Приуралье [Наугольных, 1994, 1996б]. Принадлежность листьев и кор *Viatcheslavia* одному биологическому виду лепидофитов кажется несомненной.

В местонахождении Чекарда-1, где был обнаружен образец *P.* aff. *stenophylloides*, описанный выше, изредка попадаются обрывки линейных филлоидов с единственной средней жилкой. Возникает вопрос, являлись ли эти листья филлоидами плауновидного, близкого *Viatcheslavia vorcutensis*, или же это листья *Phyllotheca stenophylloides* Zal. Автор склоняется к первой точке зрения, поскольку эти листья (сходные со *Stenophyllum*) имеют характерное краевое утолщение кутикулы и общий габитус, более свойственный листьям плауновидных. Это заключение подтверждается еще и тем, что в том же местонахождении встречаются, хотя и исключительно редко, коры лепидофитов, формально определявшиеся как *Knorria* sp. и спорофиллы *Sadovnikovia belemnoides* Naug.

Материал. Единственный образец с противоотпечатком.

Phyllotheca sp. SVN-1

Табл. I, 1

Описание. Имеется небольшой фрагмент побега, представляющего собой два соединенных междоузлия с листовыми влагалищами и свободными частями листьев.

Несущий стебель тонкий (максимальная ширина 3 мм, минимальная – 1 мм), резко сужается к основанию каждого междоузлия, гладкий или осложненный плохо выраженными продольными складками.

Листовые влагалища конические, близкие к цилиндрическим, комиссуры не резкие, но все же достаточно хорошо выраженные. Ширина верхней части влагалища 5–6 мм, нижней части – 2–3 мм, длина – 7 мм.

Свободные части листьев линейные, с плохо выраженной единственной жилкой. Верхушка,

сохранившаяся у единственного листа, приострена. Максимальная наблюдаемая длина листа составляет 33 мм, средняя ширина – 1,2 мм.

Сравнения и замечания. Указанный фрагмент сходен с *P. stenophylloides* и *P. turnaensis*, но, вместе с тем, имеет и ряд особенностей, не позволяющих отождествить его ни с одним из этих таксонов (очень тонкий несущий стебель, своеобразная форма листовых влагалищ).

Материал. Один экземпляр с противоотпечатком.

Phyllotheca sp. SVN-2

Табл. II, 2; рис. 17, С

Описание. Облиственные стерильные побеги с очень крупными листовыми влагалищами, составляющими $^{12}/_{13}$ длины листьев. Влагалища цилиндрические. Комиссуры четкие, прямые, тонкие. Поверхность листьев гладкая. На протяжении всей длины листа прослеживается проводящий пучок в виде широкой ($^{1}/_{3}$ ширины листа во влагалище) темной полосы. Свободные части листьев укороченные, заостряющиеся. В одном узле имеется около 20 листьев.

В первую очередь следует отметить необычные пропорции и крупные размеры листового влагалища – более 60 мм в длину и более 30 мм в ширину. Несущий стебель неизвестен. Влагалище субцилиндрической формы, слегка расширяющееся книзу, а затем вновь сужающееся. В верхней части влагалища имеется неширокая (2–3 мм) темная полоса, образованная скорее всего уплотнением гиподермальных тканей или мезофилла. В нижней своей части остаток при захоронении был несколько размацерирован, поэтому достоверно установить характер прикрепления влагалища к стеблю пока не представляется возможным. Комиссуры очень четкие, прямые, выражены на отпечатке в виде тонких темных полос. Листья соединены во влагалище почти по всей своей длине (60 см). Свободные части листьев составляют лишь 3–5 мм при ширине 1,5 мм. Ширина листьев во влагалище 2,5–3 мм. На всем протяжении влагалищных частей листьев в их средней части прослеживается мощный проводящий пучок в виде темной широкой полосы, выходящей за пределы влагалища и образующей свободные части листьев. Последние имеют треугольную форму, дистально заостряются. Кончики верхушек свободных частей листьев частично оборваны.

Сравнение и замечания. От других видов рода отличается очень крупными листовыми влагалищами, укороченными свободными частями листьев и хорошо развитыми по всей их длине тяжами проводящих пучков.

Гипертрофированными листовыми влагалищами *Phyllotheca* sp. SVN-2 несколько напоминает *Borisiella bella* Chachlov [Хахлов, 1964] из Кайерканского угольного месторождения (Тунгусский бассейн). Главные отличия заключаются в бóльших размерах *P.* sp. SVN-2, мощных проводящих пучках в ее листовом влагалище и более четко выраженных свободных частях листьев. Род *Borisiella* Chachlov, по всей видимости, должен рассматриваться в качестве младшего синонима *Phyllotheca* Brongniart.

Материал. Один экземпляр с противоотпечатком.

Phyllotheca sp. SVN-3

Рис. 15, С

Описание. Фрагмент стерильной оси с одним почти полостью сохранившимся междоузлием и фрагментами двух листовых мутовок. Общая длина фрагмента побега составляет 58 мм. Наибольшая ширина оси побега – 2 мм, наименьшая – 1,2 мм. Стебель покрыт грубыми продольными ребрами, которые осложнены продольной штриховкой второго порядка. К узлам побега прикреплялись листья (контакт со стеблем виден только у верхней листовой мутовки), сросшиеся своими основаниями и образующие субцилиндрические листовые влагалища. Ширина одного листа в среднем составляет 1 мм, максимальная ширина нижнего листового влагалища – 7 мм, верхнего – 5,5 мм.

Сравнение и замечания. Описанный остаток может являться экологической морфой или аберрацией *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., от типичных экземпляров которой он отличается гипертрофированными междоузлиями. Тонкое и очень длинное междоузлие указывает на гидрофильность – гелофильность *Phyllotheca* sp. SVN-2, поскольку такая грацильная структура могла вегетировать, полностью находясь в воде или хотя бы в полупогруженном состоянии.

Материал. Единственный экземпляр.

Род *Paracalamites* Zalessky, (1927) 1932

Paracalamites: Залесский, 1927в; Zalessky, 1932, с. 112–113; Нейбург, 1948, с. 61–62; 1964, с. 25–26; Boureau, 1964, с. 151; Основы палеонтологии, 1963, с. 511–512; Хахлов, 1964, с. 29; Пухонто, Фефилова, 1983, с. 37; Meyen, 1987, с. 96–97; Мейен, 1987б, с. 98; Lemoigne, 1988, с. 238; McLoughlin, 1992, с. 176–177.

Angaroradix: Хахлов, 1964, с. 55.

Типовой вид: *P. decoratus* (Eichwald, 1860) Zalessky, 1927, пермь Приуралья.

Диагноз. Ядра внутренних полостей стерильных осей членистостебельных и их петрифицированные стволы. Продольные ребра в узлах противопоставлены. В сердцевинных лучах могут присутствовать инфранодальные и субнодальные каналы. Вероятно наличие вторичной ксилемы. Настоящие веточные и листовые рубцы отсутствуют. Генеративные органы неизвестны.

Сравнение и замечания. От *Archaeocalamites* отличается в целом более рельефными ребрами и резкими перемычками в узлах, от *Paracalamitina* – отсутствием веточных и листовых рубцов.

Род *Paracalamites* скорее всего является сборным. Он объединяет остатки, ассоциирующие с листьями, относящимися к различным родам членистостебельных – *Annularia*, *Annulina*, *Phyllotheca*, *Schizoneura*, *Paraschizoneura*, а также условно связывается с разными типами фруктификаций – "*Apocalamites*" Radcz., *Angarotheca* Chachlov, *Tschernovia* Zal., *Equisetinostachys* Rassk. и др. На этом основании род *Paracalamites* разными исследователями относился к различным семействам: Archaeocalamitaceae, "Apocalamitaceae", Schizoneuraceae, "Sorocaulaceae" и др. [Boureau, 1964]. В настоящей работе род *Paracalamites* рассматривается как формальный и, вслед за С.В.Мейеном [1987б], отнесен к саттелитным таксонам класса Equisetopsida.

Видовой состав: *P. angustus* Suchov, *P. australis* Rigby, *P. communis* Gorelova, *P. crassus* Gorelova, *P. brevis* Gorelova, *P. costatus* Gorelova, *P. decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. exillicostatus* Vladimirovich, *P. frigidus* Neuburg, *P. goepperti* Radczenko, *P. iljinskiensis* Gorelova, *P. iwatensis* Kon'no, P. *jakutensis* Tolstykh, *P. kutorgae* (Geinitz) Zalessky, *P. laticostatus* Zalessky, *P. lutkevitschii* Schvedov, *P. mrassiensis* Radczenko, *P. nudus* Neuburg, *P. prokopievskiensis* Gorelova, *P. robustus* Zalessky, *P. stenocostatus* Lee et al., *P. sibiricus* Zalessky, *P. similis* Zalessky, *P. striatus* (Schmalhausen) Zalessky, *P. takahachii* (Endo, Kon'no), *P. tenuicostatus* Neuburg, *P. vicinalis* Radczenko.

Распространение. Карбон и пермь всех континентов.

Paracalamites frigidus Neuburg

Рис. 17, F-G

?*Paracalamites kutorgae*: Залесский, 1927, табл. 1, фиг.1; табл. XIX, фиг. 3, 7.

Paracalamites frigidus: Нейбург, 1964, с.31, табл. XIII – XVI; Владимирович, 1981, с.15, табл. II, фиг. 1–3; 1982, с.31–33, табл.III, фиг. 1–2; Пухонто, Фефилова, 1983, с.37, табл. III, фиг 1; Владимирович, 1986, табл. 137, фиг. 1; табл. 146, фиг. 2; табл. 147, фиг. 4.

Голотип. ГИН РАН, № 3090/108, Печорский бассейн, Интинское угольное месторождение, верхняя пермь, уфимский ярус, интинская свита, пакет j.

Описание. Слепки и отпечатки внутренней полости и петрифицированные побеги членистостебельных различных размеров с противопоставленными в узлах ребрами. Основание (подземная часть) стволов или побегов конусовидное. Кверху ствол становиться цилиндрическим, с постепенно удлиняющимися междоузлиями. Ребра прямые, гладкие, валикообразные, могут иметь неясную прерывистую продольную срединную бороздку. Тип облиствения и фруктификаций неизвестны.

В распоряжении автора имеется выборка, экземпляры которой с большей или меньшей степенью уверенности отнесены к данному виду. Наиболее полный из них (рис. 17, G) – представляет собой фрагмент несколько изогнутой нижней (подземной ?) части стебля 61 мм в длину, с обломленным основанием. Максимальная ширина (диаметр стебля) на имеющемся фрагменте составляет 20 мм, минимальная – 13 мм. Стебель несет 14 узлов с противопоставленными в них ребрами. Длина междоузлий закономерно уменьшается к основанию стебля, так же, как и диаметр стебля. Максимальная длина междоузлий составляет 9,5 мм, минимальная – 13 мм. Ребра валикообразные, прямые, с гладкой поверхностью. Их ширина несколько уменьшается к основанию побега. Максимальная ширина рёбер – 1 мм, минимальная – 0,8 мм.

Второй по полноте сохранности экземпляр (рис. 17, F) является надземной частью более развитого растения, на что указывает большая ширина побега, длина междоузлий и ширина ребер. Общая длина сохранившегося фрагмента – 104 мм, ширина – более 22 мм, длина единственного полностью сохранившегося междоузлия равна 71 мм, средняя ширина ребер – 1,5 мм. Желобки между ребрами нерезкие, с пологими краями, постепенно переходящими в валикообразные ребра.

Остальные образцы выборки хуже по сохранности и далее подробно не описываются. Отдельно хотелось бы отметить наличие у одного из них (экземпляр № 3773(11)/153(89); 3773(11)/153а(89) особенно широких ребер (2 мм), имеющих плохо выраженные срединные бороздки. Этот признак у паракаламитов этого вида присутствует не всегда.

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. striatus* отличается отсутствием продольной исштрихованности или бороздчатости ребер.

Распространение. Нижняя и верхняя пермь Приуралья (артинский, кунгурский, уфимский и казанский яруса) Восточно-Европейской платформы, Сибири и Дальнего Востока.

Материал. 12 экземпляров различной сохранности.

Paracalamites cf. *striatus* (Schmalhausen) Zalessky

Рис. 17, E

Описание. Единственный фрагмент побега с одним сохранившимся узлом. Длина фрагмента равна 38 мм, ширина – 8 мм. Ребра несколько уплощенные, продольно исштрихованные. Средняя ширина ребер – 1 мм. В узле большинство ребер соседних междоузлий противопоставлены, но к одному из краев побега эта противопоставленность нарушается и у самого края ребра почти чередуются в узле.

Материал. Один экземпляр.

Paracalamites sp. SVN-1

Табл. I, 3; табл. III, 3

Описание. В распоряжении автора имеется один экземпляр, существенно отличающейся от других кунгурских паракаламитов. Остаток представляет собой фрагмент стерильного побега с единственным сохранившимся узлом. Длина фрагмента составляет 88 мм, ширина – 38 мм. На отпечатавшейся стенке побега видны 13 ребер. Дифференцировать поверхностные структуры этого остатка на ребра и межреберные желобки довольно сложно, так как остаток в целом очень уплощен. Представляется, что позитивный рельеф поверхности наблюдается на обр. № 3773 (11)/85(89), а негативный – на противоотпечатке № 3773(11)/85а(89). При такой интерпретации остатка, его морфологию можно описать следующим образом: ребра уплощенные, разделены узкими резкими желобками. Ширина ребер равна, в среднем, 2 мм. На каждом ребре имеется отчетливое углубление правильных "корытообразных" очертаний шириной 1,4 мм. На негативном отпечатке эти углубления легко принять за ребра. В этом случае желобки, их разделяющие, кажутся двойными.

Сравнение. В целом остаток обладает значительным сходством с некоторыми экземплярами *P. similis* Zal. [Нейбург, 1964, табл. X, фиг. 2], однако объем и статус данного вида в настоящее время вызывают сомнения. Кроме этого, есть и некоторые различия между образцами, описанными М.Ф.Нейбург и нашим экземпляром, которые заключаются в разном размере ребер и всего побега и др., поэтому чекардинский экземпляр здесь описан в открытой номенклатуре.

Материал. Один экземпляр с противоотпечатком.

Род ***Equisetina*** Zalessky, 1939

Equisetina (?) sp.

Табл. V, 3

Описание. Единственный образец, условно отнесенный к роду *Equisetina* Zal., представляет собой фрагмент длинной 7 см, шириной – 9 см крупного ствола с четкими поверхностными ребрами, но без сохранившихся узлов. Общий габитус остатка, обладающего характерным рельефом, позволяет, тем не менее, без колебаний отнести его к членистостебельным. По имеющемуся остатку невозможно однозначно решить, является ли он частью очень массивного листового влагалища или собственно коры осевого побега (ствола). Первоначальную толщину оси точно указать также не представляется воз-

можным, поскольку боковые края остатка еще при захоронении были оборваны. На мой взгляд, она могла составлять по меньшей мере около 10–15 см.

Прямые уплощенные ребра, хорошо выраженные на позитивном отпечатке, несут продольный широкий желоб, отмечавшийся у типовых экземпляров *E. magnivaginata* Zal., происходящих из того же и нескольких близких местонахождений (Красная Глинка, Крутая Катушка). Экземпляр из коллекции автора сравним с *E. magnivaginata* и по тому же размерному классу. Для других членистостебельных бардинской флоры, обладающих сходными поверхностными структурами (*Paracalamites decoratus*, *P.* sp. SVN-1), такие крупные размеры пока не известны. К сожалению, несмотря на отмеченное сходство, наш образец, в силу его недостаточной сохранности, не только нельзя отождествлять с видом *E. magnivaginata*, но и к роду *Equisetina* можно отнести лишь с большой долей условности, что отражено в знаке вопроса после родового названия.

Материал. Один экземпляр с противоотпечатком.

Род ***Annulina*** Neuburg, 1954

Annulina: Нейбург, 1954, с.767; 1964, с.55-59; Рассказова, 1961, с. 56; Пухонто, Фефилова, 1983, с.36; Lemongne, 1988, p. 249.

Gamophyllites: Радченко, 1962, с. 15; Boureau, 1964, с. 388.

Типовой вид: *Annulina* (al. *Annularia*) *neuburgiana* (Radczenko, 1934) Neuburg, 1954; верхнебалахонская свита, верхняя пермь Кузнецкого бассейна, воркутская и, в меньшей степени, печорская серии Печорского Приуралья, нижняя пермь, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Диагноз. Облиственные побеги членистостебельных с противопоставленными в узлах ребрами и относительно короткими междоузлиями. Листья линейные, иногда узколанцетных очертаний, прямые или слегка изогнутые, цельнокрайние. Листья постепенно сужаются как к верхушке, так и к своему основанию. Максимальная ширина находится почти в середине листа. Длина листьев существенно превышает длину междоузлий. Единственная средняя жилка листа хорошо развита. Листья, свободные почти на всем протяжении, собраны в мутовки. Своими основаниями листья срастаются в небольшое листовое влагалище. К верхушке побега количество листьев в мутовке может уменьшаться.

Характер фертильных органов *Annulina* точно не известен.

Сравнение. От рода *Annularia* отличается наличием листовых влагалищ, от рода *Phyllotheca* – существенно более широкими свободными частями листьев, их ланцетовидными очертаниями и небольшими листовыми влагалищами.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Как у типового вида.

Annulina neuburgiana (Radczenko) Neuburg

Табл. III, 1; табл. VI, 1, рис. 18, А-С

?*Cyclopitys nordenskioldii*: Schmalhausen, 1879, с. 88, табл. XV, фиг. 8.

?*Phyllotheca schturowskii*: Залесский, 1918, табл. XXIV, фиг. 4; табл. XXV, фиг. 6, 7, 7а; табл. XXVI, фиг. 4; табл. III, фиг. 7, 7а; Хахлов, 1931, с. 19–20, фиг. 44, 47.

Annularia (?) *neuburgiana*: Радченко, 1934, с. 16–18, табл. IV, фиг. 1–7; табл. VII, фиг. 1, 2, 6; Нейбург, 1936, с. 476–477, табл. III, фиг. 1–2.

Annularia neuburgiana: Радченко, Шведов, 1940, табл. XXII, фиг. 5, 6?, 7; Нейбург, 1948, с. 53–55, табл. I, фиг. 13; табл. II, фиг. 1-5; табл. III, фиг. 1; Радченко, 1955, с. 90, табл. IX, фиг. 1; 1956, с. 179–180, табл. XXXV, фиг. 3.

Lobatannularia comiana: Залесский, Чиркова, 1938, с. 14–15, фиг. 2–5, 6?

Annulina neuburgiana: Нейбург, 1954, с. 767 (nota); Рассказова, 1961, с. 56–60, табл. III, фиг. 1; табл. III, фиг. 1–3; табл. IV, фиг. 1–4, табл. V, фиг. 1, лектотип; табл. IV, фиг. 1–4; табл. V, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1–2; Нейбург, 1964, с. 59–64; табл. XXXII, фиг. 1–2а; табл. XXXIII, фиг. 1-2а; табл. XXXIV, фиг. 12; табл. XXXV, фиг. 1, 2; табл. XXXVI, фиг. 1; табл. XXXVII, фиг. 1; Boureau, 1964, с. 388–389, фиг. 356; Пухонто, Фефилова, 1983, с. 37, табл. III, фиг. 3, 3а; Бетехтина, Сухов, 1968, с. 63–65, табл. XV, фиг. 1, 4.

Annulina syrjagensis: Нейбург, 1964, с. 64–65, табл. XXXVI, фиг. 2, 3.

Голотип. В протологе указан не был. М.Ф.Нейбург избран лектотип – ГИН РАН, № 2492/327, верхнебалахонская свита, нижняя пермь, Кузнецкий бассейн.

Описание. Облиственные побеги членистостебельных с противопоставленными в узлах ребрами. В розетках по 12–16 линейных или линейно-ланцетных листьев с хорошо развитой единственной жилкой, срастающихся в основании в короткое листовое влагалище. На листьях

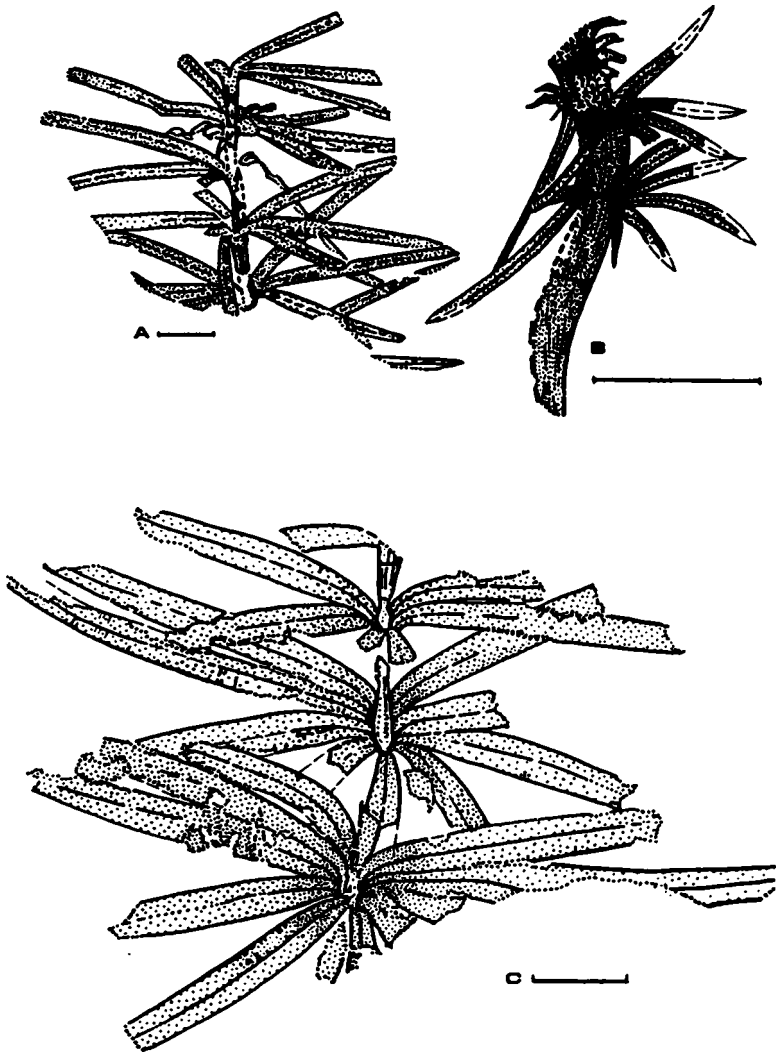


Рис. 18. *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub.
A – экз. № 3773(11)/23(89); B – 3773(11)/398(92); C – экз. № 3773/46
Местонахождения: Чекарда-1, слой 7(A), Чекарда-1, слой 10 (B,C)
Длина масштабной линейки – 1 см

имеются слабо выраженные поперечные морщинки.

Наиболее полный экземпляр, из отнесенных в настоящей работе к данному виду, представляет собой фрагмент стерильной оси с пятью сохранившимися листовыми мутовками. Междоузлия короткие (около 10 мм длиной), ширина оси побега колеблется от 2 до 3 мм. Ось орнаментирована продольными ребрами. Листья прямые, линейные, срастаются своими основаниями в очень короткие (до 2 мм) листовые влагалища. Хорошо сохранившиеся листья имеют единственную среднюю жилку. В каждой мутовке имеется до 6 листьев; по всей видимости, часть листьев оборвана.

Замечания. Присутствие *Annulina neuburgiana* впервые отмечается для кунгура Среднего Приуралья. Остатки *A. neuburgiana* широко известны из нижнепермских, реже верхнепермских отложений почти всех районов Ангариды (Кузнецкий, Тунгусский, Горловский, Печорский бассейны) и никогда не встречались в других фитогеографических областях. Обнаружение *A. neuburgiana* в Среднем Приуралье важно для решения вопроса о палеофитогеографическом статусе этого региона.

Распространение. Верхнебалахонская свита Кузнецкого бассейна, воркутская, реже печорская серии Печорского бассейна, нижняя пермь (кунгурский ярус) Среднего Приуралья.

Материал. Четыре экземпляра хорошей сохранности.

Род ***Paracalamitina*** Zalessky, 1934

Paracalamitina: Zalessky, 1934b, с. 242–244; Нейбург; 1964, с. 35–37; Владимирович, 1984, с. 23–27.

Типовой вид: *Paracalamitina striata* Zal., 1934, Печорский бассейн, Данько-шор, печорская и (?) воркутская серии.

Диагноз. Отпечатки и петрификации внешних покровов коры стерильных осей членистостебельных с противопоставленными в узлах ребрами. Узлы несут рубцы прикрепления ветвей и листьев, располагающиеся с разной периодичностью.

Сравнения и замечания. Статус рода *Paracalamitina* Zalessky до настоящего времени оставался неопределенным. Есть мнение, что этот таксон "apparently a mystake", т.е. является излишним при обнародовании [Andrews, 1970].

Автор, благодаря любезности И.А.Игнатьева, ознакомился с представительной коллекцией остатков типового вида *Paracalamitina striata* Zal. из печорской серии р.Адзьва (Печорское Приуралье), представляющих собой в разной степени сохранившиеся побеги и стволы членистостебельных с располагающимися в узлах единичными веточными и многочисленными листовыми рубцами. Поверхность побегов осложнена широкими, плоскими и гладкими ребрами. Характер сохранности остатков (фитолеймы и петрификации) позволяет однозначно установить, что речь идет именно о поверхностных структурах, а не о слепках внутренней полости. Указанные остатки значительно отличаются от встречающихся в этих же отложениях *Paracalamites*, лишенных всяких следов присутствия листовых или веточных рубцов.

Автору представляется целесообразным использовать род *Paracalamitina* для остатков любых стерильных побегов членистостебельных с веточными и/или листовыми рубцами и противопоставленными в узлах ребрами. Совокупности этих признаков здесь условно придается родовой ранг. *Paracalamitina* отличается от рода *Calamitina* Weiss правильной противопоставленностью продольных ребер в узлах; от рода *Paracalamites* Zalessky отличается наличием веточных и листовых рубцов, от *Phyllotheca* Brongniart – отсутствием развитых листовых влагалищ.

Видовой состав: *P.striata* Zal., *P. aculeata* Gorelova, *P. batschatensis* Gorelova, *P. fersiana* Gorelova, *P. ignatievii* sp.nov.

Распространение. Нижняя и верхняя пермь Восточно-Европейской платформы и Приуралья (кунгурский, уфимский и казанский ярусы), пермь Северной Азии.

Paracalamitina ignatievii Naugolnykh sp.nov.

Табл. I, 2 ; рис. 17, В

Вид назван в честь палеоботаника Игоря Анатольевича Игнатьева.

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/87(89), Среднее Приуралье, бассейн. р.Сылва, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Impressions and compressions of sphenopsid sterile axes with preserved outer surface. Prolonged ribs opposite in node. Ribs are fine, up to 2 mm width. Each rib bears one fine prolonged furrow. Nodes bear leaf scars of constant shape and size. The scars are round and prolonged. Branch scars are unknown.

Диагноз. Остатки и слепки внешней поверхности стерильных осей членистостебельных с противопоставленными в узлах тонкими, до 2 мм шириной, ребрами. Каждое ребро осложнено единственным тонким желобком, проходящим по середине ребра. На узловой линии имеются листовые рубцы, одинаковые по размерам, овально вытянутые вдоль оси побега. Веточные рубцы неизвестны.

Описание. Один из имеющихся фрагментов (голотип) длиной 69 мм и шириной 30 мм значительно деформирован, скорее всего, еще при захоронении: края стебля оборваны. Кроме этого, побег разорван по узловой линии. Все же, при сопоставлении краев разрыва в узле удается определить, что ребра были противопоставленными. Средняя ширина ребер 1,5 мм, к узлу они слегка расширяются. Установить длину междоузлий на имеющемся материале не представляется возможным. Наиболее вероятная ширина (диаметр) побега составляет около 25–35 мм.

Сравнение. От *P. striata* описанный вид отличается отсутствием веточных рубцов и значительно более тонкой ребристостью.

Распространение. Кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь Среднего Приуралья.

Материал. Голотип и три синтипа.

Замечания об эволюции вегетативного побега хвощеобразных

В неонтологической систематике современных растений *Equisetum* обычно обособляют от всех остальных высших растений, включая и наиболее родственных ему птеридофитов. Дело в том, что у *Equisetum* внепазушное положение веточных почек. Было предложено оригинальное объяснение этого феномена [Филин, 1978] – гипотеза о гипертрофии и прирастании каждого из листовых влагалищ к следующему. Были даже изображены гипотетические предки современного *Equisetum*.

В течение долгого времени, несмотря на интенсивное изучение различных групп ископаемых членистостебельных, подтвердить эту гипотезу о происхождении внепазушного ветвления или же однозначно ее опровергнуть не удавалось. Естественным было бы попытаться отыскать предков современного *Equisetum* среди известных ископаемых членистостебельных. Филогенетическая ветвь хвощей s.s. уверенно прослеживается лишь до нижнего триаса (*Equisetites*) и далее обрывается.

Среди каменноугольных и пермских еврамерийских членистостебельных (сравнительно хорошо изученных), прямых предков хвощей нет. Иногда в качестве оных рассматривались каламитовые [Good, 1975; Taylor, 1981] на основании сходства с *Equisetum* – по наличию чередования ребер в узлах, но фруктификации *Equisetum* и *Calamostachys/Palaeostachya* существенно различаются, как это было справедливо отмечено С.В.Мейном и Л.В.Меньшиковой [1983]. Стробилы *Equisetum* представляют собой терминальные модифицированные оси, несущие мутовчато расположенные пельтатные спорангиофоры с прикрепляющимися к нижней стороне зонтика спорангиями. У каламостахиевых стробилы (*Palaeostachya, Calamostachys, Cingularia* и др.) имеют другое строение. Они располагаются,как правило, мутовчато на боковых ветвях осей и обязательно имеют стерильные брактеи.

С.В.Мейен и Л.В.Меньшикова [1983] высказали мысль о том, что ближайшими пермокарбоновыми предками Equisetaceae могли быть ангарские Tschernoviaceae, что, по их мнению, подтверждается обнаружением терминальных фертильных зон на боковых побегах *Sendersonia matura*. Предполагается, что подобные терминальные фертильные зоны (гомологичные стробилам *Equisetum*) могли появиться у ангарских черновиевых путем редукции фертильных зон на междоузлиях осевого побега. Сами черновиевые, по Мейену и Меньшиковой, могут происходить от экваториальных (еврамерийских) астерокаламитов (Asterocalamitaceae), что подтверждается строением их генеративных органов.

К сожалению, в перечисленных выше работах отсутствует обсуждение возможных путей эволюции вегетативных органов хвощеобразных, а этот аспект представляется особенно важным, поскольку, как уже было отмечено выше, у всех современных *Equisetum* веточные почки имеют внепазушное положение.

Коллекция остатков членистостебельных рода *Phyllotheca* из отложений кунгурского яруса, имеющаяся в распоряжении автора, заставила обратить внимание на следующий факт: у всех остатков, имевших ветви второго или большего порядков, ветвление происходит пазушно (обычно в пазухах листьев, сросшихся в листовые влагалища) или же положение веточных почек неопределимо вследствие плохой сохранности материала. Это наблюдение заставило внимательно изучить изображения, приводимые в литературе по ангарским филлотекам и, по возможности, типовые образцы. Выяснилось, что во всех случаях ветвление также является пазушным или его характер установить было невозможно. При этом, когда растение реконструировалось, боковые ветви рисовались внепазушно, как у современного *Equisetum* [Мейен, Меньшикова, 1983; Мейен, 1987б; Meyen, 1982].

Таким образом, у ангарских и субангарских филлотек (преимущественно стерильные облиственные ветви Tschernoviaceae) положение веточных почек, скорее всего, было нормальным, т.е. как у всех остальных высших растений.

Необходимо отметить, что среди изученных автором видов можно наметить переход от филлотек с очень короткими (особенно на ранних стадиях онтогенетического развития – см. диагностику) листовыми влагалищами (*P. campanularis*) к растениям с существенно более развитыми листовыми влагалищами (*P. stenophylloides*) и, затем, к филлотекам с гипертрофированными

листовыми влагалищами (*P.* sp. SVN-2). Любопытно, что у последнего вида на периферийной части влагалища имелось кольцеобразное уплотнение тканей, которое можно интерпретировать как кольцо прирастания к следующему листовому влагалищу. Если этот процесс действительно имел место, им легко объясняется совмещение проводящих пучков листьев и артростелы, характерное для рецентных хвощей. Таким образом, ряд *P.campanularis – P.stenophylloides – P.* sp. SVN-2 может представлять собой линию предков *Equisetum*, соответствующую гипотетической, но воплощенную в реальных палеоботанических остатках. К сожалению, показать достоверность предложенной выше гипотезы возможно лишь на материале анатомической сохранности, до настоящего времени из перми Ангариды почти не известном. Такой материал может быть получен при изучении угольных почек (coal-balls) из Кузнецкого или Печорского бассейнов, где сходные с приуральскими филлотеки также известны.

Отдельно следует пояснить приуроченность всех трех видов (*P. campanularis – P. stenophylloides – P.* sp. SVN-2) предположительной эволюционной цепочки одновозрастным отложениям. Вид *P.* sp. SVN-2, наиболее продвинутый из них, пока встречен только в верхней части кунгурского яруса (иренском горизонте); два остальных характеризуют весь разрез кунгура в Среднем Приуралье, там, где он представлен песчано-глинистыми породами. В отложениях артинского яруса Среднего Приуралья остатки филлотек пока не известны. Возможно, что дивергентное событие в истории приуральских филлотек (или, как минимум, соответствующее событие в их морфогенезе, поскольку речь идет только о вегетативных структурах), приведших к образованию видов *P. campanularis* и *P. stenophylloides,* произошло где-то вне областей осадконакопления к концу артинского века в Приуралье, и только после начала кунгурского века оба вида (*P. campanularis* и *P. stenophylloides*) мигрировали в регион с интенсивным осадконакоплением. Вид *P.* sp. SVN-2 мог появиться в результате дивергентного события в истории *P. stenophylloides* приблизительно на границе филипповского и иренского времени. Далее все три вида сосуществовали до конца кунгурского века. В отложениях соликамского горизонта уфимского яруса в Среднем Приуралье встречаются редкие остатки членистостебельных (еще не описанные), напоминающие *P.* sp SVN-2. Возможно, это ее непосредственные эволюционные преемники.

Класс **Polypodiopsida** (Filicopsida)
Порядок **Marattiales**
Семейство **Marattiaceae** Bercht. et Presl, 1820
Род ***Orthotheca*** Corsin, 1951

Orthotheca: Corsin, 1951, p. 244–246; Фефилова, 1973, с. 35–36

Типовой вид : *O. saraepontana* (Stur) Corsin, 1951, верхний карбон Франции.

Диагноз (дан по: [Corsin,. 1951; Фефиловой, 1973]). Вайя триждыперистая, рахис широкий, продольно-бороздчатый, прямой. Перья последнего порядка длинные, очередные, почти параллельно-крайние. Перышки очередные, свободные или сросшиеся в основании, продолговатые или короткие пекоптеридные, цельнокрайние, прикрепляются к рахису пера почти перпендикулярно. Средняя жилка широкая, с продольной штриховкой, прослеживается до верхушки. Боковые жилки отходят от средней под острым углом, изгибаются в основании, дихотомируют один раз и до края перышка идут параллельно друг другу. Фертильные перышки сходны со стерильными. Спорангии срастаются в синангии. Синангии двухрядные, располагаются на боковых жилках выше места их дихотомии. Недозревшие синангии могут иметь "покрывальце", под которым располагаются спорангии.

Сравнение и замечания. Сходное строение фертильных перышек имеет *Urnatopteris* Kidston, но стерильные перышки этого папоротника являются сфеноптеридными. Листовая пластинка фертильных перышек у *Urnatopteris* может быть значительно редуцирована.

Вслед за Л.А.Фефиловой [1973] род *Orthotheca* отнесен к семейству Marattiaceae.

Видовой состав: *O. saraepontana* Corsin, *O. petschorica* Fefilova, *O.dicranophora* Naugolnykh, sp. nov.

Распространение. Верхний карбон и нижняя пермь Западной и Центральной Европы, кунгурский ярус Среднего Приуралья, верхняя пермь (уфимский и казанский ярусы) Прикамья и Печорского Приуралья.

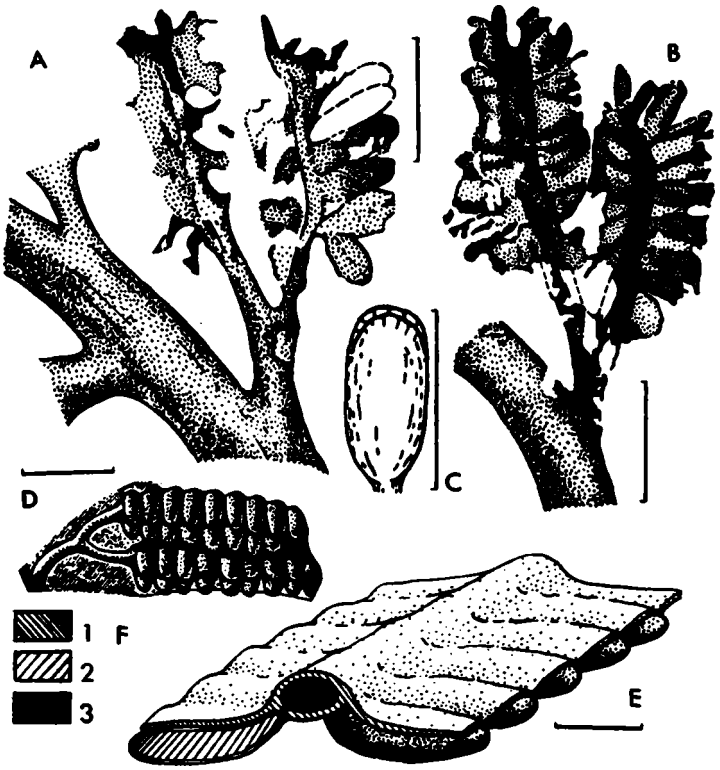


Рис. 19. *Orthotheca dicranophora* Naug.
A,B – синангии, располагающиеся с анадромной стороны в базальных частях фертильных перышек голотипа, № 3773(11)/291(91); C – изолированный спорангий, щель вскрытия спорангия, окруженная крупными клетками, располагается апикально; D – реконструкция синангиев (вид с абаксиальной стороны фертильного пера); E – сегмент синангия с двурядным расположением спорангиев (вид с адаксиальной стороны фертильного пера); F – условные обозначения для фигуры E: 1 – фертильное перышко (листовая пластинка), 2 – спорангий, 3 – проводящий пучок
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 2 мм

Orthotheca dicranophora Naugolnykh, sp. nov.

Табл. VII, 8; рис. 19, A-F

Название вида от лат. *dicranophorus* – несущий развилку; название дано по ярко выраженному вильчатому строению боковых жилок фертильного пера.

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/291(91), фертильное перо последнего порядка; Среднее Приуралье, бассейн р.Сылва, местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Frond is at least bipinnate, of middle size. Rachis bears fine prolonged ribs. Prolonged decurrent pinnules are alternated, with pecopteroid bases. Pinnules have entire margin and round apex. Rachis of last order pinnae bears narrow limb. Fertile pinnules have up to 15 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.

Диагноз. Вайя по меньшей мере дваждыперистая, средних размеров. Рахис несет тонкие продольные ребра. Перышки очередные, пекоптероидные, низбегающие, удлиненные, цельнокрайние, с закругленной верхушкой. Рахис пера последнего порядка с неширокой каймой окрыления. Фертильные перышки несут до 15 спорангиев, располагающихся на однократно дихотомирующих боковых жилках. Низбегающая средняя жилка входит в перышко в середине его основания или иногда может быть смещена к анадромному краю перышка. Боковые жилки очередные, дихотомирующие один раз у самого основания.

Описание. Единственный экземпляр (голотип) представляет собой фрагмент фертильного пера последнего порядка. Верхушка пера оборвана. Длина фрагмента 56 мм, максимальная ширина – 25 мм.

Рахис пера слегка изогнутый, с пологим срединным ребром. Ширина рахиса до 1,4 мм.

Перышки цельнокрайние, удлиненные, пекоптеридные, с субпараллельными краями и закругленной верхушкой. Перышки располагаются под углом 65° к рахису пера. Анадромная часть перышек сильно низбегает, образуя окрыление рахиса. Ширина окрыления 1,5 мм. Длина перышек от 5 до 14 мм, ширина при основании – до 6 мм. Перышки правой (относительно ориентации на табл. VII, 8) стороны пера в среднем в 1,5 раза короче перышек левой стороны, что может ука-

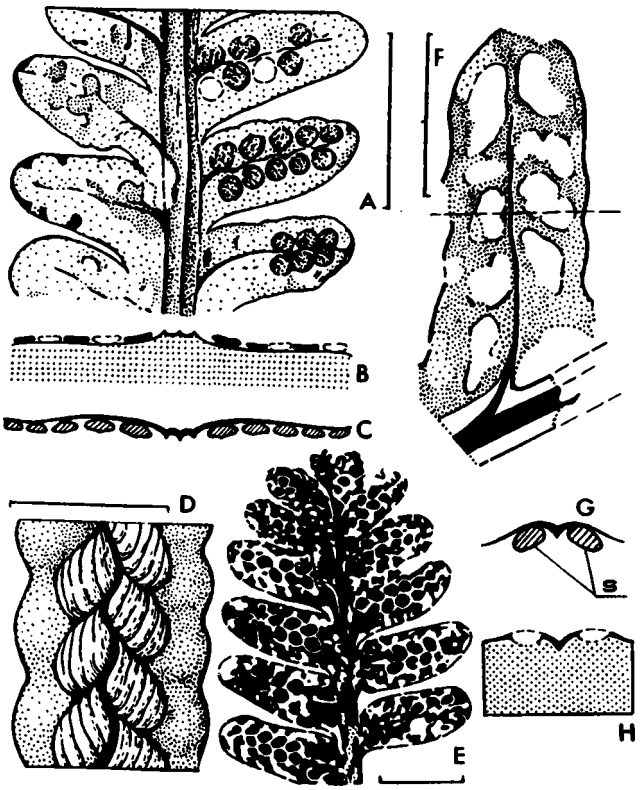


Рис. 20. Фертильная листва папоротников кунгурского яруса Среднего Приуралья

A – *Phychocarpus distichus* Naug., голотип № 3773 (11)/27(89); B – схематическое поперечное сечение через то же перо, лежащее на матриксе абаксиальной стороной вверх; C – поперечное сечение реконструированного пера; D – *Ptychocarpus* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/286(91), схематическое изображение абаксиальной поверхности фертильного перышка с двумя рядами синангиев; E – общий план строения терминальной части фертильного пера последнего порядка *Ptychocarpus* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/286(91); F – *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2, экз. № 3773(11)/255(90); G – поперечное сечение через реконструированное фертильное перышко *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2 (S – синангий); H – схематическое поперечное сечение через фертильное перышко *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2, располагающееся на матриксе абаксиальной поверхностью вниз, с разрушенными синангиями

Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (Д–Н), Чекарда-1, слой 10 (А–С)

Длина масштабной линейки – 5 мм (A–C, F, E); G, H – вне масштаба

зывать на то, что с правой стороны от этого пера на вайе (которая в этом случае соответственно была триждыперистой) располагалось другое, скорее всего близкое по форме и размерам, перо или рахис вайи (см. ниже замечания о реконструкции архитектуры вай птеридофиллов). С правой стороны пера длина перышек постепенно уменьшается к верхушке пера. На левой стороне пера второе от основания пера и четвертое от основания пера перышки превышают по длине предшествующие им, а после пятого длина последующих перышек резко уменьшается в 1,5 раза.

Средняя жилка очень хорошо выражена и прослеживается до верхушки перышек. В базальной части перышек она немного смещена к анадромному краю. Боковые жилки отходят от средней под углом 50° и почти сразу же дихотомируют, образуя две прямые параллельные жилки. Каждое перышко несет от 3 до 7 пар чередующихся боковых жилок, дихотомирующих указанным выше способом. Образовавшиеся после дихотомии жилки несут двурядные синангии из сросшихся основаниями удлиненных спорангиев. Отдельные спорангии различимы лишь в нескольких местах остатка. Спорангии удлиненно-овальные, щель раскрытия спорангиев располагалась апикально. Максимальная длина синангиев – 2 мм, максимальная ширина – 0,9 мм.

Сравнение. От *Orthotheca saraepontana* Corsin отличается меньшим количеством боковых жилок, от *O. petschorica* Fefilova – более дистальным расположением точки дихотомии боковых жилок, как бы образующим "ножку", несущую два ответвления с двурядными синангиями; отсутствием попарного сближения перышек и жилок; смещением средней жилки к анадромному краю перышек.

Замечания. Среди имеющихся в коллекции, а также известных из литературы стерильных папоротниковидных листьев из того же местонахождения нет таких, которые можно было бы связать с описанным выше фертильным пером. Отсутствие таких остатков скорее всего указывает на то, что вид *Orthotheca dicranophora* произрастал в экотопах, удаленных от формировавшихся танатоценозов.

Распространение. Иренский горизонт, кунгурский ярус Среднего Приуралья

Материал. Голотип.

Род ***Ptychocarpus*** Weiss, 1869.
Ptychocarpus distichus Naugolnykh.

Табл. VIII, 1–4; рис. 20, A-C

Ptychocarpus distichus: Naugolnykh, 1995, p. 57–60, pl. I–II, fig. 5, A-C

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/27(89); Среднее Приуралье, Пермская область, левый берег

р.Сылва непосредственно ниже устья р.Чекарда; местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Наиболее представительный образец, избранный голотипом, является крупным фрагментом фертильной дваждыперистой вайи. Длина фрагмента составляет 68 мм, ширина превышает 70 мм. Точно установить ширину вайи не представляется возможным, поскольку дистальные части перьев последнего порядка с одной стороны вайи утрачены. Вайя ориентирована к наблюдателю своей нижней (абаксиальной) стороной. На некоторых частях остатка сохранилась фитолейма; остальная часть остатка представляет собой отпечаток верхней (адаксиальной) стороны.

Рахис вайи (пера предпоследнего порядка) имеет на наблюдаемом протяжении приблизительно одинаковую ширину, составляющую 2,5 мм. На участках рахиса с сохранившейся фитолеймой видна тонкая поперечная штриховка, по которой развилась система мелких трещин фитолеймы. В средней части рахиса располагается продольный желобок субтреугольных в сечении очертаний. На нижней (абаксиальной) стороне рахиса желобку соответствует продольное ребро, хорошо заметное на голотипе.

Перья последнего порядка отходят от рахиса вайи под углом 60–70°. Длина перьев составляет в среднем около 40 мм, максимальная ширина базальной части перьев – 10 мм. Рахисы перьев последнего порядка, так же как и рахис вайи, несут тонкое продольное ребро на своей абаксиальной поверхности.

С голотипа было получено несколько препаратов кутикулы. Мацерации в основном были подвергнуты части перышек с сохранившимися спорангиями. Имеющиеся кутикулы *P. distichus* могут быть разделены на три основных типа, которые, по всей видимости, характеризуют верхнюю и нижнюю стороны листа и стенки спорангия. Устьичные аппараты на имеющихся фрагментах кутикулы обнаружены не были.

Первый кутикулярный тип. Покровные клетки эпидермы имеют овальные очертания. Стенки клеток слабо изгибающиеся во внешние стороны или слегка ундулирующие. Длина клеток составляет 40–70 мкм, ширина 30–40 мкм. Намечается слабая ориентация клеток длинными осями в одном направлении.

Второй кутикулярный тип. Покровные клетки эпидермы, более мелкие, чем клетки первого кутикулярного типа, обладают правильными ректагональными очертаниями. Длина клеток составляет 40–50 мкм, ширина – 20–25 мкм. Клетки вытянуты правильными рядами в одном направлении. Короткие стороны клеток примыкают к длинным сторонам соседних клеток, образуя в плане подобие "кирпичной кладки".

Скорее всего и первый и второй кутикулярные типы характеризуют собственно листовую пластинку фертильного пера. Возможно, одна из кутикул принадлежала верхней стороне листа, а другая – нижней. Однако нельзя исключать и другую возможность: первый кутикулярный тип мог быть свойствен межжилковому интеркостальному полю листовой пластинки, а второй – наджилковому костальному. К сожалению, имеющийся материал не дает возможности однозначно ответить на этот вопрос.

Кутикулы третьего типа, полученные с того же образца, очевидно принадлежали стенке спорангия. В одном из препаратов среди хаотичной паутинообразной сетки тонких клеточных стенок был обнаружен след от опавшей споровой тетрады.

У некоторых из синтипов удалось изучить строение синангиев. Они эллиптические, слегка уплощенные, состоят в среднем из пяти–шести уплощенных, последовательно сросшихся боковыми стенками спорангиев.

Замечания. История установления рода *Pthychocarpus* довольно запутанна, и его объем до настоящего времени понимается различными авторами по-разному.

Род *Ptychocarpus* был выделен К.Е. Вейсом [Weiss, 1869]. Типовой вид рода – *P. hexastichus* Weiss – происходит из верхнего карбона (стефана) Пруссии. Голотип представляет собой фертильную дваждыперистую вайю. Каждое перышко, имеющее 3,5 см в длину и 0,8 см в ширину, несет по три ряда овальных синангиев с каждой стороны, ориентированных длинными осями почти перпендикулярно по отношению к средней жилке перышка. Таким образом, каждое перышко несет по шесть продольных рядов синангиев, что и отражено в этимологии видового названия. У некоторых синангиев, судя по изображению, приводимому Вейсом [Weiss, 1869, табл. XI], видна продольная бороздка, что делает

их сходными со спороношениями "*Pecopteris Marattioheca*" Crand'Eury [Weiss, 1869, табл. VII, фиг. 5, b, c]. У мараттиотеки синангии состоят из восьми спорангиев – по четыре в каждом из сегментов синангия. Возможно, приблизительно такое же их количество могло быть и у *P. hexastichus*.

Б.Рено и Р.Зейлер [Renault, Zeiller, 1889] отнесли к роду *Ptychocarpus* фруктификации, связанные со стерильными вайями *Pecopteris unita* Brongn. Фертильные перышки *P. unita*, изображавшиеся в литературе и до работы Рено и Зейлера (например: [Brongniart, 1828]), несут по два ряда спорангиев, располагающихся вдоль средней жилки перышка. Каждый из синангиев имеет углубление в центре с намечающимися радиальными бороздками и состоит из 6–8 спорангиев. Единственное существенное сходство между *P. hexastichus* и *P. unitus* (Brong.) Renault et Zeiller заключается в правильном расположении синангиев вдоль средней жилки фертильного перышка. Несколько позднее Рено [Renault, 1893, 1896] описал петрифицированные остатки фертильных перьев *P. unitus*, дал им более полную характеристику и предложил считать *P. unitus* типовым видом рода *Ptychocarpus* Weiss, что противоречит правилам МКБН.

Различия, имеющиеся между *P. hexastichus* и *P. unitus*, представляются весьма существенными. Тем не менее, некоторые палеоботаники, например, Ч. Сьюорд [Seward, 1910], считали эти виды близкородственными.

Ситуация еще больше осложнилась после описания Р. Кидстоном [Kidston, 1887] из верхнекаменноугольных отложений Камертона (Англия) *P.oblongus* Kidst. Этот вид был установлен на двух дваждыперистых фертильных вайях, лишенных окрыления (лимба). Каждое перо имеет 3–4 пары перышек, которые, в свою очередь, несут несколько синангиев, расположенных в ряд вдоль средней жилки перышка. Каждый синангий состоял, возможно, из двух спорангиев, однако уточнить детали строения было нельзя вследствие недостаточно хорошей сохранности материала. При описании *P. oblongus* Кидстон отметил условность отнесения этого вида к роду *Ptychocarpus*.

Позднее к *Ptychocarpus* были отнесены и другие формы, существенно отличавшиеся как друг от друга, так и от типового вида *P. hexastichus* (см., например: [Lemoigne, 1988]). Главными признаками, объединяющими эти фруктификации в один родовой таксон, являются: 1) расположение синангиев в 4–6 или, чаще, 2 ряда вдоль средней жилки фертильного перышка; 2) сложноперистая, обычно дваждыперистая вайя; 3) как правило, довольно простое жилкование стерильных перышек.

Очевидно, что род *Ptychocarpus* в настоящее время является формальным, существенно гетерогенным и нуждается в ревизии. Тем не менее, автору представляется целесообразным использовать его для описания палеозойских папоротников, обнаруживающих макроморфологическое сходство с видами *P. hexastichus* и *P. unitus*, сохранность которых не позволяет провести детальное микроструктурное изучение генеративных органов.

Из местонахождения Чекарда-1 известны и другие *Ptychocarpus*-подобные формы, предварительно названные как *Ptychocarpus* sp. SVN-1 и *P.*(?) sp. SVN-2 (табл. VII, 1; рис. 20, D-H). Высока вероятность того, что они относятся к тому же виду.

Материал. Голотип и два синтипа из типового местонахождения.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья

Основные морфотипы листвы папоротников из изученных местонахождений

Стерильная листва кунгурских папоротников очень гетерогенна и может быть разделена на несколько группировок по макроморфологическим признакам.

1. К первой группе относятся листья папоротников с цельнокрайними перышками, имеющими закругленные верхушки, и окрыленностью рахиса, выраженной в различной степени. Это, прежде всего, виды *Pecopteris uralica* Zal. с простыми не дихотомирующими боковыми (вторичными) жилками перышек и *P. helenaeana* Zal. с более сложным жилкованием (табл. VII, 3, 5; рис. 21, D, F). Необходимо отметить, что типовые экземпляры *P. helenaeana* с р. Б. Адзьва [Zalessky, 1934b, рис. 6–9] имеют, в основном,

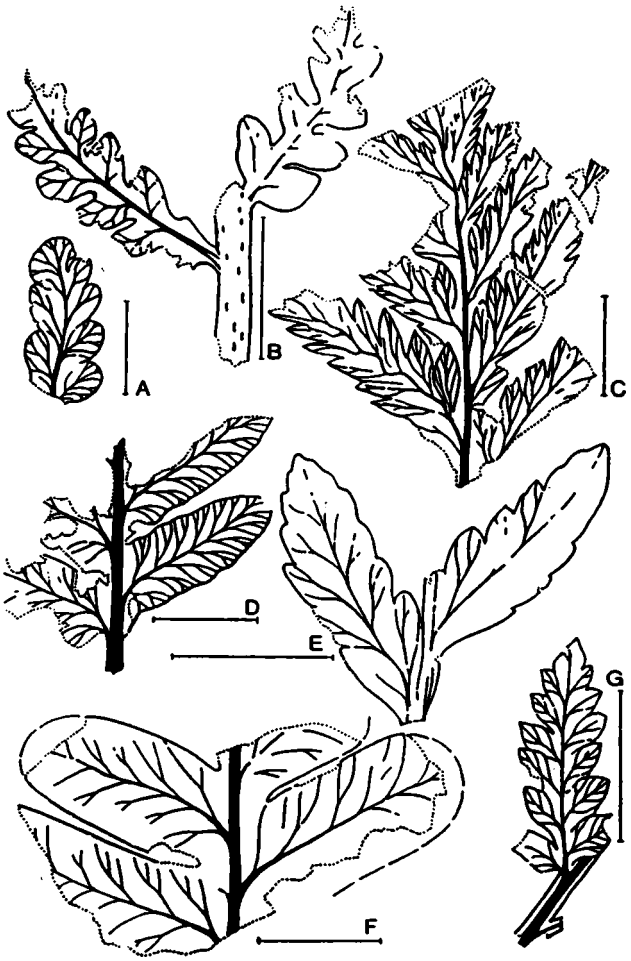


Рис. 21. Основные морфотипы стерильной листвы папоротников кунгурского яруса Среднего Приуралья
A – *Pecopteris* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/250a(90); B – *Pecopteris* sp. SVN-2, экз. № 3773(11)/335(93); C – *Pecopteris synica* Zal., экз. № 3773(11)/ 267(91); D – *Pecopteris helenaeana* Zal., экз. № 3773(11)/13(89); E – *Pecopteris* sp. SVN-3, экз. № 3773(11)/321(92); F – *P. helenaeana* Zal., экз. № 3773(11)/61(89); G – *Pecopteris* sp. SVN-4, экз. № 3773(11)/ 266(91)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 7(A, B), Чекарда-1, слой 10(C, G)
Длина масштабной линейки – 1 см (A-E, G) и 0,5 см (F)

более простое жилкование (однократно дихотомирующие боковые жилки) по сравнению с кунгурскими представителями вида. Л.А. Фефиловой [1973] были описаны остатки *P. helenaeana* из верхнепермских отложений рек Адзьва, Перебора, Печора, Воркута и Б.Сыня (Печорское Приуралье). У этих листьев сочетаются оба типа жилкования в пределах одной вайи.

2. Вторая группа объединяет стерильные листья с пекоптеридными перышками, имеющими волнистые или лопастные края, закругленную верхушку и перистое жилкование различной степени сложности. Эти листья относятся к видам *P. anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. tchekardensis* Vlad. и *P. suksunensis* Zal.

3. Следующую морфологическую группировку составляют сфеноптеридные листья с надрезанным краем, заостренными верхушками лопастей, хорошо развитой средней жилкой перышек и боковыми жилками, дихотомирующими до 3–4 раз. Листья этого типа сохраняются обычно в виде изолированных перышек (рис. 22, D-E). Фрагментарность материала вынуждает определять их пока в открытой номенклатуре как *Sphenopteris* sp. SVN-1.

4. Своеобразную группу стерильной листвы папоротников из кунгурских отложений Среднего Приуралья составляют остатки перьев последнего порядка с лопастными перышками овальных очертаний, развитым окрылением (лимбом) рахиса пера (табл. VII, 2, 7). Их жилкование довольно типично для кунгурских папоротников – оно наблюдается также у видов *P. tchekardensis* и *P. suksunensis* – в каждую лопасть перышка выходит дихотомирующая боковая жилка, переднее (анадромное) ответвление которой дихотомирует еще 1–2 раза. Лопасти перышек осложнены слабой городчатостью, особенно развитой у верхушек лопастей. Окончания боковых жилок выходят в вершины городков. Листья сходного типа известны из карбона и нижней перми Еврамерийской фитохории и относятся к роду *Ovopteris* Potonie. Наш материал предварительно определен в открытой номенклатуре как *Ovopteris* sp. SVN-1.

5. К пятой группе остатков стерильной листвы папоротников относятся изолированные листья, принадлежащие виду *P. synica* Zal. Это, как правило, фрагменты дваждыперистых вай с перышками субтреугольных очертаний. Перышки сильно срастаются своими основаниями. Верхушки перышек варьируют от острых до заостренных. Жилкование сравнительно простое: каждое перышко имеет от трех до одной пары простых боковых жилок, в очередном порядке отходящих от хорошо выраженной средней жилки. Рахисы перьев последнего порядка могут слегка ундулировать (рис. 21, C).

К этой же группе, возможно, следует относить фрагменты перьев последнего порядка с очень

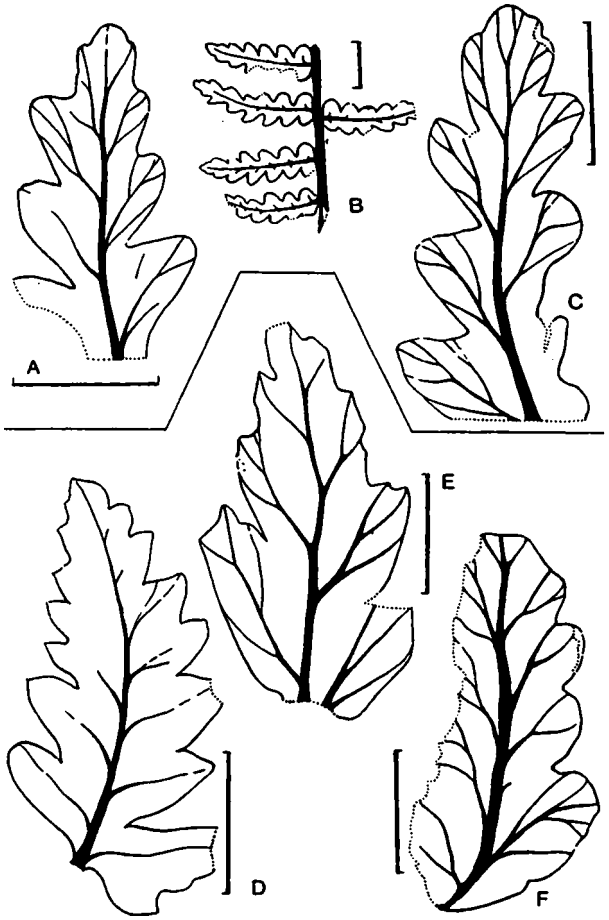


Рис. 22. Основные морфотипы стерильной листвы папоротников кунгурского яруса Среднего Приуралья
A–C – *Pecopteris* sp. SVN-5 (cf. *P.* sp. AVG-1), экз. № 3773(11)/149(89); D,E – *Sphenopteris* sp. SVN-1: D – экз. № 3773(11)/258(90); E – экз. № 3773(11)/248(90); F – экз. № 3773(11)/247(90)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 7(A, C), Чекарда-1, слой 10 (D, F)
Длина масштабной линейки – 1 см (B) и 0,5 см (A, C–F)

близкими эпиморфологией перышек и жилкованием, но отличающиеся от *Pecopteris synica* Zal. строением рахиса пера. У этих остатков, предварительно определенных в открытой номенклатуре как *Pecopteris* sp. SVN-4, в рахисе пера ясно различаются более плотная осевая зона, очевидно соответствовавшая проводящему пучку, и две более тонкие латеральные зоны, примыкающие с обеих сторон к осевой (рис. 21, G).

6. Один из наиболее редких и не типичных для кунгура Среднего Приуралья папоротников пока определен в открытой номенклатуре как *Pecopteris* sp. SVN-5 (cf. *P.* sp. AVG-1 [Гоманьков, Мейен, 1986]). Имеется единственный фрагмент (отпечаток и противоотпечаток) дваждыперистой вайи с пятью сохранившимися перьями последнего порядка. Главный рахис слегка изогнут. Перья последнего порядка имеют вытянуто-треугольные очертания. Перья почти противопоставленные, значительно изогнуты своими верхушками в направлении верхушки вайи, у основания несколько перетянуты, без низбегания. Рахисы перьев последнего порядка отходят от главного рахиса под прямым углом. Перышки почти противопоставленные, в основании сливающиеся друг с другом, цельнокрайние. Перышки, располагающиеся при основании перьев, обладают широко округленной верхушкой. В более дистальных частях перьев располагаются перышки со слегка приостренной верхушкой. Вблизи верхушки пера последнего порядка перышки сливаются в терминальное перышко с лопастными краями (рис. 22, A-C). Этот экземпляр очень сходен как по общему габитусу, так и по деталям строения с *Pecopteris* sp. AVG-1 из татарского яруса Русской платформы [Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 11], однако фрагментарность материала не позволяет с уверенностью заключить, что речь идет об одном и том же растении.

Кроме перечисленных выше шести наиболее броских морфотипов стерильной листвы папоротников кунгурского яруса, в изученной коллекции имеется ряд небольших, часто довольно невыразительных фрагментов, которые, с одной стороны, сложно отождествлять с какой-либо из этих морфологических групп, а с другой стороны, формализовать признаки, объединившие бы такие остатки еще в одну или несколько групп, тоже нельзя: бедность собственных признаков фрагментов и количество материала (1–2 образца каждого типа) слишком скудны. К этой категории остатков относятся различные мелкие фрагменты пекоптероидных перышек, рахисы с оборванными перышками и т.п. (рис. 21, A, B, E). Имеется один терминальный фрагмент ювенильного стерильного пера, условно определенный как *Spiropteris* sp. и представляющий собой своеобразный "архиерейский ствол": слегка изогнутая ось со свернутой в спираль дистальной частью и мелкими неразвитыми перышками, располагающимися с внутренней стороны оборотов спирали и более крупными в проксимальной части фрагмента.

* * *

Характер организации генеративных органов кунгурских папоротников долгое время оставался неизвестным вследствие чрезвычайной редкости подобных остатков. Тем не менее, массовые сборы материала позволили автору получить в свое распоряжение несколько фертильных перьев с сохранившимися в различной степени спороношениями. Все фертильные перья могут быть разделены на четыре основных типа: 1) синангии из сросшихся спорангиев располагаются на средних и дистальных частях однократно дихотомирующих боковых жилок перышек; 2) синангии из сросшихся своими основаниями спорангиев без видимой закономерности располагаются на боковых жилках по 1–2 в каждом перышке; 3) спорангии (?) располагаются на концах простых боковых жилок фертильного перышка с городчатыми краями – табл. XVII, 4; 4) синангии образуют два правильных ряда вдоль средней жилки фертильных перышек.

Единственное перо, относящееся к остаткам первой категории, было предварительно определено автором как *Orthotheca* sp. [Наугольных, 1993, табл. I, фиг. 4]. Это растение было подробно описано выше под новым видовым названием *O. dicranophora* Naug.

Второй тип близок нижнекарбоновому еврамерийскому роду *Callymotheca* Stur, однако это сходство может оказаться сугубо поверхностным.

Третий тип представлен в имеющейся коллекции единственным экземпляром фертильного пера папоротника с очень мелкими, возможно недоразвитыми, синангиями или спорангиями, сидящими на терминальных концах простых боковых жилок, что придает этому остатку сходство со спороношениями мезозойских родов *Eboracia* и *Coniopteris*. Еще более существенное сходство имеется между охарактеризованным остатком и пером, описанным Т.А. Сикстель [1962] как *Pecopteris filatovae* Sixt. из отложений мадыгенской свиты (средний–верхний триас) Киргизии.

Четвертый тип фертильных папоротников может быть отнесен к роду *Ptychocarpus* Weiss. Одна из таких форм описана как *P. distichus* Naugolnykh.

Отдел **Pinophyta** (Gymnospermae). Голосеменные

Класс **Cycadopsida**, Цикадопсиды

Порядок **Trigonocarpales**

Тригонокарповые очень редки в раннепермских флорах Приуралья. К этому порядку из растений кунгурской флоры могут быть отнесены дисперсные семена *Demetrocarpus* Naug. и листья *Neuropteris* (?) sp. (рис. 23, A, E, F; рис. 24, A–E), подробно описанные автором в отдельной статье [Наугольных, 1997].

Класс **Ginkgoopsida**, Гинкгоопсиды

Порядок **Peltaspermales**

Семейство **Trichopityaceae**

Род ***Biarmopteris*** Zalessky, 1937

Biarmopteris: Zalessky, 1937a, p. 47–48.

Типовой вид: *B. pulchra* Zal., кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Диагноз. Женские фруктификации, представляющие собой ветвящиеся уплощенные кладоспермы, которые также можно рассматривать как в значительной степени модифицированные фертильные сложноперистые вайи или филлоспермы примитивных пельтаспермовых.

На абаксиальной (?) поверхности кладосперма в апикальных частях сегментов последнего порядка располагаются круглые или слегка вытянутые семенные рубцы.

Жилкование простое: в каждый сегмент последнего порядка входит единственная жилка. В осевой части фруктификации обычно развита одна, в исключительных случаях – две жилки, от которых в перистом порядке отходят вторичные жилки, идущие в сегменты предпоследнего и последнего порядка.

Во многих случаях на кладосперме могут наблюдаться пазушные швы.

Сравнение. *Biarmopteris* обнаруживает наибольшее сходство с родами *Alternopsis* Naug. [Naugolnykh, 1992] и *Trichopitys* Saporta [Florin, 1949]. От первого из этих родов *Biarmopteris* отличается хорошо развитыми сегментами второго

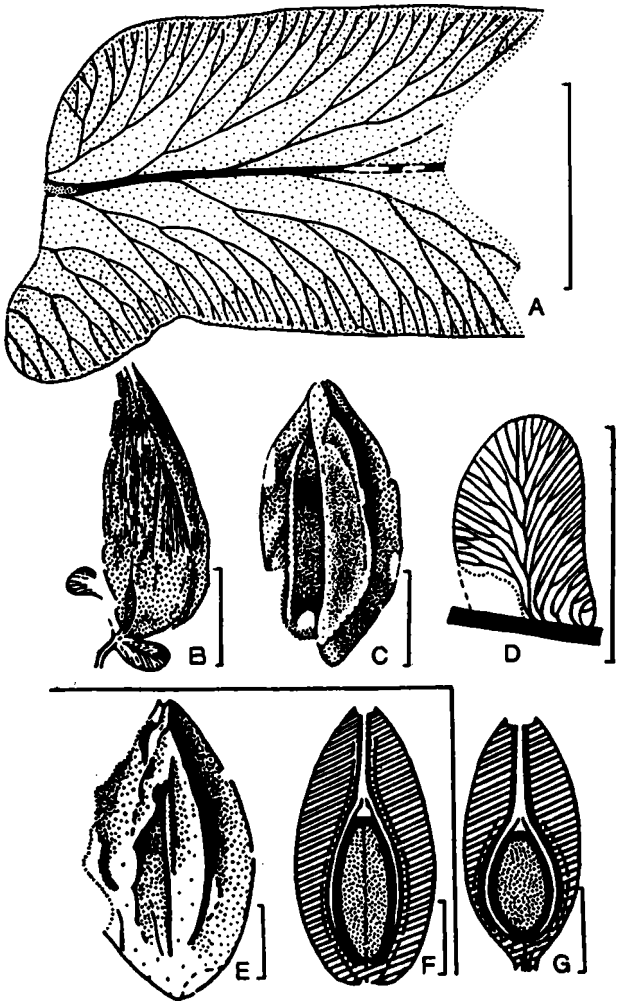


Рис. 23. Вегетативные и генеративные органы еврамерийских (B-D,G) и ангарских (A,E,F) тригонокарповых
A – *Neuropteris* (?) sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/29(89), местонахождение Чекарда-1, слой 7; B – *Trigonocarpus* (?) sp., сохранившийся в прикреплении к *Neuropteris heterophylla* Brongn., вестфал, Англия [Crookall, 1959, pl. XXVII, фиг. 3, 4b]; C – *Trigonocarpus parkinsonii* Brongn., средний карбон Донецкого бассейна, предполагаемые семена *Alethopteris lonchitica* (Schloth.) Goeppert (по: [Новик, 1952, табл. LXVIII, фиг. 4]); D – *Neuropteris obliqua* Brongn., вестфал B Англии [Crookall, 1959, text-fig. 62,E]; E, F – *Demetrocarpus limbatus* Naug.: E – экз. ВСЕГЕИ № 114/12399 (рисунок по фотографии В.П.Владимирович [1986, табл. IX, фиг. 17–18]), F – предполагаемое внутренне строение (интегумент отмечен косой штриховкой); G – схематическое внутреннее строение *Trigonocarpus parkinsonii* Brongn. (по: [Scott, 1923])
Длина масштабной линейки – 1 см

и третьего (последнего) порядков и отчетливыми округлыми семенными рубцами. Главным отличием характеризуемого рода от кладоспермов *Trichophitys* является большее количество порядков ветвления, общий вильчатый габитус фруктификации и значительно более уплощенная форма, позволяющая интерпретировать *Biarmopteris* как сильно специализированный филлосперм.

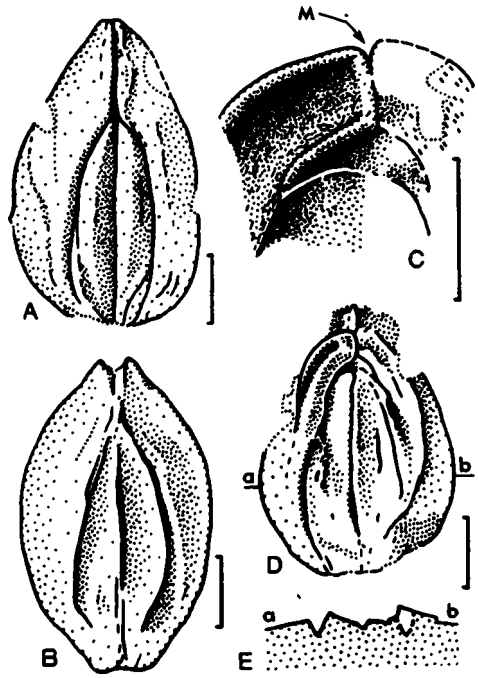


Рис. 24. *Demetrocarpus limbatus* Naug.
A – экз. № 3737/278; B – голотип № 3737/161; C–E – экз. № 3737/278A: M – микропилярный канал
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 2 мм

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Biarmopteris pulchra Zalessky

Рис. 25, A–C

Biarmopteris pulchra: Zalessky, 1937a, p. 47–48, fig. 11.

Голотип. Фрагмент кладосперма, изображенный М.Д.Залесским [Zalessky, 1937a, p. 47–48, fig. 11, местонахождение Красная Глинка], лекская свита, филипповский горизонт, кунгурский ярус.

Описание. Наше представление об этом виде сформировано данными по трем экземплярам кладоспермов с опавшими семенами, включая голотип (рис. 25, B).

Из рассматриваемых образцов только один может считаться сравнительно полным (рис. 25, A). Он представляет собой кладосперм с сильно рассеченной пластинкой с тремя порядками

ветвления. Первое ветвление является, по существу, бифуркацией главного стержня фруктификации (последний можно рассматривать как рахис первого порядка). Это ветвление придает фруктификации в целом вильчатый характер и делит ее на два сегмента (условных "пера") первого порядка. Они, в свою очередь, несут сегменты второго порядка.

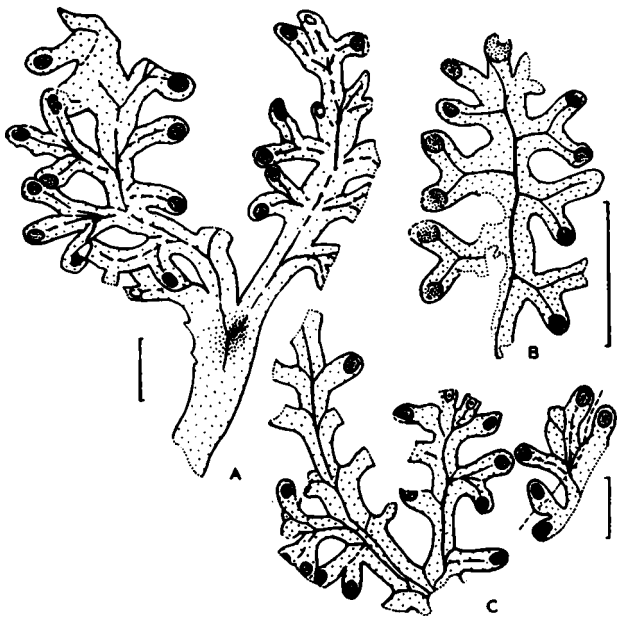


Рис. 25. *Biarmopteris pulchra* Zal.
А – экз. № 3737/196; В – голотип (по: [Zalessky, 1937, фиг. 11, с изменениями]), С – экз. № 3737/24
Местонахождение Чекарда-1, слой 10 (А, С), Красная Глинка (В)
Длина масштабной линейки – 1 см

На левой (по положению на рисунке) ветви первого порядка внутренние (по отношению к фруктификации в целом) сегменты представляют собой удлиненные лопасти с небольшим дистальным расширением, на котором располагаются семенные рубцы. На внешней стороне левой ветви первого порядка располагаются сегменты второго порядка, значительно сильнее развитые по сравнению с сегментами внутренней стороны ветви первого порядка. Внешние сегменты второго порядка несут по три сегмента третьего (последнего) порядка. Они представляют собой продолговатые уплощенные лопасти с апикальным расширением и закругленными верхушками. В центре апикального расширения располагается семенной рубец, который может быть смещен к одному из краев лопасти. Внешние сегменты третьего порядка и внутренние сегменты второго порядка абсолютно идентичны и при упрощенной характеристике данной фруктификации могут рассматриваться как сегменты последнего порядка.

Правая ветвь первого порядка сохранилась не полностью: отсутствуют почти все сегменты второго порядка на внешней стороне ветви. Однако на внутренней стороне сохранились все сегменты второго порядка (всего их три). Два из них бифуркируют, образуя по два сегмента третьего (последнего) порядка, и один – приверхушечный, является простым. Все сегменты последнего порядка представляют собой уплощенные лопасти с располагающимися в апикальной части семенными рубцами. Они полностью аналогичны сегментам последнего порядка левой ветви фруктификации, отличаясь от них только несколько меньшими размерами. Пазушные швы и жилкование на этом остатке заметны довольно слабо.

Второй по полноте сохранности остаток (рис. 25, С) отличается от описанного выше более частым ветвлением и сохранившимися жилкованием и пазушными швами. Судя по строению этого экземпляра, возможно, некоторые фруктификации *B. pulchra* могли иметь четыре порядка ветвления.

Образец, описанный М.Д.Залесским (рис. 25, В), существенно отличается от других экземпляров своими более мелкими размерами. Однако почти все остальные признаки тождественны наблюдаемым на наших образцах, а имеющиеся отличия могут быть объяснены внутривидовой изменчивостью.

Замечания. С.В.Мейен [1987б и др.] считал, что растениям с фруктификациями *Biarmopteris pulchra* принадлежали стерильные листья рода *Mauerites* Zal. В составе этого рода в настоящее время находятся три вида: *M. gracilis* Zal., *M. artinensis* Zal. и *M. confertus* Zal. Эти виды довольно существенно отличаются друг от друга как жилкованием, так и характером рассечения листовой пластинки, а сам род *Mauerites* нуждается в ревизии. Автор пока на обладает материалом для такой работы. Не исключено, что некоторые экземпляры *M. gracilis* в действительности должны быть отнесены к *Psygmophyllum cuneifolium*. Листья последнего вида здесь рассматриваются как принадлежавшие трихопитиевому *Alternopsis stricta* Naug.

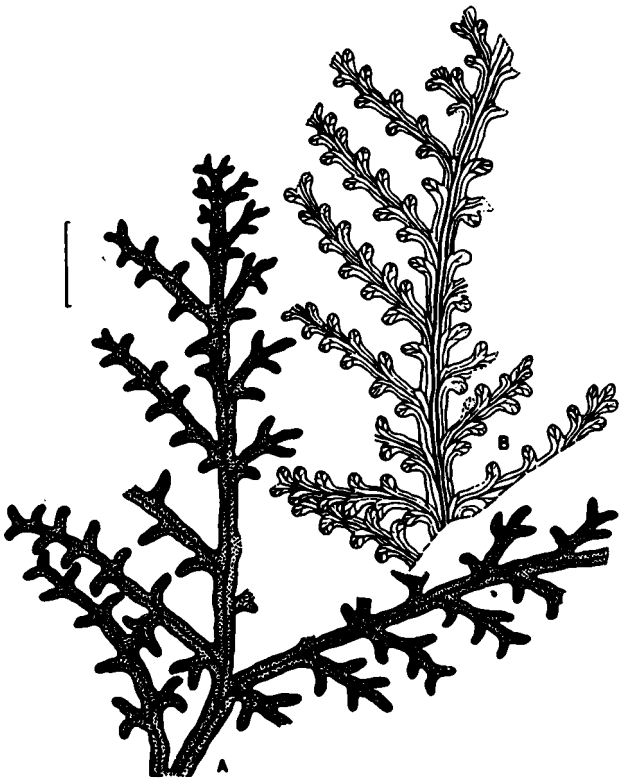


Рис. 26. "*Callipteris*" *levidensis* Zal. (А – по: [Zalessky, 1939a], В – по М.Д.Залесскому, публикуется впервые). Предполагаемые стерильные листья *Biarmopteris*
А – почти полная дихотомирующая вайя, общей конструкцией напоминающая строение псиглофиллоидов; В – крупное перо предпоследнего порядка
Местонахождение Чекарда-2
Длина масштабной линейки – 1 см

При работе с литературой было обнаружено изображение и описание малоизвестного вида *"Callipteris" levidensis* Zal. (рис. 26), известного из отложений кошелевской свиты местонахождения Чекарда-2. В нашей коллекции подобные остатки, за исключением нескольких маловыразительных фрагментов, отсутствуют. Бросается в глаза сходство жилкования и формы сегментов последнего порядка *Biarmopteris pulchra* и *"Callipteris" levidensis*. Также обращает на себя внимание наличие пазушных швов между сегментами последнего порядка и рахисом у одного из экземпляров *"C." levidensis* (рис. 26, В). Столь значительное сходство морфологии свидетельствует в пользу того, что *"C." levidensis* и *B. pulchra* могли быть органами одного вида растений.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Три экземпляра.

Род **Alternopsis** Naugolnykh, 1992

Alternopsis: Naugolnykh, 1992, p. 69–73.

Типовой вид: *Alternopsis stricta* Naugolnykh, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Диагноз. Как у типового вида.

Сравнения и замечания. От наиболее близких *Supaia* White, *Biarmopteris* Zal. и *Trichopitys* Saporta отличается редукцией перистых долей до субтреугольных лопастей.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Кунгурский ярус.

Alternopsis stricta Naugolnykh.

Рис. 27, А, С

Alternopsis stricta: Naugolnykh, 1992, p. 69–73.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/33(89), Среднее Приуралье, Чекарда-1, кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус.

Английская версия диагноза этого вида была опубликована автором в протологе (Naugolnykh, 1992). Однако, в связи с труднодоступностью издания, в котором была напечатана эта статья, было решено повторить диагноз A. stricta и в настоящей работе.

Diagnosis. Fertile organs are bilateral cladosperms. Seed-bearing lamina is narrow, with linear outlines. Cladosperm has distinct midvein and several lateral (side) veins. Seeds attached in alternate order to both sides of the cladosperm. At the points of affixture of the seeds the cladosperm lamina is dissected to reduced pinnate subtriangular lobes. Between lobes there are bosom line seams. Seed scars are straight and located at open angle to the axis of cladosperm. From cladosperm midvein one side vein runs toward each seed scar.

Описание. Изолированные кладоспермы с опавшими семенами. Семенная пластинка узкая, линейно-лацетного очертания, с отчетливой средней жилкой. Семена располагались в чередующемся порядке по краям пластинки. В местах прикрепления семян пластинка кладосперма рассечена на редуцированные перистые доли в виде субтреугольных лопастей. Между лопастями имеются пазушные швы. Семенные рубцы спрямленные, располагаются под открытым (тупым) углом к средней жилке, от которой к каждому рубцу отходит по одной боковой жилке.

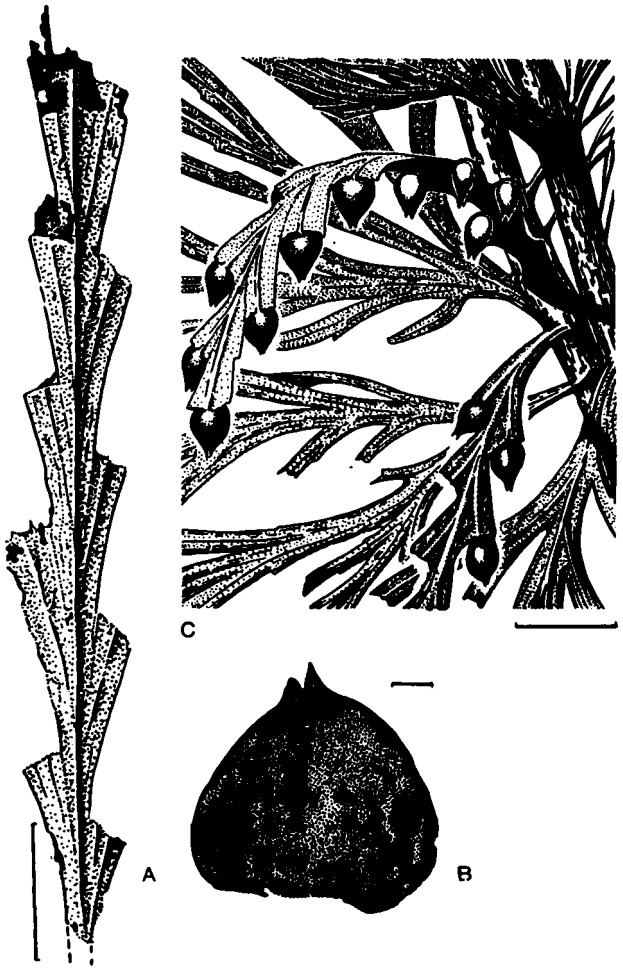


Рис. 27. *Alternopsis stricta* Naug.
А – голотип № 3773(11)/32(89); В – семя с широким уплощенным основанием, встречающееся в одних ассоциациях с кладоспермами *A. stricta*, экз. № 3737/34а; С – реконструкция *A. stricta*. Кладоспермы показаны располагающимися в пазухах листьев *Psygmophyllum cuneifolium*
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см (А, С) и 0,1 см (В)

Голотип *A. stricta* представляет собой отпечаток кладосперма с частично сохранившейся фитолеймой. Верхушка и основание кладосперма оборваны.

Общая длина остатка 67,5 мм, максимальная ширина – 7,5 мм, минимальная – 3 мм.

Край кладосперма рассечен на четкие субтреугольные лопасти, правильно чередующиеся вдоль оси кладосперма. Лопасти, по существу, представляют собой редуцированные перистые доли, сросшиеся между собой. Линии срастания соответствует пазушный шов.

Края лопастей имеют в длину 10–17,5 мм, сильно низбегают, превышая по длине семенной рубец в 3–5 раз. Край лопастей на всем своем протяжении ровный. В предполагаемых местах прикрепления семезачатков края отпечатка очень мелко иззубрены. В некоторых местах имеется фитолейма, которая производит впечатление правильно оборванной по отделительному слою.

Длина семенного рубца – от 2 до 3,5 мм.

Поверхность кладосперма, насколько об этом можно судить по отпечатку, была покрыта мелкими ребрами и складками.

Вероятно, к верхнему (дистальному) ограничению каждой лопасти, включая терминальную (последнее можно предположить исходя из типологической экстраполяции с фруктификациями *Supaia* и *Biarmopteris*), прикреплялись семена с широким плоским основанием, возможно, типа *Cordaicarpus*, как у других субангарских пельтаспермовых. Семена такого типа встречены в том же местонахождении (табл. XXXII, 6; рис. 27, В).

На имеющемся отпечатке есть фрагмент фитолеймы, сохранившийся, по моему мнению, от семени, так как располагается он непосредственно напротив семенного рубца. Семя, по всей вероятности, находилось при захоронении кладосперма в прикреплении.

Замечания. В одном захоронении с *Alternopsis stricta* обнаружены листья *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper. Другие вегетативные органы растений из этого захоронения (листья папоротников, *Cordaites*, *Rhachiphyllum*, *Rufloria*, побеги хвойных и стебли членистостебельных) могут быть исключены из рассмотрения, так как им свойственны фруктификации иных типов.

Общие элементы морфологии – очертания и размер кладосперма и некоторых сегментов листа *P. cuneifolium*, четкая выраженность в поверхностном рельефе средней жилки (у *P. cuneifolium* проявляется не всегда), тонкая продольная ребристость (морщинистость) поверхности листьев и кладосперма, наличие пазушных швов – позволяют предположить, что и кладосперм, и вегетативные листья *P. cuneifolium* принадлежали одному растению.

Сделанный вывод также подтверждается возможной типологической экстраполяцией с

Biarmopteris–Mauerites, обладающих аналогичным планом строения и являющихся, скорее всего, ближайшими родственниками *Alternopsis stricta – Psygmophyllum cuneifolium*

Если следовать выводам С.В.Мейена [1987] о спиральном расположении кладоспермов *Biarmopteris* в одном филлотаксисе с листьями *Mauerites* на фертильном побеге, можно допустить, что это заключение справедливо и для *Alternopsis* (рис. 27, С).

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, иренский горизонт.

Материал. Три экземпляра.

Сателлитные таксоны порядка Peltaspermales

Псигмофиллоиды. Формальная группировка таксонов

Общая морфология вегетативных органов псигмофиллоидов

Листья псигмофиллоидов сложные, черешковые, с повторно дихотомирующим основным проводящим пучком. Они часто рассматриваются как вайи, поскольку вильчато рассеченный лист *Psygmophyllum* или *Bardia*, по всей видимости, можно гомологизировать с апикально дихотомирущей вайей некоторых птеридофиллов (например, *Autunia conferta* (Strernb.) Kerp, *Rhachiphyllum diabolicum* (Zeiller) Kerp, *Callipteridium pteridium* (Schl.) Zeiller, *Neuporteris rarinervis* Bunb., *Odontopteris minor* Brongn. и др.).

Несколько ниже точки главной дихотомии основного проводящего пучка или непосредственно от нее от клиновидно суженного основания листа или от черешка у псигмофиллоидов отходят дополнительные базальные сегменты или лопасти, иногда повторно дихотомирующие. Эта "четырехдельность" (наличие двух основных и двух дополнительных лопастей листа, в той или иной степени рассеченных) является главным признаком, объединяющим псигмофиллоиды в морфологическую группировку и придающим ей четкие границы. В редких случаях развивается только один из базальных сегментов. Иногда базальные сегменты могут быть редуцированы или, напротив, гипертрофированы.

Черешок, как правило, хорошо выражен, достаточно развит. У некоторых форм он, возможно, содержал вторичную ксилему. У *Psygmophyllum expansum* черешок плавно и незаметно переходит в клиновидное основание листа (см. рис. 29, B, C; рис. 34, G). Изредка встречаются листья безчерешковые (с отпавшим черешком ?), но в остальном неотличимые от листьев того же вида с черешками (см. рис. 30, F и [Zalessky, 1937a, fig. 24–26]).

Размеры листьев псигмофиллоидов колеблются от первых сантиметров до 0,5 м в длину. Наиболее крупные листья принадлежат *Psygmophyllum expansum* из артинских и кунгурских отложений Приуралья.

Сведения о филлотаксисе имеются лишь для рода *Bardia*: М.Д. Залесский [Zalessky, 1933] отмечал спиральное листорасположение на укороченном побеге (брахибласте ? см.: [Владимирович, 1986, табл. VII, 8]), характерное для *B. mauerii*. Эти данные подтверждаются и нашим материалом. На имеющемся образце (см. рис. 41) листья *B.* aff. *mauerii* располагаются на несущем побеге по слабо выраженной пологой спирали.

Сложные листья псигмофиллоидов состоят из сегментов нескольких (обычно двух-трех) порядков, которые могут рассматриваться как гомологи перьев и перышек вай птеридофиллов. Последнее замечание особенно справедливо для сильно рассеченных листьев *Psygmophyllum cuneifolium*, *P. demetrianum*, *P. elegans*, *P. ussuriense*. Сегменты последнего порядка (гомологичные перышкам птеридофиллов) у псигмофиллоидов довольно разнообразны. Можно разделить их на три основных типа – A, B и C.

Тип A. Сегменты последнего порядка в виде перышек. Перышки обычно с одонтоптеридным жилкованием, реже имеют отчетливую среднюю жилку и приближаются к пекоптеридным или алетоптеридным. Отдельные фрагменты листьев такого типа без их детального изучения, как это уже отмечалось в литературе [Бураго, 1982], легко можно отнести к *Pecopteris* sp. или *Rhachiphyllum* (vel *Callipteris*) sp. Тип A характерен для видов *P. demetrianum*, *P. elegans*.

Тип B. Сегменты последнего порядка в виде линейных или клиновидно сужающихся к основанию лентовидных долей, обычно с единственной жилкой или несколькими параллельными жилками. Сегменты могут дихотомировать. Тип

В характерен для видов *P. cuneifolium, P. ussuriense, Bardia mauerii, B. insignis.*

Тип С. Сегменты последнего порядка очень крупные, с плохо различимыми границами, часто слившиеся краями. Жилкование довольно густое, субпараллельное или веерoвидное. Тип С характерен для видов *Psygmophyllum expansum, P. nesterenkoi, P. vesnjankianum, P. sibiricum, P. (?) dobrolubovae.*

Сегменты последнего порядка всех трех типов могут в той или иной степени срастаться, образуя когерентный лист (см. описание *P. expansum*).

Несмотря на крайне слабую изученность псигмофиллоидов, есть некоторые данные, косвенно указывающие на характер форм роста этих растений. (Термин "формы роста" понимается по Р.Уиттеккеру [Whittaker, 1970]. Часто в палеоботанической литературе используется термин "жизненные формы". Это не совсем корректно. Под жизненными формами (life-forms) автор термина К. Раункиер подразумевал пять главных типов растений, определяемых положением перенирующих тканей. Поскольку идентификация и реконструкция положения последних у ископаемых растений очень сложна, правильнее использовать термин "формы роста".) Возможно, по своей форме роста некоторые из псигмофиллоидов были древовидными (см. ниже описание *P. expansum*).

Проблемы систематики псигмофиллоидов

Основные проблемы систематики псигмофиллоидов в последнее время обсуждались в литературе достаточно подробно [Владимирович, 1981; Бураго, 1982; Дуранте, 1990]. Ниже лишь кратко освещены узловые моменты этой проблематики в ее историческом аспекте и излагается точка зрения автора.

Впервые остатки псигмофиллоидов s.s. были описаны С.С.Куторгой [Kutorga, 1838] и А. Броньяром [Brongniart, 1845] из пермских отложений Приуралья в составе родов *Sphenopteris* (*S. cuneifolia* Kutorga, *S. interupte-pinnata* Kutorga) и *Noeggerathia* (*N. expansa* Brongniart). Броньяр перенес в род *Noeggerathia* и вид *N. cuneifolia*. Под этими названиями оба приуральских растения фигурировали в работе Э.И.Эйхвальда [1854].

В.Шимпер [Schimper, 1870–1872] указал на гетерогенность рода *Noeggerathia sensu* Brongniart и перенес четыре вида (*N. flabellata* L. et H. из среднего карбона Англии, *N. expansa* Brongn. и *N. cuneifolia* (Kutorga) Brongn. из перми Приуралья, *N. ctenoides* из перми Силезии) в установленный им род *Psygmophyllum* Schimper, 1870, аргументируя эту операцию резкими отличиями в морфологии указанных видов от типового для *Noeggerathia* вида *N. foliosa* Sternberg. Не располагая достаточно большим материалом по приуральским видам *Psygmophyllum*, Шимпер счел характерным для нового рода перистое рассечение листа. Типовой вид для *Psygmophyllum* указан не был.

Спустя восемь лет Г.Сапорта [Saporta, 1878] подверг ревизии объем рода *Psygmophyllum*, предложив использовать его только для приуральских видов *P. expansum* и *P.cuneifolium*. В составе рода *Psygmophyllum* Сапорта указал также *P. santagouroulense* – nomen nudum. Сапорта привел в своей работе следующий диагноз рода *Psygmophyllum* (цит. по: [Бураго, 1982]): "Фрагменты очень крупных листьев с вильчато разделенным рахисом, несущим под раздвоением супротивные небольшие сегменты". В качестве типового вида рода *Psygmophyllum* Сапорта считал *P. expansum*.

Е.А.Н.Арбер [Arber, 1912], игнорируя предложение Сапорта, предложил иной вариант ревизии рода *Psygmophyllum* Schimper. Арбер сохранил это родовое название только для *P. flabellatum*.

О.А.Хег [Hoeg, 1942, 1967] справедливо принял ревизию, предложенную Сапорта (в соответствии с приоритетом первого ревизующего). Помимо видов *Psygmophyllum*, указываемых Сапорта, Хег, вслед за Т.Г.Халле [Halle, 1927], отнес к этому же роду катазиатский вид *P. multipartitum* Halle, описанный из пермской формации Шаньси Китая. В качестве типового вида для рода *Psygmophyllum* Хег также указал *P. expansum*.

Очень интересные публикации о псигмофиллоидах принадлежат М.Д.Залесскому [Залесский, 1912, 1918; Zalessky, 1929a,c, 1937a, 1939a,b]. Первоначально Залесский принял род *Psygmophyllum* в узком смысле, придаваемом роду Арбером. Для оставшихся без родового названия уральских видов *P. expansum* и *P. cuneifolium* М.Д.Залесский предложил новый род *Palamophyllum*

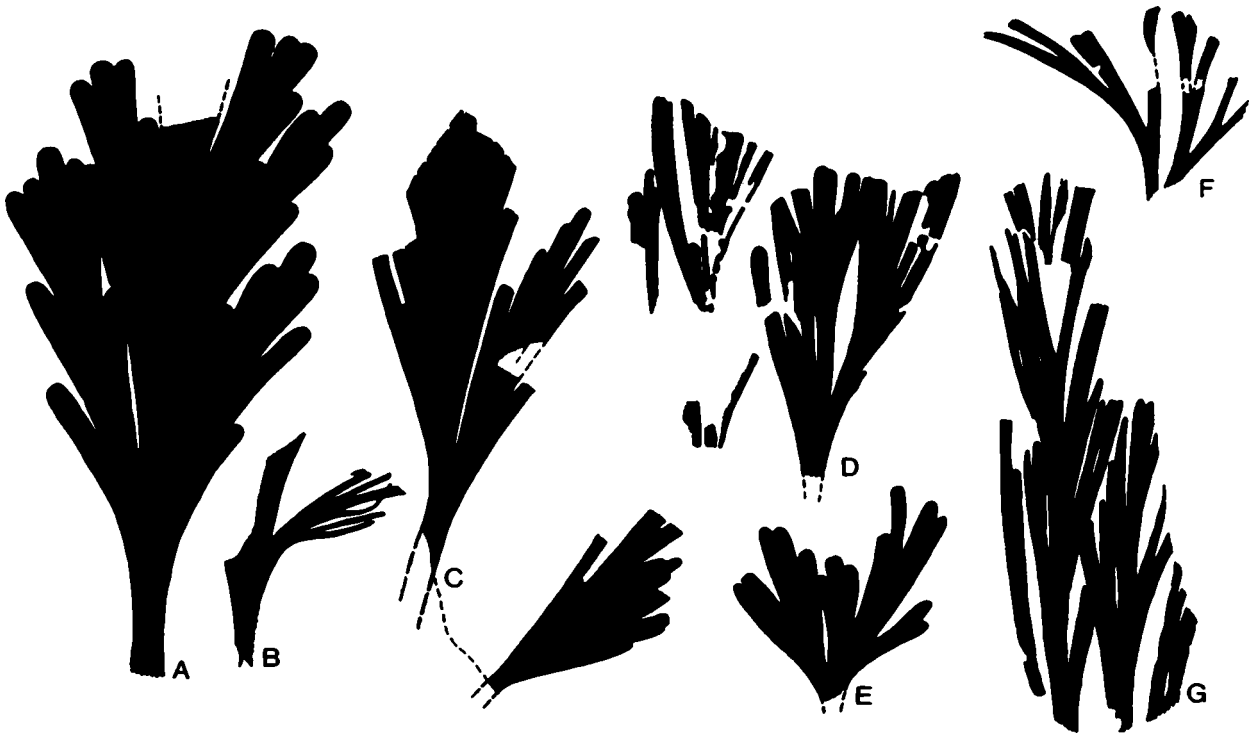


Рис. 28. Псигмофиллоидные и сфенобайероподобные листья кунгурского яруса Среднего Приуралья
A – *Laskowskia flabellata* Zal.; B, C – *Kirkoria multifida* Zal.; D–E – *Mauerites confertus* Zal.; F – "*Dicranophyllum*" *varicum* Zal.; G – *Ginkgoites multifida* Zal. [Zalessky, 1937, 1939]
Длина масштабной линейки – 1 см (B,G) и 2 см (A)

Zalessky, 1912. Одновременно Залесский сохранил родовое название *Psygmophyllum* для типично ангарских видов *P. mongolicum* и *P. potaninii* с перистым строением вай, впоследствии перенесенных в специально организованный род *Angaridium* Zalessky, 1933. После критического письма Р. Зейллера М.Д.Залесский резко изменил свою точку зрения и принял род *Psygmophyllum* в соответствии с ревизией Сапорта [Залесский, 1918, с. 16]. Того же понимания рода *Psygmophyllum* придерживалась Е.Ф. Чиркова (см.: [Zalessky, 1939b, с. 351–352]), описавшая *P. incertum*. Позднее М.Д.Залесским было предложено большое количество родов для изолированных листьев псигмофиллоидной морфологии: *Syniopteris* Zal., 1929, *Idelopteris* Zal., 1929, *Iniopteris* Zal., 1934, *Comipteridium* Zal., 1934, *Bardia* Zal., 1933 и др. Различия между этими родами (за исключением *Bardia*) состоят в общих пропорциях листа и характере рассечения листовой пластинки. Как будет показано ниже, эти признаки даже в пределах одного вида в этой группе растений очень изменчивы. Хотелось бы подчеркнуть, что типологическая (монотипическая) концепция низших таксонов, принимавшаяся М.Д.Залесским, как и большинством его современников, полностью им осознавалась как искусственная: "... хотя надо добавить, нет ничего невероятного, что все эти растения могли бы в действительности принадлежать к одному ботаническому роду, так как большему или меньшему расчленению листьев в данном случае нельзя придавать большого значения" [Залесский, 1918, с. 16].

М.Д.Залесским также был описан ряд своеобразных растительных остатков (рис. 28), которые по общему габитусу очень напоминают отдельные части листьев *Psygmophyllum* или *Bardia* (например, *Calleophyllum lobatum* Zal., *Kirkoria multifida* Zal., *Mauerites confertus* Zal.) или же имеют ряд переходных признаков между псигмофиллоидами и каллиптеридами (*Permopteridium densinervium* Zal.).

В.П.Владимирович [1981] проанализировала данные по истории рода *Psygmophyllum* и пришла к необходимости квалифицировать действия

Сапорта номенклатурно незаконными. Владимирович ссылалась при этом на 64-ю статью МКБН. Затем ею была убедительно показана синонимия *Syniopteris* и *Psygmophyllum*, причем в качестве старшего синонима был избран род *Syniopteris* с типовым видом *S. nesterenkoi* Zal., 1929. Вид *P. cuneifolium* В.П.Владимирович рассматривала как вариетет вида *P. expansum*.

Диаметрально противоположный взгляд на проблему с родовым названием *Psygmophyllum* был продемонстрирован В.И.Бураго [1982]. Бураго пришла к выводу, что псигмофиллоидные роды Залесского (*Syniopteris*, *Iniopteris*, *Idelopteris*, *Zaleskiella*, *Comipteridium*, *Biarmella*, *Uralopteris*) являются таксономическими синонимами, старшим для которых должен считаться *Psygmophyllum*, что послужило основанием для организации ряда новых комбинаций. Необходимо отметить, что ряд видов, перенесенных В.И.Бураго в род *Psygmophyllum*, в соответствии с диагнозом последнего находится в нем условно, поскольку у листьев этих видов неизвестны (обычно вследствие плохой сохранности материала) базальные сегменты. Такие виды хотелось бы отметить знаками вопроса, хотя общая их близость псигмофиллоидам не оставляет сомнений: *P.*(?) *insertum* Tchirk., *P.* (?) *trilobum* (Zal.) Burago, *P.*(?) *validum* (Zal.) Burago, *P.*(?) *dobrolubovae* (Zal.) Burago, *P.*(?) *multipartitum* Halle.

В настоящей работе принимается точка зрения В.И.Бураго на объем и номенклатуру рода *Psygmophyllum*, хотя кажется весьма вероятным, что видовое разнообразие рода в настоящее время несколько завышено. Помимо синонимов *Psygmophyllum*, перечисленных Бураго, в синонимику рода, предлагаемую автором, помещены также роды *Peremopteris* Zal. и *Permophyllum* Zal., установленные на фрагментарных остатках листьев вида *Psygmophyllum expansum*.

Хотелось бы отметить, что главной проблемой, сопровождавшей всю историю изучения псигмофиллоидов является отсутствие стройной системы формальных родов, основывающейся на хорошо выдерживающихся морфологических признаках. Предлагаемая ниже система родов представляется автору одним из реальных выходов из запутанной и малологичной родовой систематики псигмофиллоидов.

В неформальной группе псигмофиллоидов, объединяемой "четырехдельностью" листовой пластинки (наличием двух главных стержней или лопастей листа и двух дополнительных базальных) предлагается рассматривать три рода: *Psygmophyllum* Schimper, 1870, emend. Saropta, 1878, *Bardia* Zalessky, 1933 и *Flabellofolium* Stone, 1973. Несмотря на то, что диагнозы первых двух родов приводятся в описательной части работы, кажется уместным еще раз подчеркнуть их основные различия.

Род *Psygmophyllum*. Черешок выражен нечетко, образован клиновидно оттянутым основанием листа. По своей длине черешок (при полной сохранности) несколько короче листовой пластинки.

Род *Bardia*. Черешок хорошо выражен и значительно (в 1,5–3 раза) превышает по своей длине листовую пластинку.

Род *Flabellofolium*. Листья плохой сохранности без сохранившихся черешка и основания листа.

В настоящее время род *Flabellofolium* крайне гетерогенен и является сугубо формальным [Дуранте, 1990]. Представляется целесообразным модифицировать его, исключив виды с хорошей морфологической и эпидермальной характеристикой и придать ему смысл, предлагаемый выше.

Род *Psygmophyllopsis* Durante, 1990 удобнее использовать в качестве подрода рода *Psygmophyllum* как выделяемый преимущественно из палеофитогеографических соображений.

Видовыми признаками псигмофиллоидов надо считать форму сегментов/лопастей, густоту и характер жилкования, общие размеры листьев. Эпидермальные признаки псигмофиллоидов остаются плохо изученными для большинства видов, за исключением *Psygmophyllum expansum* и *P. multipartitum*, и пока не могут эффективно использоваться в систематике.

Замечания о систематическом положении псигмофиллоидов

Первый анализ взглядов на систематическое положение некоторых псигмофиллоидов, находившихся в то время в составе рода *Noeggerathia* Sternb., приводит Э.И.Эйхвальд [1854]. Он указывает, что Гепперт помещает семейство Noeggeraticeae между "Папоротниками, Пальма-

ми и Цикадеями", Унгер относит его к папоротникам, а Броньяр – "в особое семейство голосеменных двудольных растений, близких к Sigillariceae, Cycadeae и Coniferae". Многие другие исследователи, по свидетельству Эйхвальда (Штернберг, Линдли и Хаттон), также считали Noeggeraticeae (совместно с псигмофиллоидами) пальмами. Сам Эйхвальд относит *Noeggerathia expansa* и *N. cuneifolia* (=*Psygmophyllum expansum* и *P. cuneifolium*) к классу "однодольных растений (Monocotyledones), разряду пальм (Palmae), семейству Noeggerathiceae".

Г.Сапорта и А.Марион [Saporta, Marion, 1885] описали остатки *Salisburia primigenia*, которые позднее [Zalessky, 1937a] были интерпретированы как ранние стадии развития листа *Psygmophyllum expansum*. М.Д.Залесский аргументировал свой вывод наличием у *S. primigenia* разделения листовой пластинки на две части, одновременно отмечая возможную синонимию *S. primigenia* и *Dichoneuron hookerii* Saporta. *Salsburia* – по современной номенклатуре Ginkgo. Таким образом, если считать замечания М.Д.Залесского справедливыми, Г.Сапорта рассматривал в своей работе листья псигмофиллоидной морфологии (*Psygmophyllum expansum*?) как листья гинкговых. *Dichoneuron hookerii* Г.Сапорта считал однодольным растением, а Гукер (цит по: [Zalessky, 1937a]) рассматривал это растение как папоротник. Несколько позднее Г.Сапорта [Saporta, 1878] отнес *Psygmophyllum* к папоротникам, сближая с родом *Eremopteris*.

М.Д.Залесский [1918; Zalessky, 1929a,c, 1937a и др.] помещал описания *Psygmophyllum* и *Bardia* в формальную группировку "Filices et Pteridospermae", подчеркивая, что "la situation dans le system des plantes du genre Psygmophyllum n'est pas encore bien determinee" [Zalessky, 1929a, с. 717)], и предлагал рассматривать листья *Psygmophyllum* и *Bardia* в составе семейства (по существу, – морфологической группы) Psygmophyllidae, не относя последнее ни к одной определенной таксономической группе более высокого ранга.

М.Ф.Нейбург [1948] поместила *Psygmophyllum* (al. *Syniopteris*) *siberianum*, *P.*(al. *Syniopteris*) *eurinum*, *P.* (al. *Iniopteris*) *sibiricum* в раздел, формально объединяющий Filicales, Cycadofilices и Bennettitales, а *Ginkgophyllum vsevolodii* Zal., очень сходный по макроморфологии с *Psygmophyllum cuneifolium*, сближала с порядком Ginkgoales.

А.Н.Криштофович [1957] рассматривал *Psygmophyllum* как *Gymnospermae incertae sedis*. В.П.Владимирович относит *Syniopteris* (т.е. *Psygmophyllum*) к Pteridospermae incertae sedis. С.К.Пухонто и Л.А.Фефилова [1983, с. 65] без всяких видимых оснований помещают *Psygmophyllum* (al. *Syniopteris*) *nesterenkoi* в семейство Glossopteridaceae порядка Glossopteridales.

О значительной морфологической близости псигмофиллоидов и некоторых ангарских пельтаспермовых высказывался С.В.Мейен: "семейство Peltaspermaceae также включает верхнепермские растения, описанные с Русской платформы М.Д.Залесским [1927; Zalessky, 1929b] под названием *Odontopteris rossica* и *O. tatarica*. В нескольких местонахождениях они сопровождаются кистевидными сложными полиспермами, состоящими из пельтоидов. По жилкованию эти вайи сходны с *Iniopteris*, который, в свою очередь, очень близок к *Psygmophyllum expansum*. *Iniopteris* и *Syniopteris* рассматривались гетеротипными синонимами *Psygmophyllum* [Бураго, 1982]. Эти растения также могут принадлежать пельтаспермовым, *P. cuneifolium* напоминает *Mauerites* и ближе к трихопитиевым" [Мейен, 1986a, с. 19]. В своей сводке "Основы палеоботаники" С.В.Мейен [1987б] помещал род *Psygmo-phyllum* (при условии, если типовым видом рода считать *P. expansum*) в число сателлитных таксонов отдела Pinophyta, подчеркивая сходство некоторых псигмофиллоидов с *Comia, Mauerites и Callipteris* (т.е. пельтаспермовыми).

И.Лемуань [Lemoigne, 1988] отнес род *Psygmophyllum* к порядку Ginkgophytina (Ginkgoales) совместно с другими родами сходной морфологии (*Ginkgophyllum* Saporta, *Ginkgophyton* Matthew, *Rhipidopsis* Schmalhausen, *Gondwanophyton* Maithy, *Sphenobaiera* Florin), основываясь только на сходстве строения вегетативных органов.

Яо Жао-цзы (Yao Zhao-qi, 1989) были опубликованы данные по эпидермальному строению катазиатского вида *Psygmophyllum multipartitum* Halle. По мнению Яо, этот таксон следует относить к пельтаспермовым.

Автором в местонахождении Чекарда-1 (Среднее Приуралье, кунгурский ярус) была обнаружена пиннатная структура, описанная как *Alternopsis stricta* Naug., которая может быть ин-

терпретирована как кладосперм со спрямленными семенными рубцами. По некоторым признакам (характер жилкования, размеры и очертания пластинки, наличие пазушных швов и тонкой исштрихованности поверхности) эта структура может быть сопоставлена с листьями *P. cuneifolium*, встреченным в том же местонахождении [Naugolnykh, 1992]. Пиннатный кладосперм такого типа хорошо сопоставим с женскими фруктификациями *Biarmopteris* Zal., ассоциирующих с листвой *Mauerites* [Мейен, 1982а, 1983, 1986а и др.] и относящихся к семейству Trichopityaceae порядка Peltaspermales. Эпидермально-кутикулярное строение *P. expansum* [Наугольных, 1996а] подтверждает принадлежность псигмофиллоидов порядку Peltaspermales. На этом основании, подкрепляющем выводы С.В.Мейена и Яо Жао-цзы о близости *Psygmophyllum* пельтаспермовым, описываемые в работе *P. expansum*, *P. cuneifolium* и *Bardia* aff. *mauerii* отнесены к саттелитным таксонам порядка Peltaspermales.

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

Psygmophyllum: Schimper, 1870–1872, с. 192 (part.); Saporta, 1878, с. 869, Шмальгаузен, 1887, с. 16 (part.); Залесский, 1912, с. 17, 38; 1918, с. 15; Zalessky, 1929a, с. 718; 1937a , с. 58; Halle, 1927, с. 214; Gothan, Kukuk, 1933, с. 66; Hoeg, 1942, с. 112; Шведов, 1961, с. 79; Бураго, 1982, с. 133.

Syniopteris: Zalessky, 1929c; Нейбург, 1948, с. 200; Шведов, Радченко, 1963, с. 72; Владимирович, 1981, с. 26; 1982, с. 46.

Idelopteris: Zalessky, 1929a, с. 721.

Iniopteris: Zalessky, 1934a, с. 759; Нейбург, 1948, с. 203; Шведов, 1961, с. 82; Шведов, Радченко, 1963, с. 72.

Comipteridium: Zalessky, 1934b, с. 253; Шведов, Радченко, 1963, с. 73.

Peremopteris: Zalessky, 1937a, с. 46–47; Шведов, Радченко, 1963, с. 76.

Permophyllum: Zalessky, 1937a, с. 70–71.

Biarmella: Zalessky, 1939b, с. 353.

Uralopteris: Zalessky, 1939b, с. 355.

Zalesskyella: Tchirkova in Zalessky, 1939b, с. 355.

Типовой вид: *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, пермь Приуралья.

Диагноз. Изолированные листья (может быть филлодии или кладодии) средних и крупных (более 50 см в длину) размеров, реже мелкие, черешковые, с надрезанной или рассеченной пластинкой (в последнем случае лист может рассматриваться как сложный). Рахис сложен несколькими тяжами проводящего пучка, вильчато делится (дихотомирует), образуя сходные по форме и размерам оси двух главных сегментов (лопастей или перьев первого порядка). От точки бифуркации рахиса или несколько ниже от черешковой части рахиса отходят менее развитые два базальных сегмента (лопасти). Последние могут быть развиты в различной степени, вплоть до полной редукции одного из них. Оси главных сегментов повторно дихотомируют или моноподиально делятся как во внешнюю, так и во внутреннюю сторону.

Листовая пластинка, обрамляющая стержни перьев, в различной степени надрезана на лопасти или перышки различного характера.

Черешок образован клиновидно оттянутым основанием листа; по своей длине он короче листовой пластинки.

Жилкование различного типа: от веерного до перистого. Жилки от простых до четырех раз дихотомирующих.

Устьица не образуют полос и рядов.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Bardia* Zal. отличается менее выраженным и более коротким (не превышающим длину листовой пластинки) черешком и в целом менее рассеченной листовой пластинкой.

Видовой состав. *P. bifurcatum* (Tchirkova) Burago, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *P. demetrianum* (Zalessky) Burago, *P. elegans* (Zalessky) Burago, *P. eurinum* (Zalessky) Burago, *P. expansum* (Brongniart) Schimper, *P. nesterenkoi* (Zalessky) Burago, *P. petiolatum* (Schvedov) Burago, *P. ussuriense* Burago, *P. vesnjankianum* Burago, *P. siberianum* (Zalessky) Burago, *P. sibiricum* (Zalessky) Burago, *P. tajmyrense* Schvedov, *P.* (?) *bifoliatum* Zalessky, *P.* (?) *dobrolubovae* (Zalessky) Burago, *P.* (?) *incertum* Tchirkova, *P.* (?) *multipartitum* Halle, *P.* (?) *trilobum* (Zalessky) Burago, *P.* (?) *validum* (Zalessky) Burago.

Распространение. Пермь Ангарской и Катазиатской фитохорий.

Psygmophyllum expansum (Brongniart) Schimper

Табл. XVII, 3; табл. XVIII–XXII; табл. XXIII, 4; рис. 29–33, рис. 34, C–J; рис. 35–36

Noeggerathia expansa: Brongniart, 1845, с. 9, табл. A, 3; B, 4a, 4b; E, 1a, 1b, 1c; Эйхвальд, 1854, с.168, табл. XIII, 17.

Psygmophyllum expansum: Schimper, 1870–1872, с. 193;

Шмальгаузен, 1887, с. 18, табл. IV, 1–6; Залесский, 1927, табл. V, 3, 4; табл. XIII, 1–4; табл. XIV, 1–4; табл. XVIII, 4; табл. XXXIV, 1, 2, 5; табл. XXXV, 3, 4; табл. XXXVIII, 4; Zalessky,1929a, с. 721, рис. 2, 3; 1937a, с. 58, рис. 23–26.

Syniopteris expansa: Владимирович, 1981, с. 31, табл. IV, 6-8; табл. V, 4; 1982, с. 48, табл. VI, 6–10; табл. VII, 1–4; табл. VIII, 1; 1985, табл. I, 11–14; табл. III, 2-5; табл. VII, 7, 9, 10; табл. X, 1–5; табл. XII, 7, 9; 1986, табл. 137–10, 138–6, 141–8, 150–1.

Peremopteris sylvaeana: Zalessky, 1937a, с. 46–47, табл. 10.

Permophyllum incisum: Zalessky, 1937a, с. 70–71, табл 34.

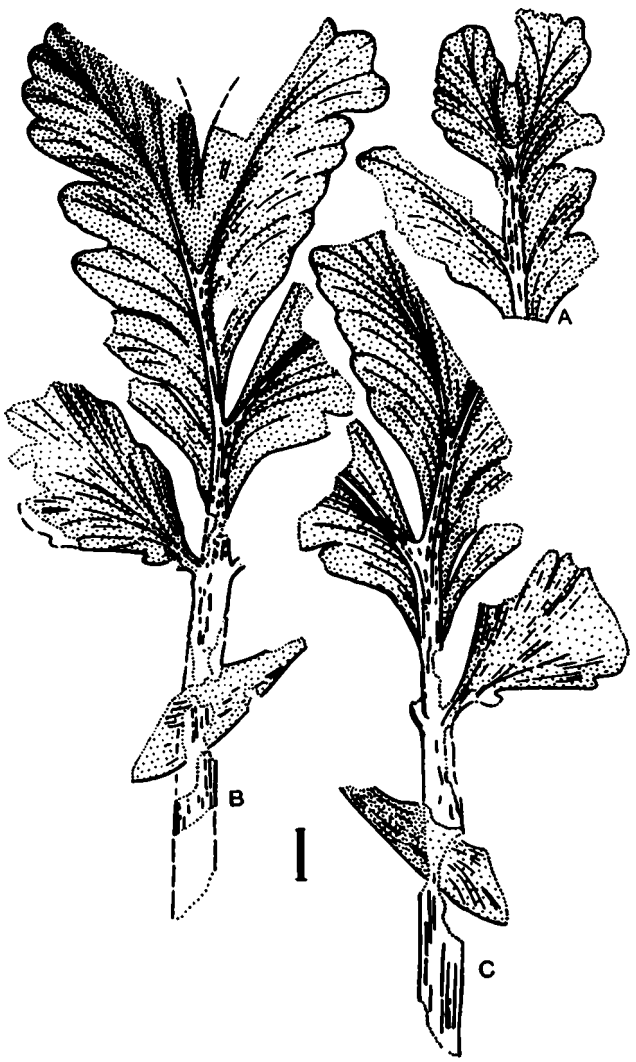


Рис. 29. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Макроморфологическое строение листьев, с которых был получены препараты кутикулы (см. рис. 35–36)
А – экз. № 3773(11)/341(93); В, С – экз. № 3773(11)/377(93)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7
Длина масштабной линейки – 1 см

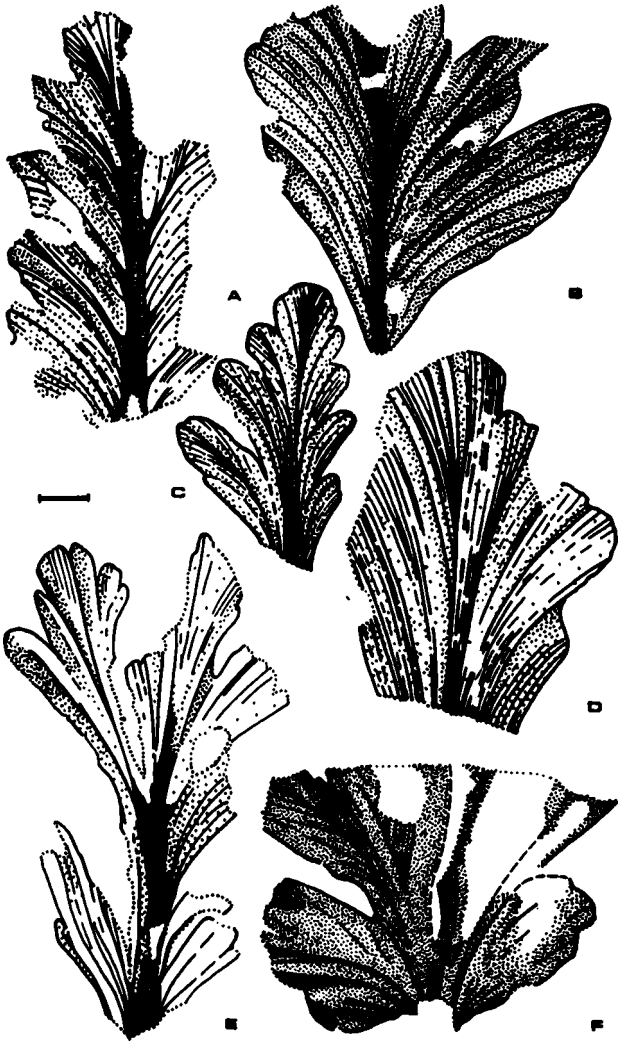


Рис. 30. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Изменчивость листьев
А – терминальный фрагмент одной из лопастей крупного листа с когерентно слившимися сегментами последнего порядка, экз. № ПГУ 138/1; В – экз. № ПГУ 114; С – экз. № ПГУ 66; D – экз. № ПГУ 195; Е – почти полный лист с сохранившимися базальными сегментами, экз. № ПГУ 2; F – нижняя часть листа с базальными сегментами, экз. № ПГУ 130/1
Местонахождения: Березовка (A, D), Чекарда-1, слой 1 (E), Белая Гора (F)
Длина масштабной линейки – 1 см

Голотип. Изображен А. Броньяром [Brongniart, 1845, с. 9, табл. A, 3], пермь Приуралья.

Описание. Изолированные листья или филлокладии различных размеров, иногда очень крупные, черешковые. Черешковая часть рахиса, образованная оттянутым основанием листа, несет грубую продольную ребристость или штри-

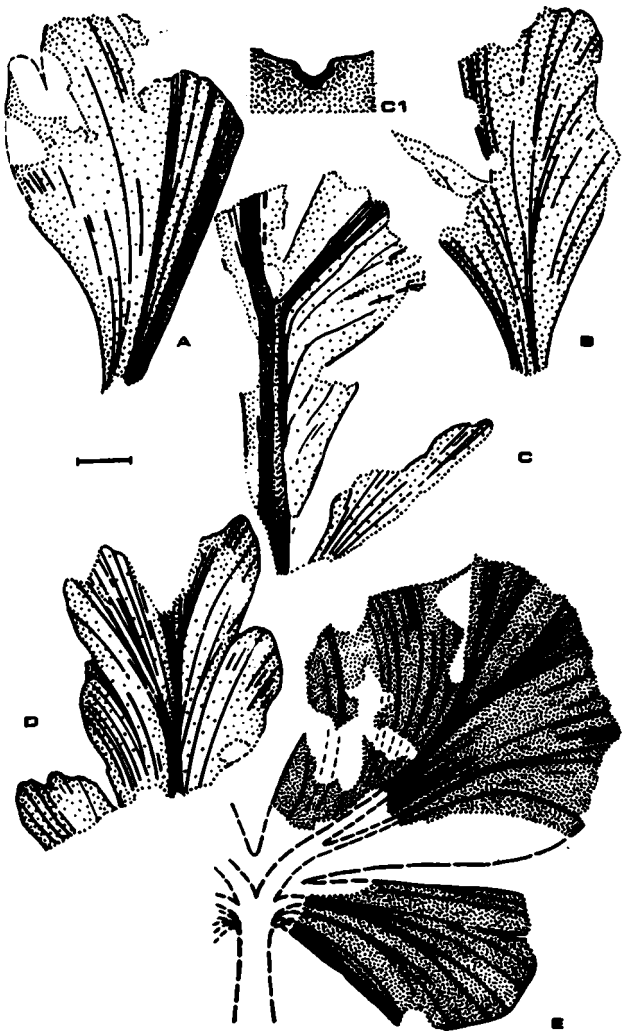


Рис. 31. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Изменчивость листьев

А – клиновидно сужающаяся к своему основанию изолированная базальная лопасть крупного листа, экз. № ПГУ 135/1-1; В – экз. № ПГУ 133/1; С – фрагмент очень крупного листа с повторной бифуркацией основного проводящего пучка, экз. № ПГУ 135/1-2; С1 –поперечное сечение проводящего пучка того же листа; D – экз. № ПГУ 135/1-3; Е – часть крупного листа с базальным сегментом, экз. № ПГУ 135/1-4

Местонахождение Красный Луг (А–Е)

Длина масштабной линейки – 1 см

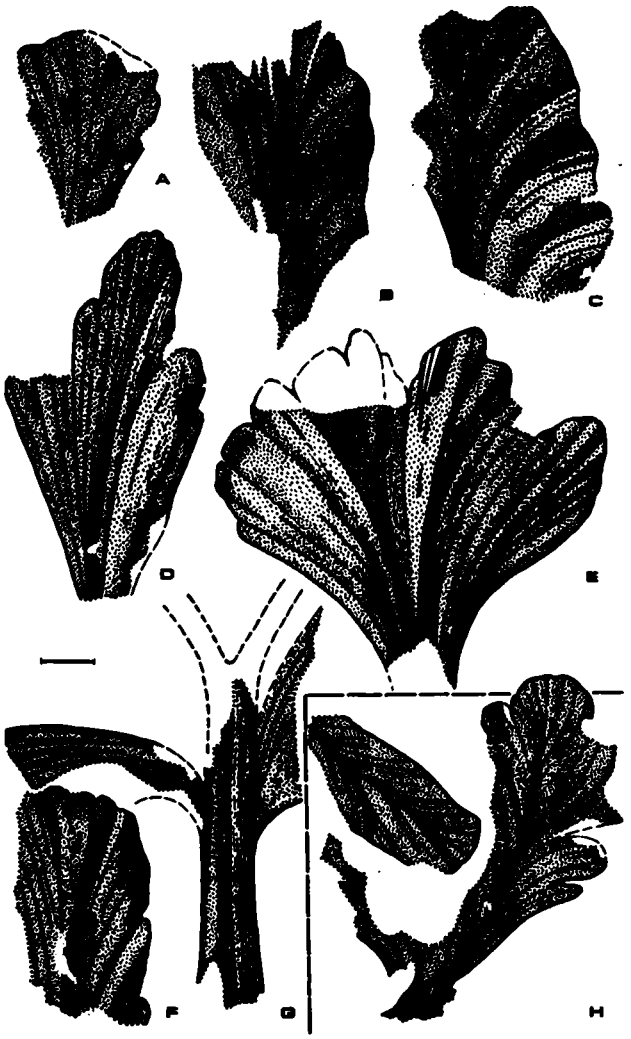


Рис. 32. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Изменчивость листьев

А – экз. № ПГУ 114/1; В – экз. № ПГУ 156/1-1; С – экз. № ПГУ 156/1-2; D – экз. № ПГУ 135/1-5; Е – экз. № ПГУ 133/1; F – экз. № ПГУ 194/1; G – черешковая часть крупного листа с базальными сегментами, экз. № ПГУ 156/1-4; Н – два фрагмента крупного листа, сохранившиеся на одной поверхности напластования, экз. № ПГУ 156/1-3

Местонахождения: Молебка (А), Тис (В–С, G–Н), Красный Луг (D–F)

Длина масштабной линейки – 1 см

ховку. Рахис, с субтреугольным в сечении продольным желобком, вильчато делится, образуя две примерно равные части, проводящие пучки которых далее распадаются на веерообразно расходящиеся жилки, иногда с намечающейся единственной главной жилкой, входящей в вершину одной из лопастей листа. У крупных листьев основные проводящие пучки главных сегментов листа очень хорошо развиты и не отличаются по внешнему виду от черешковой части листа.

Листовая пластинка делится глубоким синусом на два главных сегмента (лопасти), в которые входит бифуркирующий основной проводящий пучок. Они могут быть надрезаны на не-

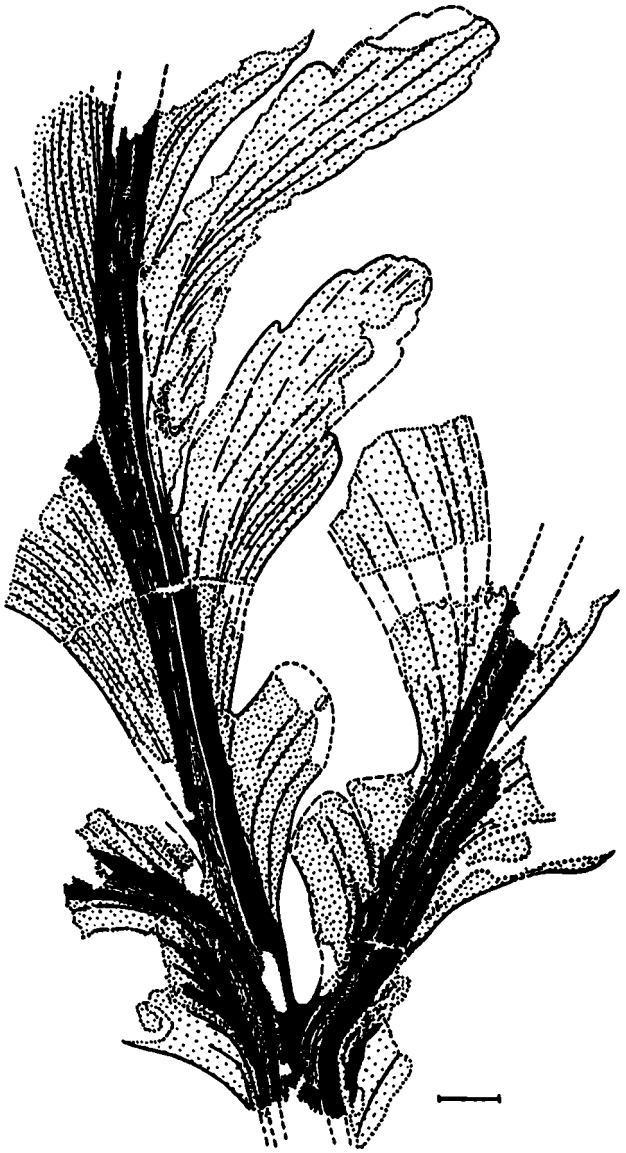


Рис. 33. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper.
Почти целый лист
Экз. № 3773(11)/181(89)
Местонахождение Красный Луг
Длина масштабной линейки – 1 см

сколько вторичных или третичных сегментов (лопастей), обычно более развитых с внешних сторон главных сегментов.

Ниже вильчатого разделения основного проводящего пучка или непосредственно от него отходят два базальных сегмента, как правило, субтреугольной формы, нередко развитых в разной степени. Они могут быть изоморфны сегментам других частей листовой пластинки.

Жилкование в лопастях от субпараллельного или веерообразного до перистого. В последнем случае угол отхождения боковых жилок очень острый (около 30–20° и менее). Жилки простые или дихотомирующие до двух-трех раз.

Автором была изучена представительная (более 30 экземпляров) выборка листьев, принадлежащих данному виду. По степени сохранности все экземпляры можно разделить на две основные категории: 1) фрагменты листьев, относимых к виду условно (рис. 30, A–D; рис.31, A–D; рис. 32, A–F; рис. 34, C, E–F, H–J, табл. XVI, 6), на которых не наблюдается общий тип строения листа и лишь отдельные детали (жилкование, надрезанность листовой пластинки) и ассоциативная связь с листьями второй категории позволяют отнести их к *P. expansum*; в противном случае их следовало бы отнести к роду *Flabellofolium* Stone [Дуранте, 1990]; 2) целые или слабо поврежденные листья, сохранившие общий тип строения, соответствующий диагнозу вида.

Черешок (черешковая часть рахиса) хорошо сохранился у трех экземпляров. Заметна грубая продольная ребристость черешка и намечающийся желобок (рис. 32, G; рис. 34, G). Желобок хорошо заметен и на более дистальных частях листа (рис. 31, C, C1). Судя по характеру сохранности черешка (плотный бесструктурный уголь), а также по его крупным размерам, можно предположить, что он одревесневал.

У шести экземпляров выборки сохранилось место главной бифуркации основного проводящего пучка. В первой группе таких листьев (видимо, более молодых) основной стержень очень слабо прослеживается дальше точки бифуркации, распадаясь на пучки субпараллельных жилок (рис. 29, A; рис. 30, E–F, рис. 34, D,G). Во второй группе у сравнительно крупных листьев он выражен в форме мощного вильчатого рахиса с грубой продольной ребристостью (рис. 29, B; рис. 33).

Достоверные базальные сегменты наблюдаются у шести экземпляров выборки (рис. 29, A-C; рис. 30, E–F; рис. 32, G; рис. 34, G). Вероятно, по одному из таких сегментов видно еще на двух экземплярах (рис. 31, C,E).

Базальные сегменты довольно часто встречаются в изолированном состоянии. Их отличает общая субтреугольная форма, клиновидное ос-

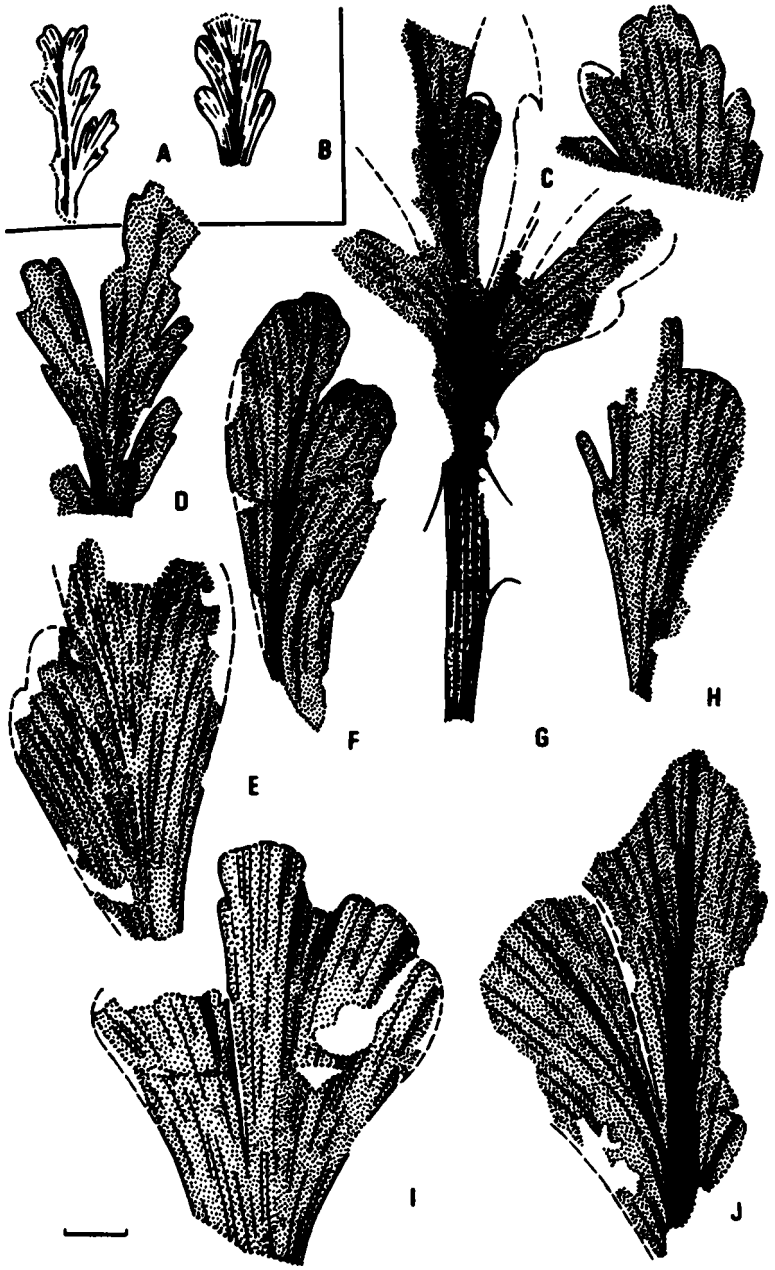


Рис. 34. Изменчивость листьев *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (C-J) и *Psygmophyllum* sp. (A-B)

A, B – *Psygmophyllum* sp.: A – экз. № 3773(11)/93(89), B – экз. № 3773(11)/122(89); C – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper: C–J – экз. № 3773(11)/92(89), D – экз. № 3773(11)/96(89), E – экз. № 3773(11)/101(89), F – экз. № 3773(11)/95(89), G – экз. № 3773(11)/98(89), H – экз. № 3773(11)/94a(89), I – экз. № 3773(11)/99(89), J – экз. № 3773(11)/100(89)

Местонахождение Чекарда-1, слой 1 (E–I), слои 7 и 10 (A–D, F–H)

Длина масштабной линейки – 1 см

нование и равномерное веерoвидное жилкование (рис. 31, A, B; рис. 32, D; рис. 34, E, H, I).

Детали жилкования на большинстве изученных экземпляров заметны довольно плохо. Жилкование преимущественно субпараллельное или веерообразное. Жилки простые или до двух-трех раз дихотомирующие. В нескольких случаях жилкование приближается к перистому уникогерентному (рис. 29, B–C; рис.30, A–B; рис. 32, B–C) или становится хорошо выраженным перистым (рис. 30,C), но с очень острым углом отхождения боковых жилок (10–20°).

Листовая пластинка у описываемых листьев обычно полностью облекает проводящий пучок. Тем не менее, надо отметить, что этот признак не является постоянным. В нашей выборке есть листья и с сильно надрезанной (с глубоким синусом в месте главной бифуркации) листовой пластинкой (рис. 29, B–C; рис. 33).

Высокой изменчивостью характеризуется тип края листовой пластинки. Встречаются разные его варианты, но обычными являются ровный или городчатый края, отмечаемые и на большинстве канонических изображений *P. expansum*

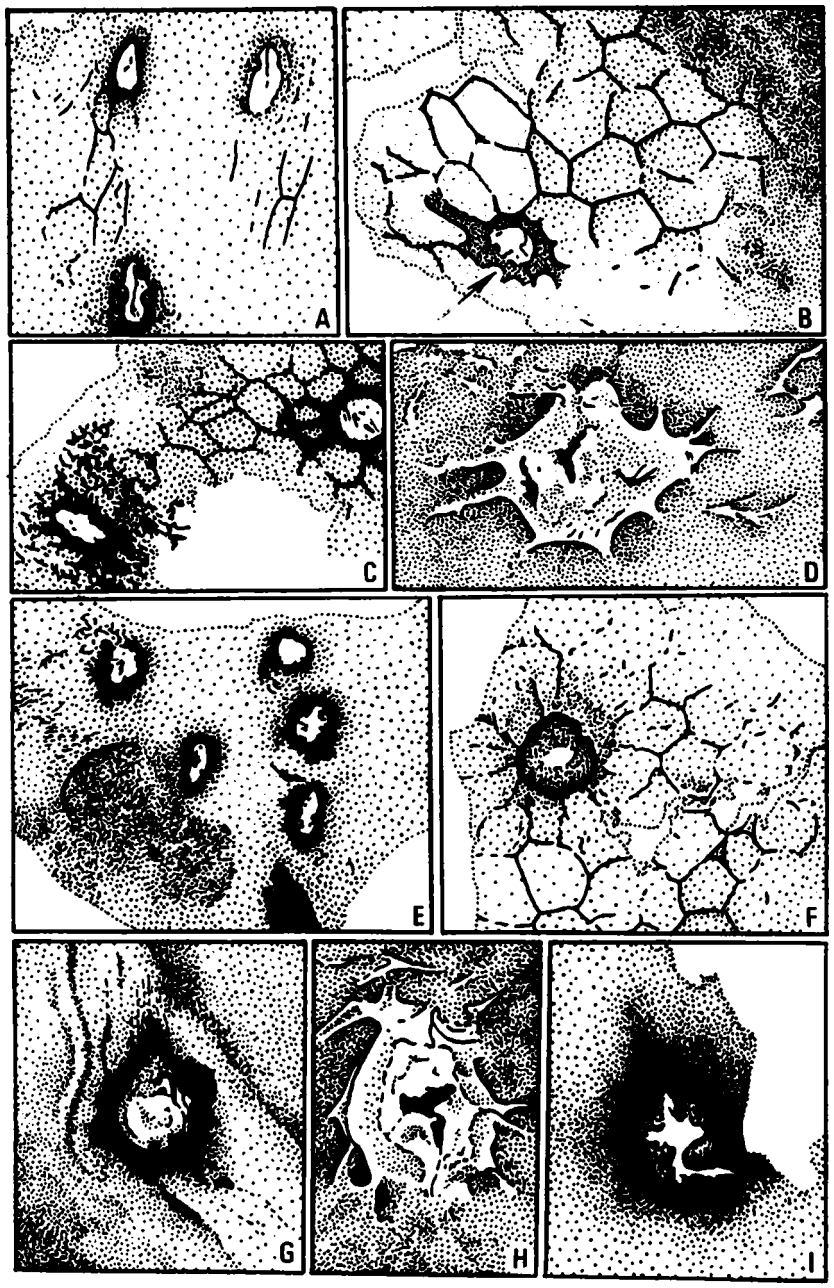


Рис. 35. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Кутикулярное строение.
A, B, D, F, H – препарат, получен с экз. № 3773(11)/377(93); C, E, G, I – препарат получен с экз. № 3773(11)/341(93);
A, B, C, E, F – x 150, D, G, H – x 500
Местонахождение Чекарда-1, слой 7

[Эйхвальд, 1954, табл. XIII, фиг. 17; Zalessky, 1929а, фиг. 4; 1937а, фиг. 23; Мейен, 1987б, рис. 68 е, ж]. В изученной выборке кроме городчатого края (рис. 29, B–C; рис. 32, B–C и др.) и ровного края (рис. 31, A–C и др.) наблюдаются и другие типы. Некоторые листья обладают пальцеобразными или клиновидными выростами, осложняющими край листа (рис. 34, H).

Наметить четкую зависимость между надрезанностью листовой пластинки, характером ее края и размерами листа нам не удалось, хотя существует мнение [Мейен, 1986а, с. 244], что меньшие по размерам листья обычно цельнокрайние. С моей точки зрения, характер рассеченности листа в данном случае зависел не столько от его размеров (возраста?), сколько от общих условий освещенности или увлажненности. Логично предположить, что мелкие листья принадлежали растениям, произраставшим в более сухих местах, поскольку такая листовая пластинка испаряет со своей поверхности меньшее количество влаги. Крупные цельнокрайние ли-

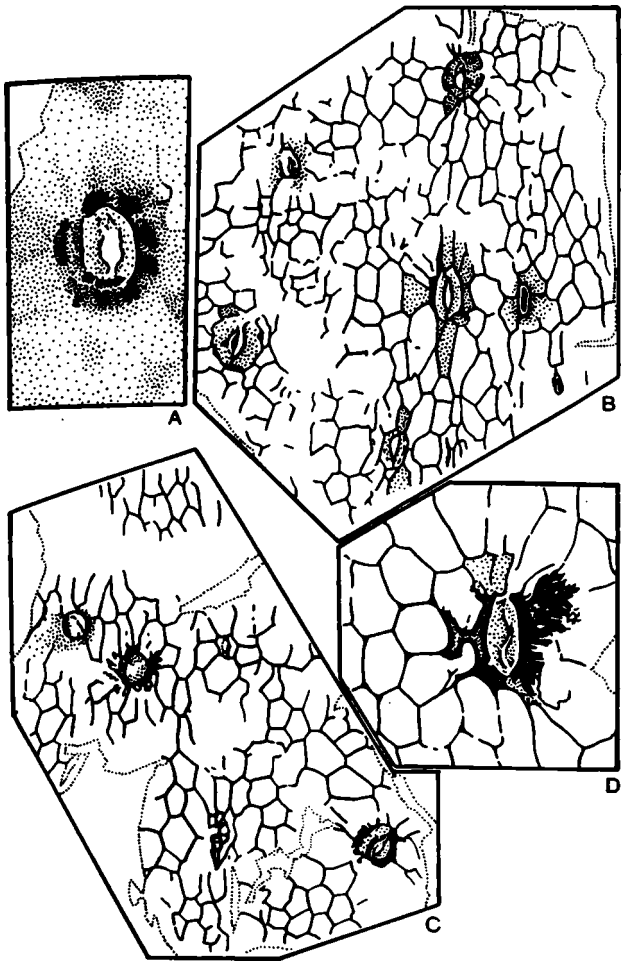


Рис. 36. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Кутикулярное строение

А – отдельное устьице, вид с внешней стороны кутикулы, видна проксимальная кутинизация побочных клеток с намечающимися внешними папиллами, а также частично сохранившиеся замыкающие клетки. Внешняя поверхность кутикулы гладкая. Препарат № 3773(11)/341(93)С, х200. В – фрагмент кутикулы верхней (?) стороны листа с удлиненными (справа) и более изометричными (слева) покровными клетками. Устьица ориентированы в одном направлении. Препарат № 3773(11)/377(93)В, х150. С – участок кутикулы с преимущественно изометричными покровными клетками и беспорядочно ориентированными устьичными апаратами. Препарат № 3773(11)/377(93)С, х150. D – отдельное устьице, вид с внутренней стороны кутикулы. Видны угловые утолщения клеток, а также "кутиновые протуберанцы" на побочных клетках устьица. Препарат № 3773(11)/377(93)С, х300

Местонахождение Чекарда-1, слой 7

стья, возможно, были более характерными для растений, располагавшихся недалеко от источников воды – постоянных или временных водотоков или озер. Очевидно, в различные сезоны года одно и то же растение могло продуцировать листья с разной степенью рассеченности листовой пластинки.

Эпидермальное строение. Кутикулы *P. expansum* были получены с двух экземпляров листьев, обладающих всеми важными для этого вида диагностическими признаками: 1) повторно дихотомирующим основным проводящим пучком; 2) наличием базальных сегментов (лопастей); 3) "псигмофиллоидным" (см.: [Дуранте, 1990]) жилкованием (рис. 29, А–С). Оба листа происходят из седьмого слоя местонахождения Чекарда-1. Один из изученных листьев обладает более корродированной кутикулой, однако ее идентичность кутикулам другого экземпляра (рис. 29, В, С) не вызывает сомнений.

Листья амфистоматные. Кутикулы обеих сторон листа очень сходны. Возможно, нижней стороне листа принадлежала несколько более тонкая кутикула. С одного из изученных экземпляров (рис. 29, В, С) был получен фрагмент кутикулы края листа, развернувшейся в виде "книжки" с сохранившимися кутикулами обеих сторон и швом между ними.

Покровные клетки эпидермы, в основном пяти- и шестиугольные, обладали неправильными полигональными очертаниями (рис. 35, В, С, F; рис. 36, В–D) и являлись анизогональными. Межжилковые (интеркостальные) клетки более изометричны, а наджилковые (костальные) несколько вытянуты. Соотношение длины и ширины последних составляет в среднем 2:1. Средние размеры межжилковых клеток равняются 25х30 мкм, наджилковых 30х15 мкм. Секреторные образования не обнаружены. Имеются межклеточные угловые утолщения, иногда переходящие в мелкие шипики

Устьица моноциклические, как правило, слабо погруженные относительно внешней поверхности кутикулы. Побочные клетки в подавляющем большинстве специализированы. Устьичные аппараты не формируют полос и рядов ни на верхней, ни на нижней стороне листа. В некоторых случаях устьица располагаются "пятнисто", образуя группы из 5–7 близко расположенных устьиц. В основном же устьица относительно равномерно рассеяны по поверхности листа. Расстояние между отдельными устьицами в среднем составляет 50–70 мкм. В некоторых случаях устьица со слабо специализированными побоч-

ными клетками имеют петалоцитные очертания. Некоторые из устьиц кутинизированы звездообразно. Сильно развита проксимальная кутинизация побочных клеток (рис. 35, A–I; рис. 36, A, D). Иногда встречаются устьица с несколькими (обычно, двумя-тремя) проксимально расположенными на побочных клетках папиллами. Замыкающие клетки не сохранились или сильно корродированны. На внутренней стороне кутикулы побочные клетки устьиц несли сильно развитые своеобразные кутиновые выросты – "протуберанцы". Они, как правило, один-два раза ветвятся (рис. 36, D), повторяя очертания побочных клеток. Протуберанцы придают устьичным аппаратам, если на них смотреть с внутренней стороны кутикулы, звездообразную форму. Иногда на поверхности кутикулы встречаются образования, сходные с основаниями многоклеточных трихом (рис. 36, B, отмечено стрелкой), однако точно определить их природу пока не удалось. При мацерации кутикул *P. expansum* на их поверхности были обнаружены многочисленные пыльцевые зерна *Entylissa caperata* (Luber et Vatts) Djupina (=*Cycadopites caperatus* (Luber et Vatts) Hart). Одно из них показано на табл. XX, 3.

По строению кутикулы *P. expansum* обладает некоторым сходством (довольно неожиданным) со *Stiphorus crassus* (Mog.) S. Meyen [Meyen, 1982]. Сходство заключается в наличии угловых утолщений и шипиков, которые, помимо этих таксонов, известны и у некоторых других пермских пельтаспермовых субангариды (например, филладодерм подрода *Aequistomia*), а также в общей топографии кутикул. Есть существенное сходство в строении *P. expansum* и наиболее продвинутых пельтаспермовых птеридоспермов рода *Lepidopteris*, которое заключается в амфистоматности листьев и идентичности кутикул верхней и нижней сторон листа. Необходимо отметить, что с порядком Peltaspermales род *Psygmophyllum* сближался и ранее (см. выше). Таким образом, этот вывод подтверждается и микроструктурным строением листьев *P. expansum*.

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. cuneifolium* описанный вид отличается в целом менее рассеченной листовой пластинкой, формой сегментов последнего порядка (у *P. cuneifolium* – лентовидные лопасти, иногда расширяющиеся на концах), жилкованием (у *P. cuneifolium* – единственная средняя жилка в основании сегментов, изредка веерообразно расходящаяся в клиновидно расширяющихся дистальных сегментах). Для *P. cuneifolium* также характерны, в отличие от *P. expansum*, продольная морщинистость листовой пластинки и пазушные швы.

Замечания. По всем перечисленным выше признакам между листьями в выборке существуют плавные переходы, позволяющие сформировать единое полиморфическое множество, или рефрен [Мейен, 1987а и др.]. В тех же местонахождениях было найдено несколько сходных листьев, выбивающихся из морфологического пространства этого рефрена с заметным гиатусом, не перекрываемым переходными формами. Несмотря на имеющееся сходство, гиатус этот велик настолько, что заставил организовать для таких листьев новый род *Kerpia* Naug. [Наугольных, 1995а,б].

Интересно, что в одном из местонахождений (Чекарда-1, слой 1) была обнаружена ассоциация растительных остатков, позволяющих сделать предварительные выводы о формах роста *P. expansum*. В слое были найдены остатки членистостебельных *Paracalamites* sp., хвойных *Tylodendron speciosum* Weiss и листья *Psygmophyllum expansum* совместно с пикноксилическими стволами 10–15-сантиметровой толщины, на поверхности которых наблюдались редкие основания черешков от опавших листьев. Оси членистостебельных и хвойное *Tylodendron* можно исключить из рассмотрения. Единственно возможный вариант прижизненного сочетания органов, который можно предположить, исходя из такого набора ассоциирующих остатков, являются листья *P. expansum* и пикноксилические стволы, вероятно принадлежавшие одному растению.

О древовидности *P. expansum* также говорит характер самих листьев: часто они довольно крупные, обладают мощным (до 1–2 см в ширину) черешком. Маловероятно, что такие вегетативные структуры принадлежали травянистым растениям.

Такая точка зрения на формы роста *P. expansum* находится в противоречии с мнением М.Д.Залесского [Zalessky, 1937a], который считал, что это растение было лианоподобным: "... toute la plante (*P. expansum* – *С.Н.*) avait par

consequent le caractere d'une liane". В качестве доказательства своего предположения Залесский использовал следующие положения: 1) "L' habitus varie de feuille ...", 2) " ... la différence de leurs dimensions sur différents stades de leur développement". Вес этих фактов, действительно имеющих место, в приводимом Залесским контексте, не выдерживает критики.

Распространение. Артинский, кунгурский, уфимский и казанский ярусы Приуралья.

Материал. 30 экземпляров удовлетворительной и хорошей сохранности.

Psygmophyllum cuneifolium (Kutorga) Schimper, 1870

Табл. XVII, 4; рис. 37–39

Sphenopteris cuneifolia: Kutorga, 1838, Pl. VII, fig. 3.
Lycopodites furcatus: Fisher, 1840, p. 490.
Cheilanthes kutorgae: Fisher, 1840, p. 494.
Sphenopteris dissoluta: Kutorga, 1844, Pl. VI, fig. 4.
Sphenopteris santagulensis: Залесский, 1927, табл. XXXIV, 3.
Noeggerathia cuneifolia: Brongniart, 1845, p. 1, 9, Pl. A, fig. 3; Эйхвальд, 1854, с. 168, табл. XIII, фиг. 16.
Psygmophyllum cuneifolium: Schimper, 1870-1872, с. 192; Шмальгаузен (in part.), 1887, табл.. III, фиг. 11; Залесский, 1918, табл. VIX, фиг. 11; 1927, табл. VIII, 3–4; табл. IX, 2–3; табл. XII, 1; табл. XIV, 5; табл. XVI, 6; Zalessky, 1937a, с. 64, фиг. 27.
Syniopteris expansa var. *cuneifolia*: Владимирович, 1986, табл. 149, фиг. 1.

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

Описание. Дисперсные листья (может быть, кладодии или филлодии) от средних до крупных размеров, черешковые. Иногда черешок может отсутствовать. Черешковая часть рахиса продольно исштрихованная и ребристая. Сходная штриховка наблюдается на листовой пластинке. Рахис вильчато разделенный (дихотомирующий). После точки дихотомии рахис преобразуется в уплощенные клиновидные или линейные сегменты листовой пластинки, также несколько раз дихотомирующие или перисто ветвящиеся. Внешние сегменты двух главных долей листовой пластинки развиты сильнее, чем внутренние. От точки главной дихотомии рахиса или несколько ниже ее отходят две дополнительные базальные лопасти в виде уплощенных клиновидных или линейных сегментов, аналогичных сегментам основной части листа. Базальные сегменты могут

Рис. 37. *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper
A – экз. № 3773(11)/324(92); B – экз. №3773(11)/279(91) (1,2 – пояснение см. в тексте); C – экз. № 3773(11)/22(89); D – экз. № 3773(11)/243(90)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A,B), Крутая Катушка (D)
Длина масштабной линейки – 1 см

быть развиты в различной степени. Край листовой пластинки в клиновидных сегментах ровный. Жилкование простое: в каждый сегмент входит по одной (редко больше) жилке, повторно дихотомирующей одновременно с сегментами листа так, что в каждый сегмент последнего порядка входит по одной жилке. Иногда наблюдаются сегменты, клинообразно расширяющиеся в дистальной части, в которые входит большее число жилок. В точках дихотомии или ветвления листовой пластинки могут наблюдаться пазушные швы. Поверхность листовой пластинки обычно осложняется продольной штриховатостью. Кутикула толстая, продольно морщинистая. В мезофилле имеются смоляные тела.

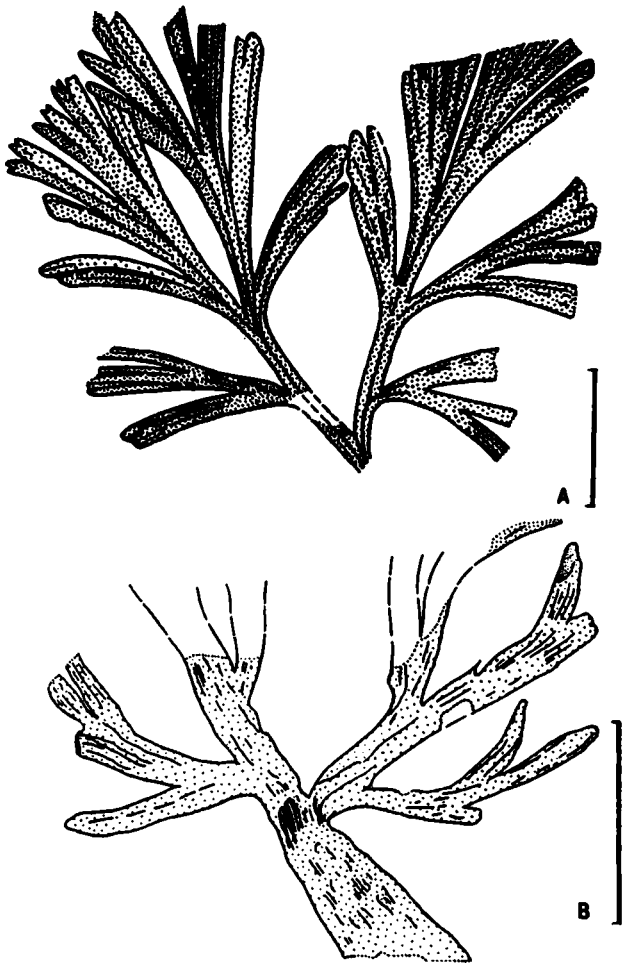


Рис. 38. *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper
А – целый ювенильный лист, экз. № 3737/169; В – базальная часть ювенильного листа, экз № 3773(11)/409(96)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

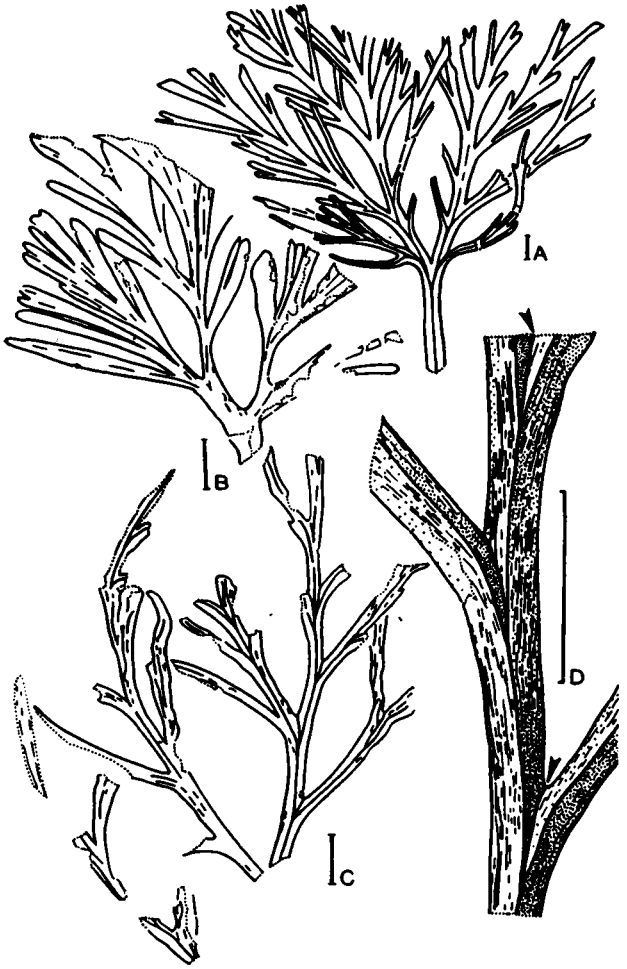


Рис. 39. *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper
А – по: [Zalessky, 1937a, фиг. 27]; В – "*Sphenopteris santagulensis*" Zal., по: [Залесский, 1927, табл. XXXIV, фиг. 3]; C,D – экз. № 3773(11)/213(96): D – детали строения того же листа, стрелками отмечены пазушные швы
Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (C,D), Чекарда-2 (A), – бывший Сантагуловский рудник Пермской губернии (B)
Длина масштабной линейки – 1 см

Четыре наиболее полно сохранившихся экземпляра листьев этого вида полностью соответствуют приведенному выше диагнозу, хотя есть существенные различия между нашим материалом и некоторыми классическими образцами [Залесский, 1927, табл. VIII, фиг. 3, 4; табл. IX, фиг. 2; табл. XII, фиг. 1], заключающиеся прежде всего в ширине клиновидных терминальных сегментов и характере жилкования.

Один из наиболее полных экземпляров (рис. 37, С) представляет собой лист округлоовальных очертаний с оборванным черешком и незначительно поврежденной верхушкой одного из главных первичных сегментов. Непосредственно от точки бифуркации рахиса отходят два хорошо развитых дихотомически ветвящихся базальных сегмента.

Первичные (главные) сегменты листовой пластинки на равном удалении от точки бифуркации рахиса также дихотомируют, причем внутренние сегменты развиваются быстрее внешних, образуя два хорошо выделяющихся "первичных стержня". Внешние сегменты меньше по размерам, чем "первичные сегменты". Они также несколько раз дихотомируют или моноподиально делятся.

Терминальные части сегментов первого и второго порядков сохраняют свою ширину постоянной на протяжении почти всей своей длины. Ме-

нее развитые сегменты дистально заостряются или клинообразно сужаются.

Обращает на себя внимание полукруглый вырез в основании листа, который наталкивает на мысль о том, что лист мог быть безчерешковым, сидячим и оторвался от побега по отделительному слою. Тем не менее, кажется более вероятным, что черешок вместе с клиновидным основанием листа, были утрачены в результате механического повреждения.

Жилкование на описываемом экземпляре заметно довольно плохо. По всей видимости, в сегменты последнего порядка входила единственная жилка. В главных сегментах (сегментах первого порядка) жилок, по-видимому, было больше. Картину осложняет продольная морщинистость листовой пластинки. Морщинки, скорее всего, связанные своим происхождением с ребристостью кутикулы или гиподермальными тяжами, могут симулировать настоящие жилки.

Второй, относительно полный лист *P. cuneifolium* (рис. 37, D), демонстрирует почти все те же признаки и в том же качестве, что и описанный выше. Все же хотелось бы подчеркнуть, что этот лист более асимметричен. Имеется еще один интересный фрагмент листа (рис. 39, C–D), на котором хорошо видны поверхностная штриховка, пазушные швы и средняя жилка.

На одном из самых представительных образцов выборки (рис. 37, B) сохранилось два листа, по всей видимости принадлежавшие одному побегу. Место их прикрепления к побегу, к сожалению, не сохранилось, но, исходя из взаимного расположения листьев, ориентированных параллельно друг другу, можно сделать вывод, что они располагались на одном вегетативном побеге в непосредственной близости.

Характерные многократно дихотомирующие листья полностью соответствуют диагностике вида.

Интересен тот факт, что первый лист (рис. 37, B, 1) рассечен на большее количество сегментов последнего порядка, что отличает его от второго листа (рис. 37, B, 2). Базальные сегменты, располагающиеся ниже точки главной дихотомии листа, также развиты в различной степени. Это позволяет оценить изменчивость макроморфологии листьев этого вида. Степень рассеченности листовой пластинки на лентовидные сегменты последнего порядка является признаком, сильно меняющимся даже у одного растения, поэтому придавать ему высокое систематическое значение рискованно.

Приведем размеры первого и второго листа.

Размеры	Первый лист	Второй лист
Длина листа (наблюдаемая), мм	140	180
Максимальная ширина листа, мм	51	77
Длина сегментов последнего порядка, мм	2–15	9–23
Ширина сегментов последнего порядка, мм	1–2,5	1–3,5

Сравнение и замечания. Вид наиболее сходен с *P. ussuriense* формой клиновидных сегментов, характером жилкования и продольной морщинистостью поверхности сегментов, но отличается большими размерами, менее близким расположением сегментов последнего порядка по отношению друг к другу, большей длиной сегментов, меньшим углом прикрепления сегментов к рахису.

М.Д.Залесский [Zalessky, 1937a] отмечал сходство *P. cuneifolium* с *Ginkgophyllum grasseti* Saporta, 1877 из нижнепермских отложений (Autun) Лодева Франции. Главное различие между этими таксонами, по мнению Залесского, состоит в отсутствии у *G. grasseti* базальных лопастей или сегментов, расположенных ниже точки главной дихотомии и продольной исштрихованности листовой пластинки. Соотношение с другими видами рода *Ginkgophyllum*, известными из пермских отложений Ангариды (*G. kamenskianum*, *G. vsevolodii* – рис. 40; *G. usovae* и др.), во многом не ясны. Очень вероятно, что часть этих видов является младшими синонимами *Psygmophyllum cuneifolium*. Неясно соотношение описываемого вида с видом *Radczenkoella angrenica* Sav. et Sixtel [Сикстель и др., 1975, с. 132–133, табл. XLVIII], очень сходным с *P. cuneifolium* по характеру клиновидных дихотомирующих сегментов предпоследнего и последнего порядков. Очень велико сходство *Psygnophyllum cuneifolium* и некоторых экземпляров *Rhaphidopteris praecursoria* S. Meyen [Meyen, 1979a, фиг. I, A], однако без детальных эпидермально-кутикулярных исследований первого говорить о синонимичности этих таксонов преждевременно.

Распространение. Нижняя (артинский и кунгурский ярусы) и верхняя (уфимский и казанский? ярусы Приуралья) пермь.

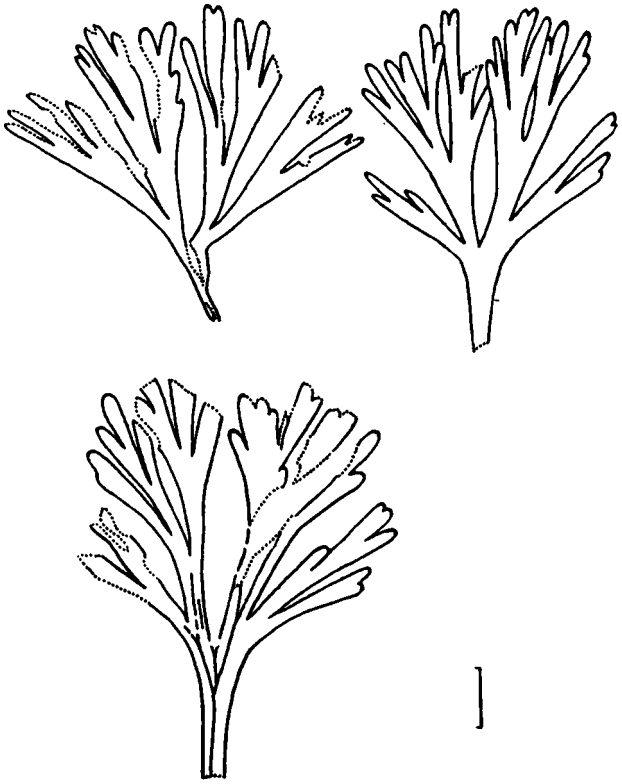


Рис. 40. *Gikgophyllum vsevolodii* Zal., возможный викариант *Psygmophyllum cuneifolium* в районах Центральной Ангариды. По М.Ф. Нейбург [1948, табл. IXVI, фиг. 1, 2, 4]
Длина масштабной линейки – 1 см

Материал. Десять образцов хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род ***Bardia*** Zalessky, 1933

Bardia: Zalessky, 1933, с. 284–286; 1939b, с. 350–351; 1939a, с. 709–711; Шведов, Радченко, 1963, с. 73

Типовой вид. *Bardia mauerii* Zalessky, 1933, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Диагноз. Изолированные или сидящие на несущем побеге листья (филлокладии ?) мелких и средних размеров (до 25 см в длину с черешком). Листья черешковые, как правило, с пластинкой, сильно рассеченной на лопасти нескольких порядков. Черешок очень хорошо развит, несет грубые продольные ребра, по своей длине существенно (в 1,5–2 раза или более) превосходит листовую пластинку. Листовая пластинка разделена глубоким срединным синусом на две симметричные, близкие по размерам части. В основании листовой пластинки или с обеих сторон черешка в его верхней (дистальной) части имеются базальные сегменты (лопасти). Жилкование субпараллельное или веерообразное; в каждый сегмент последнего порядка входит от одной до шести жилок. Жилки простые или дихотомирующие до четырех раз. Эпидермальное строение неизвестно.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Psygmophyllum* Schimper отличается очень хорошо развитым черешком.

Замечания. В протологе, так же как и в последующих работах автора рода [Zalessky, 1939a, б], диагноз рода сформулирован не был. Выше предложен диагноз, составленный на основании анализа морфологии типового и близких видов.

Видовой состав. *B. mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *B. insignis* Zal.

Распространение. Как у типового вида.

Bardia aff. *mauerii* Zal.

Рис. 41, 42

Описание. Наиболее представительный экземпляр из нашей выборки является фрагментом несущего побега с восемью листьями и/или их черешками, находящимися в прикреплении или в непосредственной близости от побега. На трех листьях сохранилась листовая пластинка. Фрагмент несущего побега имеет 70 мм в длину и от 8 до 10 мм в ширину, слабо сужаясь от проксимальной к дистальной части. Терминальная часть побега отсутствует.

На побеге по неясно выраженной спирали располагаются листья с очень длинными черешками. Самый крупный и наиболее полно сохранившийся лист имеет длину 185 мм.

Черешки листьев слабо изогнуты к побегу, в месте прикрепления на протяжении 1–2 см коленообразно отгибаются в стороны от несущей оси. На этих участках черешки лишены скульптуры; на остальном протяжении несут хорошо развитые продольные ребра. Ширина черешков колеблется от 2 до 5 мм.

Листовая пластинка клинообразно суживается к основанию. Судя по наиболее полно сохранившемуся листу, она делится глубоким синусом на две клиновидные доли шириной до 1,5 см, в основании которых, вероятно, находились почти

Рис. 41. *Bardia* aff. *mauerii* Zal. Листья, сохранившиеся в прикреплении к побегу, экз. № 3773(11)/312(92). Стрелкой отмечен частично сохранившийся базальный сегмент

Местонахождение Чекарда-1, слой 10

Длина масштабной линейки – 1 см

не сохранившиеся базальные лопасти. На образце виден всего один такой базальный сегмент, отмеченный на рис. 41 стрелкой.

Жилкование в клиновидных сегментах веерообразное и маскируется продольной моршинистостью листовой пластинки.

Другой экземпляр *Bardia* aff. *mauerii* является почти целым небольшим листом с хорошо сохранившимся черешком. Общая длина остатка составляет 130 мм. Листовая пластинка глубоко рассечена на относительно широкие клиновидные доли с веерообразным жилкованием. Сохранился один из базальных сегментов, сходный с остальными лопастями листа (на рис. 42 отмечен стрелкой). Черешок мощный (от 5 до 10 мм толщиной при длине 53 мм), расширяющийся в проксимальной части и несущий грубые продольные ребра. Обращает на себя внимание наличие утолщения на проксимальной части черешка с рубцеобразной структурой.

Замечания. Остатки листьев, которые относятся к роду *Bardia*, встречаются сравнительно редко, в довольно узком стратиграфическом интервале, и географически приурочены только к Среднему Приуралью. Два имеющихся в нашем распоряжении образца без больших сомнений могут быть отнесены к роду *Bardia*. Сделать видовое определение сложнее. Описанные образцы обладают рядом переходных признаков между *B. mauerii* и *B. insignus*. Голотип B. mauerii, кроме этого, очень сходен с голотипом *B. gracilis*, что было отмечено и самим Залесским [Zalessky, 1939a]. Не исключено, что все три вида являются синонимами, старшим из которых должен быть признан *B. mauerii*. Однако до появления убедительных доказательств этой синонимии, автору

Рис. 42. *Bardia* aff. *mauerii* Zal. Изолированный почти целый лист, экз. № 3773(11)/196(90). Стрелкой отмечен базальный сегмент
Местонахождение Чекарда-1 слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

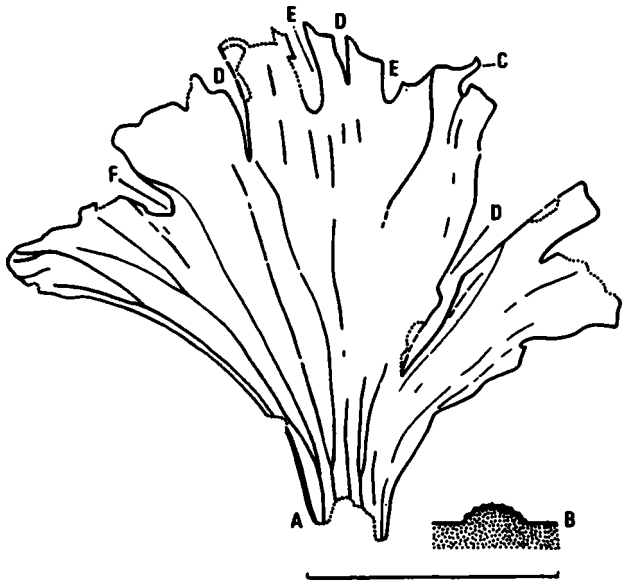


Рис. 43. *Flabellofolium* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/227(90). Пояснение см. в тексте
Местонахождение Чекарда-1, слой 7
Длина масштабной линейки – 1 см

представляется целесообразным использовать все три названия, а в сомнительных случаях прибегать к открытой номенклатуре.

Материал. Три экземпляра хорошей сохранности.

Род ***Flabellofolium*** Stone, 1973
Flabellofolium sp. SVN-1

Рис. 43

Описание. Небольшой лист длиной 20,8 мм и шириной 24 мм, веероподобных очертаний, с оттянутым основанием. Верхний край листа дланевидно рассечен на клиновидные сегменты. Глубина рассечения колеблется от $^2/_3$ до $^1/_6$ общей длины листа. Преобладают мелкие синусы рассечения ($^1/_5$–$^1/_6$ длины листа), но наблюдается и единственный глубокий синус, располагающийся ближе к правому (по положению на рисунке) краю листа.

Образуемые продольным рассечением листа краевые лопасти имеют слегка закругляющиеся широколопатчатые или выемчатые верхушки. Иногда, в приверхушечной части, лопасть может слегка изгибаются (рис. 43, C).

Синусы рассечения листовой пластинки узкие клиновидные (рис. 43, D) или, в других случаях (рис. 43, E), – округлые или даже слегка расширяющиеся (рис. 43, F) в наиболее глубокой части. Жилкование веерное. Из основания листа, которое явно низбегало по несущему побегу, выходит семь жилок. Жилки дихотомируют от одного до трех раз. Первое ветвление жилок происходит у самого основания листа, второе – у оснований лопастей или, реже, в средней части листа, третье – в верхушках лопастей. Жилки тонкие; они нередко рельефно выступают над поверхностью листовой пластинки.

Судя по положительному рельефу основания листа, сохранившегося в виде тонкой фитолеймы (рис. 43, B) изображенный лист ориентирован к нам своей абаксиальной поверхностью. Резкий положительный рельеф основания, который до диагенетической трансформации листа, видимо, был выражен еще сильнее, говорит о том, что основание листа *Flabellofolium* sp. SVN-1 было стеблеобъемлющим и, как это уже отмечалось выше, низбегающим.

Сравнение и замечания. Листья, подобные *Flabellofolium* sp. SVN-1, в виде единичных находок известны из большинства сравнительно хорошо изученных пермских флор Субангариды

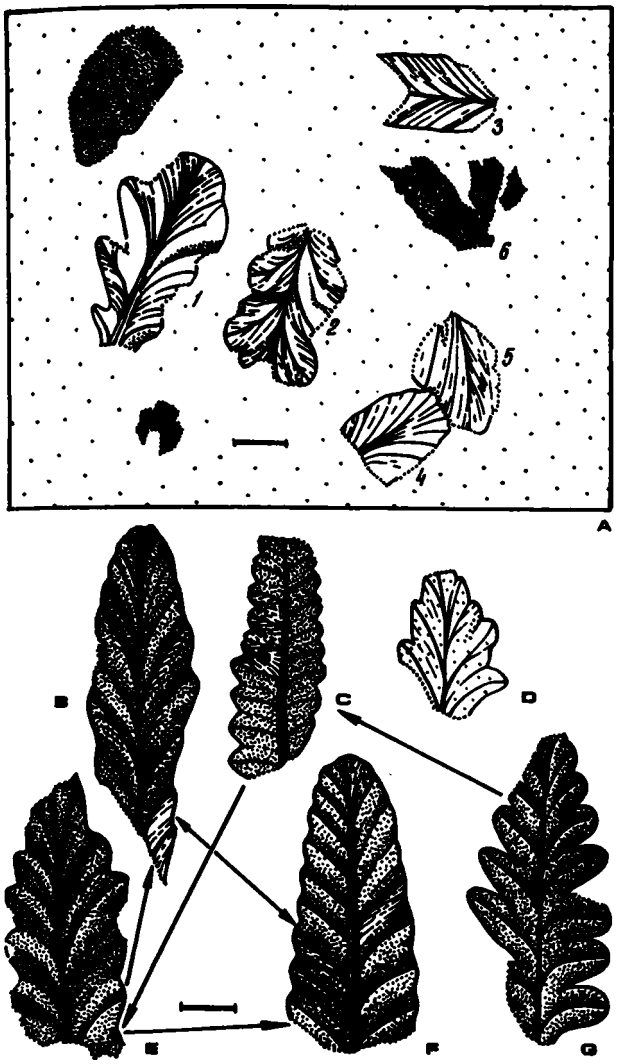


Рис. 44. Изменчивость стерильной листвы каллиптерид из нижней перми Приуралья
Пояснение см. в тексте
Длина масштабной линейки – 1 см

и внешних окраин Центральной Ангариды. К сожалению, материал по ним обычно крайне ограничен, что затрудняет исследование внутривидовой изменчивости и создает трудности при выявлении корректных критериев для выделения видов.

По общей морфологии *Flabellofolium* sp. SVN-1 несколько напоминает "*Ginkgophytopsis*" *gigantea* Burago из верхней перми (барабашская свита) Приморья, но отличаются более мелкими размерами, меньшей глубиной рассеченности листа и более редким жилкованием. Другие представители "*Ginkgophytopsis*" (=*Flabellofolium sensu Durante*), морфология листьев которых изучена сравнительно хорошо – прежде всего виды *G. maiyaense* (Asama) из верхов нижней перми Японии, *G. flabellata* (Lind. et Hitt) из карбона Англии и *G. komalarjunii* (Asama) из перми Таиланда, – близки по размерам и характеру рассечения *Flabellofolium* sp. SVN-1, но отличаются от него наличием черешкоподобной структуры в основании листа.

Материал. Один целый лист и три небольших фрагмента из местонахождения Чекарда-1, слой 7.

Каллиптериды. Формальная группировка таксонов

Реконструкция сложноперистых листьев птеридофиллов

(на примере каллиптерид из нижней перми Субангариды)

Все разнообразие типов остатков сложноперистых листьев птеридофиллов можно свести к трем основным группам: 1) фрагменты отдельных перышек и перьев последнего порядка; 2) фрагменты вай; 3) целые или почти целые вайи.

В подавляющем большинстве случаев встречаются остатки первой категории. Определение их таксономической принадлежности и оценка систематической значимости наблюдаемых на них макроморфологических признаков требуют особенной осторожности.

Находки целых вай очень редки, но они позволяют верифицировать выводы, сделанные дедуктивным путем в результате анализа более фрагментарных остатков, как это будет показано ниже. Строение вай хорошо изученных видов может служить экстраполяционной моделью при реконструкции архитектуры вай близких таксонов. Оно также должно служить дополнительным критерием для подтверждения корректности предварительных выводов.

На рис. 44,А показано монотопное захоронение нескольких листьев каллиптеридной морфологии, определенных как *Rhachiphyllum* sp., и небольших фрагментов ветвей или рахисов. Образец происходит из кошелевской свиты верхнекунгурского подъяруса (местонахождение Тис, левый берег р. Сылва в 1,5–2 км выше с. Тис Суксунского района Пермской области). Учитывая большое разнообразие ископаемых растений, известных из отложений этой свиты, представля-

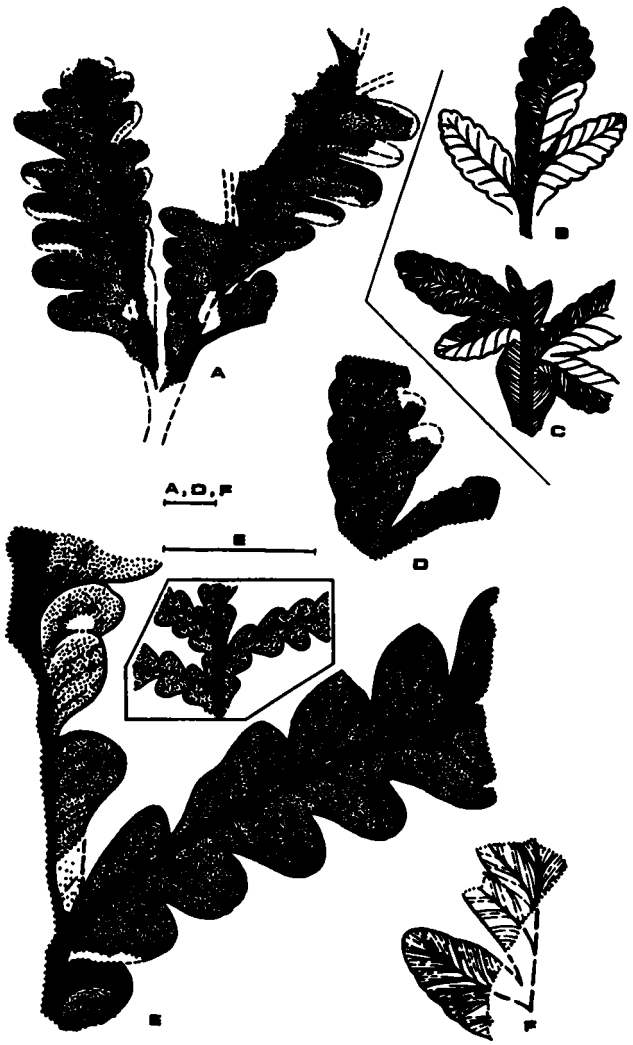


Рис. 45. Изменчивость стерильной листвы каллиптерид из нижней перми Приуралья
Пояснение см. в тексте
Длина масштабной линейки – 1 см

ется очень маловероятным, что остатки со столь близкой морфологией оказались захороненными вместе случайно. В то же время, литологический тип породы, в которой находятся остатки (среднезернистый полимиктовый песчаник), соответствует более или менее динамичным условиям накопления осадка, которые могли послужить причиной разрушения целого сложноперистого листа на разобщенные сегменты.

Остатки 1 и 2 на рис. 44 являются терминальными фрагментами перьев последнего порядка; остаток 3 – средняя часть отдельного крупного перышка; остаток 4 – верхушечная часть такого же перышка; остаток 5 – небольшой фрагмент пера с уникогерентно слившимися перышками; остаток 6 – может принадлежать части рахиса вайи с основанием рахиса одного из перьев последнего порядка.

Находки крупных фрагментов вай позволили установить, что перечисленные выше типы изолированных перьев *Rhachiphyllum* могут присутствовать на одной вайе. Этот факт, таким образом, подтверждает высказанную гипотезу о принадлежности фрагментов сложноперистого листа из данной монотонной выборки одному растению.

Рассуждения, построенные на тафономических наблюдениях, позволяют выдвинуть индуктивную гипотезу о принадлежности изучаемых остатков одному виду. Особенно это важно в тех случаях, когда исключен "анатомический контроль", т.е. отсутствует возможность установить микроструктурную идентичность остатков. Образец, изображенный на рис. 44, А, относится как раз к такому типу сохранности: в песчанике не сохранились фитолеймы листьев.

Однако даже в тех случаях, когда удается установить высокую степень вероятности принадлежности таких листьев одному виду, как правило, нельзя составить представление об общей конструкции всего листа, основываясь только на подобных наблюдениях.

Изменчивость. Работая с изолированными фрагментами перьев последнего порядка и не принимая во внимание возможную полиморфность подобных частей в пределах одной вайи (рис. 45, 46), легко прийти к неверным таксономическим выводам. На рис. 44, B–C, E–C изображены терминальные фрагменты перьев последнего порядка *Rhachiphyllum* sp. Они специально расположены на рисунке таким образом, чтобы подчеркнуть их кажущуюся несхожесть, бросающуюся в глаза при первом взгляде. Но, при внимательном рассмотрении этих экземпляров, легко заметить, что между ними намечаются переходы (на рисунке они отмечены стрелками). Экземпляры C и G сходны закругленными верхушками перышек и углом отхождения перышек от рахиса пера последнего порядка, экземпляры C и E идентичны по сильному срастанию краев перышек (коалесцентности), экземпляры E и B аналогичны по общим субланцетовидным очертаниям пера в целом; экземпляры B, F и E вместе обладают сходством по углу отхождения пери-

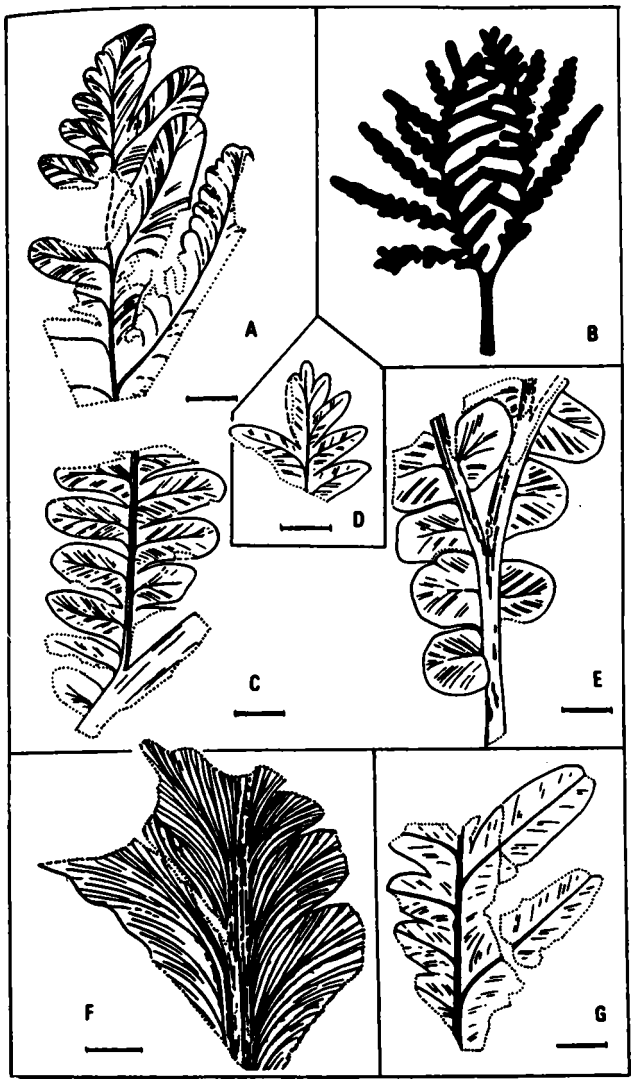


Рис. 46. Изменчивость стерильной листвы каллиптерид

A, C, E – *Rhachiphyllum adzvense* (Zal.) Naug., верхняя пермь Печорского бассейна; B – *R. shenkii* (Heyer) Kerp, нижняя пермь (отэн) Западной Европы; D – *R. pubescens* (Zal.) Naug., кунгурский ярус Среднего Приуралья, местонахождение Крутая Катушка; F – "*Uralopteris*" *valida* Zal., кунгурский ярус Среднего Приуралья, с. Михайловское, р. Кошелевка; G – *Rachiphyllum* sp., кунгурский ярус Среднего Приуралья, местонахождение Молебка, р. Сылва.

A – по: [Meyen, 1982]; C, E – по Л.А.Фефиловой [1972], D – по В.П.Владимирович [1985], B – по: [Seward, 1910]; A, C, E, D – рисунки по фотографиям

Длина масштабной линейки – 1 см

шек от рахиса пера последнего порядка и т.д. Одновременно с этим, все фрагменты обладают одинаковым типом жилкования и собраны в синхронных или близких по возрасту отложениях.

Для сравнения на этом же рисунке (рис. 44, D) приведено изображение терминального фрагмента пера последнего порядка, обладающего тем же планом строения, но явно остающегося за пределами основной выборки по всем ключевым признакам (форма перышек, характер их срастания, угол отхождения от рахиса пера, тип низбегания перышек, жилкование). При поверхностном рассмотрении, отличия этого экземпляра могли бы быть приравнены по своему весу к различиям между другими экземплярами, что привело бы к существенно меньшей корректности общих выводов (в данном случае, – к неоправданному "таксонотворчеству").

Хотелось бы остановиться отдельно на интерпретации фрагментов сложноперистых листьев приуральских каллиптерид. Условно такие фрагменты могут быть разделены на три типа: верхушечные или апикальные, базальные и фрагменты средней части вайи.

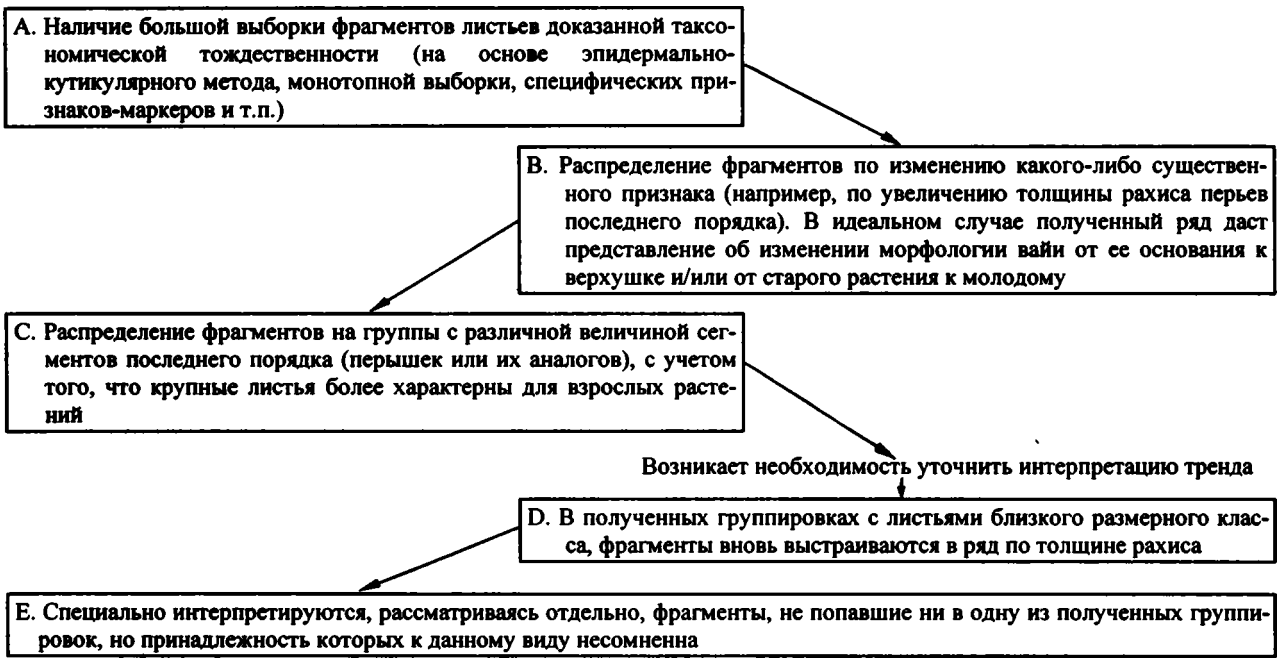
В тех случаях, когда апекс вайи сохраняется почти полностью, его интерпретация не вызывает затруднений. Он легко узнается по характерному перевершиниванию (overtoping, псевдодихотомия) верхушечных перьев (рис. 45, A). Перышки с внутренней стороны образующейся вилки всегда короче, чем внешние перышки. По этому признаку легко идентифицировать верхушечные перья последнего порядка, когда они встречаются в изолированном состоянии (рис. 46, G).

В случаях более фрагментарной сохранности верхушечной части вайи (рис. 45, D, F), интерпретация может быть не столь очевидной. Остаток, изображенный на рис. 45 (экземпляр с противоотпечатком) (происходит из местонахождения Молебка, правый берег р. Сылва) может быть рассмотрен как перо последнего порядка с гипертрофированным базальным перышком, располагавшееся в средней части вайи (рис. 45, C). Однако жилкование ложного базального перышка является уникогерентным, что указывает на то, что в действительности это "перышко" является ювенильным пером. Таким образом, на этом остатке видны два пера, образующих перевершинивание (псевдодихотомию), располагавшихся в апикальной части вайи (рис. 45, B).

Более простой является интерпретация фрагментов средних частей вай. Даже в тех случаях, когда сохраняется только часть единственного пера последнего порядка и часть рахиса вайи (рис. 45, E), можно выдвинуть гипотезу о строе-

нии всей средней части вайи (рис. 45, реконструкция приведена в рамке), поскольку эта часть сложноперистого листа у большинства птеридофиллов наиболее консервативна.

В схематическом виде алгоритм для реконструкции архитектуры стерильных сложноперистых листьев птеридоспермов можно выразить следующим образом.



Главные априорные посылки предложенной выше схемы можно выразить в виде двух положений.

1. Средняя величина листьев отражает возраст растения.

2. Толщина рахиса закономерно уменьшается к верхушке вайи.

Семейство **Peltaspermaceae** Thomas, 1933

Род ***Peltaspermum*** Harris, 1937, emend. Poort et Kerp, 1990

Peltaspermum retensorium (Zal.) Naug. et Kerp

Табл. XI–XIV; Табл. XVI, 1–2;
рис. 47, рис. 48, рис. 49, A–C; рис. 50–53, B–E; рис. 54

Подробное описание этого таксона было опубликовано ранее [Наугольных, 1991; Naugolnykh, Kerp, 1996]. Там же приводится информация о голотипе, синонимике, распространении этого вида.

В настоящей работе автор счел целесообразным рассмотреть лишь эпидермально-кутикулярное строение *P. retensorium* и изложить представления о внутривидовой изменчивости и развитии вайи этого вида.

Описание. Кутикулы нижней и верхней сторон листа сильно дифференцированы. Верхняя кутикула более толстая, с мощными клеточными стенками. Клетки верхней эпидермы почти изогональные (рис. 50, C, E). Их средний размер составляет 20x30 мкм. Стенки клеток несут тонкие поперечные пережимы, придающие им "четковидные" очертания. Интеркостальные клетки изометричные, костальные – слегка вытянутые. Встречаются единичные устьица, как правило, погруженные, сильно кутинизированные, иногда – с губовидными утолщениями (рис. 50, a). Присутствуют редкие основания многоклеточных волосков – трихом. На внешней поверхности верхней кутикулы встречаются изолированные пыльцевые зерна *Vittatina persecta* Zauer, *V. striata* Luber. В мезофилле листа *P. retensorium* имелись мелкие секреторные смоляные каналы и тельца округлых очертаний.

Кутикула нижней стороны листа очень тонкая по сравнению с верхней кутикулой (рис. 50, F). Стенки клеток нижней эпидермы были очень слабо кутинизированы, и поэтому их очертания на кутикуле почти не видны. Присутствуют многочисленные устьица, как правило, беспорядоч-

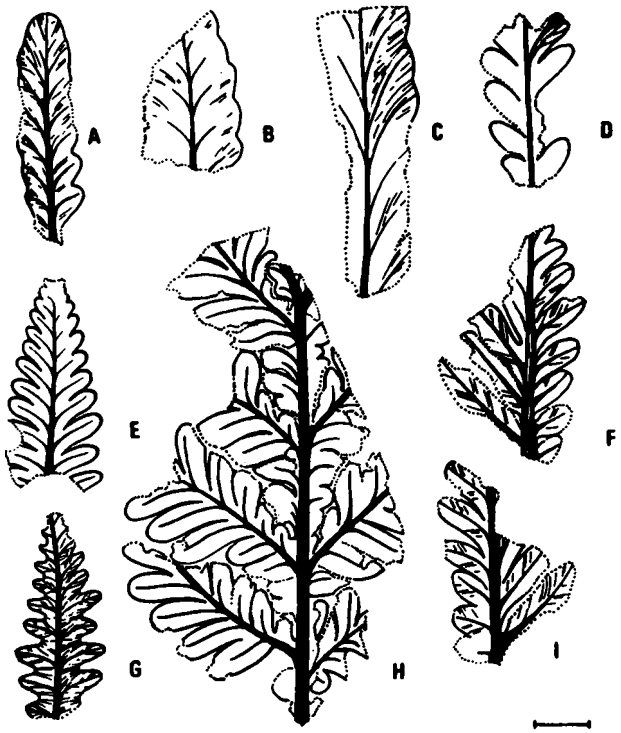


Рис. 47. Изменчивость листьев *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp
А – экз. № 3773(11)/65(89); В – экз. № 3737/218; С – экз. № 3773(11)/146(89); D – экз. № 3773(11)/143(89); Е – экз. № 3773(11)/142(89); F – экз. № 3773(11)/140(89); G – экз. № 3773(11)/114(89); Н – экз. № 3773(11)/141а(89); I – экз. № 3773(11)/141(89)
Местонахождение Чекарда -1, слои 7 и 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Рис. 48. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp
Базальная часть развитой вайи в одной ассоциации с семенем *Cordaicarpus* sp., экз. № 3737/96
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 0,25 см (А) и 1 см (В)

но ориентированные относительно друг друга. Устьица моноциклические, погруженные, с хорошо развитыми проксимальными папиллами. Одиночные папиллы встречаются и отдельно между устьицами на внешних стенках интеркостальных клеток эпидермы.

По сильной дифференциации кутикул верхней и нижней сторон листа *P. retensorium* очень сходен с листьями некторых позднекаменноугольных и раннепермских экваториальных птеридоспермов, обычно интерпретируемых как ксерофильный или мезофильный элемент растительных ассоциаций [Щеголев, 1961, 1991; и др.]. Наибольшее сходство наблюдается между *R. retensorium* и еврамерийским видом стерильной листвы каллиптерид, широко известном в палеоботанической литературе как *Callipteris conferta* (Sternb.) Brongn. В настоящее время этот вид промоцирован до естественного статуса и перенесен в род *Autuma* Krasser emend. Kerp.; детально описаны его эпидермально-кутикулярное строение и предлагаемые фруктификации [Kerp, 1988]. Строение кутикул приуральского и еврамерийского видов фактически идентично.

Единственное существенное различие заключается в более многочисленных и сильнее развитых папиллах на кутикуле нижней стороны стерильного листа у *Autunia conferta.* Очень много сходного и в макроморфологическом строении этих видов: в обоих случаях это дваждыперистые (в редких случаях триждыперистые) вайи с интеркалирующими (промежуточными) перышками. Главным отличительным макроскопическим признаком является более сложное жилкование у *Peltaspermum retensorium*, боковые жилки в перышках которого дихотомируют один-два раза. По этому признаку *P. retensitium* близок к другому еврамерийскому виду каллиптерид – *R. shenkii* (Heyer) Kerp, эпидермально-кутикулярное строение которого пока остается неизвестным.

Благодаря массовому сбору материала в распоряжении автора оказалась представительная коллекция (около ста штуфов) остатков *R. reten-*

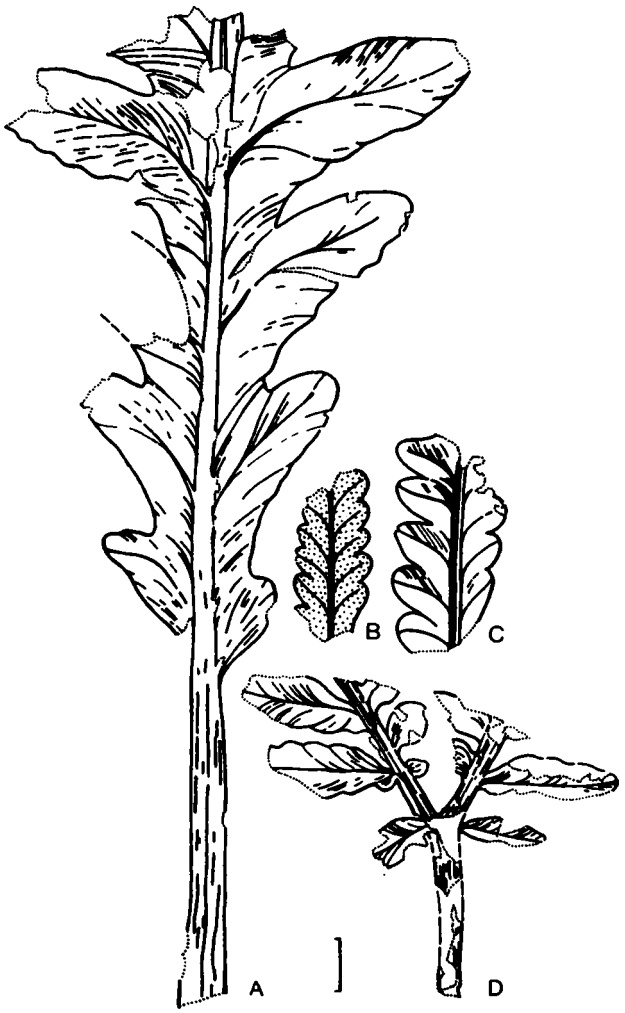


Рис. 49. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp
A – базальная часть развитой вайи, экз. № 3773(11)/340(92); B, C – перья последнего порядка из средней части развитой вайи: B – экз. № 3773(11)/374(92), C – экз. № 3773(11)/375(92); D – *Rhachiphyllum* aff. *shenkii* (Heyer) Kerp, экз. № 3773(11)/302(91)
Местонахождение Чекарда -1, слой 7(B, C), слой 10 (A, D)
Длина масштабной линейки – 1 см

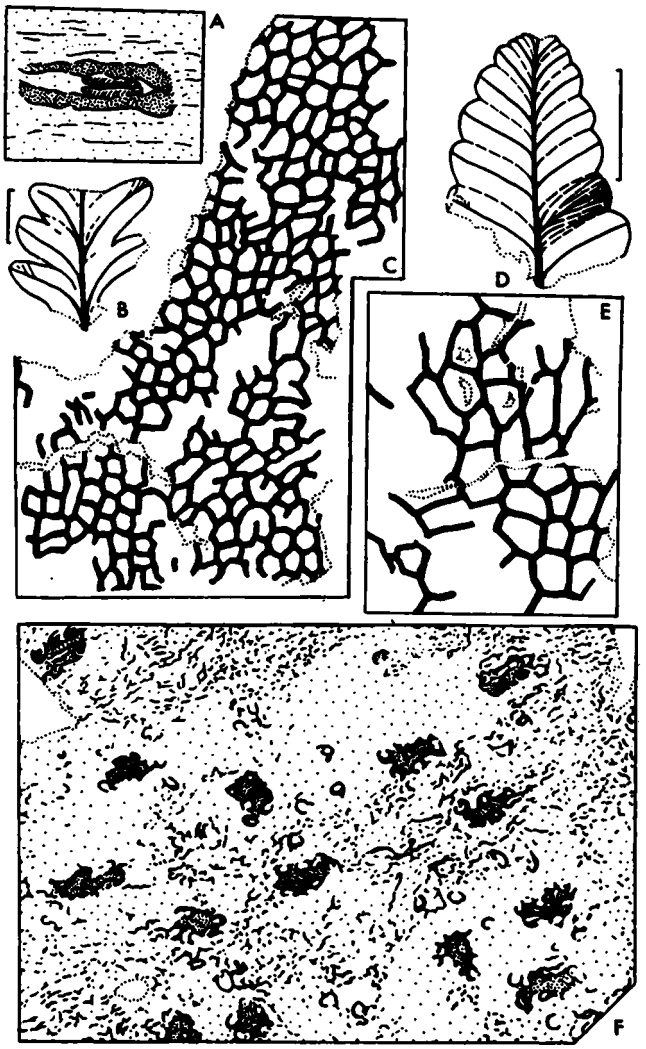


Рис. 50. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp
A – индивидуальный устьичный аппарат с губовидной кутинизацией замыкающих клеток (верхняя кутикула, вид изнутри), препарат № 3773(11)/187(89)B, x200; B – фрагмент пера последнего порядка, с которого были получены препараты кутикулы, изображенные на фиг. C и F, экз. № 3773(11)/349(89); C – верхняя кутикула, препарат № 3773(11)/49(89)1 x150; D – терминальная часть пера последнего порядка, предположительно, из базальной части вайи, с которого был получен препарат кутикулы, изображенный на фиг. E, экз. № 3773(11)/66(89); E – верхняя кутикула, препарат № 3773(11)/66(89)B, x200; F – нижняя кутикула с многочисленными, беспорядочно ориентированными относительно друг друга устьичными аппаратами, снабженными проксимальными папиллами, располагающимися на побочных клетках устьиц. Видны изолированные папиллы, неравномерно рассеянные по поверхности кутикулы, препарат № 3773(11)/49(89)1, x250
Местонахождение Чекарда -1, слой 7(B, C, F) и слой 10 (A, D, E)
Длина масштабной линейки – 1 см (B, D)

sorum. При изучении этой выборки стало ясно, что существует плавный переход между листьями, традиционно относившимися к разным видам (таким, как "*Callipteris*" *polyneura* Zal., "*C.*" *bella* Zal. "*C.*" *pubescens* Zal., "*C.*" *cuspidata* Zal., "*C.*" *angustata* Zal.) или даже к другим родам. Удалось составить рефрен или повторное полиморфическое множество из двух-трех монотопных выборок (терминология С.В.Мейена, [1966 и др.]). Модусы макроморфологической изменчи-

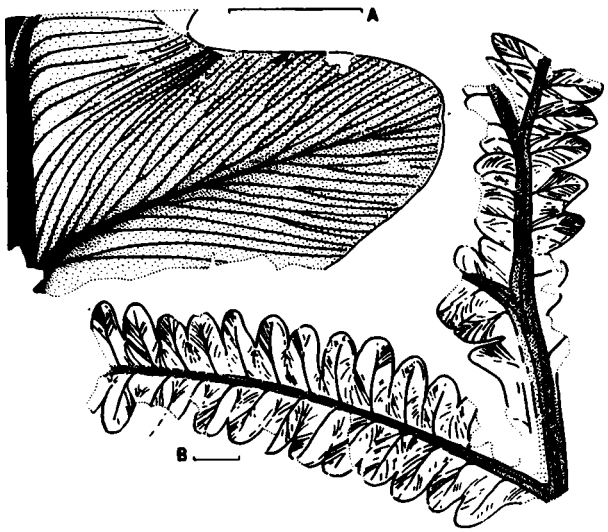


Рис. 51. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp.
А – жилкование перышка, экз. № 3773/331; В – приверхушечная часть развитой вайи с псевдодихотомией и интеркалирующими перышками, экз. № 3773/424.
Местонахождение Крутая Катушка. Длина масштабной линейки – 1 см

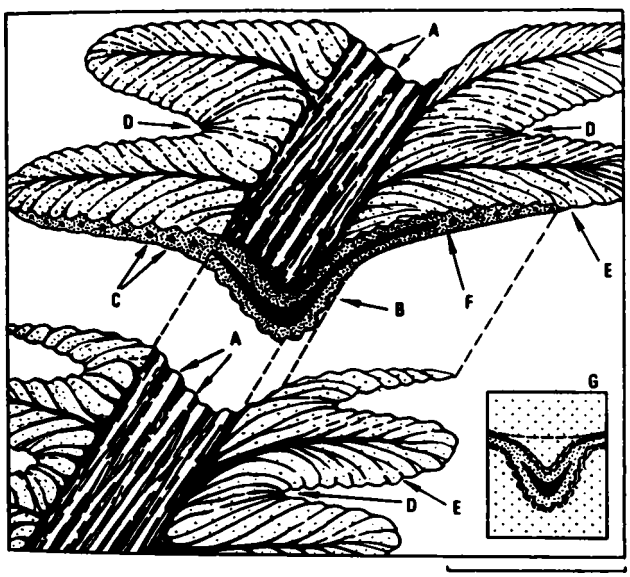


Рис. 52. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp.
Объемная реконструкция пера последнего порядка
А – ребра на V-образном рахисе; В – V-образный проводящий пучок; С – боковые жилки перышек; D – жилки, выходящие из рахиса в низбегающую часть перышек; Е – дихотомирование боковых жилок; F – нижняя поверхность листа; G – положение рахиса пера в породе и обычные поверхности скола (показаны пунктиром)
Длина масштабной линейки – 1 см

вости в этих выборках постоянны. Как уже отмечалось выше, между крайними экземплярами в каждой выборке, различающимися по длине и ширине перышек, характеру их срастания, длине низбегающей катадромной части, краями и т.п., располагается ряд промежуточных форм, связанных постепенными переходами. Изучив эпидермально-кутикулярное строение этих листьев, автор обнаружил, что их микроструктурные признаки идентичны. Нет никаких эпидермальных признаков, с помощью которых можно было бы разбить эти выборки на несколько видов. Вне всякого сомнения все эти листья принадлежат одному полиморфному виду. К другому виду каллиптерид кунгурской флоры Приуралья принадлежат листья, описанные ниже как *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov. Эти листья значительно отличаются от *P. retensorium* более приостренными верхушками перышек, иным жилкованием и, по всей видимости, более мелкими вайями (см. описание *Rhachiphyllum artipinnatum*).

Макроморфологическое разнообразие листьев *P. retensorium* объясняется, скорее всего, следующими факторами: 1) возрастом растения, попавшего в тафоценоз; 2) положением пера на вайе (так, например, базальные перья *P. retensorium* имели уникогерентное жилкование и, встречаясь в изолированном состоянии, обычно относились палеоботаниками к роду *Comia* Zal.); 3) экологическими условиями. Полученные автором данные по микроструктурному строению *P. retensorium* заставляют считать младшими синонимами этого вида *R. polyneurum* (Zal.) Naug., *R. bellum* (Zal.) Naug., *R. pubescens* (Zal.) Naug., *R. cuspidatum* (Zal.) Naug., *R. angustatum* (Zal.) Naug. Возможно, в этот же список должны войти *R. bardense* (Zal.) Naug., *R. patulum* (Zal.) Naug., *R. plumosum* (Zal.) Naug., а также часть растений, описывавшихся в литературе как *Comia speciosa* (Zal.) Vlad. и *C. biarmica* (Zal.) Vlad.

Развитие вайи *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug et Kerp. Изученная выборка позволяет реконструировать онтогенетическое развитие стерильной листвы *P. retensorium* и выделить в нем три основные стадии.

Стадия 1. Молодая слаборазвитая вайя. Изолированные фрагменты вай, находящихся на этой стадии, очень сходны с простоперистыми

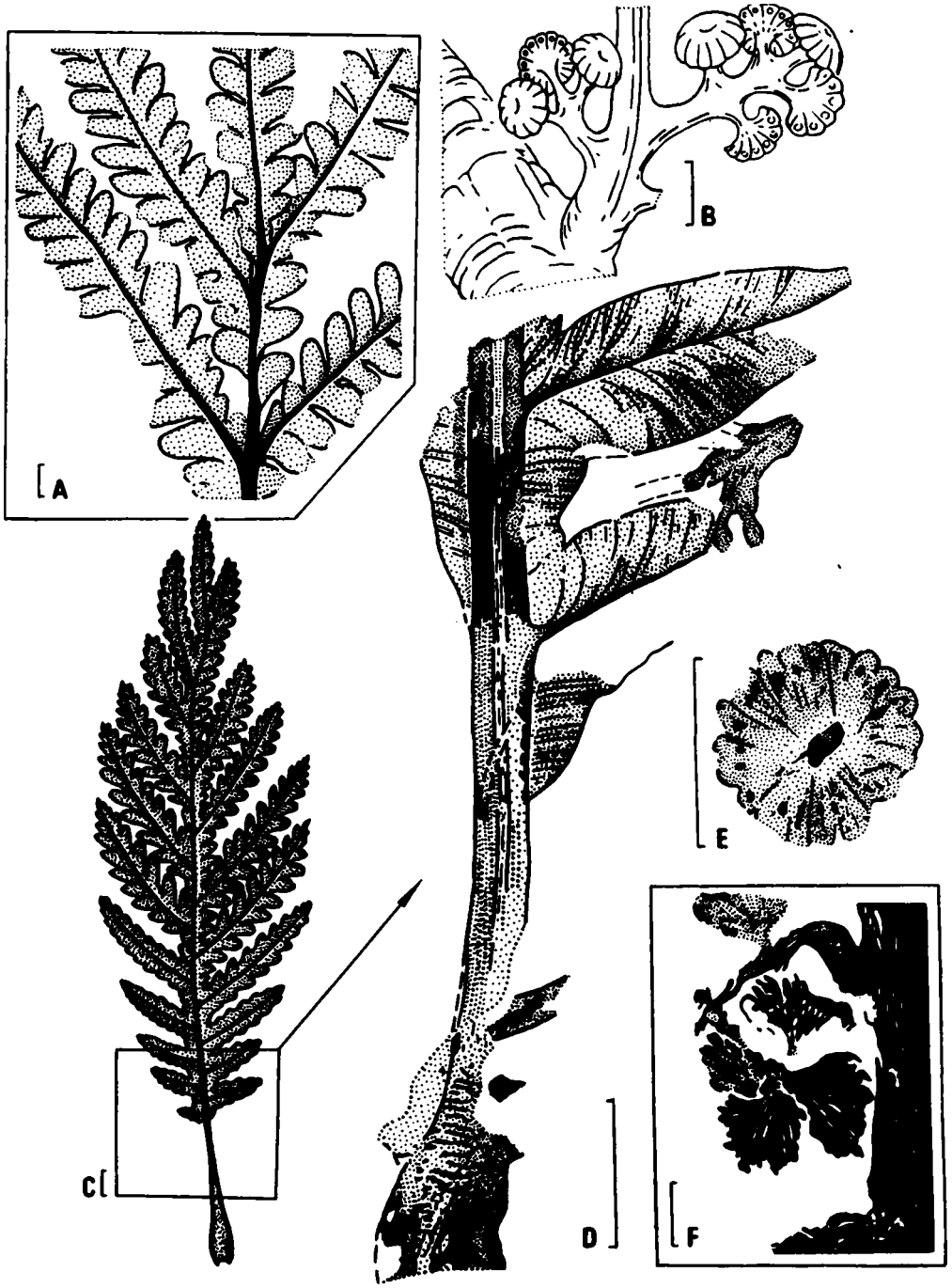


Рис. 53. Ангарские (A), субангарские (B-E) и еврамерийские (F) пельтаспермовые.
A – *Rhachiphyllum zeillerii* (Zal. ex Neub.) Naug., приверхушечная часть вайи; видна псевдодихотомия (перевершинивание) верхушки (по Нейбург, 1948, с изм.); B–E – *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp: B – предполагаемое положение полиспермов на побеге, C – общая конструкция вайи, D – базальная часть развитой вайи, экз. № 3773(11)/285(91), E – семеносный диск, экз. № 3737/29. F – *Autunia conferta* (Sternb.) Kerp, семеносный орган, сохранившийся в прикреплении к побегу (по Galtier, Broutin, 1995). Верхняя пермь Ангариды (A), кунгурский ярус Среднего Приуралья, мест. Чекарда-1, слой 10 (D-E), нижняя пермь (Autun) бассейна Лодев, Франция (F). Длина масштабной линейки – 1 см

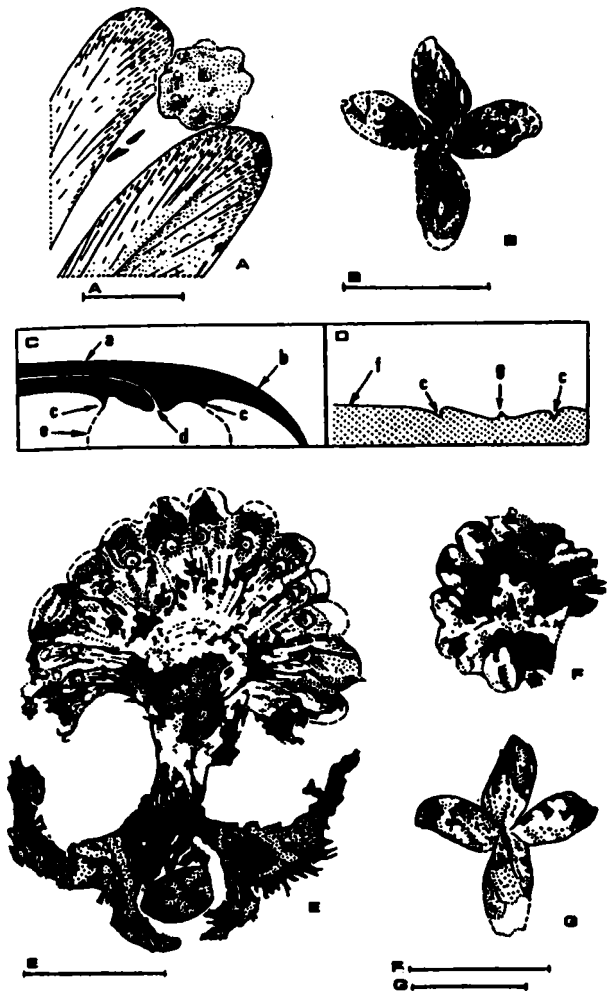


Рис. 54. Мужские и женские фруктификации пельтаспермовых птеридоспермов кунгурского яруса Среднего Приуралья

A – изолированный семеносный диск, экз. № 3773(11)/67(89); B, G – мужская фруктификация *Permotheca disparis* (Zal.) Naug.: B – экз. № 3773(11)/144а(89), G – экз. № 3773(11)/144(89); C – реконструкция краевой части семеносного диска: a – верхняя поверхность диска, b – лопасть диска, c – край семенного рубца, d – выход проводящего пучка, e – очертания семени; D – реальный рельеф на отпечатке экз. № 3737/182: f – отпечаток нижней поверхности лопасти диска, c – отпечаток краев семенного рубца, g – возвышение, соответствующее выходу проводящего пучка; E – три семеносных диска, образующих головчатое собрание, экз. № 3737/182б; F – изолированный семеносный диск

Местонахождение Чекарда-1, слой 10

Длина масштабной линейки – 1 см (E) и 0,5 см (A-B, F–G)

фрагментами перьев последнего порядка, характерных для более поздних стадий развития. Главные отличия такой молодой вайи состоят в наличии оголенного зачаточного черешка, как правило, лишенного окрыления, городчатой или лопастной надрезанности краев зачаточных перьев ("псевдоперышек") Лопасти или городки края таких перьев соответствуют зачаточным перышкам. Перья имеют уникогерентное жилкование. Промежуточные перышки выражены слабо. Вместо них обычно имеется окрыление рахиса, иногда с уникогерентным жилкованием. В некоторых случаях может наблюдаться зачаточное вильчатое деление верхушки вайи (перевершинивание). Общая длина вайи на этой стадии составляет от 10 до 15 см.

Стадия 2. Развитая вайя. Имеется хорошо выраженный, лишенный перьев черешок. Рахис вайи более мощный, чем на стадии 1. Базальные перья вайи обладают уникогерентно слившимися перышками. Далее по направлению роста вайи перышки все более и более обособляются, но все же сохраняют коалесцентность, т.е. остаются слившимися своими основаниями. Верхушки перьев последнего порядка также имеют уникогерентный характер, но уникогерентность у верхушек в целом менее выражена, чем у базальных перьев. Верхушка вайи может быть псевдодихотомирующей, но этот признак наблюдается не всегда. Общая длина вайи на второй стадии достигает 15–25 см. Интеркалирующие перышки хорошо развиты, аналогичны нормальным перышкам, располагающимся на соседних участках вайи.

Стадия 3. Геронтическая вайя. Черешок и нижняя (базальная) часть рахиса очень мощные – 1,5 см в ширину. Базальные перья, как правило, сливаются друг с другом, образуя хорошо выраженное окрыление рахиса. В средней и верхней частях вайи перья несут обособленные, алептоптеридные, сильно низбегающие перышки, разделенные синусообразными промежутками. Верхушка может псевдодихотомировать два-три раза, иногда появляется дополнительное ветвление, благодаря которому вайя становиться триждыперистой. Общая длина вайи, находящейся на геронтической стадии развития, превышает 25–30 см. Максимальные размеры вайи неизвестны.

Возможно, в нижней части черешка вайи располагались генеративные структуры. На одном из образцов выборки в базальной части рахиса сохранились основания боковых побегов или генеративных органов. Эти структуры отличаются

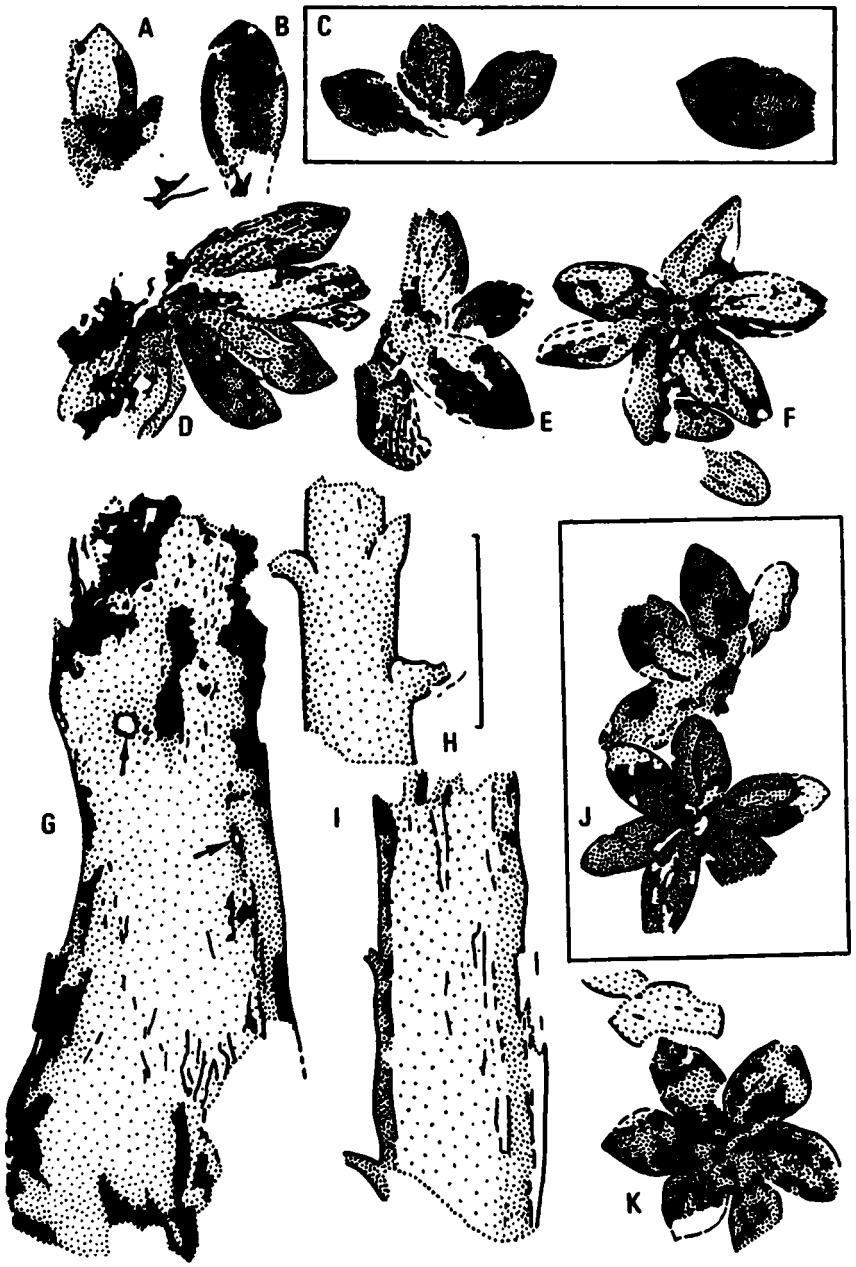


Рис. 55. *Permotheca disparis* (Zal.) Naug. Кистевидное собрание синангиев, рассыпавшееся при захоронении, экз. № 3773(11)/147(89)
A, B – изолированные спорангии; C – распавшийся синангий с тремя сохранившимися спорангиями и один изолированный спорангий; D–F, K – почти полностью сохранившиеся спорангии; J – два спорангия, сохранившиеся вместе; 6, H–I – фрагменты несущей оси микростробила: G – базальная часть оси с проксимальным расширением и рядами от опавших синангиофоров (отмечены стрелками), H – апикальная часть оси с сохранившимися синангиофорами, I – средняя часть оси с более редкими и менее развитыми синангиофорами,
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 0,5 см

по своей морфологии от рахисов перьев. Рядом с вайей располагается ветвистое образование, которое обладает сходством с осями кистевидных и головчатых собраний семеносных дисков (пельтоидов), являющихся женскими фруктификациями *P. retensorium*. Высока вероятность прижизненного положения таких структур в нижней части вайи или на побеге, как это наблюдается у некоторых еврамерийских каллиптерид (*Autunia conferta* [Galtier, Broutin, 1995 Pl. II, 2-3]).

Мужские фруктификации кунгурских пельтаспермовых представляли собой микроспороклады или микростробилы Permotheca disparis (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov. (рис. 55). Базионим: Asterodiscus disparis Zalessky, 1937, p. 78–80, fig. 45. Прижизненная связь листьев и фруктификаций Peltaspermum доказывается общими микроструктурными признаками-маркёрами, типологической экстраполяцией с другими пельтаспермовыми (подробнее см. Naugolnykh, Kerp, 1996) и характером сонахождения.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

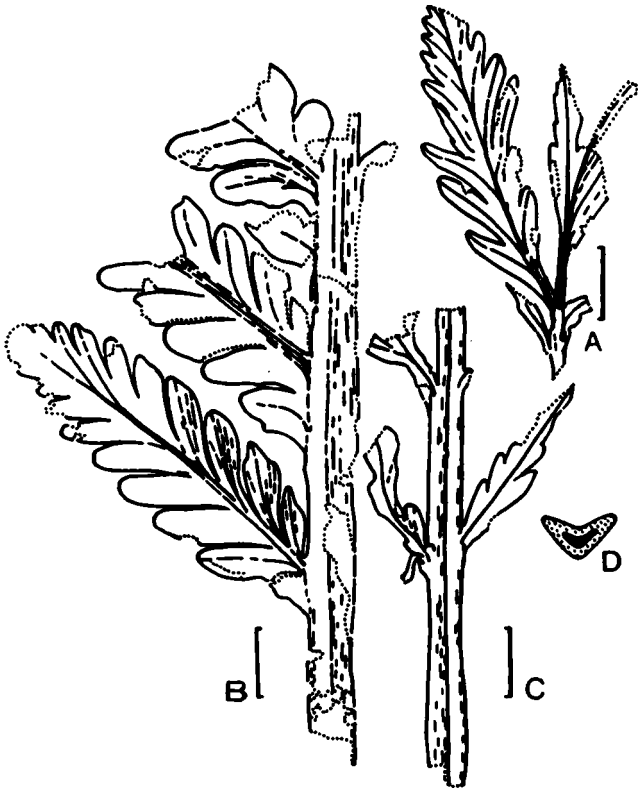


Рис. 56. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov.

A – апикальная часть молодой вайи с псевдодихотомией (перевершиниванием) верхушечных перьев последнего порядка, экз. № 3773(11)/328(92); B – средняя часть развитой вайи, экз. № 3773(11)/333(92); C – базальная часть молодой вайи с хорошо заметной желобчатостью рахиса, экз. № 3773(11)/329(92); D – схема поперечного сечения рахиса вайи, черной заливкой показан проводящий пучок

Местонахождение Чекарда-1, слой 10

Длина масштабной линейки – 1 см

Материал. Пятьдесят экземпляров.

Род ***Rhachiphyllum*** Kerp, 1988
Rhachiphyllum (al. *Odontopteris*) *artipinnatum* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov., emend. nov.

Рис. 56–59

Odontopteris artipinnata: Zalessky, 1937a, p. 56, fig. 21.

?*Dicranopteris regia* Zalessky: Zalessky, 1937a, p. 48-51, fig. 13–15.

?*Sylvopteris conspicua*: Zalessky, 1937a, p. 52–53, fig. 17.

?*Sylvia striata*: Zalessky, 1937a, p. 66–67, fig. 28.

Odontopteris artipinnata Владимирович, 1982, с. 42, табл. V, фиг. 7–10; табл. VI, фиг. 1, 2.

Базионим: *Odontopteris artipinnata*: Zalessky, 1937a, p. 56, fig. 21.

Голотип. Изображен М.Д.Залесским [Zalessky, 1937a, фиг. 21], Среднее Приуралье, местонахождение Крутая Катушка нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Emended diagnosis. Frond is bipinnate at least. Frond rachis is strong, valid, longitudinally striated. Basal part of frond rachis is naked, basally spreaded. Pinnae of last order are almost opposit. Rachises of last order pinnae are slender, slightly curved toward the frond apex. Pinnules are alternated or almost opposite. Pinnules are prolonged, considerably curved toward pinna apex. Pinnules of the frond upper part are coherent, strongly united by their bases. Pinnules of the frond lower part are free. Venation from pinnate to fun-shaped. Midvein is unclear, strongly decurrent toward catadromous margin of pinnule. Side (lateral) veins run from midvein under very acute angle. Intercalated pinnules are similar to common ones, but have wedge-like (sphenopteroid) bases and undeveloped midveins. Epidermal structure is still unknown.

Дополненный диагноз. Вайя по меньшей мере дваждыперистая. Рахис мощный, продольно исштрихованнный, в базальной части лишенный перьев, к основанию расширяющийся. Перья последнего порядка почти противопоставленные. Рахисы перьев тонкие, слабоизогнутые в направлении верхушки вайи. Перышки – от чередующихся до противопоставленных. Перышки удлиненные, сильно наклонены к рахису пера, в верхней части вайи сливающиеся своими основаниями, в нижней части вайи – свободные. Жилкование от перистого до веерообразного. Средняя жилка слабо выражена, сильно низбегает, доходя до катадромного края перышка. Боковые жилки отходят от средней под очень острым углом. Интеркалирующие перышки сходны с обычными перышками, но имеют клиновидное основание (по существу, являются сфеноптериодными) и еще менее выраженную среднюю жилку. Эпидермальное строение неизвестно.

Описание. Лучший из образцов выборки представляет собой отпечаток представительного фрагмента дваждыперистой вайи с почти полностью сохранившейся базальной частью рахиса (рис. 58, C). Длина фрагмента около 170 мм, ширина около 35 мм. Рахис с грубыми продольны-

Рис. 57. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov.
Перо последнего порядка (C) в одной ассоциации с *Taxodiella bardaeana* (Zal.) S. Meyen (A), *Phyllotheca biarmica* Zal. (B). Растительные остатки ориентированы течением воды параллельно друг другу, экз. № 3773(11)/139(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

ми ребрами и морщинками, сложенными более тонкой морщинистостью. Максимальная ширина рахиса располагается в его базальной части и составляет 6 мм. В местах отхождения перьев последнего порядка рахис несколько расширяется. Перья последнего порядка почти супротивные, прикрепляются к рахису вайи с небольшим низбеганием. Основания перьев клиновидные. Большая часть перьев оборвана; единственное относительно целое перо имеет в дину 38 мм и максимальную ширину 11 мм. Перышки от чередующихся до противопоставленных. Форма перышек варьирует от удлиненно-овальных до ланцетовидных. Края перышек ровные или слаболнистые. Перышки отходят от рахиса пера последнего порядка под углами 45–55°. Длина перышек колеблется от 10 до 15 мм, ширина перышек – от 3 до 5 мм.

Сравнение. *R. artipinnatum* существенно отличается от других видов рода. Наибольшим сходством с листьями *R. artipinnatum* обладают стерильные вайи *Peltaspermum retensorium*, встречающиеся в тех же отложениях, но значительно чаще. *R. artipinnatum* отличается от *P. retensotium* более густым жилкованием, меньшим количеством интеркалирующих (промежуточных) перышек, которые у этого вида, как правило, слабо развиты и присутствуют лишь ниже оснований перьев последнего порядка. Верхушки перышек у *R. artipinnatum* обычно заостренные, а сами перышки довольно узкие. У *P. retensorium* верхушки перышек закругляющиеся, а перышки более широкие, по сравнению с *R. artipinnatum*. Средняя жилка в перышках *R. artipinnatum* выражена значительно слабее, чем у *P. retensorium* и обычно доходит лишь до середины перышка. Перышки *R. artipinnatum* отходят от рахисов перьев последнего порядка под более острым уг-

Рис. 58. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov.

A – голотип (по: [Zalessky, 1937, fig. 21]); B – перо последнего порядка (с погрызом насекомым, отмечено стрелкой), экз. № 3773(11)/139(89); C – экз. № 3773(11)/294(91); D – схема жилкования в отдельном перышке

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (B, C), Крутая катушка (A, D)

Длина масштабной линейки – 1 см

лом (обычно 20–30°), чем у *P. retensorium* (40–90°).

Замечания. В.П.Владимирович [1982] был избран лектотип (в действительности – неотип) этого вида (экз. № 33/12092, ЦНИГРмузей им. Чернышева [Владимирович, 1982, табл. VI, фиг. 2]). К сожалению, местонахождение, из которого происходит неотип, точно неизвестно (соответственно, неизвестен и точный возраст). В подписях к таблицам в качестве местонахождения неотипа фигурирует местонахождение Чекарда (скорее всего, Чекарда-1, по нашей системе обозначений). В то же время, в тексте указано, что "лектотип происходит из бассейна р. Барды", что противоречит вышеприведенным сведениям.

Следует отметить, что по правилам МКБН в качестве голотипа может рассматриваться изображение, приведенное в протологе. По этой причине, а также потому, что сведения о неотипе противоречивы, в настоящей работе мы ограничились ссылкой на изображение "*Odontopteris*" *artipinnata*, приведенное М.Д.Залесским и репродуцированное с небольшой генерализацией на рис. 58, A, D.

При описании этого вида В.П. Владимирович [1982] была допущена существенная неточность: листья "*O.*" *artipinnata* были охарактеризованы как простоперистые, в то время, как даже на приводимых В.П. Владимирович изображениях фигурируют фрагменты дваждыперистых вай (табл. V, фиг. 7 – 10; табл. VI, фиг. 2).

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, возможно, также – шешминский горизонт уфимского яруса и казанский ярус Среднего Приуралья и Прикамья. В соликамском горизонте стратотипической местности вид также встречается, но очень редко.

Материал. Более 20 экземпляров.

Rhachiphyllum aff. *shenkii* (Meyer) Kerp

Рис. 49, D

Описание. Единственный имеющийся в нашем распоряжении образец представляет собой фрагмент дихотомирующей вайи, удивительно сходной с "*Callipteris*" *pellatii* Zeiler, изображенной Ч.Сьюордом [1936; Seward, 1933]. Вид "*C*" *pellatii* в настоящее время рассматривается в качестве синонима "*C*" *shenkii* [Kerp, 1988; Kerp, Haubold, 1988], перенесенного в род *Rhachiphyllum* Kerp. Эта точка зрения разделяется и автором, вследствие чего описываемые остатки отнесены в открытой номенклатуре к виду *Rhachiphylum shenkii*.

Черешковая часть рахиса, сохранившаяся почти полностью, имеет 33 мм в длину и 5 мм в ширину и покрыта тонкой продольной ребристостью. Далее рахис дихотомирует и образует два простоперистых пера, от которых сохранились фрагменты длиной 34 и 23 мм. В месте дихото-

Рис. 59. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov. Отпечаток почти целой вайи, по М.Д.Залесскому
Кунгурский ярус Среднего Приуралья
Длина масштабной линейки – 1 см

мии располагаются два перышка, по своей морфологии напоминающие остальные сегменты последнего порядка, но меньшие по размеру, чем внешние (по отношению к дихотомии) перышки, и большие, чем внутренние.

Перышки, располагающиеся с внешних сторон простоперистых ветвей (перьев) вайи, крупные, удлиненные, алетоптеридные, низбегающие в средней части перьев и перетянутые у основания (с клиновидным основанием) в нижней части перьев. Средняя жилка хорошо выражена, доходит почти до края вехушки перышка. Боковые жилки заметны плохо. Края перышек ровные или волнистые. Внутренние перышки гораздо меньше по размерам, укороченные пекоптеридные, некоторые слегка перетянуты у основания. Средняя жилка у внутренних перышек выражена слабо. У перышек, располагающихся в нижней части перьев, жилкование одонтоптеридное.

Результаты измерений длины перьев, длины и максимальной ширины перышек занесены в таблицу:

Длина перышек, мм	23	22	13	9	5	6	9	27	18
Максимальная ширина перышек, мм	11	12	7	7,5	4	5	4	5	5

Замечания. У описываемого фрагмента вайи, как уже отмечалось выше, в месте главной дихотомии рахиса к последнему присоединяются сегменты последнего порядка (перышки), которые можно рассматривать как гомологи базальных лопастей псигмофиллоидов. Не исключено, что каллиптериды и псигмофиллоиды, судя по архитектуре листьев, были близкими родственниками.

Материал. Один экземпляр.

Rhachiphyllum (?) sp. SVN. 1

Рис. 60

Описание. Однозначно сказать, характерно ли для этого вида простоперистое или сложноперистое строение вайи, основываясь на имеющемся материале, невозможно. Однако очевидно значительное общее сходство этого вида с другими каллиптеридами, имеющими сложноперистые вайи.

Перья последнего порядка относительно широкие и короткие.

Перышки цельнокрайные, алетоптероидные, сильно низбегающие. В примакушечной части пера перышки срастаются в единую пластину субтреугольных очертаний, в которой могут намечаться коалесцентно слившиеся перышки. В средней части пера перышки разделены между собой глубокими, почти доходящими до рахиса синусами, которые образованы низбегающими катадромными и закругляющимися к основанию средней жилки перышка анадромным краем. Иными словами, перышки средней части листа сильно перетянуты у основания с их акроскопической стороны. Форма перышек варьирует от эллипсоидальной до ланцетовидной. Верхушка перышек обычно слабо приострена. Реже встречаются перышки с закругленной верхушкой.

Жилкование алетоптероидное. Средние жилки перышек в приверхушечной части пера развиты слабее, чем в средней части пера. В крупных развитых перышках средняя жилка доходит до края верхушки перышка.

В коллекции имееются два фрагментарных отпечатка перьев последнего порядка, описываемые как *Rhachiphyllum* (?) sp. SVN-1. К этому же таксону отнесен небольшой фрагмент пера последнего порядка с единственным сохранившимся перышком и частью рахиса.

Наиболее крупный фрагмент листа имеет длину 65 мм и максимальную ширину >77 мм. Перышки отходят от главного рахиса под углом 30–58°. Угол отхождения перышек уменьшается в дистальном направлении, ближе к верхушке пера.

Средние жилки перышек тонкие, наиболее отчетливо видны на протяжении приблизительно половины длины перышка. Средняя жилка обычно несколько смещена от середины перышка к его катадромному (акроскопическому) краю. На 0,5 см края перышка приходится 8–12 окончаний боковых жилок. Боковые жилки тонкие, отчетливые, дихотомирующие до 2–3 раз. В катадромной низбегающей части перышка есть дополнительные жилки, выходящие непосредственно из рахиса пера.

Специфическим элементом жилкования является множественность проводящих пучков рахиса, которые, последовательно отклоняясь от общего направления, образуют средние жилки перышек (рис. 60, D). Сходное строение имеет ложная "средняя жилка" листьев пельтаспермо-

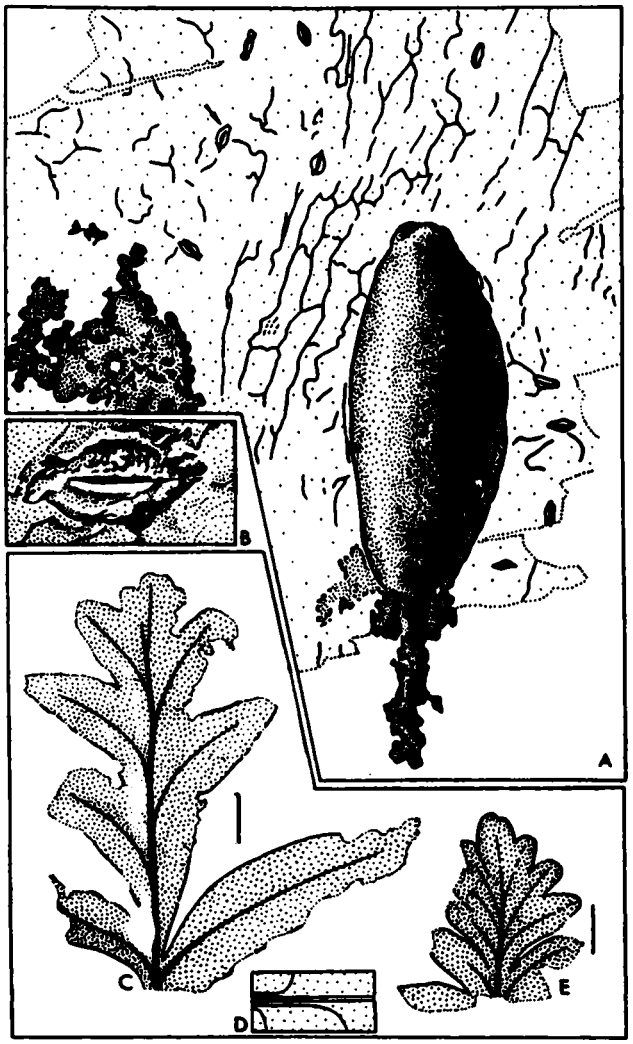


Рис. 60. *Rhachiphyllum* (?) sp. SVN-1

А – кутикула нижней стороны листа с секреторным ("смоляным") телом, снабженным подводящим каналом, и секреторными выделениями в мезофилле – слева; видны очертания удлиненных покровных клеток со слабо извилистыми клеточными стенками и незакономерно ориентированные относительно друг друга устьичные аппараты (стрелкой отмечено устьице, изображенное на фиг. В), препарат № 3773(11)/386-1А, х100; В – устьице с "бабочковидной" кутинизацией полярных клеток и губовидной кутинизацией замыкающих клеток, х 600; С – перо последнего порядка, с которого был получен препарат кутикулы, изображенный на фиг. А, экз. № 3773/386; D – схема отхождения жилок в перышки от рахиса пера последнего порядка, экз. № 3773/386; Е – терминальный фрагмент пера последнего порядка, экз. № 3773/539

Местонахождения: Крутая Катушка (А–D), Чекарда-1, слой 10 (Е)

Длина масштабной линейки – 1 см (С, Е)

вых татарского яруса, относящихся к родам *Tatarina* S. Meyen и *Pursongia* Zal. Аналогичная особенность жилкования отмечается для некоторых ангарских и катазиатских псигмофиллоидов [Дуранте, 1990].

Эпидермальное строение. Перышки амфистоматные. Обе стороны имеют сходное строение, кутикула нижней стороны несколько тоньше. Устьица не образуют полос и рядов. Устьичные аппараты независимые относительно друг друга, ориентированы беспорядочно. Устьичные аппараты моноцикличные, проксимальные папиллы на побочных клетках отсутствуют. Наблюдается сильная проксимальная кутинизация, образующая "бабочковидную" структуру, сходную с бабочковидной кутинизацией устьиц филладодерм. Имеются кутиновые губовидные утолщения замыкающих клеток. Костальные и интеркостальные клетки очень сходны, полос не образуют. Периклинальные клетки устьичных аппаратов без папилл, замыкающие клетки несколько погружены. Встречены крупные (до 0,5 мм длиной) веретенообразные и шаровидные секреторные (смоляные) тела, в некоторых случаях – с "подводящими каналами" (рис. 60, А).

Сравнение и замечание. Наблюдается сходство описанных экземпляров с *Scytophyllum apoldens* (Compter) Linne из нижнего кейпера Западной Европы; помимо общей архитектуры вайи и аналогичного жилкования необходимо отметить специфическое коленчатое выгибание края перышка в его низбегающей катадромной части, наблюдающееся у обоих таксонов.

Описанные остатки очень сходны с *Brongniartites salicifolius* (Fischer) Zal., который характерен для казанского яруса Прикамья, однако последний таксон пока плохо изучен: не известны ни детали его жилкования, ни эпидермально-кутикулярное строение.

Материал. Три экземпляра.

Род *Gracilopteris* Kerp, Naugolnykh et Haubold, 1991

Gracilopteris lochophylloides Naugolnykh sp. nov.

Табл XV; табл. XVII, 2; рис. 61

Название вида происходит от латинского *lonchophyllum* – имеющий листья в виде ланцетов; название дано по ланцетной форме сегментов последнего порядка.

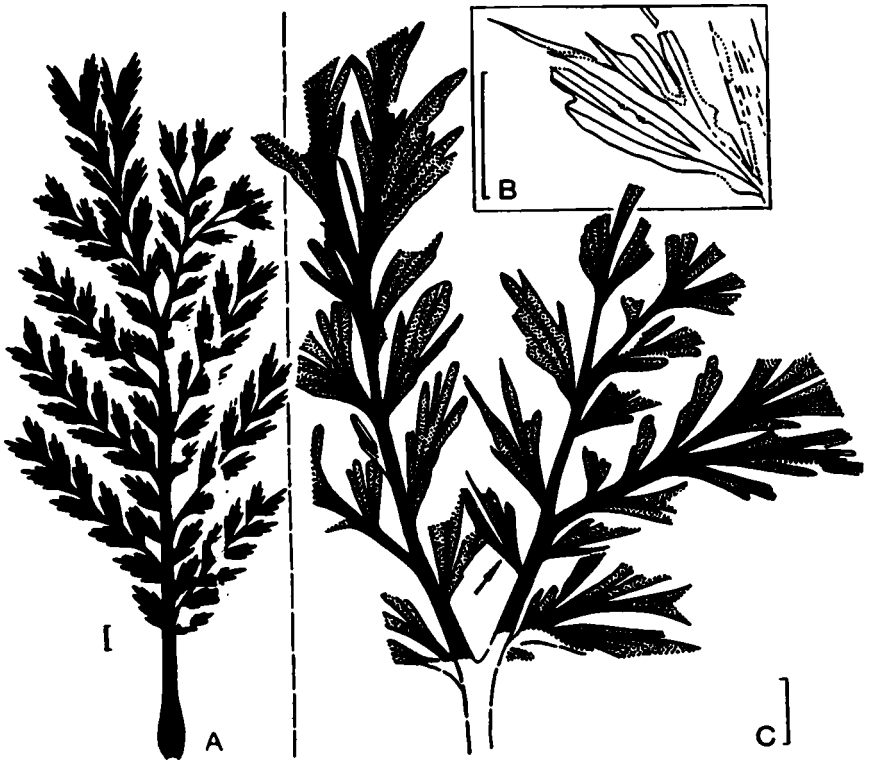


Рис. 61. *Gracilopteris lonchophylloides* Naug.
А – реконструкция вайи; В, С – экз. № 3773(11)/303(91): В – детали жилкования на отдельном перышке (на фиг. С это перышко отмечено стрелкой), С – общий вид апикальной части вайи
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Голотип. ГИН РАН, № 3773(110)/303(91), Среднее Приуралье, бассейн р. Сылва, местонахождение Чекарда-1, слой 10; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Frond is bi- and tripinnate, dichotomizing in its middle or basal part. Common size of developed frond is 20-30 cm length. Rachis covered by fine ribs. Pinnae are attached to the frond rachis under angle 35-45°. Their length is approximately 5-10 cm. Pinnules are sphenopteroid, dissected to wedge-shaped lanceolate segments with acute apexes. Intercalated pinnules are similar to common ones, but slightly smaller. Disposition of the pinnae and pinnules are changed from alternate to opposite. The clear midvein is absent, venation is fan-shaped. One vein runs from the pinna rachis to pinnule base and then dichtomize up to three times. Each pinnule segment contains one or, rarely, two veins.

Диагноз. Вайя дважды- и триждыперистая, дихотомирующая в средней или нижней части. Судя по наиболее полно сохранившимся экземплярам из имеющейся выборки, средние размеры развитой вайи составляли 20–30 см в длину.

Перья последнего порядка располагаются на рахисе вайи (рахисе первого порядка) под углом 35-45°. Их длина 5–10 см.

Перышки сильно рассечены почти до основания на клиновидные или ланцетовидные сегменты с заостренными верхушками. Длина перышек составляет 20–25 мм, максимальная ширина – 6–10 мм. Основания перышек сфеноптероидные, клиновидно сужающиеся. Интеркалирующие перышки сходны с обычными, но имеют несколько меньшие размеры. Довольно часто (но не всегда) перышки рассечены самым глубоким синусом на две примерно равные части, что придает перышкам двулопастной, билобатный облик. Каждая из двух образующихся частей рассечена менее глубокими синусами на линейные сегменты второго порядка. Перышки отходят от рахисов перьев под углом 40–50°. На верхушках перьев последнего порядка и на апексе вайи перышки располагаются попарно. В некоторых случаях пару апикальных перышек можно рассматривать как единственное перышко, рассеченное средним синусом на два клиновидных сегмента.

Расположение перьев и перышек на рахисах незакономерно меняется от чередующегося до противопоставленного.

В каждое перышко из рахиса пера последнего порядка входит единственная жилка, которая дихотомирует непосредственно в базальной части перышка, и далее каждая из ее ветвей повтор-

но дихотомирует до трех раз. В каждый из клиновидных сегментов входит одна или, в редких случаях, две жилки.

Поверхность листовой пластинки обычно покрыта тонкой продольной штриховкой, маскирующей жилкование.

Рахис вайи и рахисы перьев последнего порядка покрыты грубыми продольными ребрами и складками. Ширина рахиса вайи равна 4–5 мм; рахисы перьев последнего порядка у своих оснований достигают в ширину 3–4 мм.

Сравнение. В настоящее время род *Gracilopteris* включает следующие виды: *G. bergeronii* (Zeiller) Kerp, Naug., Haub. (типовой вид), *G. raymondii* (Zeiller) Kerp, Naug., Haub., *G. strigosa* (Zeiller) Kerb, Naug., Haub., *G. lonchophyloides* sp. nov. Первые три характерны для нижней перми (Autun) Западной Европы. *G. lonchophylloides* отличается от всех остальных видов рода значительно более крупными перышками, превышающими по размерам перышки *G. bergeronii* и других видов в 3–4 раза. Кроме этого, для западноевропейских видов *Gracilopteris* пока неизвестна дихотомия рахиса вайи, являющаяся обычным признаком для *G. lonchophylloides*. По форме сегментов предпоследнего и последнего порядков *G. lonchophylloides* наиболее близок *G. raymondii*, но существенно отличается от него более крупными размерами перышек.

Замечания. Листья каллиптеридной морфологии со сфеноптероидными перышками, к которым относится и *G. lonchophylloides*, обычны для нижней перми Еврамерийской фитохории (особенно для Западной и Центральной Европы), но не характерны для перми Ангариды. В настоящее время листья этой морфологической группы распределяются по родам *Lodevia* Hauboid et Kerp, *Sphenocallipteris* Krishtofovich et Novik, *Gracilopteris* Kerp, Naugolnykh et Haubold, *Arnhardtia* Haubold et Kerp, *Dichophyllum* Elias и *Rhachiphyllum* Kerp (part.).

В последнее время появились новые данные о представителях "сфеноптероидных" каллиптерид из низов перми Донецкого бассейна [Боярина, Щеголев, 1989; Bojarina, 1994]. Н.И. Бояриной был установлен новый род *Raminervia* [Bojarina, 1984]. По строению вегетативнвой сферы типовой (и единственный) вид *R. mariopteroides* очень сходен с *Rhachiphyllum shenkii* (Heyer) Kerp. В качестве отличительных признаков между *R. shenkii* и стерильными листьями *Raminervia mariopteroides* Н.И. Боярина рассматривает следующие характеристики: 1) дихотомически ветвящийся рахис первого порядка (первичный рахис), характерный для *R. mariopteroides*; 2) клиновидная форма перышек; 2) отсутствие "промежуточных" жилок (очевидно, имеются в виду жилки, входящие в листовую пластинку не от средней жилки перышки, а от рахиса пера последнего порядка): 4) менее густое жилкование в развитых перышках. Однако для "*Callipteris*" *pellatii* Zeiller (этот таксон рассматривался как младший синоним *R. shenkii* (Zeil) Kerp [Kerp, 1988]) характерно именно дихотомическое ветвление рахиса вайи. Экземпляры, изображенные Н.И.Бояриновой [Bojarina, 1994] на фиг. 3, А, В, обладают несомненным сходством с "*C.*" *pellatii* (см. здесь рис. 46, В), т.е. они, возможно, конспецифичны *R. shenkii*.

Что же касается "семенных" рубцов, обнаруженных у *R. mariopteroides*, то их природа вызывает некоторые сомнения. Аналогичные структуры известны и у других птеридофиллов [Weiss, 1869; Zalessky, 1939b; Townrow, 1957]. Скорее всего, они являются плодовыми телами грибков.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. 10 экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности из местонахождений: Чекарда-1, слои 7, 10; Красная Глинка, Матвеево, Крутая Катушка.

Замечания о филогении пельтаспермовых и объемах семейств Peltaspermaceae и Trichopityaceae

Проблемы систематики и филогении пельтаспермовых в последние годы детально рассматривались рядом исследователей [Roselt, 1960, 1962, 1980; Barthel, Haubold, 1980; Kerp, Haubold, 1988 a, b; Poort, Kerp, 1990; Kerp, 1982, 1986, 1988, 1989, 1995; Мейен 1982a, 1983, 1986a, 1987б; Гоманьков, Мейен, 1986; Meyen, 1987, Naugolnykh, Kerp, 1996; и др.]. Общим признаком, объединяющим растения, относящиеся к этому и другим порядкам класса Ginkgoopsida, является, по мнению С.В.Мейена, первичная платиспермичность семян. Мейен рассматривает в составе порядка Peltaspermales семейства Trichopity-

aceae, Peltaspermaceae, Cardiolepidaceae и Coristospermaceae. Не останавливаясь подробно на истории выделения этих семейств, коснемся общих принципов, положенных в основу системы пельтаспермовых по Мейену.

Мейен не дает прямых указаний на ценность каких-либо признаков при построении системы семейств порядка Peltaspermales, ограничиваясь общим указанием на конгрегационный принцип систематики. Однако из контекста следует, что наиболее нестабильны, изменчивы, а поэтому имеют наименьшее значение для надродовой систематики, чисто морфологические признаки листьев и других вегетативных органов; более устойчивы эпидермально-кутикулярные признаки. Самыми ценными в систематическом отношении являются признаки строения женских генеративных органов.

Главными признаками, отражающими филогению группы, также являются детали строения женских органов размножения. Филогения, как известно, прямо находит свое отражение в иерархических системах организмов эволюционной систематики. Следовательно, при создании системы растительных организмов (и, разумеется, пельтаспермовых птеридоспермов в том числе), соответствующей характеру и последовательности дивергентных событий в истории таксона, необходимо учитывать в первую очередь тип и структуру женских фруктификаций.

Важным этапом в построении такой системы пельтаспермовых является восстановление прижизненных сочетаний различных дисперсных органов с последующей реконструкцией жизненных форм растений, определением диапазонов изменчивости. Примером последних может послужить ансамбль-род *Peltaspermopsis – Tatarina – Permotheca – Vittatina – Salpingocarpus*, описанный А.В.Гоманьковым и С.В.Мейеном [1986], который может рассматриваться как естественный таксон (эвтаксон) родового ранга. Существует и иной подход в номенклатурном отношении – промоция таксонов до естественного статуса [Kerp, 1988; Poort, Kerp, 1990]. В случае, если прижизненные сочетания органов достоверно не известны, для листьев и других дисперсных органов (за исключением женских фруктификаций) должны использоваться системы формальных родов. Прекрасными примерами такой системы форм-родов, являются: классическая система родов для листьев птеридофиллов А.Броньяра или система форм-родов, предложенная Г.Керпом и Х.Хаубольдом [Kerp, Haubold, 1988 a, b] для листьев каллиптеридной морфологии.

Женские фруктификации пельтаспермовых, объединяемые С.В.Мейеном [1986а, 1987б и др.] в сборные, по моему представлению, семейства Trichopitycaceae и Peltaspermaceae, распадаются на две большие группы: пельтатные кладоспермы или пельтоиды (семенные диски), представляющие собой грибообразный щиток на ножке с прикрепляющимися к его нижней стороне семенами, и пиннатные кладоспермы, также специализированные, но еще не вполне утратившие листоподобность женские генеративные структуры. И пельтоиды, и пиннатные кладоспермы несли первично платиспермические семена, что обособляет их от аналогичных структур других групп растений (кладоспермов цикадовых и т.п.). Кладоспермы, очевидно, более примитивны в эволюционном отношении и предшествовали появлению настоящих пельтоидов. Существует, тем не менее, и иное мнение [Мейен, 1983]: допускалось, что пельтоиды могли преобразовываться в билатерально-симметричные кладоспермы.

Как пельтоиды, так и пиннатные кладоспермы встречаются в ассоциациях с листвой различного типа. Однако для первых более характерны перистые листья (*Rhachiphyllum*, *Comia*, *Compsopteris*, *Scytophyllum*, *Lepidopteris*, некоторые виды *Tatarina*), а для последних – сильно рассеченные гинкоподобные листья (*Sphenobaiera*, *Mauerites*, *Kirjamkenia*, *Psygmophyllum cuneifoium* и др.). Встречаются и исключения из этого правила. Так, например, еврамерийские *Autumia conferta* (Brongn.) Kerp объединяют билатерально симметричные кладоспермы и папоротниковидные вайи.

Провести формальную границу между фруктификациями пельтаспермовых пиннатно-кладоспермового типа и собственно пельтоидами довольно просто: пиннатные кладоспермы несут ярко выраженные элементы билатеральной симметрии, в то время как щитки пельтоидов и их эволюционные производные – капсулы *Cardiolepis* [Мейен, 1982а, 1983, 1987б и др.] радиально-симметричны (рис. 62). Это отличие является не только формальным. Оно отражает уровень

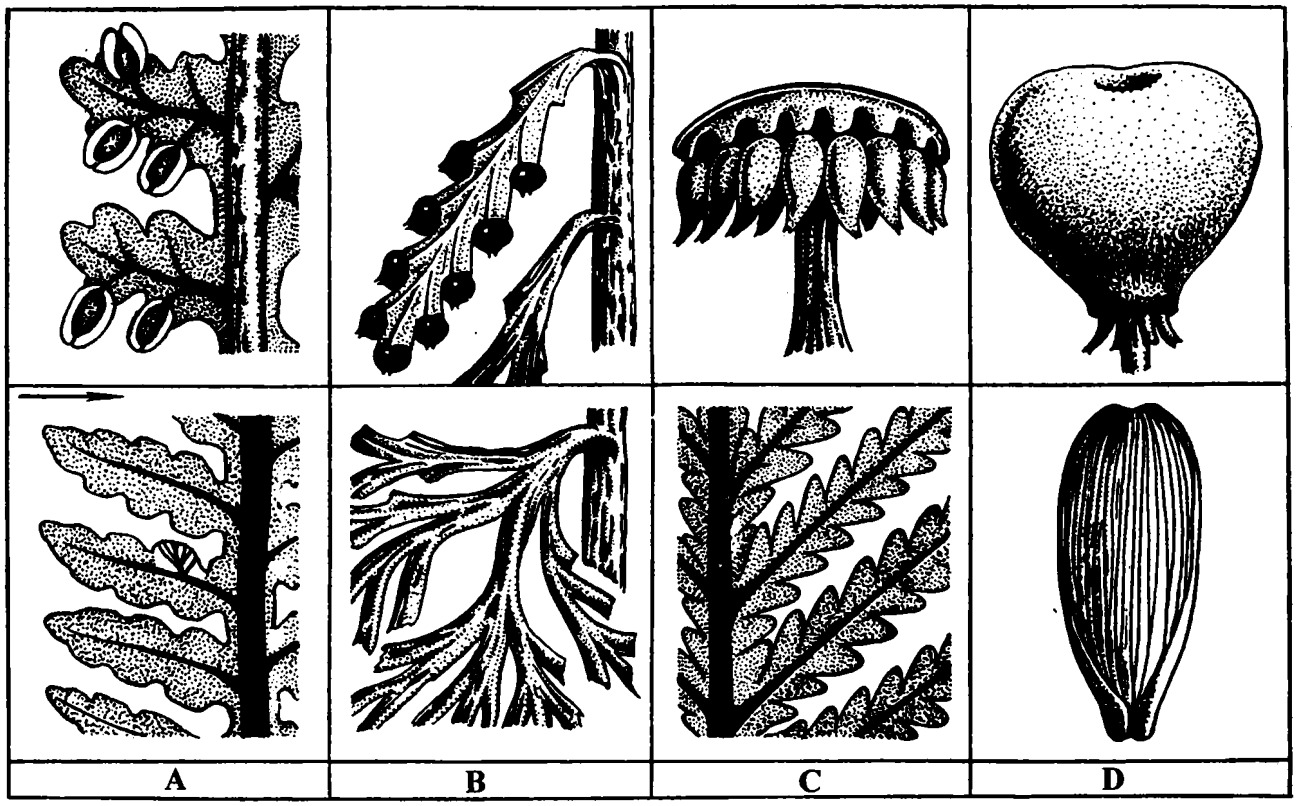


Рис. 62. Соотношение филлоспермов (A), уплощенных пиннатных кладоспермов (B), пельтатных кладоспермов (пельтоидов или семеносных дисков) (C) и пельтатных капсул (D) с различными типами стерильной листвы. Верхний ряд – женские фруктификации, нижний – вегетативные органы. Стрелкой показано направление уменьшения листоподобности женских фруктификаций по: [Meyen, 1982], с дополнениями и изменениями.

A – изоморфность вегетативных и генеративных органов *Diksonites pluckenetii* (Schl.) Sterz., средний карбон Западной Европы; B – листоподобность генеративных органов частично утрачивается, но в целом сохраняются уплощенность и элементы билатеральной симметрии – *Alternopsis stricta* Naug., *Psygmophyllum cuneifolium* (Kut.) Schimp., нижняя пермь Среднего Приуралья; C – листоподобность генеративных органов полностью утрачивается, на первый план выходят элементы радиальной симметрии – *Peltaspermum ottonis* (Goepp.) Poort et Kerp, триас Европы и Гренландии; D – края пельтоида опускаются и почти смыкаются книзу, образуя капсулу – *Cardiolepis piniformis* Neub. – *Phylladoderma arberi* Zal., верхняя пермь Печорского бассейна и Русской платформы

организации, более высокой у специализированных пельтоидов.

На этом основании кажется целесообразным в будущем пересмотреть объемы семейств Trichopityaceae и Peltaspermaceae, поместив в первое из них растения с женскими фруктификациями в виде пиннатных кладоспермов (*Trichopitys*, *Biarmopteris*, *Stiphoris*, *Meyenopteris*, *Alternopsis* и др.), а во второе – с типичными пельтоидами (*Peltaspermopsis*, *Peltaspermum*, *Lopadiangium*, *Cardiolepis*).

Продемонстрированный выше логический подход в принципе соответствует процедуре "структурного" кладизма. Можно построить кладограмму, которая отразила бы характер последовательности дивергентных событий в палеозойской (пермской) истории порядка Peltaspermales. Однако, если следовать кладистическим принципам систематики, трихопитиевые и пельтаспермовые, в узком смысле, не являются "сестринскими" группами и не могут иметь одинаковый ранг, в данном случае семейственный. Можно разделить мнение А.Л. Тахтаджяна [1987, с.14] о том, что требование кладистов придавать сестринским таксонам одинаковый ранг не вполне корректно. По сходной причине синапоморфный порядок Peltaspermales, анцестральным таксоном которого является семейство Trichpityaceae, совсем не следует переименовывать в Trichopityales, поскольку на характере

системы семеств порядка это никак не отразится.

Первые достоверные остатки Trichopityaceae и Peltaspermaceae появляются в нижней перми Еврамерийской фитохории: Северной Америки [Mamay 1966; Mamay, Watt, 1971] и Западной-Центральной Европы [Roselt, 1960, 1962, 1980; Barthel, Haubold, 1980; Haubold, 1983; Kerp, 1982, 1986; Kerp, Haubold, 1988b; и др.]. Нижнепермские (верхнеартинские и кунгурские) комплексы растений Среднего Приуралья с Trichopityaceae и Peltaspermaceae также имеют большое сходство с еврамерийскими. Листья своеобразных каллиптерид (*Dichophyllum*), обнаруживающие сходство с листовыми родами как Trichopityaceae, так и Peltaspermaceae, но без ассоциирующих женских генеративных органов, встречены в ряде местонахождений позднекаменноугольного возраста [Cridland, Morris, 1963; и др.].

Исторически ранее сформировавшиеся трихопитиевые бурут начало, по мнению С.В.Мейена [1986а, 1987б и др.], от среднекаменноугольных представителей каллистофитовых – *Callistophytales* [Rothwell, 1981]. Позднее, на границе карбона и перми, от них обособляются Peltaspermaceae и далее оба семейства развиваются параллельно. В конце ранней или начале поздней перми Peltaspermaceae дали начало кардиолепидиевым – Cardiolepidaceae [Мейен, 1986а].

Палеофитогеографическое распространение каллиптерид и псигмофиллоидов

В Еврамерийской фитохории (Западная и Центральная Европа, Донбасс, Северная Америка) каллиптериды в массовом количестве появляются в нижней перми. Здесь они представлены несколькими родами: *Autunia*, *Rhachiphyllum*, *Gracilopteris*, *Lodevia*, *Dichophyllum*, *Sphenocallipteris* (sensu Novik et Krishtofovich). Роды *Rhachiphyllum* и *Gracilopteris* известны и из каменноугольных отложений (стефан) этого региона [Kerp et al., 1990], а *Dichophyllum* – из пенсильвания Канзаса [Gridland, Morris, 1963].

В саксоне подавляющее большинство перечисленных выше родов в Еврамерийской фитохории исчезло.

Сходные с европейскими комплексы каллиптерид известны в нижнепермских отложения (луганская и араукаритовая свиты) Донбасса [Щеголев, 1961; Боярина, Щеголев, 1989; Bojarina, 1994]. Каллиптериды еврамерийского облика известны из Средней Азии ("*Callipteris*" *conferta* [Сикстель, 1975; Быковская 1988]), где они приурочены к отложениям, синхронным европейскому отэну.

В нижнепермских отложениях Среднего Приуралья во многих флористических комплексах присутствуют каллиптериды *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug. Они связаны с более высокой частью разреза (артинский – кунгурский ярусы) по сравнению с еврамерийскими представителями группы, что может свидетельствовать о миграции этих растений из Западной и Центральной Европы в районы Среднего и Южного Приуралья.

В Печорском Приуралье каллиптериды (*Rhachiphyllum adzvense* (Zal.) Naug., *Compsopteris adzvensis* Zal., *Comia pereborescens* Zal., "*Callipteris*" (*Feonia*) *lepidopteroides* Meyen et Migdisova и др.) в массовом количестве появляются в низах печорской серии, в основании которой обычно проводят границу между отделами перми в этом регионе. Есть указания на единичные находки каллиптерид и ниже по разрезу.

Представляется весьма вероятным, что каллиптериды могли проникать в районы Печорского Приуралья в ранней перми (т.е. до печорского времени) из пограничных районов Среднего и Северного Приуралья, но массовое заселение (катистемия) каллиптеридами Печорского Приуралья произошло уже после начала поздней перми.

Примерно в это же время каллиптериды появляются и в центральных районах Ангариды и далее на восток по ее периферии. Из кольчугинского горизонта в Кузбассе известны (ниже отмечаются только наиболее характерные и часто встречающиеся таксоны) *Rhachiphyllum zeillerii* (Zal.) Naug., *R. altaicum* (Zal.) Naug. (последний вид также известен из верхнепермских отложений Алтая), "*Callipteris*" *ivancevia* Gorelova, *Compsopteris microphylla* Gorel., *Comia osinowskiensis* (Chachl.) Rascz., *C. dentata* Radcz.; из верхней перми Норильского бассейна – *Rhachiphyllum karskianum* (Zal.) Naug., *Comia norilskiensis* Rasskasova; Тунгусского бассейна – *Comia enesejevensis* Schwedov; Монголии – *Rhachiphyllum mongoliense* (Neub. ex Durante) Naug.,

"*Callipteris*" *confluens* Neuburg ex Durante, "*C.*" cf. *orientalis* Zal., "*C.*" ex gr. *sahnii* Zal, *Comia enisejevensis* Schwedov, *Comia* sp.; Северного Китая – "*Callipteris*" *changii* Sze. Китайские местонахождения каллиптерид не относятся к Ангарской фитохории в узком смысле. По всей видимости, это один из самых внешних поясов Субангариды, граничащий с Катазиатской фитохорией, в которой в это время еще присутствовали многочисленные еврамерийские элементы.

В отложениях верхней перми (цехштейн, "магнезиальный известняк") Западной и Центральной Европы каллиптериды появляются вновь. Здесь они представлены единственным видом *Peltaspermum martinsii* (Hirmer) Poort et Kerp. Этот вид является возможным анцестором триасового *Peltaspermum* (al. *Lepidopteris*) *ottonis* (Goeppert) Poort et Kerp. *P. martinsii* – реккурентная форма, мигрировавшая в пределы первоначального ареала каллиптерид из районов Приуралья с существенными эволюционными инновациями.

Вероятными потомками каллиптерид в терминальной перми (татарском веке) скорее всего являются представители рода *Peltaspermopsis* Gomankov emend. Poort et Kerp.

Несколько иная, хотя во многом сходная ситуация отмечается в стратиграфическом и географическом распространении другой неформальной группировки пермских птеридоспермов – псигмофиллоидов, объединяющих растения с листьями с веерным жилкованием и базальными лопастями.

Наиболее древние достоверные остатки псигмофиллоидов известны из отложений артинского яруса Среднего Приуралья – *Psygmophyllum expansum* (Brong.) Schimp. В кунгурском ярусе этого же региона псигмофиллоиды более разнообразны и представлены несколькими родами и видами: *P. expansum* (Brongn.) Schimp., *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimp., *Bardia mauerii* Zal., *B. insignis* Zal., *B. gracilis* Zal.

В нижней части уфимского яруса (соликамский горизонт) псигмофиллоиды фактически отсутствуют в ориктоценозах но, начиная с шешминского горизонта, появляются вновь и широко встречаются вплоть до конца казанского яруса на территории Русской платформы и Приуралья.

В Печорском бассейне появление псигмофиллоидов (*Psygmophyllum nesterenkoi* (Zal.) Burago, *P.* (?) *dobrolubovae* (Zal.) Burago) приурочено ко второй половине уфимского яруса [Пухонто, Феофилова, 1983]. В этот регион псигмофиллоиды, очевидно, мигрировали из Среднего Приуралья.

В центральных районах Ангариды (Кузнецкий, Тунгусский, Норильский бассейны и др.), а также на ее южных и восточных границах (Субангарская область) псигмофиллоиды появляются в поздней перми. Верхнепермский вид *P. multipartitum* Halle, известный из флоры Шаньси Китая, дает представление о том, как далеко зашла миграция псигмофиллоидов на востоке – до северных пределов Катазии.

К сожалению, достаточно точно определить время миграции псигмофиллоидов на восток довольно сложно в силу неоднозначности стратиграфических корреляций пермских отложений в этом регионе.

Из верхней перми (ерунаковская подсерия или горизонт) Кузбасса описаны *P. eurinum* (Zal).) Burago, *P. siberianum* (Zal.) Burago, *P. sibiricum* (Zal.) Burago. Последний вид также известен из верхней перми Монголии и Северного Китая. В аналогах верхней части уфимского и казанского ярусов на Дальнем Востоке (барабашская свита) встречены *Psygmophyllum* sp., "*Syniopteris*" sp. [Бураго, 1976]. Из близких по возрасту отложений того же региона были описаны *Psygmophyllum ussuriense* Burago, *P. vesnjankianum* Burago, *P. demetrianum* (Zal.) Burago.

Интересно, что псигмофиллоиды появляются в сибирских разрезах несколько ранее, чем в печорских, несмотря на более близкое расположение последних по отношению к Среднему Приуралью. Скорее всего, в Центральную Ангариду и далее на восток псигмофиллоиды проникали по какому-то очень эффективному миграционному каналу, однако указать его географическое положение в настоящее время трудно. Возможно, он располагается к югу от Палеоурала.

Среднее Приуралье, по нашим представлениям, было центром возникновения псигмофиллоидов. В артинском и кунгурском веках здесь находился своеобразный эндемичный центр со значительным разнообразием и высоким относительным обилием этих растений. Далее, начиная с позднепермской эпохи, произошла успешная катистемия псигмофиллоидов с проникновением их в близлежащие районы Печорского Приуралья, более отдаленные районы Ангариды, Дальневосточный сектор Субангарского экотонного пояса и даже во внешние пределы Катазии.

Порядок **Ginkgoales** (?) versus **Peltaspermales**

Род ***Kerpia*** Naugolnykh, 1995.

Kerpia macroloba Naug., 1995

Рис. 63, М; рис. 64; рис. 65

Kerpia macroloba: Наугольных, 1995а, с. 112-115, рис. 1–4, 5б, табл. VIII, 1-3.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/157(89); Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда 1, сл. 7 нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание. Диагноз и описание этого вида, отнесенного к новому роду *Kerpia*, были приведены автором ранее [Наугольных, 1995а]. За прошедшее с момента публикации время появились некоторые новые данные о морфологии этого растения. Кроме этого, необходимо пояснить статус рода *Kerpia*. Таким образом, вопросы, которые будут рассмотрены ниже, можно разделить на две части: 1) морфология *K. macroloba*, 2) таксономический статус рода *Kerpia* Naug.

Макроморфологические признаки *Kerpia macroloba* Naug. Среди неопубликованных материалов М.Д.Залесского, о которых упоминалось во Введении, автор обнаружил изображение растения (рис. 63, М), не определенного Залесским, но по всем признакам (тип жилкования, хорошо развитые черешки листьев, две жилки, входящие в черешок, наличие синусов первого и второго порядков – на рис. 63 обозначены как 1 и 2, соответственно) относящегося к *K. macroloba*. Важной особенностью этого остатка является то, что листья сохранились в прикреплении к несущему побегу. Судя по расположению черешков, филлотаксис был спиральным. Это подтверждает сделанный автором по косвенным свидетельствам вывод о спиральном листорасположении у *K. macroloba* [Наугольных, 1995а].

В протологе описания *K. macroloba* автор указывал на сонахождение листьев этого растения с побегами, несущими черешки, сходные по своей морфологии с черешками *K. macroloba*. На рис. 66 приводится изображение одного из наиболее хорошо сохранившихся остатков этого типа.

Общая длина побега составляет 167 мм, максимальная ширина побега – 95 мм. От побега по неясной спирали отходят крупные черешки. Черешки располагаются на побеге под углом 40–45°. В пазухах черешков находятся структуры, напоминающие веточные почки. Длина черешков составляет 77, 75, 89 и 63 мм. Максимальная ширина – 7, 8, 5 и 3 мм, соответственно. Намечается уменьшение размеров черешков к верхушке побега.

Поверхность побега и черешков покрыта тонкой продольной ребристостью. Черешки слегка расширяются в проксимальном направлении. В одном случае (рис. 66) сохранилось клиновидное основание листа (предположительно, типа *Kerpia*).

У побега было изучено кутикулярное строение. Препараты кутикул были получены с главной оси. Кутикулы очень толстые, имеют неправильно-бугристую поверхность, которая покрыта мелкими отверстиями (около 10 мкм в диаметре). Намечается продольная ребристость и складчатость кутикулы, очевидно корреспондирующаяся с продольными ребрами побега.

Замечания. Таксономический статус рода *Kerpia* Naug. Поскольку пока мы не знаем фруктификаций, свойственных типовому виду *K. macroloba*, а также пока не изучены анатомические признаки строения его побегов, род *Kerpia* может рассматриваться как "морфологический", т.е. включающий листья определенного морфотипа.

Одними из наиболее важных признаков *Kerpia* являются: наличие лопастей и синусов 1-го и 2-го порядков, отчетливо выраженный черешок и две жилки, входящие в листовую пластинку из черешка.

Как это уже отмечалось автором [Наугольных, 1995а], в позднепалеозойских флорах (особенно, антитропических – гондванской и ангарской) известно большое количество растений, относимых обычно к родам *Ginkgoites* Sew., *Ginkgophytopsis* Hoeg и "*Psygmophyllum*" sensu Arber [Sitholey, 1943; Ganju, 1943; Pant, 1982; Broutin, 1986; и др.]. Многие из этих листьев (рис.63, A-L) обладают комплексом признаков, соответствующих диагнозу рода *Kerpia*, и могут быть перенесены в этот род.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Десять экземпляров.

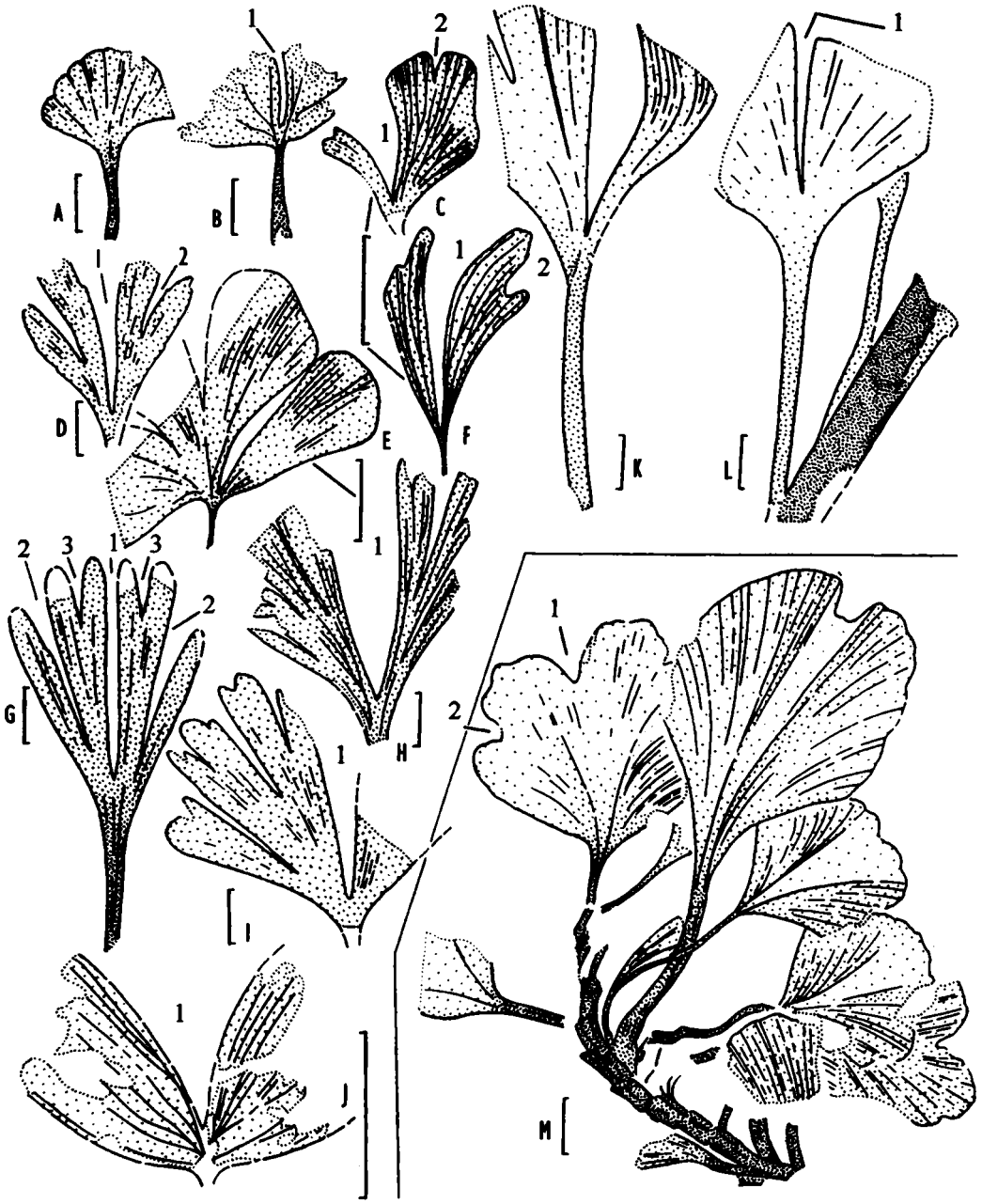


Рис. 63. Остатки листьев *Kerpia macroloba* Naug. и другие позднепалеозойские и раннемезозойские гинкгоподобные листья

А – лист, отнесенный С.Г.Гореловой к *Ginkgophyllum primaevus* Rassk.[Горелова и др., 1973], алыкаевский горизонт Кузбасса; В – *Ginkgoites* sp.(по: [Дуранте, 1976]), верхняя пермь, Табунтологойское угольное месторождение, Монголия; С – *Ginkgoites camberi* Hoeg et Bose [Hoeg, Bose, 1960], нижняя (?) пермь, серия Лукуга [Lukuga], р.Конго, Центральная Африка; D – *Ginkgophytopsis* sp. [J.Anderson, H.Anderson, 1983], формация Молтено (Molteno), верхний триас, Южная Африка; E – *Ginkgoites* sp. (по: [Дуранте, 1976]), верхняя пермь, Табунтологойское угольное месторождение, Монголия; F – *Baiera plumosa* Hoeg et Bose [Hoeg, Bose, 1960], нижняя (?) пермь, серия Лукуга, р.Конго, Центральная Африка; G – *Ginkgophyllum ussovii* Radcz. [Горелова и др., 1973], балахонская серия Кузбасса; H – *G. vsevolodii* Zal. [Горелова и др., 1973], алыкаевский горизонт Кузбасса; I – *Ginkgoites* sp. (по: [Дуранте, 1976]), верхняя пермь, Табунтологойское угольное месторождение; J – *Ginkgoites* sp. (по: [Дуранте, 1976]), верхняя пермь, Табунтологойское угольное месторождение; K,L – "*Psygmophyllum*" *haydeni* Seward (по: [Sitholey, 1943]), пермо-карбон, слои Дандлутар (Dandlutar beds), Кашмир, Индия; M – *Kerpia macroloba* Naug. (по М.Д. Залесскому, см. Введение к настоящей работе).

Цифрами обозначены: 1 – синус рассечения первого порядка, 2 – синус второго порядка, 3 – синус третьего порядка. Пояснения см. в тексте

Длина масштабной линейки – 1 см

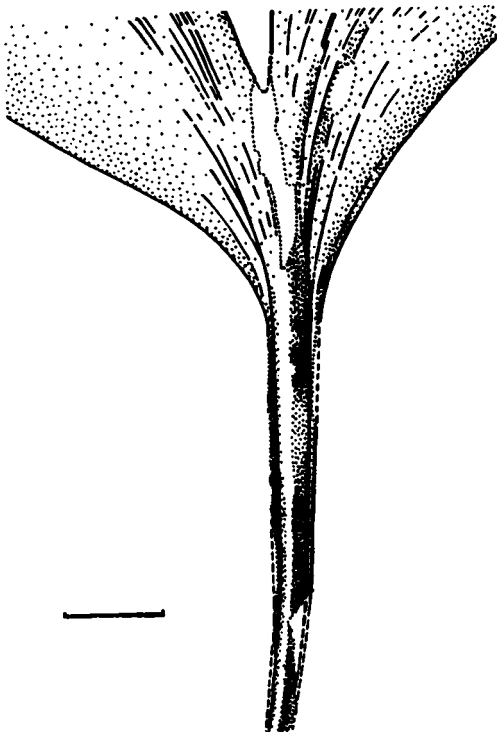


Рис. 64. *Kerpia macroloba* Naug. Строение основания листа и черешка, экз. № 3773(11)/244(90)
Местонахождение Чекарда-1, слой 1
Длина масштабной линейки – 1 см

Рис. 65. *Kerpia macroloba* Naug. Один из крайних членов ряда изменчивости, экз. № ПГУ 136/1-2
Местонахождение Красный Луг
Длина масштабной линейки – 1 см

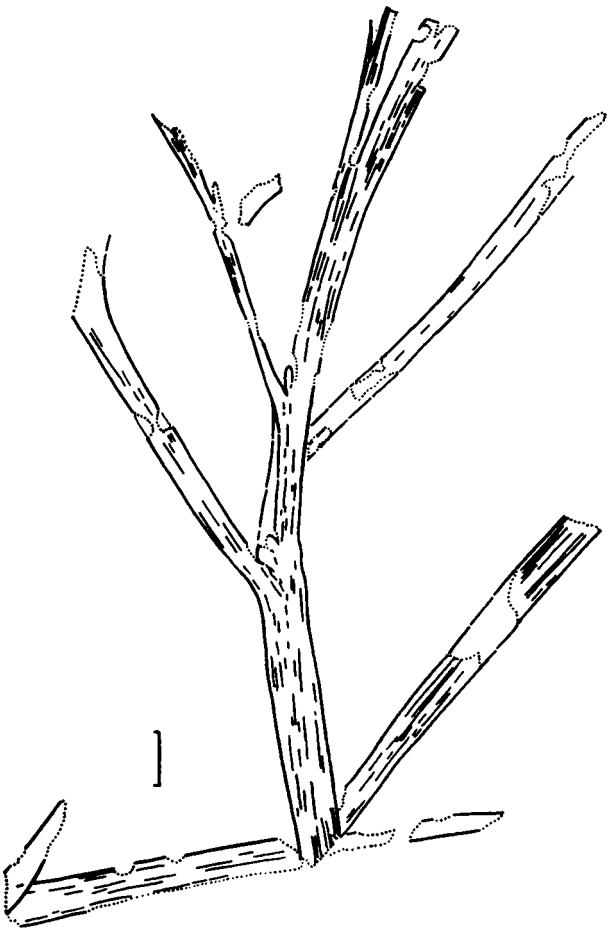


Рис. 66. Несущий побег неизвестного растения с сохранившимися черешками крупных листьев, экз. № 3773(11)/378(93)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Класс **Pinopsida.** Пинопсиды
Порядок **Cordaitanthales**
Семейство **Rufloriaceae** Ledran, 1966

Всестороннее изучение голосеменных ангарской флоры, предпринятое С.В.Мейеном и завершившееся публикацией обширных сводок [Meyen, 1982, 1984, 1987; Мейен, 1987б и др.] пролило свет и на многие проблемы систематики ангарских кордаитов. Позднее эта работа была продолжена И.А.Игнатьевым [Игнатьев, Мейен, 1986; Игнатьев, 1988а, б; Ignatiev, Meyen, 1989]. В результате этих исследований была дана принципиально новая интерпретация многим ранее установленным таксонам, особенно – предложенных для органов размножения ангарских

голосеменных, в том числе и представителей ангарских кордаитов – руфлориевых и войновскиевых. При этом многие идеи были выведены дедуктивным (формально-логическим путем). Так, на основании повторяющихся ассоциаций генеративных осей со спирально расположенными семеножками или рубцами от опавших семеножек (роды *Pukhontella* Ignatiev и *Suchoviella* Ignatiev et S. Meyen) с семенами нескольких разных типов, были сделаны выводы о их прижизненной связи [Ignatiev, Meyen, 1989; Игнатьев, 1988б]. Достоверных эмпирических данных, т.е. находок осей с сохранившимися в прикреплении к ним семенами, тогда не было. Исключение составляли единственный экземпляр фертильной оси с семенами *Bardocarpus depressus* (Schmalh.) Neub. из бургуклинской свиты (нижняя пермь) Тунгусского бассейна и несколько фертильных экземпляров *Krylovia sibirica* Chachl. из среднего и верхнего карбона Тунгусского бассейна.

Новый материал уникальной сохранности, имеющийся в распоряжении автора, подтверждает выводы, сделанные ранее на основании косвенных свидетельств. Своеобразие описанных ниже фруктификаций заставляет отнести их к новым видам. К сожалению, пока не удается уверенно сопоставить описываемые фруктификации с определенным типом листьев *Rufloria*. В кунгурском ярусе Среднего Приуралья наибольшим распространением пользуются виды руфлорий *R.* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S. Meyen, *R.* (*Alatorufloria*) *dersavinii* (Neub.) S. Meyen, *R. ensiformis* (Zal.) S. Meyen. Иногда некоторым из этих видов придается статус "эпидермально-кутикулярных типов". Помимо перечисленных таксонов, в тех же отложениях встречаются растения очень сходные с *Rufloria*, но с удвоенными желобками – представители рода *Entsovia*. Не исключено, что они также могли обладать аналогичными фруктификациями.

Несмотря на то, что вопросы родовой систематики фруктификаций ангарских и субангарских кордаитантовых довольно подробно рассмотрены в целом ряде работ [Мейен, 1982б, 1987б и др.], надродовая систематика этой группы растений во многом остается неясной. С.В. Мейен сближал фруктификации ангарских "кордаитов" с семействами Rufloriaceae Ledran, 1966 и Vojnovskyaceae Neuburg, 1963, обосновав свое мнение устойчивыми повторяющимися ассоциациями генеративных органов, как мужских, так и женских, со стерильной листвой *Rufloria* или *Cordaites*. Необходимо отметить, что в субангарских флорах, помимо представителей семейств Rufloriaceae и Vojnovskyaceae (см. рис. 67, A), возможно имелись и представители экваториальных еврамерийских кордаитов, относящихся к семейству Cordaitanthaceae.

При построении системы семейств порядка Cordaitanthales некоторые фруктификации сопоставлялись С.В.Мейеном то с листвой *Cordaites*, то с *Rufloria*. Так, например, род *Pechorostrobus* S.Meyen первоначально был отнесен на основании ассоциации с листьями Cordaites и сходства его пыльцы (Cordaitina) с пыльцой мужских фруктификаций *Kuznetskia* к Vojnovskyaceae [Мейен, 1982б]. В дальнейшем *Pechorostrobus* был перенесен в Rufloriaceae уже на основании ассоциативной связи с листвой *Rufloria* (!) [Meyen, 1984]. Этот пример еще раз подчеркивает важность находок, которые могут однозначно свидетельствовать о прижизненной связи различных органов, подобно описываемым ниже фруктификациям с семенами, сохранившимися в естественном прикреплении.

В настоящее время в составе семейства Rufloriaceae оказались женские фруктификации двух существенно разных типов: 1) зонтикообразные *Gaussia* и *Pholidophyllum;* 2) кистевидные *Suchoviella*, *Pukhontella* и *Bardocarpus*. Как зонтикообразные, так и кистевидные полиспермы ангарских кордаитантовых выводятся С.В. Мейеном из предковой формы *Krylovia*. Принимая во внимание наличие двух морфологически обособленных групп фруктификаций Rufloriaceae, в будущем целесообразно организовать для них два новых подсемейства или трибы.

Род ***Suchoviella*** Ignatiev et S.Meyen, 1989
Suchoviella triquetraphora Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 67, D; рис. 68

Название вида от лат. triquetra – название вида дисперсных семян *Samaropsis triquetra* (треугольный) и phora (греч.) – нести.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/332(9), Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

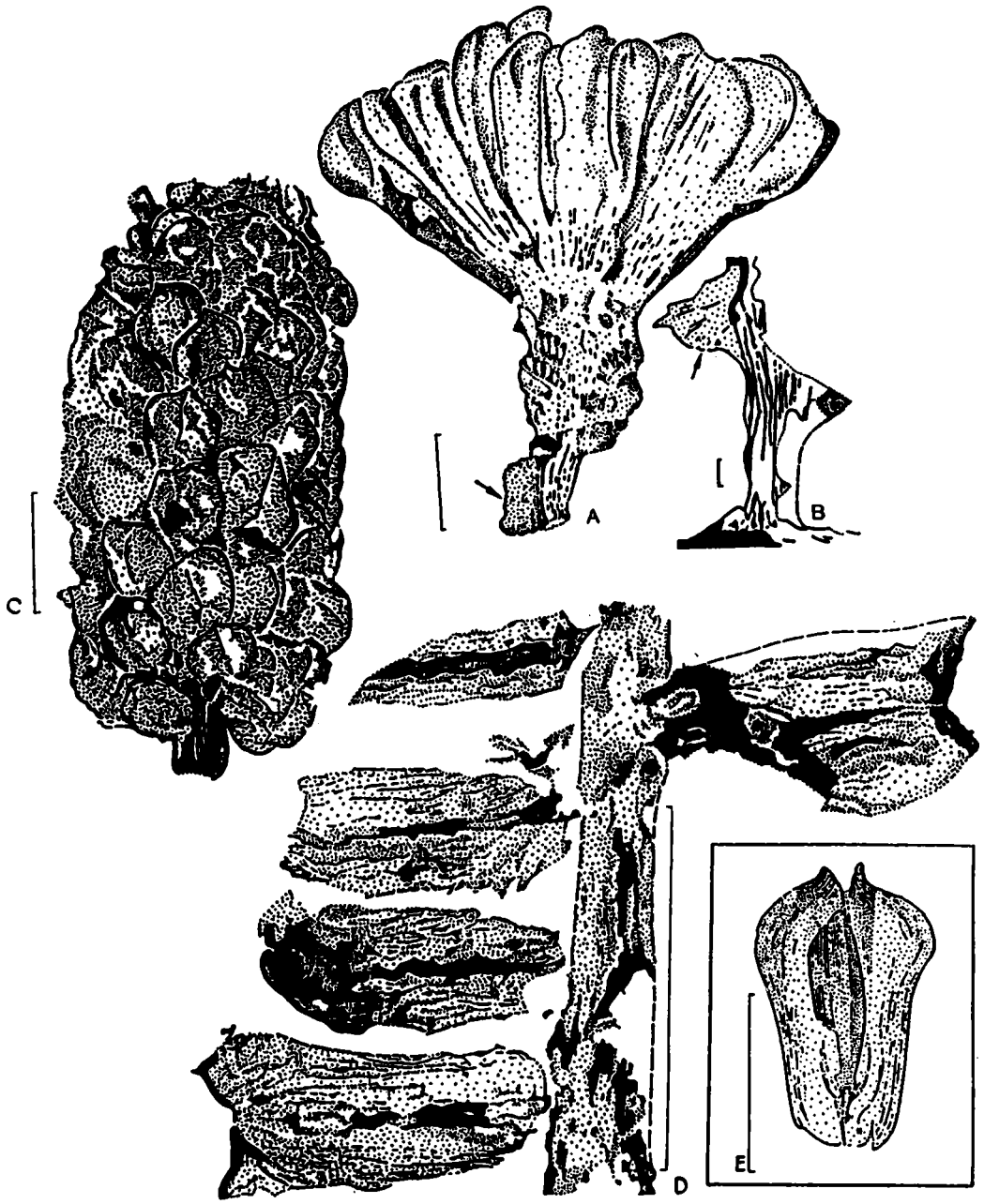


Рис. 67. Фруктификации войновскиевых (A-B) и руфлориевых (C-E) из верхней перми Печорского бассейна (B) и кунгурского яруса Среднего Приуралья (A, C-E).

A – Vojnovskya sp., экз. № 3773(11)/349(93); B – Vojnovskya paradoxa Neub. (по Мейену, 1982; стрелками отмечены крыловидные выросты на осях полиспермов); C – Bardocarpus spicatus Naug., голотип № 3773(11)/326(92); D – Suchoviella triquetraphora Naug., голотип № 3773(11)/332(91); E – Samaropsis triquetra Zal., экз. № 3773(11)/353a(92).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (C, E), Юлаево (A), Красная Глинка (A). Длина масштабной линейки – 1 см (C-E) и 1 мм (A-B).

Diagnosis. Female fructifications consist of the main generative axis, which bears the seeds *Samaropsis triquetra* Zal. in spiral attachment. The axis slightly decreases in apical direction. Seeds attach by medial parts of its bases. Seed stalks are absent.

Диагноз. Женские фруктификации руфлориевых, состоящие из главной генеративной оси, к которой в спиральном порядке прикрепляются семена типа *Samaropsis triquetra* Zal. Ось слегка сужается в апикальном направлении. Семена

прикрепляются непосредственно осевой частью своих оснований. Семеножки отсутствуют.

Описание. Длина фрагмента оси, избранного голотипом, сохранившегося в виде отпечатка с очень небольшими фрагментами фитолеймы, составляет 173 мм, максимальная ширина – 3,1 мм, минимальная – 2 мм. Ось покрыта редкими мелкими продольными бороздками.

Кроме этого, на стороне оси, обращенной к наблюдателю, имеется продолговатый углистый шов, скорее всего являющийся остатком семенного рубца.

Семена на образце сохранились в нескольких разных плоскостях, что, вместе с наличием семенного рубца на оси, говорит о том, что при жизни растения семена, возможно, располагались по рыхлой спирали. Этот вывод подтверждается экстраполяцией с типовым видом *S. synensis* Ign. et Meyen, генеративные оси которого несут семенные рубцы, располагающиеся по спирали.

Важно отметить, что на описываемой фруктификации семена типа *Samaropsis triquetra* Zal. ориентированы иначе, чем их принято изображать в литературе. Обычно их рисуют узкой частью с предполагаемым микропиле вверх, считая, что основание семени находится в его широкой части. Как это хорошо видно на имеющемся образце, микропиле располагалось в более широкой части семени. Этот факт заставляет предположить, что и в других случаях, когда ориентация семян, близких по морфологии к *S. triquetra*, относительно несущего фертильного побега (оси) была неясной, правильнее было бы предполагать, что верхушкой являлась более широкая часть семени.

Приведем размеры семян, находящихся в прижизненном прикреплении на фертильной оси *Suchoviella triquetraphora*,

Длина, мм	9,3	9,9	8,2	8,0	6,9
Максимальная ширина, мм	4,6	4,3	3,4	3,6	2

и размеры семян *Samaropsis triquetra* Zal. из монотопной выборки слоя 7 и слоя 10 местонахождения Чекарда-1

№ 3773(11)	353 (93)	369 (93)	362 (93)	370 (93)	366 (93)	367 (93)	389 (93)
Длина, мм	8,5	5,2	>6,5	5,0	7,6	7,9	6
Максимальная ширина, мм	5,9	>3,0	6,4	4,1	5,0	6,0	7

Распространение. Иренский горизонт, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Голотип и один синтип.

Род *Bardocarpus* Zalessky, 1937
Bardocarpus spicatus Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 67, С

Название вида от латинского spicatus – колосовидный, колосистый.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/326(92), Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 7, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Compact spicate polysterm consists of the main axis, which bears seeds in spiral attachment. Seeds form unregular othostichi as vertical lines. The naked stalk of the fructification can be present. Proximal part of the stalk has scar of attachment. Seeds are of *Bardocarpus* type.

Диагноз. Компактный колосовидный полисперм, состоящий из главной оси, к которой в спиральном порядке прикрепляются семена типа *Bardocarpus*, одновременно образующие неправильные ортостихи в виде нечетких вертикальных рядов. Может присутствовать ножка (лишенная семян базальная часть оси фруктификации), несущая в своей проксимальной части рубец прикрепления.

Описание. На внешней стороне наиболее представительного образца, избранного голотипом, обращенной к наблюдателю, видны 4–5 вертикальных рядов семян, в каждом из которых содержится около семи семян. Апикальная часть верхушки фруктификации незначительно оборвана. Длина фруктификации, сохранившейся в виде фитолеймы, в целом составляет 52 мм, максимальная ширина – 23 мм. В основании фруктификации имеется непокрытая семенами проксимально расширяющаяся ножка длиной 5,6 мм и шириной 4,4 мм. Проксимальная часть ножки оканчивается правильным полулунным рубцом, возможно образованным отделительным слоем.

Семена, располагающиеся на фруктификации, обладают наибольшим сходством с изолированными семенами *B. aliger* Zal. и *B. superus* Neub., встречающимися в тех же отложениях, но полной идентичности между ними не наблюдается. Семена *B. spicatus* имеют несколько меньшие размеры, менее выраженное ядро (предполагае-

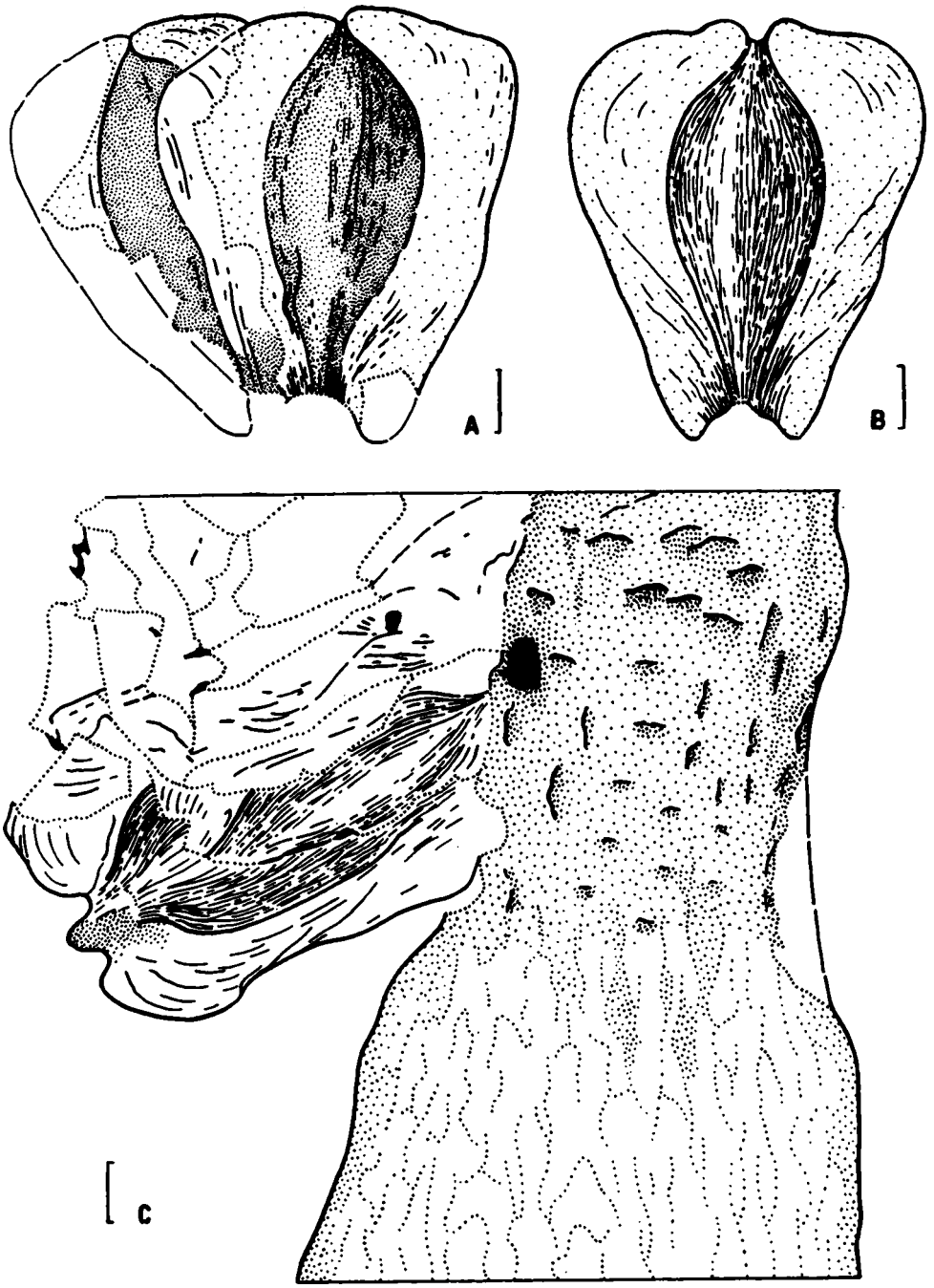


Рис. 68. *Suchoviella triquetraphora* Naug.

А – два семени Samaropsis triquetra Zal. из одного парастиха, сохранившиеся в прикреплении к несущей оси (см. С); В – реконструкция семени S. triquetra, сделанная на основе морфологии семян, сохранившихся в прикреплении к Suchoviella triquetraphora; С – S. triquetraphora, женская фруктификация (полисперм) с прикрепленными семенами (слева), экз. № 3773(11)/408(96).

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10

Длина масштабной линейки – 1 мм

мый нуцеллюс) и более округлые очертания. Возможно, эти отличия связаны с тем, что семена *B. spicatus* были незрелыми и неоплодотворенными, т.е., по существу, являлись не семенами, а семезачатками. Видимо, поэтому все семезачатки *B. spicatus* сохранились в прикреплении к несущей генеративной оси при ее захоронении.

Сравнение. *B. spicatus* отличается от другого вида этого рода, для которого также известны оси с находящимися в прикреплении семенами (*B. depressus (Schmalh.)* Neub.), иными пропорциями (*B. spicatus* более короткий и широкий) и более мелкими размерами.

Замечания. При разработке системы родов для фруктификаций ангарских руфлориевых [Ignatiev, Meyen, 1989] было высказано предложение использовать для их диагностики только признаки фертильных осей и игнорировать признаки семян, предположительно продуцируемых этими фуктификациями. Это положение, на пер-

вый взгляд, кажется вполне оправданным, особенно если учесть, что были случаи, когда с одной и той же генеративной осью сближались семена то одного, то другого рода. Так, полиспермам *Pukhontella* Ign. сначала считались свойственными семена *Bardocarpus* [Мейен, 1982а, рис. 1,л], а затем – *Samaropsis* [Игнатьев, 1988б].

Два близких рода фруктификаций руфлориевых – *Pukhontella* и *Suchoviella* – различаются наличием у первого и отсутствием у второго семеножек с опавшими семенами. Другие признаки – степень исштрихованности осей, расположение семяножек или семенных рубцов, пропорции и небольшое различие в размерах – могут быть признаны несущественными, поскольку подвержены широкой изменчивости в пределах одного рода или даже вида. При этом автоматически следует, что любые оси простых кистевидных полиспермов ангарских руфлориевых, лишенные семяножек, должны относиться к роду *Suchoviella*. Тем не менее, для них используется еще один род – *Bardocarpus* Zal. sensu S.Meyen, первоначально установленный на изолированных семенах [Zalessky, 1937a]. Кстати, *Bardocarpus*, используемый как род для фруктификаций руфлориевых в смысле, которое придавал ему С.В.Мейен [Meyen, 1982 и др.], обладает приоритетом перед родовым названием *Suchoviella*, старшим синонимом которого он является, если диагносцировать его только по признакам генеративной оси. В то же время, своеобразие фруктификаций *Bardocarpus*, которое связано с высокой специфичностью семян, найденных в прикреплении, делает оправданным использование обоих этих таксонов.

Таким образом, логично было бы ввести в диагнозы родов по фруктификациям ангарских руфлориевых и признаки семян, если семена обнаружены в естественном прикреплении. Это целесообразно и для того, чтобы, с одной стороны, искусственно не обеднять наблюдаемое разнообразие, а с другой – не создавать малосодержательных номенклатурных и таксономических проблем.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, иренский горизонт.

Материал. Три экземпляра хорошей сохранности.

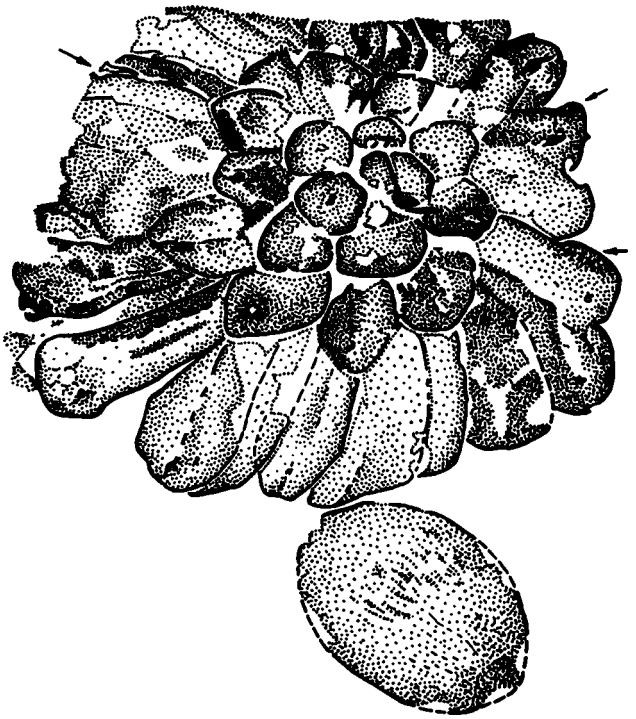


Рис. 69. *Gaussia imbricata* Naug., голотип № 3773(11)/326(92)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Род ***Gaussia*** Neuburg, 1934
Gaussia imbricata Naugolnykh, sp. nov.

Табл. XXVIII, 3; Рис. 69, 70

Название вида от латинского imbricatus – черепитчатый.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)316(92), Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 7, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Umbrella-shaped female fructifications (polysperms) are radially disposed seed stalks, which are connected by their bases and margins within $^1/_2$ of their length. Seeds were attached distally to lower surface of the seed stalks. General proportions of the umbrella slightly asymmetrical. Short seed stalks, which are disposed in the fructification center on its lower surface, are relatively isometrical and round. The marginal seed stalks are longer. The proximal parts of long seed stalks are covered by shorter ones.

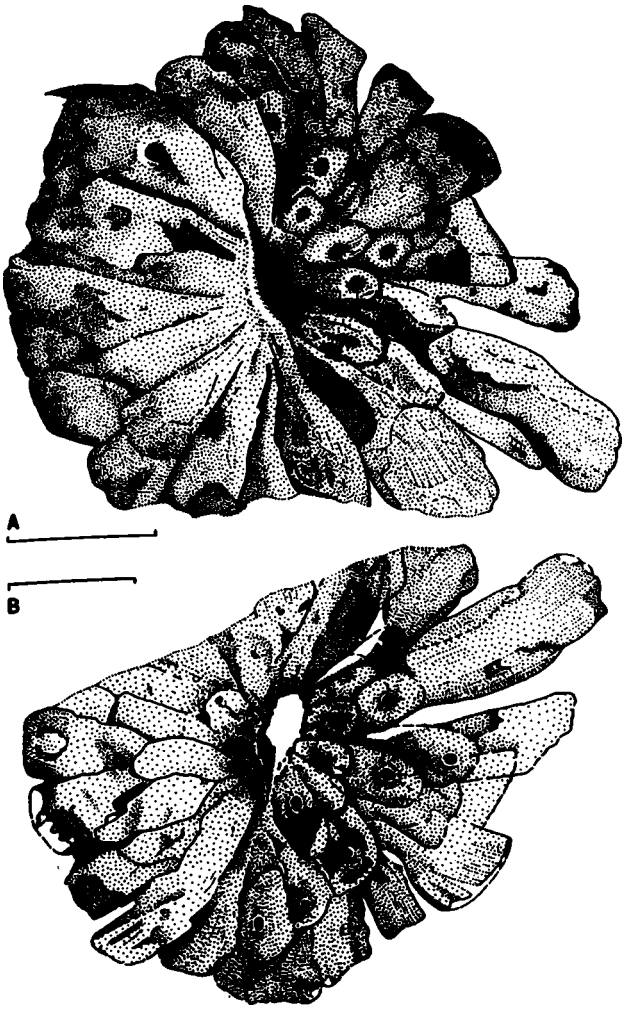


Рис. 70. *Gaussia imbricata* Naug.
Строение полисперма: вид с абаксиальной (А) и адаксиальной (В) сторон. Скол прошел косо через семеножки, вследствие чего на абаксиальной стороне часть верхних семеножек была удалена и стали видны нижние семеножки с семенными рубцами.
Экз. ПОКМ, предоставлен для изучения Д.Ю.Ваулевым, г. Пермь. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10.
Длина масштабной линейки – 1 см.

Диагноз. Женские фруктификации руфлориевых, представляющие собой уплощенный зонтик, образованный семеножками, сильно слившимися основаниями и краями на протяжении $^1/_2$ своей длины. К дистальным краям с адаксиальной стороны прикреплялись семена. Диск зонтика имеет несколько асимметричную форму за счет смещения ножки зонтика к одному из его краев.

Описание. Наиболее полно сохранившийся (в виде фитолеймы) образец имеет форму неправильного эллипса с длиной большей оси 17,4 мм и малой оси – 16,2 мм. Наиболее короткие из семеножек имеют относительно изометричную округлую форму с диаметром 1,5–2 мм. Самые длинные семеножки, достигают в длину более 8 мм; часть семеножек скрыта под другими, абаксиально налегающими на них семеножками. Семеножки в разной степени дистально расширяются, образуя округлые или субромбические площадки с небольшим точечным рубчиком в их центральных частях на адаксиальной стороне. Короткие и длинные семеножки составляют ряд, связанный плавным переходом, при этом ширина семеножек сохраняется прежней и в среднем составляет около 2 мм.

Рядом, в непосредственной близости с голотипом *G. imbricata*, располагается углефицированное семя, ориентированное предполагаемым основанием в направлении дистальной части одной из семеножек. Семя имеет форму почти правильного эллипса. В средней части семени спермодерма морщинистая, более тонкие морщинки наблюдаются в апикальной части семени. Длина семени – 7,4 мм, ширина 4,9 мм. Морфологически сходные семена описывались из нижней перми (лекворкутская свита Печорского бассейна) как *Carpolites permiensis* Dombrovskaya [Домбровская, 1976; Игнатьев, 1987]. Не исключено, что они могли принадлежать фруктификациям *G. imbricata*, хотя нельзя также исключать и случайность сонахождения семени и семеносного органа.

Сравнение и замечания. По намечающейся асимметричности зонтика описанная фруктификация занимает промежуточное положение между типичными *Gaussia* и видами рода *Pholidophyllum*. Это подтверждает сделанный ранее вывод [Игнатьев, 1988а] о филогенетической связи этих родов.

От наиболее близкого вида *G. cristata* Neub., так же как и от *G. scutellata* Neub., новый вид отличается асимметричностью зонтика и отсутствием четко очерченных рубцов от прикрепления семян. Описанная фруктификация является первой находкой довольно продвинутого – с частично слившимися семяножками и нарушенной симметрией зонтика – представителя рода *Gaussia* в кунгурском ярусе Среднего Приуралья. Этот факт важен в стратиграфическом отношении, поскольку он подтверждает правомерность

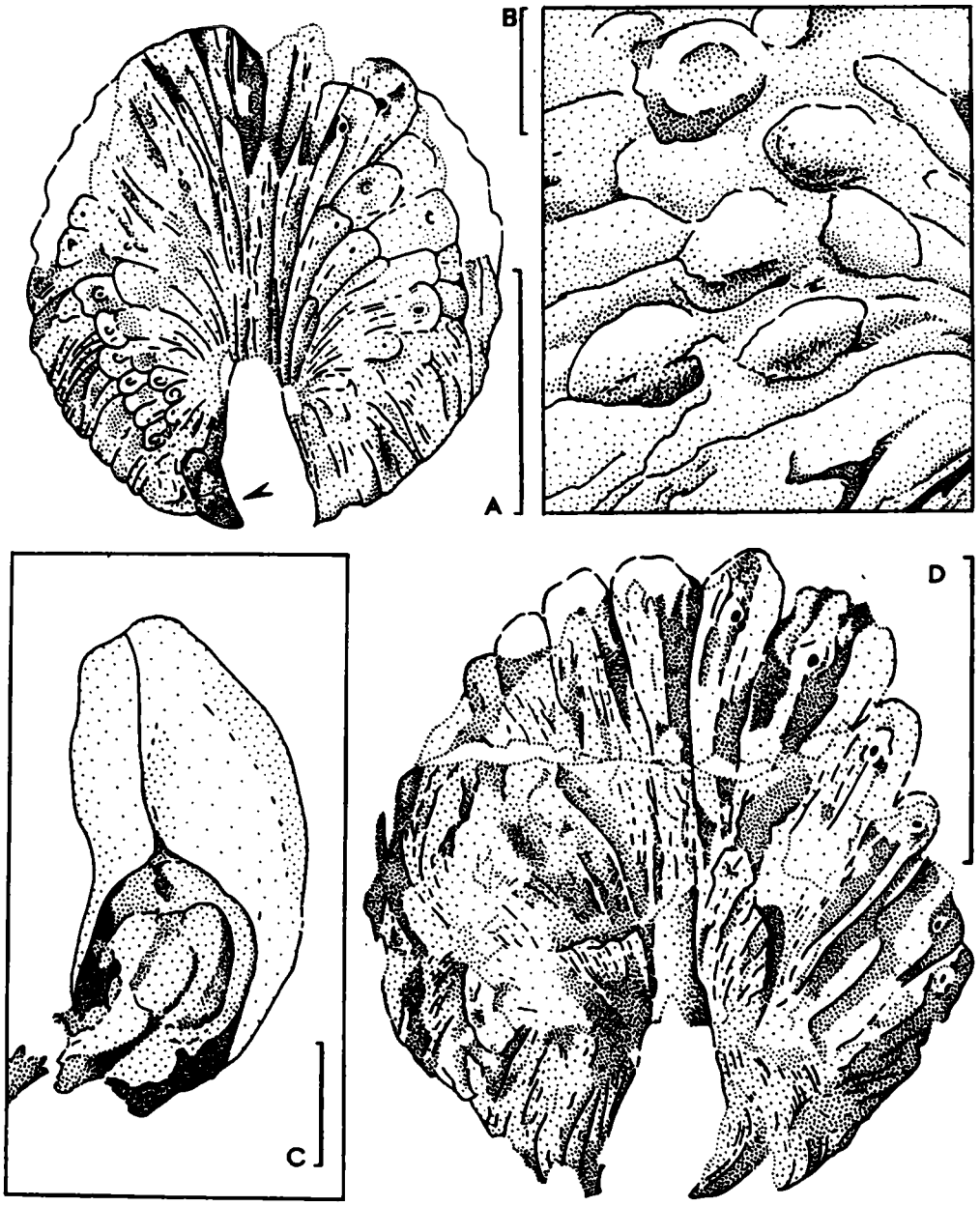


Рис. 71. *Pholidophyllum pterocerum* Naug., голотип № 3773(11)/82а(89)

А – отпечаток абаксиальной стороны; В – детальное изображение части абаксиальной стороны, видны концы семеножек с очертаниями семенных рубцов; С – отпечаток семени, предположительно сохранившегося в прикреплении к одной из семеножек (положение семени на рис. А показано стрелкой); D – отпечаток абаксиальной стороны

сопоставления типового кунгура не с усятским/кемеровским горизонтами в Сибири, а с нижележащим ишановским горизонтом [Наугольных, 1993].

Существует интерпретация зонтикообразных полиспермов *Gaussia*, отличающаяся от традиционной [Krassilov, Burago, 1981; Красилов, 1989], согласно которой эти фруктификации рассматриваются как головчатые собрания овулифоров и стерильных брактей. Экземпляры, имеющиеся в распоряжении автора, пока не дают оснований для такого варианта интерпретации морфологии *Gaussia* и близкого рода *Pholidophyllum*, хотя уже сейчас ясно, что современное понимание этих родов содержит внутренние противоречия и нуждается в ревизии.

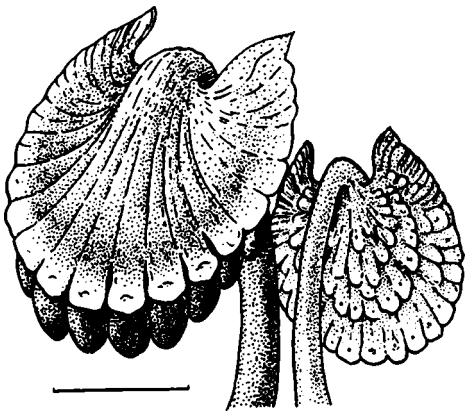


Рис. 72. *Pholidophyllum pterocerum* Naug. Реконструкция полисперма
Ранняя пермь, кунгурский век, Среднее Приуралье
Длина масштабной линейки – 1 см

Распространение. Иренский горизонт, кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Голотип и два синтипа.

Род ***Pholidophyllum*** Zalessky, 1937
Pholidophyllum pterocerum Naugolnykh, sp. nov.

Табл. XXXVIII, 4; рис. 70–72

Название вида от латинского pterocerum – крылорогий.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/82а(89), Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 10, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Female fructifications are simple umbrella-shaped flattened and bilaterally symmetrical polysperms. The base of polysperm was situated on the margin of umbrella. Seed stalks form unregular crossed parastichi. Distal parts of seed stalks are free, proximal ones are fused. There are marginal wihg-shaped structures around fructification base.

Диагноз. Женские фруктификации руфлориевых в виде простых зонтикообразных, уплощенных в "дорзовентральном" направлении билатерально симметричных полиспермов. Основание полисперма располагалось на одном из краев зонтика. Семеножки формируют неправильные скрещивающиеся парастихи. Дистальные части семеножек могли быть свободными. У основания фруктификации располагаются крыловидные выросты краев зонтика.

Описание. Зонтик фруктификации был образован семеножками, сросшимися краями в проксимальных частях, расположение которых было аналогично таковому у рода *Gaussia*: они черепитчато налегали друг на друга; наиболее длинные семеножки располагались в самых верхних слоях. Самые короткие (фуникулодии) – у основания полисперма – были стерильными и образовывали своеобразный циркасперм. Семеножки и фуникулодии в осевой части полисперма прямые; по мере удаления от оси симметрии полисперма, они дугообразно загибаются к его краям.

Сохранность образца не позволяет детально изучить строение всех семеножек. На (адаксиальной?) стороне наиболее хорошо сохранившиеся из них несут точечные рубцы, иногда окруженные слабым кольцеобразным вздутием, которое, видимо, соответствовало месту прикрепления семени.

Имеющийся материал ограничен отпечатками верхней и нижней сторон одного полисперма. Фитолейма не сохранилась. Длина полисперма 21 мм, максимальная ширина – 18 мм. Полисперм имеет округлые, довольно изометричные очертания. Их нарушает лишь глубокая базальная вырезка в основании полисперма, образующая вокруг себя крылообразные выступы краев фруктификаций.

Основание полисперма на отпечатке верхней стороны выражено в виде углубления; соответственно при жизни растения оно выступало над верхней поверхностью полисперма в виде возвышения. Таким образом, основание полисперма прикреплялось к несущему побегу либо, "низбегая" вверх, в направлении роста растения, что маловероятно, либо образовывало субпельтатную структуру, как это показано на реконструкции (рис. 72). Скорее всего, такой тип прикрепления был характерен и для типового вида рода *P. ornatum* Zal. (рис. 73). Этот вывод поддерживается и гомологией полиспермов *Pholidophyllum* и *Gaussia*. Очень необычной чертой *P. pterocerum* является наличие стерильных крыльев, выступающих вокруг основания полисперма, почти облегая его. Эта морфологическая особенность описываемой фруктификации не позволяет отнести ее к виду *P. ornatum* и послужила основанием для описания нового вида.

Сравнение. От близкого вида *P. ornatum* (рис. 73) новый вид отличается наличием крыльев у основания фуктификации.

Материал. Голотип.

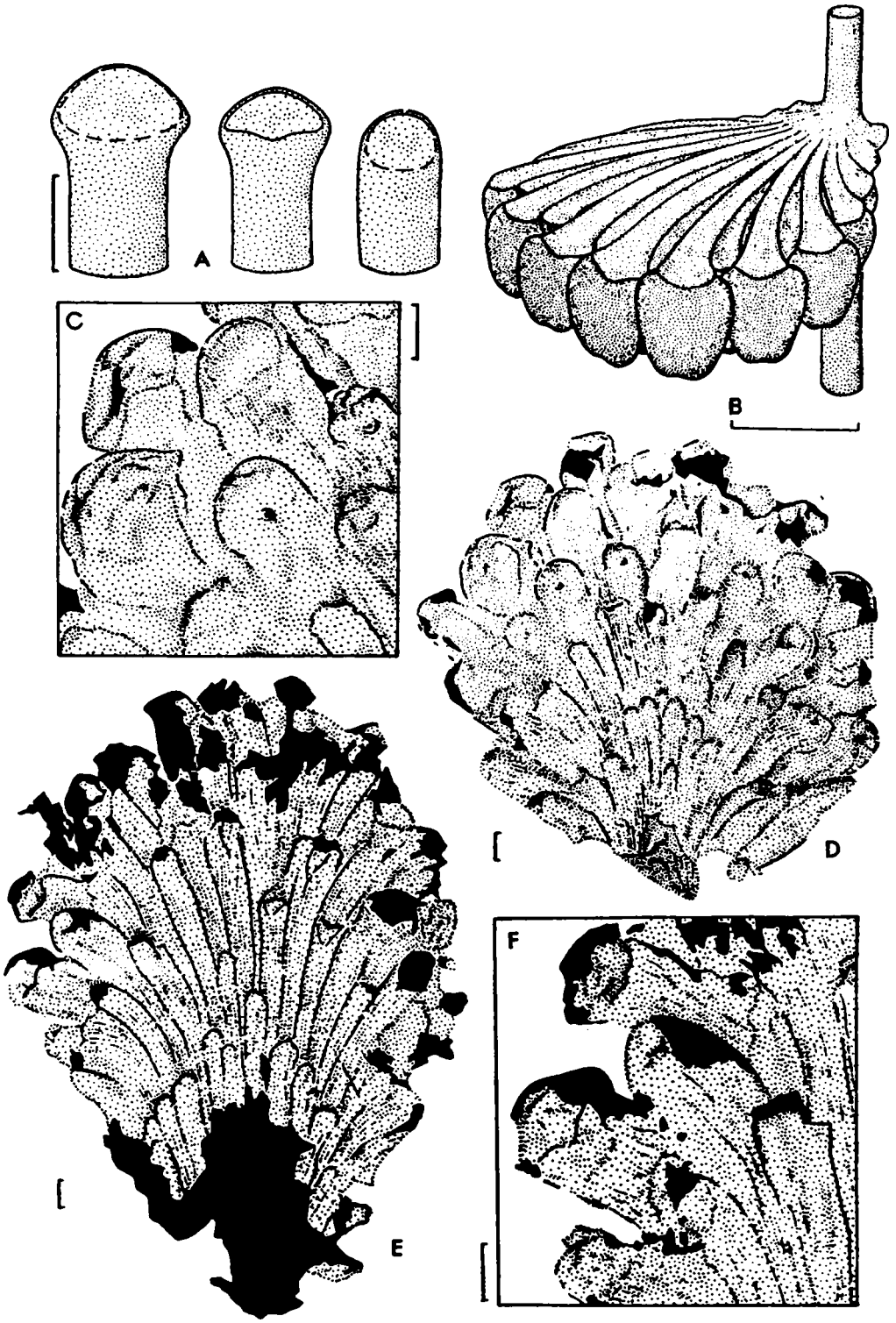


Рис. 73. *Pholidophyllum ornatum* Zal. По И.А. Игнатьеву, 1988а

A – различные типы строения семеножек; B – реконструкция полисперма в прикреплении к оси несущего побега; C,D – экз. № 3737/39: C – общий вид, D – детальное строение семеножек с семенными рубцами, в центре одного из них виден рубчик проводящего пучка; E,F – неотип № 3737/57: E – общий вид, F – концы семеножек с семенными рубцами

Местонахождение Чекарда-1

Длина масштабной линейки – 1 см (B), 5 мм (A) и 1 мм (C–F)

Основные морфотипы стерильной листвы кордаитов из изученных местонахождений

Кунгурские кордаиты Среднего Приуралья изучались Л.В. Глуховой [1984а,б, 1989 и др.], которая получила первые данные по их эпидермально-кутикулярному строению и систематическому положению. Для кунгурского яруса стратотипической местности она указывает следующие таксоны по вегетативным органам кордаитов и морфологически близких растений: *Angophyllites ordinatus* Gluch., *Sparsistomites simplex* Gluch., *Rufloria papillosa* Gluch., *R. laevis* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *R. unica* Gluch. с дорзальными желобками типа "derzavinii", *R.* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluch. (встречается также в пеляткинской свите Тунгусского бассейна), *Entsovia kungurica* S. Meyen, *E. inornata* Gluch. По комплексу стерильных листьев кордаитов Л.В.Глухова первой сопоставила кунгурский ярус Приуралья с ишановским горизонтом Кузбасса. К рассмотрению этой проблемы автор обращался в первой части работы.

Наш материал по кунгурским кордаитам позволяет несколько дополнить данные Л.В.Глуховой, не располагавшей сколько-нибудь полными листьями. В моем распоряжении, помимо различных фрагментов имеются абсолютно целые листья с сохранившимися основаниями, верхушками и фитолеймой, пригодной для изучения микроструктуры. К сожалению, лимитированный объем работы заставляет ограничиться лишь краткими замечаниями и дополнениями к диагностике наиболее важных для кунгура Приуралья видов. Сведения о голотипах и синонимике см. в [Нейбург, 1965; Мейен, 1966; Глухова, 1984а,б, 1989]. Разнообразие имеющихся стерильных листьев и их эпидермально-кутикулярное строение показаны на рис. 74–76 и табл. XXIX, 2; XXX.

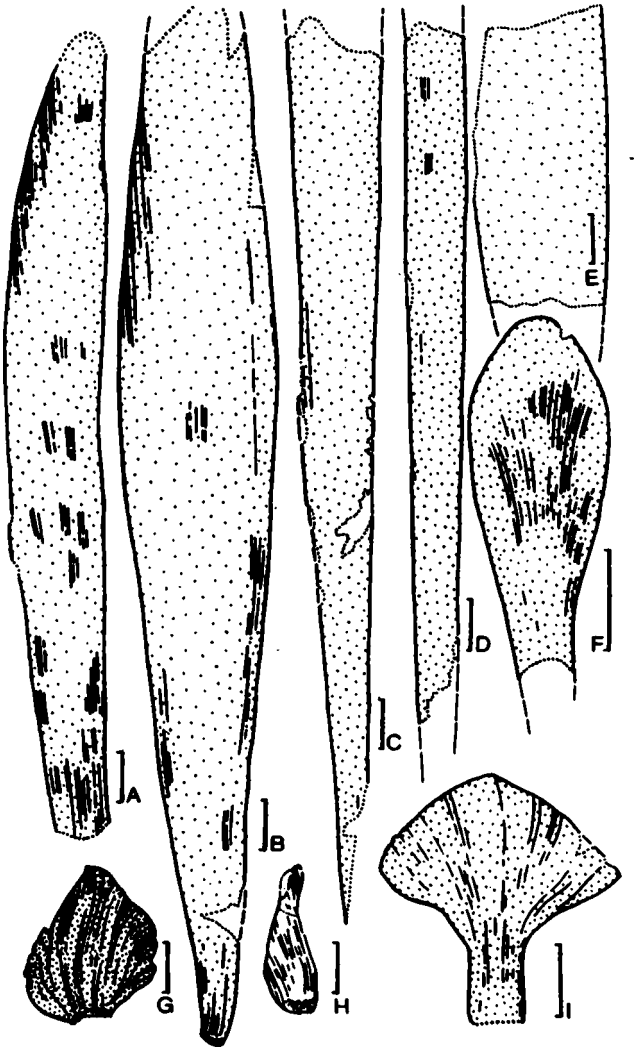


Рис. 74. Изолированные листья и чешуи (катафиллы ?) кордаитантовых из кунгурского и уфимского (В) ярусов Среднего Приуралья

А – *Rufloria* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluch., экз. № 3773(11)/376(92); В–Е – *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen: В – экз. № 3773(11)/336(93), С – экз. № 3773(11)/337(93), D – экз. № 3773(11)/395(93), Е – экз. № 3773(11)/299(91); F – *Rufloria synensis* (Zal.) S. Meyen, экз. № 3773(11)/299(91); G – *Lepeophyllum* cf. *sabanakovae* Vlad., экз. № 3773(11)/339(93); H – *Lepeophyllum* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/304(91); I – *Nephropsis rhomboidea* Neub., экз. № 3773(11)/319(92)

Местонахождения: Крутая Катушка (Н), Чекарда-1, слои 7 и 10 (А. С–G), Полазна (В)

Длина масштабной линейки 1 см

Rufloria (Alatorufloria) derzavinii (Neuburg) S.Meyen

Рис. 74, В–Е; рис. 76, I–J

Этот вид является одним из самых распространенных таксонов в нижней перми Ангариды и Субангарского экотонного пояса. Нередко он доминирует в ориктоценозах. В стратотипической местности этот вид начинает встречаться с мысовской свиты (смешанный или переходный верхнеартинско-нижнекунгурский флористический комплекс), обычен в отложениях кунгур-

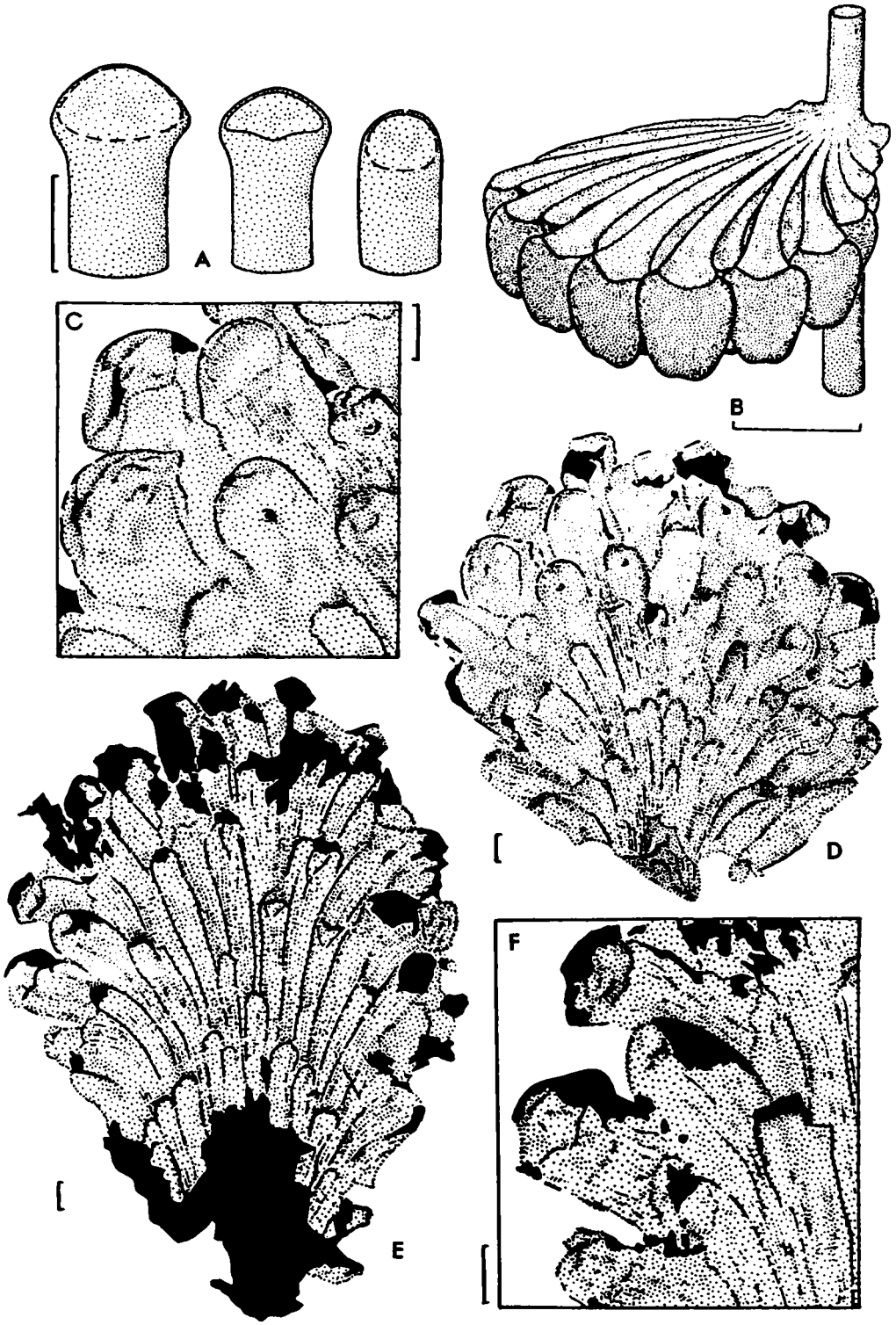


Рис. 73. *Pholidophyllum ornatum* Zal. По И.А. Игнатьеву, 1988а

A – различные типы строения семеножек; B – реконструкция полисперма в прикреплении к оси несущего побега; C,D – экз. № 3737/39: C – общий вид, D – детальное строение семеножек с семенными рубцами, в центре одного из них виден рубчик проводящего пучка; E,F – неотип № 3737/57: E – общий вид, F – концы семеножек с семенными рубцами

Местонахождение Чекарда-1

Длина масштабной линейки – 1 см (B), 5 мм (A) и 1 мм (C–F)

Основные морфотипы стерильной листвы кордаитов из изученных местонахождений

Кунгурские кордаиты Среднего Приуралья изучались Л.В. Глуховой [1984а,б, 1989 и др.], которая получила первые данные по их эпидермально-кутикулярному строению и систематическому положению. Для кунгурского яруса стратотипической местности она указывает следующие таксоны по вегетативным органам кордаитов и морфологически близких растений: *Angophyllites ordinatus* Gluch., *Sparsistomites simplex* Gluch., *Rufloria papillosa* Gluch., *R. laevis* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *R. unica* Gluch. с дорзальными желобками типа "derzavinii", *R.* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluch. (встречается также в пеляткинской свите Тунгусского бассейна), *Entsovia kungurica* S. Meyen, *E. inornata* Gluch. По комплексу стерильных листьев кордаитов Л.В.Глухова первой сопоставила кунгурский ярус Приуралья с ишановским горизонтом Кузбасса. К рассмотрению этой проблемы автор обращался в первой части работы.

Наш материал по кунгурским кордаитам позволяет несколько дополнить данные Л.В.Глуховой, не располагавшей сколько-нибудь полными листьями. В моем распоряжении, помимо различных фрагментов имеются абсолютно целые листья с сохранившимися основаниями, верхушками и фитолеймой, пригодной для изучения микроструктуры. К сожалению, лимитированный объем работы заставляет ограничиться лишь краткими замечаниями и дополнениями к диагностике наиболее важных для кунгура Приуралья видов. Сведения о голотипах и синонимике см. в [Нейбург, 1965; Мейен, 1966; Глухова, 1984а,б, 1989]. Разнообразие имеющихся стерильных листьев и их эпидермально-кутикулярное строение показаны на рис. 74–76 и табл. XXIX, 2; XXX.

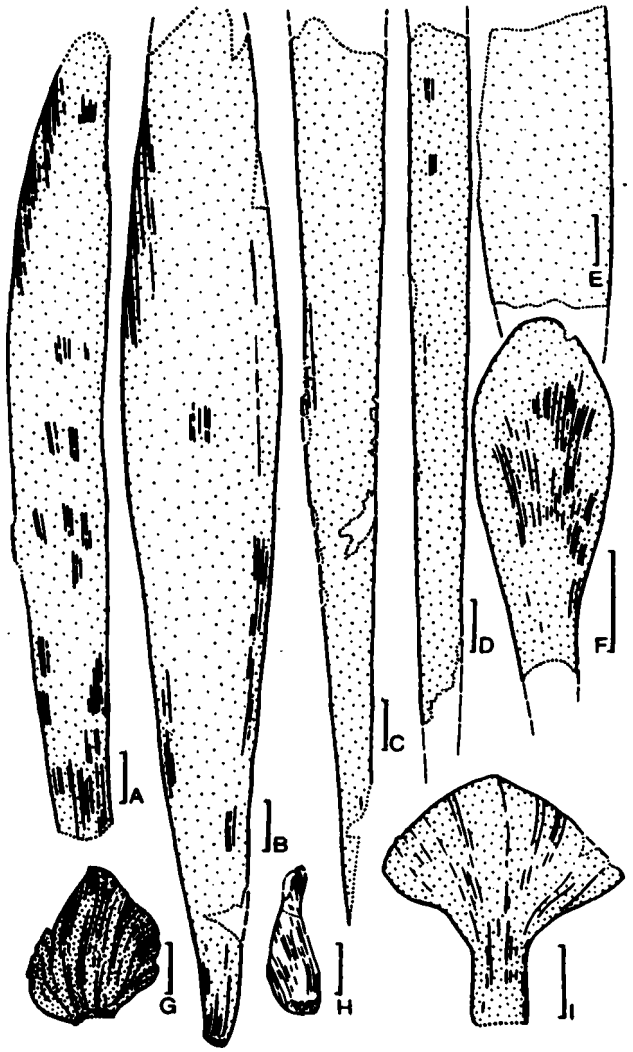


Рис. 74. Изолированные листья и чешуи (катафиллы ?) кордаитантовых из кунгурского и уфимского (В) ярусов Среднего Приуралья

А – *Rufloria* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluch., экз. № 3773(11)/376(92); В–Е – *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen: В – экз. № 3773(11)/336(93), С – экз. № 3773(11)/337(93), D – экз. № 3773(11)/395(93), Е – экз. № 3773(11)/299(91); F – *Rufloria synensis* (Zal.) S. Meyen, экз. № 3773(11)/299(91); G – *Lepeophyllum* cf. *sabanakovae* Vlad., экз. № 3773(11)/339(93); H – *Lepeophyllum* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/304(91); I – *Nephropsis rhomboidea* Neub., экз. № 3773(11)/319(92)

Местонахождения: Крутая Катушка (Н), Чекарда-1, слои 7 и 10 (А, С–G), Полазна (В)

Длина масштабной линейки 1 см

Rufloria (Alatorufloria) derzavinii (Neuburg) S.Meyen

Рис. 74, В–Е; рис. 76, I–J

Этот вид является одним из самых распространенных таксонов в нижней перми Ангариды и Субангарского экотонного пояса. Нередко он доминирует в ориктоценозах. В стратотипической местности этот вид начинает встречаться с мысовской свиты (смешанный или переходный верхнеартинско-нижнекунгурский флористический комплекс), обычен в отложениях кунгур-

ского яруса (типичный кунгурский флористический комплекс) и изредка встречается в соликамском горизонте (атипичный соликамский флористический комплекс). Выборка листьев *R. derzavinii* демонстрирует довольно широкую изменчивость листьев этого вида. Крайними членами ряда изменчивости являются узкие мечевидные листья, с одной стороны, и широкие ланцетовидные листья – с другой. В имеющейся выборке присутствуют и фрагменты очень крупных листьев, длина которых могла составлять 40–50 см при ширине 4–5 см (рис. 76, I-J).

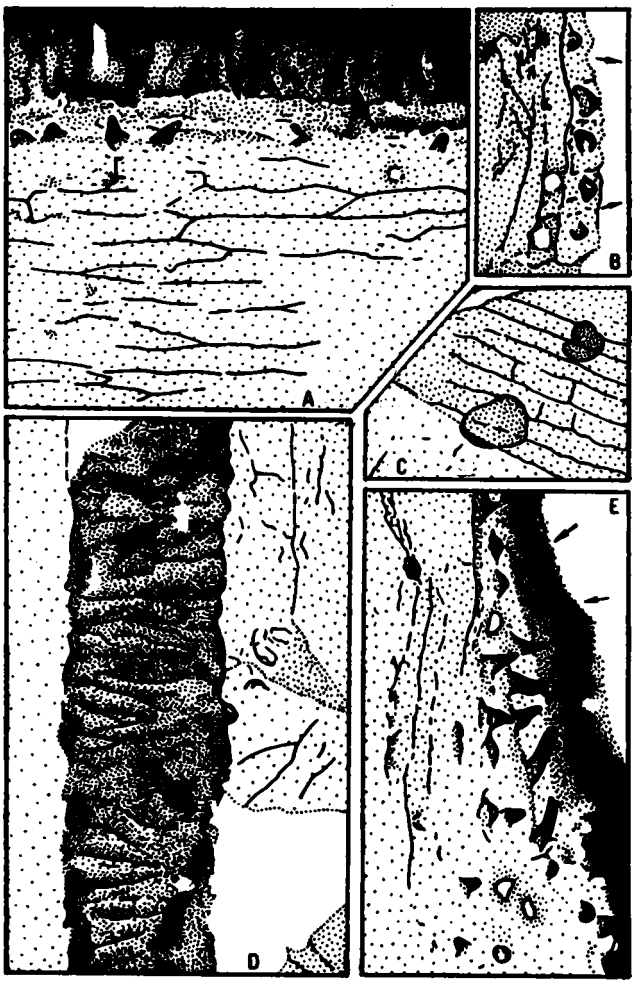


Рис. 75. *Rufloria* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluchova, препарат № 3773(11)/376(93)A

Стрелками отмечено положение дорзального желобка. На фиг. С видны отдельные пыльцевые зерна типа *Cordaitina* sp., прилипшие к верхней стороне кутикулы (внешней поверхности кутикулы верхней стороны листа).

Местонахождение Чекарда-1, слой 7, x250 (A, B, D, E) и x200 (C)

Rufloria (*Alatorufloria*) *recta* (Neuburg) S.Meyen

Рис. 76 B–E

Наша выборка листьев этого вида несколько отличается от типовых экземпляров [Нейбург, 1965] более мелкими размерами и менее четко выраженной зубчатостью верхушки. Тем не менее, тип дорзальных желобков, характер окаймления основания и общий облик листьев заставляют отнести и наши экземпляры, и листья из Печорского Приуралья, описанные М.Ф.Нейбург как *R. recta*, к одному виду.

Rufloria (*Tomentophylla*) *lanata* Gluchova

Табл. XXX, рис. 74, A; рис. 75

Ланцетные листья с округленной верхушкой и широким окаймленным основанием. Наибольшая ширина листа располагается в его верхней трети. При макроскопическом исследовании очень трудно заметить дорзальные желобки, поэтому листья этого вида при поверхностном изучении легко принять за *Cordaites*. Тем не менее, на препаратах кутикулы хорошо видны тонкие дорзальные желобки, маркирующиеся "косичками" из переплетенных трихом и гипертрофированных папилл. Листья этого вида были описаны Л.В.Глуховой из нижней (?) перми Оленекского поднятия. Обнаружение *R. lanata* в кунгурской флоре Среднего Приуралья подчеркивает связи этой флоры с Центральной Ангаридой.

Rufloria cf. *synensis* (Zalessky) S.Meyen

Рис. 74, F

К этому виду были отнесены экземпляры с несколько уклоняющейся от общей выборки листьев кордаитов морфологией. Наибольшее сходство эти листья обнаруживают с *R. synensis*. Листья широколанцетные с узко закругленной верхушкой. Листовая пластинка постепенно сужается к своему основанию и более резко – к верхушке. Наибольшая ширина листа располагается в его верхней трети. Листья обычно слегка асимметричны. Для вида характерно более редкое жилкование, по сравнению с другими видами рода: около 8–10 жилок на 0,5 см в средней части листа. *R. synensis* характерна для верхней перми Пе-

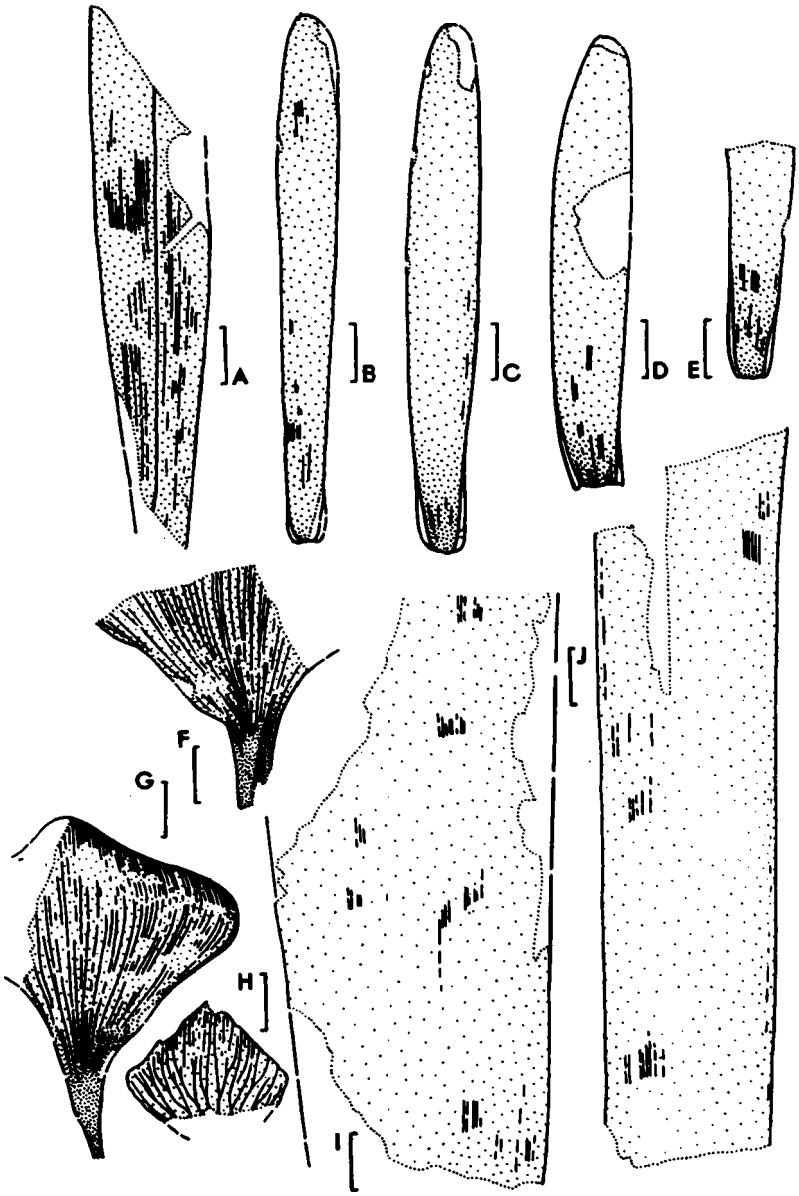


Рис. 76. Строение листьев и катафиллов кунгурских кордаитантовых
A – *Rufloria* sp., экз. № 3773(11)/20(89); B–E – *Rufloria (Alatorufloria) recta* (Neub.) S. Meyen: B – экз. № 3773(11)/17(89), C – экз. № 3773(11)/137(89), D – экз. № 3773(11)/136(89); E – экз. № 3773(11)/20a(89); F–H: чешуевидные листья: G, F – *Nephopsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., экз. № 3773(11)/319(91) с противоотпечатком экз. № 3773(11)/319a (91), H – *Nephopsis* aff. *rhomboidea* Neub. экз. № 3773(11)/311(91); I, J – *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen. Фрагменты очень крупных листьев: I – экз. № 3773(11)/338(93), J – экз. № 3773(11)/345(93)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (C, D,F,G) и слой 10 (A-B,H–I), Юлаево (J)
Длина масштабной линейки 1 см

чорского бассейна, но отмечается и в нижнепермских отложениях (воркутская серия) этого региона [Залесский, Чиркова, 1938].

Чешуевидные листья кордаитов

Nephropsis (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova

Рис. 76, G, F

Почти целый лист (брактея) с очень хорошо сохранившейся фитолеймой. При изучении под бинокуляром (особенно – при смачивании поверхности образца спиртом) на фитолейме листа, ориентированного к наблюдателю своей нижней (абаксиальной) стороной, хорошо видны развитые дорзальные желобки и многочисленные трихомы, переплетающиеся над желобками и образующие "косичку". Л.В.Глухова подробно описала эпидермально-кутикулярное строение этого вида. К сожалению, голотип *N. crinitus*, изучавшийся Глуховой, обладал плохой сохранностью (на макроскопическом уровне). У голотипа отсутствуют верхушка, маргинальные крылья – выросты по краям листа в месте его наибольшей ширины и проксимальная часть черешка, в отличие от нашего экземпляра, сохранившегося почти полностью.

Lepeophyllum sp. SVN-1

Рис. 74, Н

Чешуевидные умеренно выпуклые листья овальных очертаний с оттянутой приостренной верхушкой. Основание листа обособлено от его основной части слабовыраженной поперечной бороздкой. На нем имеется мозолевидное утолщение. Жилкование веерообразное. Жилки дихотомируют до трех раз. Густота жилкования составляет 8 жилок на 0,5 см. Приверхушечная часть листа продольно исштрихована.

Длина наиболее представительного остатка с частично сохранившейся фитолеймой составляет 31,5 мм, максимальная ширина – более 10 мм. Один из краев листа сильно подогнут.

Интересной особенностью описываемого экземпляра является наличие интеркалирующих продольных бороздок, возможно соответствующих дорзальным желобкам. Не исключено, что эти листья были катафиллами руфлорий.

Crassinervia sp. SVN-1

Табл. XXIX, 2

Чешуевидные листья или катафиллы с широким основанием, овальных очертаний, с широко закругленной верхушкой. Жилкование веерообразное. Жилки четкие, простые или дихотомирующие до двух раз. В примыкающей к основанию части листа жилки наблюдаются слабо. Поверхность листа несет слабую продольную штриховку.

Порядок **Coniferales** (Pinales)
Семейство **Walchiaceae** Schimper, 1870
Подсемейство **Kungurodendroideae** S.Meyen, 1986

Пермским хвойным Субангариды была посвящена одна из последних и наиболее интересных работ С.В.Мейена [1986б]. В нее вошли и сведения о хвойных кунгурского яруса Среднего Приуралья. До работы С.В.Мейена в литературе указывалось до 15–16 видов хвойных из этих отложений, известных в основном, по описаниям М.Д.Залесского [Zalessky, 1937a, 1939б]. Это такие виды, как *Walchia uralica* Zal., *W. appressa* Zal., *W. bardaeana* Zal., *W. peremiana* Zal., *W. densa* Zal., *Ullmannia bronnii* Goeppert, *U. bardaeana* Zal., *Bardella splendida* Zal., *Ammatopsis mira* Zal., *Brachiphyllum primordiale* Zal., *Voltzia principallis* Zal., *V. prisca* Zal., *Taxodiella recticaulis* Zal., *Uralodendron verticillatum* Zal., *Biarmodendron foliosum* Zal., *Tylodendron obscurum* Zal.

С.В.Мейен описал четыре вида хвойных из кунгура Среднего Приуралья: *Kungurodendron sharovii* S. Meyen, *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal) S.Meyen и *Bardospermum rigidum* S.Meyen. *K. sharovii* и *B. rigidum* охарактеризованы признаками (в том числе и микроструктурными) как генеративных, так и вегетативных органов. *C. appressum* и *T. bardaeana* объединяют стерильные листья хвойных с неизвестным эпидермальным строением, принадлежащие двум разным морфотипам. В качестве младших синонимов *T. bardaeana* рассматривались *W. uralica.*, *W. peremiana*, *W. densa*, *T. recta*. С.В.Мейен отмечал возможную конспецифичность *K. sharovii* и *C. appressum*, причем последний таксон по правилам МКБН обладает приоритетом.

В систематике палеозойских хвойных в настоящее время сложилась нетривиальная ситуация.

В цикле публикаций, принадлежащих группе европейских палеоботаников, возглавляемой Ж.Клемент-Вестерхоф и Г.Керпом [Visscher et al., 1986; Clement-Westerhof, 1984, 1987, 1988; Kerp et al., 1996; Kerp, Clement-Westerhof, 1991; Kerp et al., 1990, 1996; Broutin, Kerp, 1994], была предложена гибкая, адаптированная к появлению новых данных система родов палеозойских хвойных. Часть из них, которые включают в свой состав виды с хорошо изученным строением и вегетативных, и генеративных органов, заняла свое место в системе семейств, по всей видимости, отражающей филогению группы в целом. Другие роды были использованы как формальные.

В качестве родов, объединенных в семейство Walchiaceae Schimper, 1870 (=Lebachiaceae Florin, 1938) были использованы *Walchia* Sternberg (=*Lebachia* sensu Florin) emend. Clement-Westerhof, *Ortiseia* Florin, *Otovicia* Kerp et al., *Moyliostrobus* Miller et Brown, *Ernestiodendron* Florin, *Walchiostrobus* Florin, *Culmitzchia* Ullrich.

К этому же семейству, в соответствии с его диагнозом, приведенным Ж.Клемент-Вестерхоф [Clement-Westerhof, 1984] и, позднее, дополненным Г.Керпом с соавторами [Kerp et al., 1990],

следует относить и род *Emporia* Mapes et Rothwell. Как сугубо формальные роды были использованы *Walchianthus* Florin, *Thuringiostrobus* Kerp et Clement-Westerhof, *Hermitia* Kerp et Clement-Westerhof emend. Broutin et Kerp, *Cassinisia* Kerp et al., *Feysia* Broutin et Kerp.

В то же время, американскими палеоботаниками Дж.Мэйпс и Г.Ротвеллом [Rothwell, 1982; Mapes, 1983; Mapes, Rothwell, 1984, 1988, 1991] был предложен иной вариант реклассификации некоторых из каменноугольных и пермских представителей Coniferales. В качестве естественного рода (natural-genus) рассматривается *Utrechtia* Mapes et Rothwell, который является типовым для семейства Utrechtiaceae (=Lebachiaceae). Это семейство, по Мэйпс и Ротвеллу, также включает в себя роды *Ortiseia*, *Moyliostrobus*, *Ernestiodendron* и *Otovicia*, причем последние два рода отнесены к утрехтиевым со знаком вопроса. В качестве формальных родов, применяемых в искусственной классификации, предлагается использовать *Walchia* Sternberg, *Culmitzchia* Ullrich, *Walchiostrobus* Florin, *Walchianthus* Florin, *Gomphostrobus* Marion, *Lecrosia* Florin. Как очень близкое к Utrechtiaceae рассматривается семейство Emporiaceae с типовым родом *Emporia* Mapes et Rothwell.

Другими семействами палеозойских хвойных являются еврамерийские Majonicaceae (роды *Majonica* Clement-Westerhof, *Dolomitia* Clement-Westerhof, *Pseudovoltzia* Florin), Ullmanniaceae (с единственным родом *Ullmannia* Goeppert), гондванские Feruglioclad aceae (роды *Feruglioclad us* Archangelsky et Cuneo, *Ugartecladus* Archangelsky et Cuneo) и Buriadiaceae (роды *Buriadia* Seward et Sahni, *Paraburiadia* Zimina).

Положение в общей системе палеозойских хвойных таких ангарских родов, как *Kungurodendron* S.Meyen, *Bardospermum* S.Meyen, *Timanostrobus* S.Meyen, *Sachinia* S.Meyen, *Dvinostrobus* Gomankov et S.Meyen, *Steirophyllum* Eichwald, *Taxodiella* Zal., а также еврамерийско-ангарских *Geinitzia* Endlicher (in part.) и *Cyparissidium* Heer (in part.), нуждается в уточнении.

Не имея возможности подробно останавливаться на этих проблемах, в основном, номенклатурного плана, автор принял решение только дополнить диагностику наиболее важных таксонов кунгурских хвойных теми признаками, которые ранее не обсуждались. Полная синонимика, ссылки на голотипы и распространение см. в работах С.В. Мейена [1986б, 1990а; Meyen, 1997].

Kungurodendron sharovii S. Meyen

Табл. XXVI–XXVIII; рис. 77

В нашей выборке имеется два полных женских стробила, один частично разрушенный мужской стробил и большое количество изолированных стерильных ветвей. Наиболее полно сохранившийся образец представляет собой терминальный стробил, располагающийся на конце фертильной ветви, от которой ниже стробила перисто отходят облиственные ветви второго порядка. Важно отметить, что у хвойных из европейского красного лежня (*Walchia piniformis*, *Otovicia hypnoides* и др.) женские стробилы (так же как и мужские) располагались, в отличие от *Kungurodendron sharovii*, на концах ветвей второго порядка, т.е., таким образом, имели иную конструкцию фертильного побега. Общая длина стробила составляет 64 мм, из них 10 мм приходится на терминальные брактеи. Длина оси стробила, несущей брактейно-пазушные комплексы, составляет 54 мм. Ширина стробила равна 17 мм. Общая длина фрагмента фертильного побега вместе со стробилом 124 мм. Ось стробила несет игловидные брактеи, располагающиеся по спирали. В пазухах брактей располагается семенная чешуя, состоящая из сросшихся вместе семенножек и фуникуллодиев. Стерильные ветви второго порядка, отходящие от основного побега, несущего стробил, ничем не отличаются от обычных ветвей *Cyparissidium* (al. Walchia) *appressum* (Zal.) S. Meyen. Строение второго женского стробила аналогично первому, однако более удачное расположение этого экземпляра в матриксе, лучшая сохранность брактейно-пазушных комплексов позволили подробнее изучить строение семенной чешуи, которая оказалась значительно менее уплощенной, чем это было принято считать ранее.

Обращает на себя внимание еще один интересный признак, наблюдаемый на наших образцах, – гипертрофированность наиболее дистальных стерильных листьев побега, образующих вокруг основания стробила подобие листовой обвертки – циркасперма.

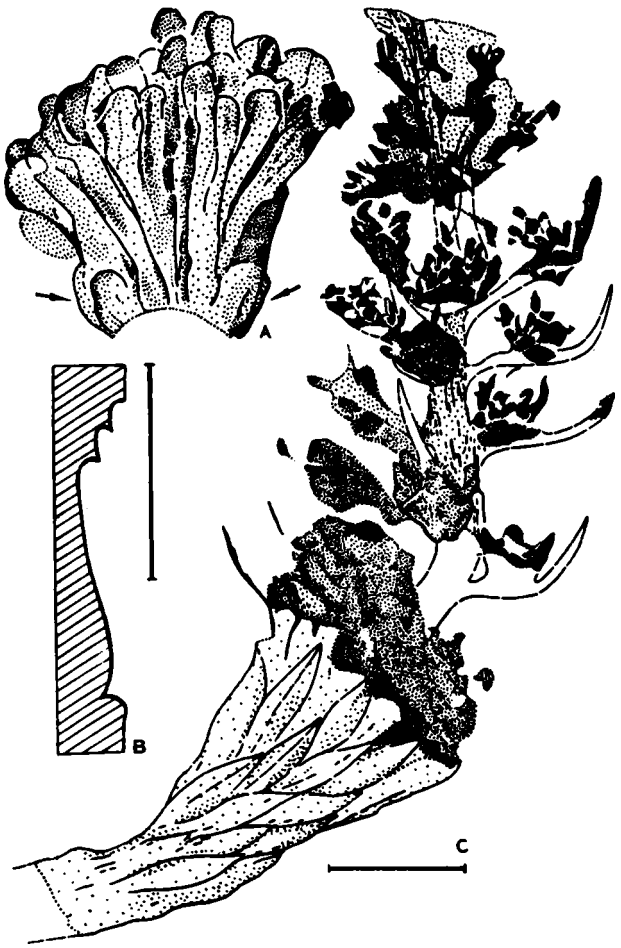


Рис. 77. *Kungurodendron sharovii* S. Meyen. Женские фруктификации хвойного, обладавшего стерильными ветвями "*Walchia*" *appressa* Zal.

А – пазушный комплекс (семенная чешуя) состоящий из 20–22 сросшихся своими основаниями семеножек, некоторые из которых могли быть стерильными. В основании семенной чешуи располагались фуникулодии (на рисунке отмечены стрелками). В – рельеф отпечатка, изображенного на фиг. А. А, В – экз. № 3773(11)/346(93). С – почти целый женский стробил. Хорошо видно строение брактейно-пазушных комплексов. В основании стробила располагаются гипертрофированные стерильные листья, превышающие размер обычных листьев в два-три раза. Экз. № 3773(11)/315(92)

Местонахождения: Юлаево (А), Крутая Катушка (С)

Длина масштабной линейки – 0,5 см (А, В) и 1 см (С)

Мужская фруктификация *K. sharovii* была мацерирована. В микростробиле было обнаружено большое количество квазисаккатной пыльцы. Препараты кутикулы, изученные при помощи как световой, так и электронной микроскопии, показали, что микроспорофиллы имеют то же эпидермально-кутикулярное строение, что и стерильные листья. Такое же сходство наблюдается и на макроморфологическом уровне.

Бросается в глаза мощная кутинизация побочных клеток устьиц, обилие трихомных образований (папилл и маргинальных волосков) на листьях, что может расцениваться как ксероморфный признак.

Taxodiella (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen

Табл. XXIX,1; рис. 78, А–С

При изучении коллекции Г.Т.Мауера, хранящейся в Пермском краеведческом музее, автор обнаружил остаток (экз. № ПОКМ 7705/88), происходивший из местонахождения Матвеево и представлявший собой небольшой фрагмент ветви с двумя порядками ветвления, на котором терминально располагалось округло-цилиндрическое образование размером 2x1,5 см и, скорее всего, являвшееся остатком стробила. Ветви второго порядка, так же как и в случае с *Kungurodendron sharovii*, располагались перисто, ниже по оси. Тип их облиствения соответствовал диагностике *Taxodiella bardaeana*. Никакого подобия циркасперма, в отличие от *K. sharovii*, не наблюдалось. К сожалению, характер сохранности фруктификации не позволял изучить ее строение.

Стерильные ветви, отнесенные к данному виду, широко представлены в имеющейся выборке. Они демонстрируют переходы между морфотипами, описанными М.Д.Залесским как отдельные виды *Walchia densa*, *W. peremiana*, *W. uralica*, *W. bardaeana* и *Taxodiella recticaulis*.

Bardospermum rigidum S. Meyen

Табл. XXIX, 3; рис. 79, 80

Один из лучших образцов выборки, представляющий собой фертильную ветвь с терминально располагающимся женским (?) стробилом, не позволяет согласиться с утверждением С.В.Мейена [1990а] о том, что фертильная ось *B. rigidum* заканчивается облиственной частью, а сама фруктификация является фертильной зоной, а не дистальным полиспермом. На мой взгляд, как изображенный в настоящей работе образец, так и экземпляры, изученные Мейеном, достаточно однозначно указывают на терминальное располо-

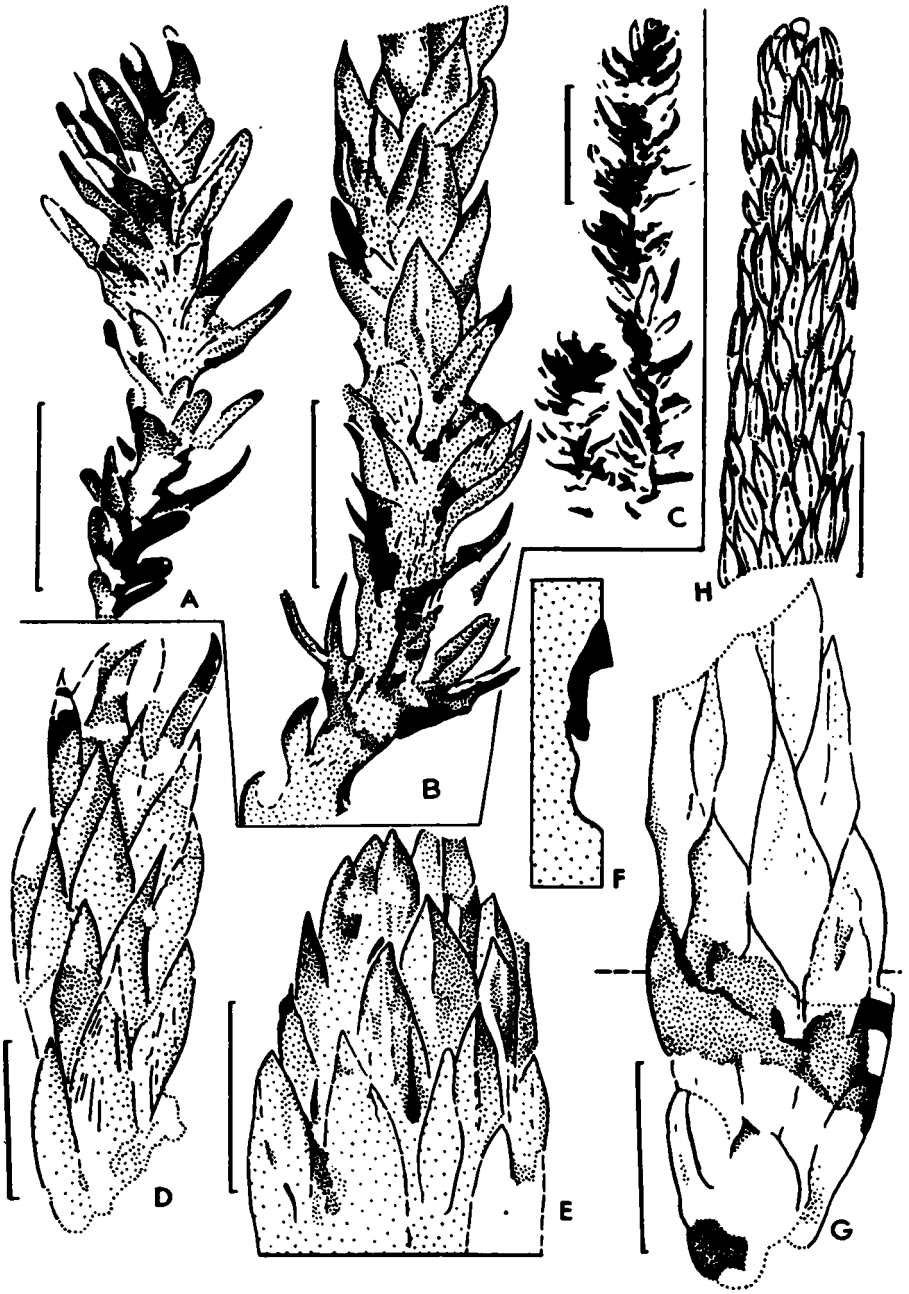


Рис. 78. Стерильные листья и микростробил (G) кунгурских хвойных
A–C – *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen: A – экз. № 3773(11)/172(89), B – экз. № 3773(11)/176(89), C – экз. № 3773(11)/296(91); D–H – *Cypa-rissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S. Meyen: D – экз. № 3773 (11)/147(89), E – экз. № 3773(11)/ 158(89), F, G – экз. № 3773(11)/ 173(89) (F – характер рельефа отпечатка, изображенного на фиг. G, с частично сохранившейся фитолеймой), H – экз. № 3773(11)/26(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 0,5 см (A, B, D-G) и 1 см (C, H)

ложение нормального стробила. Нет никаких оснований считать его фертильной зоной.

Обращает на себя внимание специфический признак, наблюдаемый на развитых стерильных ветвях этого вида, листья которых расширяются в своей проксимальной части. На тех частях стерильных ветвей, где листья оборваны, образуются своеобразные "листовые подушки" ромбоидальных очертаний (рис. 79, C), наличие которых может быть важным для диагностики этого таксона.

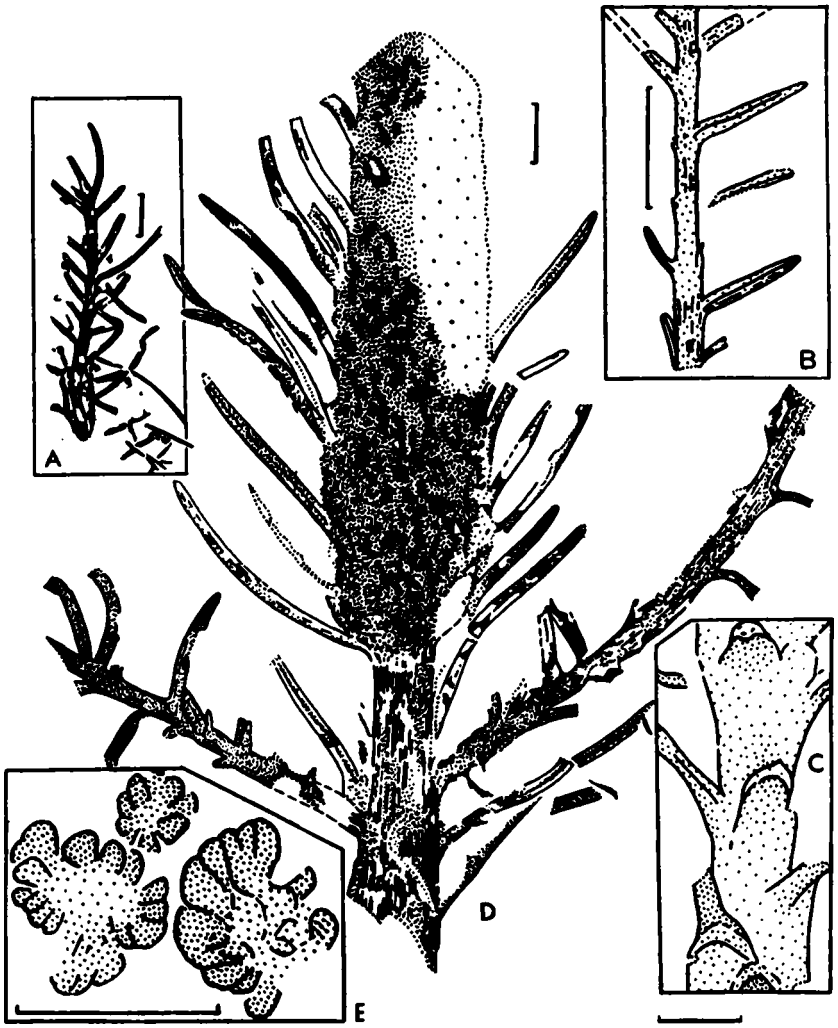


Рис. 79. *Bardospermum rigidum* S.Meyen
A – терминальная часть ювенильного облиственного побега, экз. № 3773(11)/330(93); B – средняя часть ювенильного побега (морфотип "*Voltzia*" *prisca* Zal.) экз. № 3773(11)/169(89); C – часть развитого побега с листовыми рубцами, листья с расширенными низбегающими основаниями (морфотип "*Voltzia*" *principalis* Zal.), экз. № 3773(11)/274(91); D – терминальный полисперм (женский стробил), экз. № 3773(11)/138(89); E – пазушные комплексы, состоящие из уплощенных, радиально расположенных семеножек, экз. № 3773/413 (по С.В. Мейену, 1990, рис. 1 с изменениями)
Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A,B,D), Крутая Катушка (C,E)
Длина масштабной линейки 1 см

Изолированные семена голосеменных не установленного систематического положения

Описательная морфология ископаемых семян

В описательной морфологии семян современных растений [Артюшенко, 1990] традиционно принят ряд терминов, которые представляется целесообразным использовать при диагностике таксонов, установленных на ископаемых остатках изолированных семян. Автор счел возможным предварить собственно описательную часть небольшим вступлением, в котором кратко поясняется большинство терминов, традиционно применяемых в неонтологической морфологии семян, а также приводятся характеристики основных модусов проявления морфологических признаков изолированных семян. Разнообразие типов семян из кунгурского яруса Среднего Приуралья показано на рис. 81–94.

Спермодерма (семенная кожура) – образуется за счет верхней поверхности интегумента. Иногда в образовании спермодермы принимают участие нуцеллюс и халазальная ткань. Поверхность спермодермы может быть скульптирована и может нести дополнительные элементы – бугорки, шипы, трихомы, крылья (=крылатки).

Семенной рубчик – структура, остающаяся на спермодерме вследствие отделения от нее фуникулюса (семеножки). Семенной рубчик может быть различного размера и пропорций. Существенно разным может быть его положение на спермодерме. Обычно распознают следующие типы рубчиков: большой, маленький, точечный, базальный, центральный по отношению к вентральной части семени, располагающийся на

Рис. 80. Различные морфотипы стерильной листвы, возможно принадлежавшей хвойным с женскими фруктификациями *Bardospermum rigidum* S.Meyen
A – *Ammatopsis mira* Zal.; B – *Ullmannia bardaeana* Zal.; C – *Bardella splendida* Zal.; D – противоотпечаток с образца, послужившего голотипом для описания *Ullmannia bardaeana* Zal., отнесенный С.В.Мейеном к *Bardospermum rigidum*; E – *B. rigidum*, стерильная ветвь с двумя порядками ветвления
A – C – по: [Zalessky, 1937a]; D – E – по: [Мейену, 1990a]
Длина масштабной линейки – 1 см

Рис. 81. *Samaropsis macroptera* Naug.
A – экз. № 3773(11)/121(89); B – экз. № 3773(11)/68(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7 (B) и слой 10 (A)
Длина масштабной линейки – 1 см

вогнутой вентральной части семени, вдавленный, выступающий, окруженный валиком. По форме различают рубчики округлые, линейные, треугольные, четырехугольные, эллипсоидальные, продольно-щелевые, поперечно-щелевые.

Запасающая ткань (эндосперм и перисперм) на ископаемом материале обычно не идентифицируется, за исключением экземпляров анатомической сохранности. Термин "эндосперм" иногда используется как формальный для обозначения центрального, более уплотненного ядра семени, обычно соответствующего нуцеллюсу [Zalessky, 1937a, 1939b].

Микропиле после оплодотворения семезачатка в ряде случаев может зарастать. Возможно, именно с этим явлением связана трудность идентификации микропиле на ископаемом материале.

Придатки спермодермы (аппендиксы) обычно выражены в виде крыльев (см. рис. 81; 83,C; 84; 85, A–E) и волосков (рис. 92, A). Семена крылатые, могут быть однокрылыми (рис. 87, A–H), двукрылыми (рис. 84, I), неравнокрылыми (рис. 81; 86, G), с верхушечным крылом (рис. 87, A–H), с боковым крылом, окруженные крылом (рис. 85, A–E), окруженные крылом до середины (рис.84, H), окаймленные крылом (рис. 85, F–I).

Семена, снабженные волосками, могут быть с волосками по всей поверхности, с пучком волосков на верхушке (рис. 92 A), с пучком волосков у основания, с пучком волосков на щетинковидном носике, реснитчатые по гребню.

Размер, форма и поверхность семян также отличаются большим разнообразием. В современ-

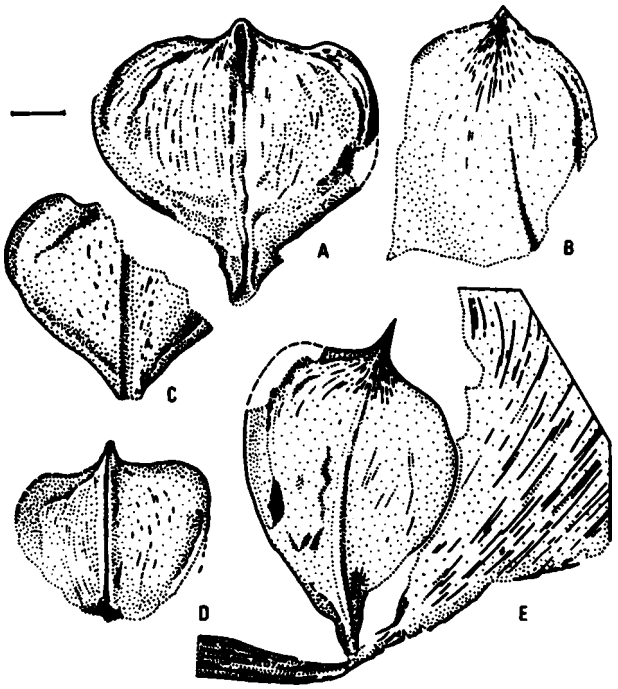


Рис. 82. *Samaropsis* (?) *complanata* Naug.
A – экз. № 3773(11)/242(90); B – экз. № 3773(11)/165(90); C – экз. № 3773(11)/231(90); D – экз. № 3773(11)/116(89); E – голотип № 3773(11)/53a(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7 (A, E) и слой 10 (B–D)
Длина масштабной линейки – 2 мм

ной ботанике уверенно распознаются пять основных размерных классов семян. Обычно различают семена большие (более 5 см в диаметре), средние (1–5 см в диаметре), маленькие (2–10 мм в диаметре), очень маленькие (0,5–2 мм в диаметре) и микроскопические (менее 0,5 мм в диаметре).

По характеру главной оси семена бывают прямыми, изогнутыми, уплощенными. Округлые семена подразделяются на шаровидные, полушаровидные, сплюснутые, дисковидные, продолговатые, яйцевидные, обратнояйцевидные, клиновидные, эллипсоидальные, цилиндрические.

По типу поверхности различают семена голые, опушенные, волосистые, гладкие, морщинистые, бугорчатые, ямчатые, ячеистые, продольнобороздчатые, поперечно-морщинистые, складчатые и др. [Артюшенко, 1990].

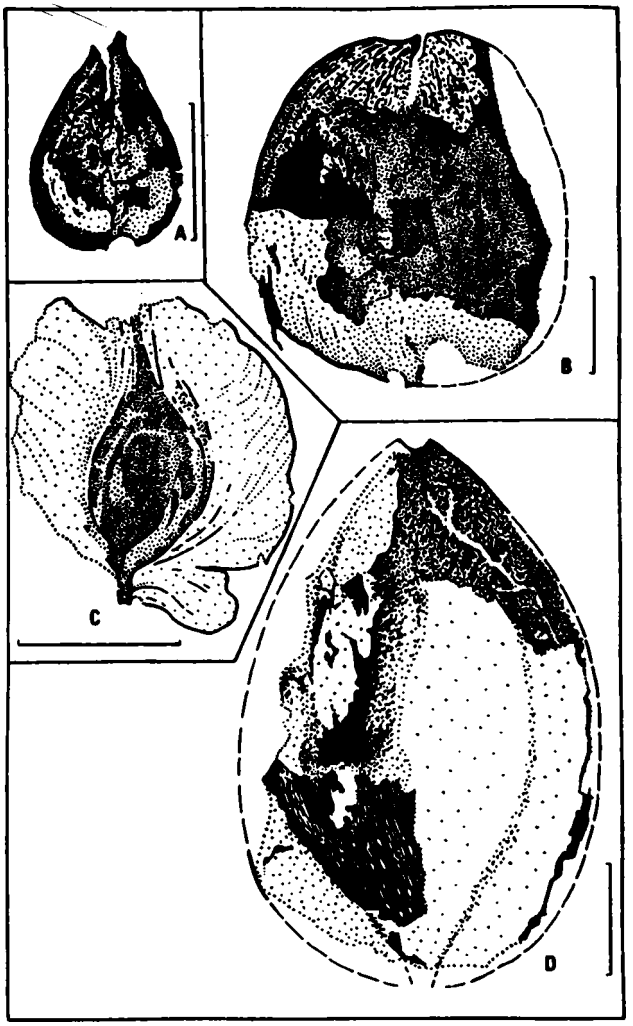


Рис. 83. Изолированные семена
A – *Cordaicarpus* sp., экз. № 3773(11)/155(89); B – *Carpolithes* cf. *ruminatus* Dombr., экз. № 3773(11)/126(89); C – *Samaropsis erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., экз. № 3773(11)/322a(92); D – gen. et sp. nov.? экз. № 3773(11)/163(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7(B, D) и слой 10(A, C)
Длина масштабной линейки – 1 см

Диссеминация

Отдельно хотелось бы остановиться на основных типах распространения (диссеминации) семян, так как именно ими в большинстве случаев обусловлены перечисленные выше морфологические особенности.

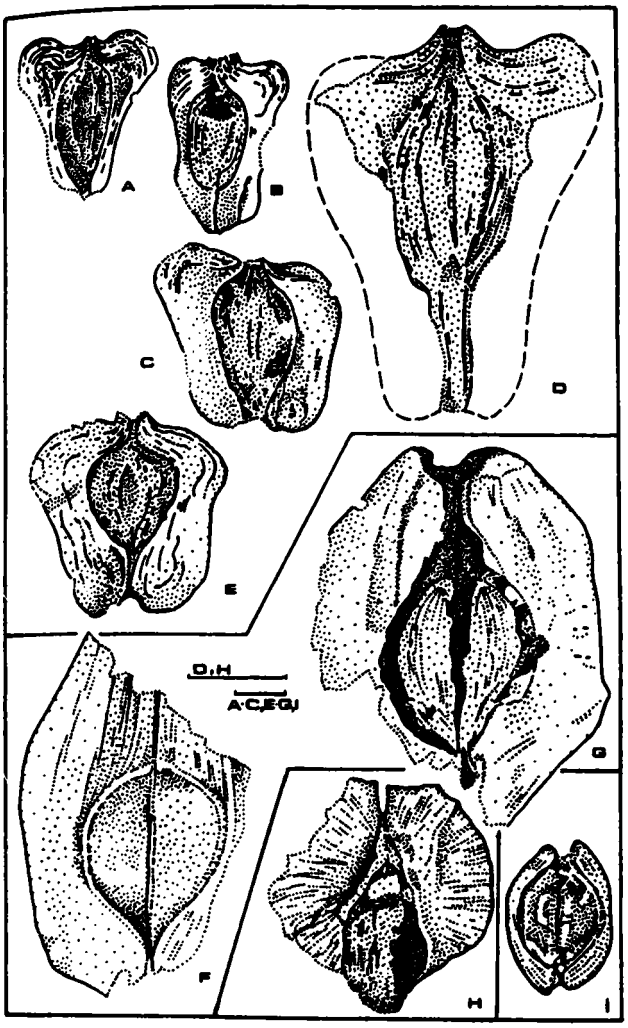


Рис. 84. Изолированные семена
A–E – *Samaropsis triquetra* Zal.: A – экз. № 3773(11)/117(89), B – экз. № 3737/229a, C – экз. № 3737/79, D – экз. № 3737/157, E – экз. № 3773(11)/168a(89); F,G – *Samaropsis danilovii* Suchov: F – экз. № 3737/201, G – экз. № 3737/274; H – *Samaropsis* ex gr. *erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., экз. № 3737/231; I – *Samaropsis subpatula* Suchov, экз. № 3737/163
Местонахождение Чекарда-1, слой 7(I) и слой 10(A – H)
Длина масштабной линейки – 2 мм

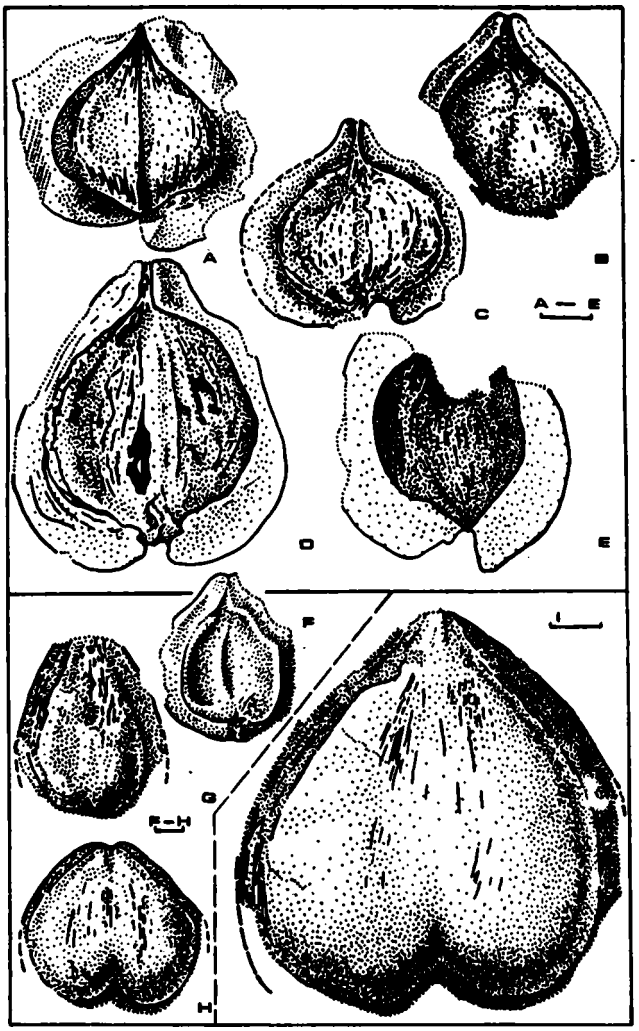


Рис. 85. Изолированные семена
A–E – *Samaropsis tuberculata* Dombr.: A – экз. № 3737/250, B – экз. № 3737/232, C – экз. № 3737/101, D – экз. № 3737/203, E – экз. № 3737/233; F–I – *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh.: F – экз. № 3737/230a, G – экз. № 3737/140, H – экз. № 3773/183a, I – экз. № 3737/203
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 2 мм

Автохоры (=барохоры) – семена, рассеивающиеся под действием гравитации, без каких-либо дополнительных агентов (предположительно, экземпляры, изображенные на рис. 83, A; 86, A–E; 89, A, C–D; 91, A–D; 92, B). Обычно прорастают в непосредственной близости от материнского растения.

Анемохоры – семена, рассеивающиеся при помощи ветра; могут значительно удаляться от материнского растения – продуцента; обычно снабжены крылаткой или пучком волосков (рис. 81; 83, C; 84; 85; 86, G; 87; 89, B; 90; 92, A).

Гидрохоры – семена, распространяющиеся при помощи воды, часто имеют губчатую спермодерму (предположительно, рис. 83, B, D).

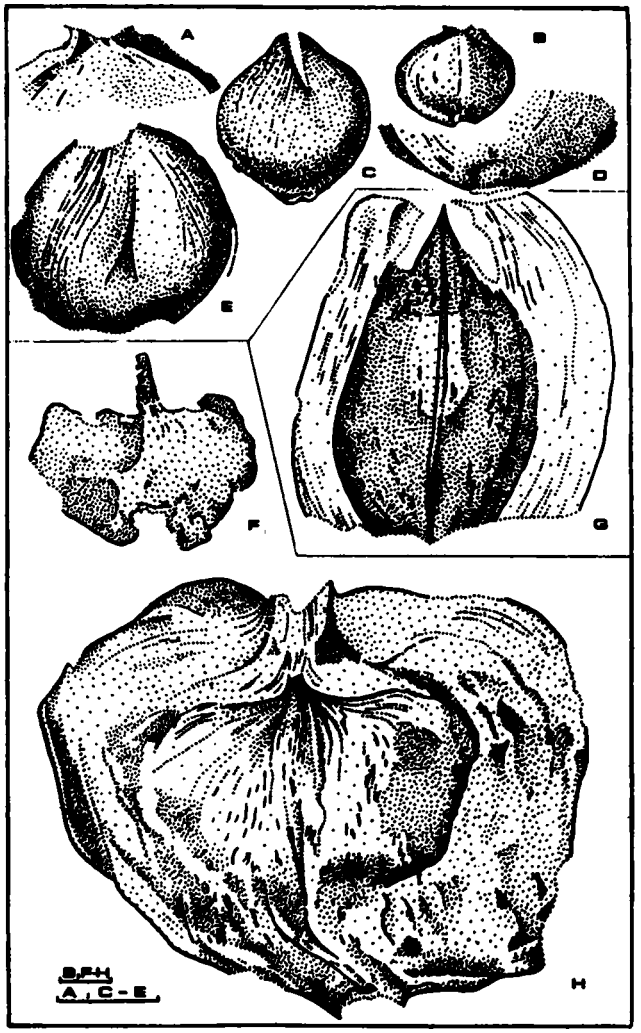


Рис. 86. Изолированные семена
A–E – *Carpolithes globosus* Suchov.: A–B, D – экз. № 3737/180, C – экз. № 3737/139, E – экз. № 3737/141; F – *Bardocarpus* sp., экз. № 3773(11)/147(89)h; G – *Samaropsis* sp., экз. № 3737/151; H – *Bardocarpus superus* Neub., экз. № 3737/225
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 2 мм

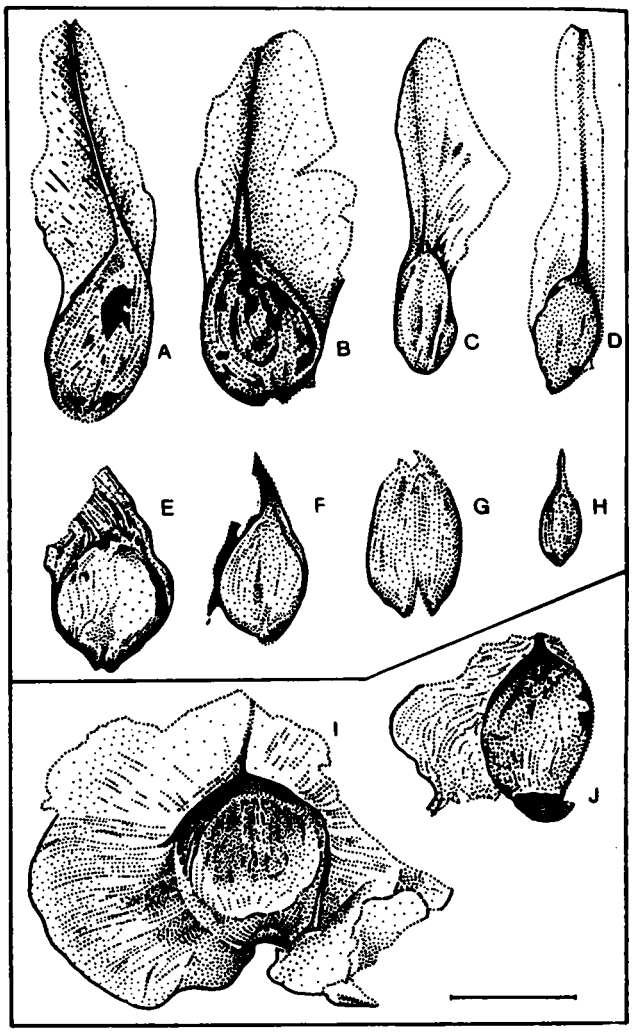


Рис. 87. Изолированные семена
A–H – *Sylvella alata* Zal.: A – экз. № 3773(11)/199(90), B – экз. № 3737/277, C – экз. № 3737/11, D – экз. № 3737/8, E – экз. № 3737/84, G – экз. № 3737/10, H – экз. № 3737/189; I, J – *Samaropsis* sp. (aff. *dombrovskae* Vlad.): I – экз. № 3737/100a, J – экз. № 3737/145
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Зоохоры – семена, растаскивающиеся животными, спермодерма обычно несет шипы и крючки. В палеозое семена такого типа пока неизвестны.

Эти типы в некоторой мере отражают экологическую приуроченность материнских растений, продуцировавших семена.

Род *Samaropsis* Goeppert, 1865
Samaropsis macroptera Naugolnykh, sp. nov.

Табл. XXXI, 1, 2; рис. 81

Название вида от латинского macropterus – большекрылый.

Голотип. ГИН РАН № 3773(11)/ 121(89), Сред-

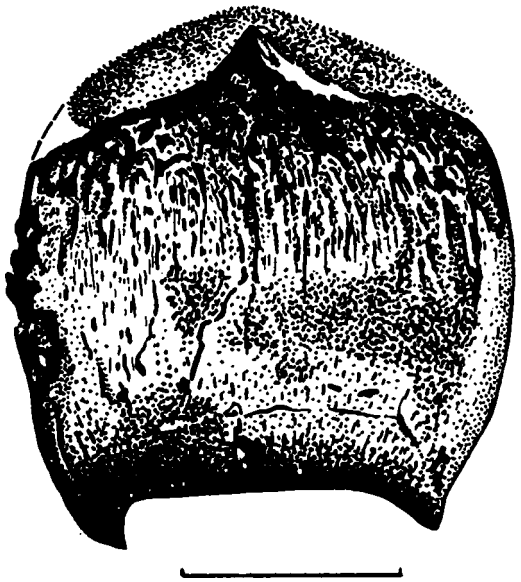


Рис. 88. *Samaropsis* ex gr. *dombrovskae* Vlad. Крыловидные выросты саркотесты (крылатка) удалены до захоронения, экз. № 3773(11)/118(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7
Длина масштабной линейки – 1 см

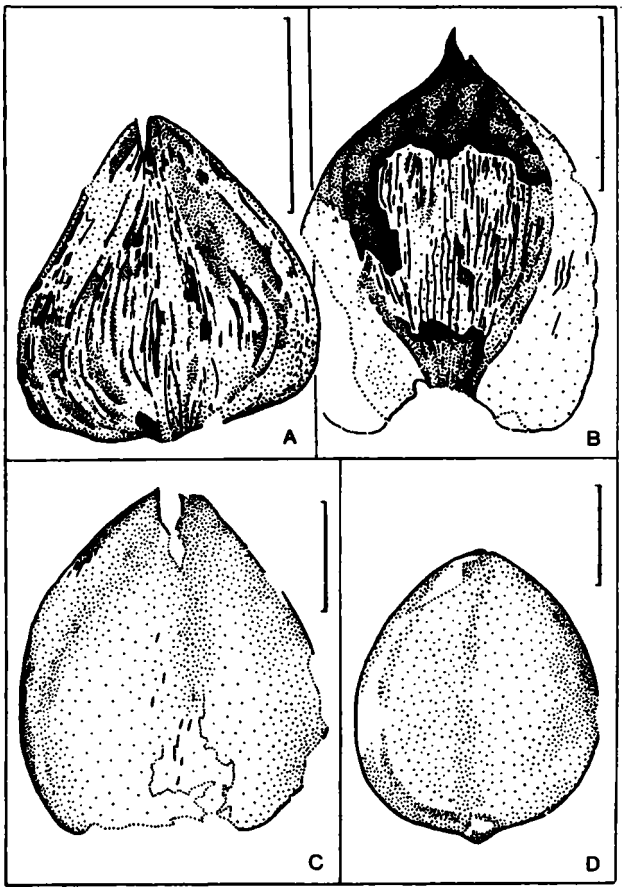


Рис. 89. Изолированные семена
A – *Samaropsis extensa* Neub., экз. № 3773(11)/167(89); B – аберрантный экземпляр или террат *Samaropsis tuberculata* Dombr., экз. № 3773(11)/72a(89); C – *Cordaicarpus* sp., экз. № 3773(11)/164(89); D – *Cordaicarpus* ex gr. *chalmerianus* Dombr. vel *pavus* Dombr., экз. № 3773(11)/324(92)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7 (B–D) и слой 10 (A)
Длина масштабной линейки – 0,25 см (A, B) и 0,5 см (C, D)

нее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 7, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Seeds are flattened, secondary platyspermic. Seeds bear well developed sarcotestal wing. Nucellar part of seed with integumental cover (traditionally indicated as "endosperm") is round with slightly prolonged and acute micropilar area. There is sinus of the wing at the seed base. Wing is quite large and almost round. It occupies more than $^2/_3$ or even $^3/_4$ of seed diameter.

Диагноз. Семена уплощенные, вторично платиспермические. Имеется ярко выраженное ядро (предполагаемый нуцеллюс) и крылатка. Ядро округлое с оттянутой микропилярной частью и основанием, которые делают очертания ядра веретеновидными. Ядро занимает около $^1/_3$–$^1/_4$ общего диаметра семени. В основании семени в крылатке имеется глубокая базальная выемка. Ядро почти полностью окружено крылом. Ядро окаймляется располагающимися на крыле грубыми продольными складками, выполаживающимися к периферийной части крылатки. Грубые складки на крыле могут быть осложнены более тонкой морщинистостью.

Описание. Оба имеющихся экземпляра почти идентичны по своей морфологии и лишь немного различаются по своим размерам (1,2 и 1 см ширины). У меньшего экземпляра микропилярный канал незаметен. Возможно, это связано с сохранностью материала или же с тем, что после оплодотворения микропиле заросло, как это бывает у некоторых современных растений [Артюшенко, 1990]. Иная интерпретация семени (семя сидело на фуникулюсе асимметрично, прикрепляясь к нему одной из уплощенных сторон; при этом оттянутый полюс ядра, принимаемый за основание, в действительности является микропилярным) автору кажется менее приемлемой.

По типу диссеминации вид *S. macroptera*, очевидно, являлся анемохором.

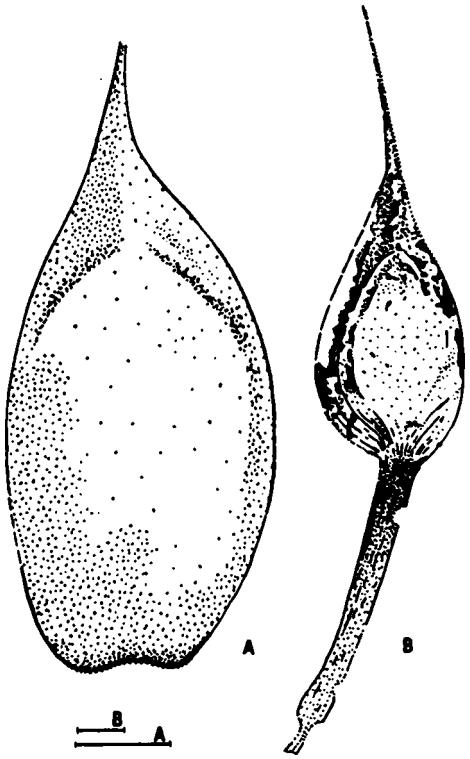


Рис. 90. *Sylvella alata* Zal. с удаленными до захоронения крыловидными выростами саркотесты
А – экз. № 3773(11)/81(89); В – экз. № 3773(11)/76(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7 (В) и слой 10 (А)
Длина масштабной линейки – 1 см

Сравнение. От наиболее сходного *S. elegans* описываемый вид отличается меньшим срединным ядром (нуцеллюсом с инструментальным покровом), более развитым крылом и его более изометричными очертаниями, от *S. papilionaceae* – округлыми очертаниями ядра и крыла, отсутствием срединного ребра и наличием базальной вырезки, от *S. synensis* – округлыми, а не субтреугольными очертаниями крыла.

Замечания. Семена *S. macroptera* по общей морфологии сходны с семенами *S. synensis*, ассоциирующими с листьями *Rufloria synensis* и фертильными осями *Suchoviella synensis*, являющимися предположительно женскими фруктификациями руфлориевых [Игнатьев, Мейен, 1986; Игнатьев, 1987; Ignatiev, Meyen, 1989]. Вид может рассматриваться как сателлитный по отношению к семейству Rufloriaceae.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, иренский горизонт.

Материал. Голотип и синтип с противоотпечатком.

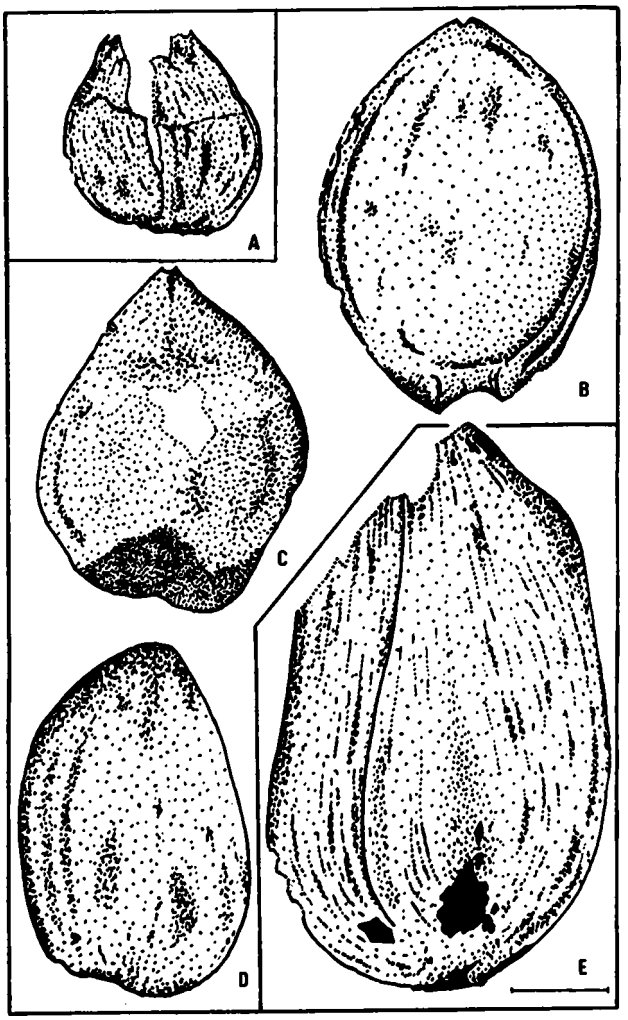


Рис. 91. Изолированные семена
А – *Carpolithes globosus* Suchov, экз. № 3737/120; B–D – *Cordaicarpus uralicus* Dombr.: B – экз. № 3737/199, C – экз. № 3737/251, D – экз. № 3737/143; E – *Sylvella alata* Zal. с полностью оборванной крылаткой и апикальной частью семени, экз. № 3773(11)/80(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Samaropsis (?) *complanata* Naugolnykh, sp. nov.
Табл. XXXII, 1, 5; рис. 82

Название вида от латинского complanatus – плоский, сплющенный.

Голотип. ГИН РАН, № 3773(11)/53а(89), Среднее Приуралье, местонахождение Чекарда-1, слой 7, нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Diagnosis. Platyspermic seeds of round or subtriangular outlines, considerably wide in the apical part and quite narrow at the seed basal parts. Apex

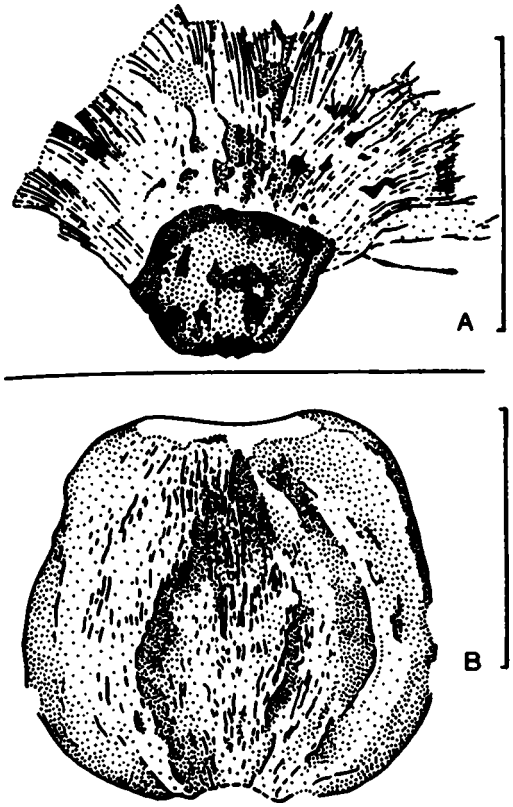


Рис. 92. Изолированные семена из кунгурского яруса Среднего Приуралья.
А – *Craspedosperma bardaeanum* Zal., экз. № 3773(11)/356а(93); В – очень крупное семя, сходное с Carpolithes gigantheus Dombr., экз. № 3773(11)/159(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 7
Длина масштабной линейки 1 см

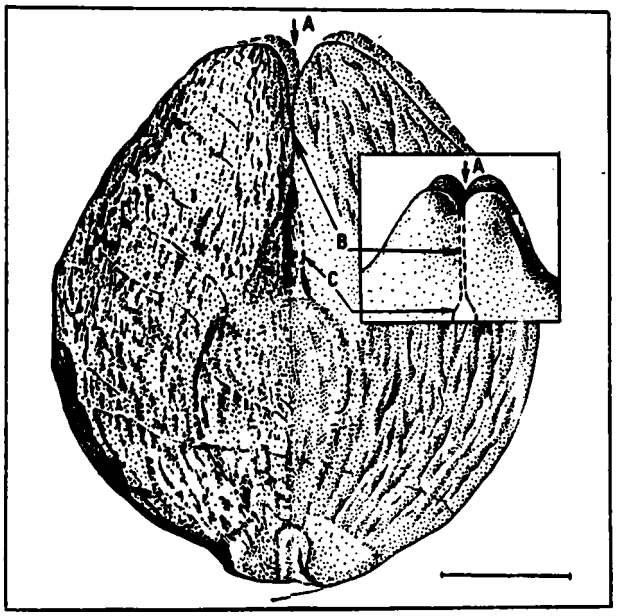


Рис. 93. Gen. et sp. nov.? Целое семя, экз. № 3773(11)/126(89)
А – микропилярный вход (на врезке показано четырехлопастное строение апикальной части семени); В – микропилярный канал; С – пыльцевая камера
Местонахождение Чекарда-1, слой 7
Длина масштабной линейки – 0,5 см

is acute. The well developed midrib (middle septa) is present. Spermoderma bears very fine ribs and striae. Anatomical structure is unknown.

Диагноз. Дисперсные платиспермические семена округло-треугольных очертаний, расширяющиеся к верхушке, с прямой или слабо изогнутой главной осью, уплощенные, с клиновидно оттянутым основанием и заостряющейся верхушкой. Имеется хорошо развитое срединное ребро. По краю семени располагается в разной степени выраженная уплощенная кайма. Поверхность спермодермы морщинистая или слабо продольно-бороздчатая, особенно у верхушки и у основания семени. Семенной рубчик маленький, точечный, центральный по отношению к базальной части семени, выступающий. Эндосперм и перисперм не идентифицированы. Микропилярный канал выходит в заостряющуюся верхушку семени.

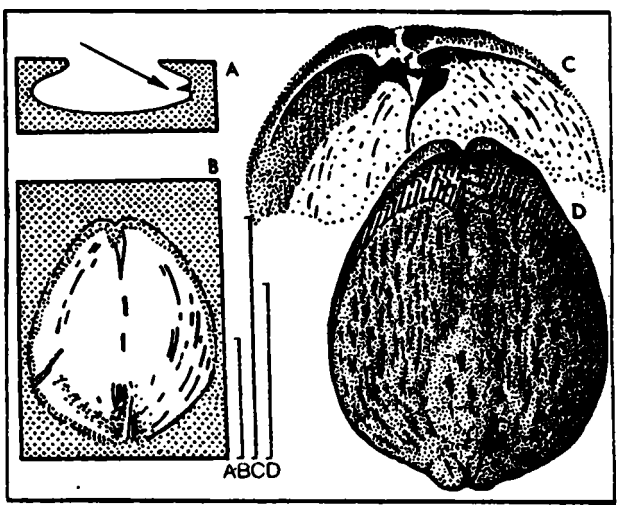


Рис. 94. Gen. et sp. nov.?
А–С – экз. № 3737/102: А – схематическое поперечное сечение отпечатка семени (стрелкой показано положение апекса), В – общий вид отпечатка, С – детальная прорисовка апекса семени; на отпечатке видны выступающие гребни, соответствующие промежуткам между четырьмя верхушечными лопастями; D – реконструкция семени
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Описание. В коллекции автора имеется пять семян, отнесенных к данному виду. Относительно полно сохранились лишь два экземпляра выборки – голотип (рис. 82, E) и семя из того же слоя, но более правильных очертаний (рис. 82, A). Остальные экземпляры выборки в той или иной степени фрагментарны: отсутствует верхняя часть семени (рис. 82, C) или основание (рис. 82, D). Один из экземпляров (рис. 82, B), видимо, был значительно размацерирован в водной среде, а затем раздавлен при диагенезе осадка, причем максимальной деформации подверглось основание семени, что придало ему в целом необычные пропорции. По форме все семена округло-субтреугольные, постепенно сужающиеся к клиновидному основанию. Верхние края семян, выступающие в виде закругленных углов – "плечиков", резко сужаются к верхушке, выступающей у всех экземпляров выборки в виде шипообразного остроконечия, в которое, очевидно, выходило микропиле. По краям семян располагается уплощенная кайма, широкая в "плечиках" и постепенно сужающаяся к основанию семени. По всей вероятности, кайма образовалась за счет сжатия саркотесты при литификации осадка. Характерным структурным элементом *Samaropsis* (?) *complanata* sp. nov. является хорошо выраженное срединное ребро, образованное скорее всего механической тканью (гиподермой?) и направленное вдоль главной оси семени. Спермодерма слабо морщинистая, почти гладкая; лишь в приверхушечной части (рис. 82, A, B, E) она скульптирована хорошо выраженными продольными складками и ребрами.

По типу диссеминации вид *S.* (?) *complanata* мог быть баро- или анемохором.

Замечания. Один из имеющихся образцов (голотип) сохранился в прижизненном прикреплении к фертильной оси в основании листообразного расширения. На фрагменте листа хорошо заметно веерообразное жилкование. Жилки перемежаются с гиподермальными (?) тяжами, особенно развитыми в основании листа. Возможно, лист (филлодий ?) принадлежал растению из неформальной группы псигмофиллоидов, широко представленной в нижней перми Среднего Приуралья.

Сравнение. От всех остальных видов *Samaropsis* отличается сочетанием шипообразно заостряющейся верхушки и сильно оттянутым клиновидным основанием, а также общими пропорциями семени.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Материал. Пять экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности из типового местонахождения.

Samaropsis triquetra Zalessky

Табл. XXXI, 9; рис. 67, E; рис. 84, A-E

Samaropsis triquetra: Zalessky, 1937a, p. 69, fig. 32.

Samaropsis triquetra: Нейбург, 1965, с. 94, табл. XLIV, 1–10; табл. XLVIII, 14.

Samaropsis pseudotriquetra: Нейбург, 1965, с. 95, табл. XLIV, 11.

Samaropsis ussensis: Нейбург, 1965, с. 91, табл. XLIII, 7-8.

Samaropsis golubevii: Нейбург, 1965, с. 92, табл. XLIV, 12.

Samaropsis triquetra: Игнатьев, 1983, табл. 11, фиг. 5–15; табл. I2, фиг. 1–10.

Samaropsis pseudotriquetra: Игнатьев, 1983, табл. I2, фиг. 15.

Samaropsis ussensis: Игнатьев, 1983, табл. I2, фиг. 12–14.

Лектотип. Изображен М.Д.Залесским [Zalessky, 1937a, с. 69, фиг. 32], происходит из Саламатского оврага в 1 км от ст. Кишерть в направлении ст. Шумково (Среднее Приуралье, Пермская область, бассейн р. Сылва), нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание. Семена субтреугольных очертаний, с закругленными углами у основания и усеченной верхушкой, вторично-платиспермические, нуцеллюс овальный или яйцевидный, часто нерезко оконтуренный, с приостренной верхушкой и оттянутым основанием. Крыло асимметричное, разрастается около верхушки семени в специфические "ушки". В средней части верхушки может быть дугообразная выемка. В оттянутом основании обычно имеется небольшая округлая вырезка. Поверхность интегументального покрова нуцеллюса и крылатки покрыта слабоизвилистыми струйками, в целом субпараллельными контурам нуцеллюса и крыла.

Материалом для установления вида послужили два остатка, местоположение которых в настоящее время неизвестно [Криштофович, 1949]. Автор располагает значительно более представительным материалом (более 20 экземпляров), происходящим из типовой для вида местности и из синхронных отложений. Изученная выборка позволила оценить изменчивость и дополнить первоначальную характеристику вида.

Замечания. Этот морфологический тип семян известен из многих районов Ангариды и Субангарской области и приурочен, как правило, к узкому интервалу разреза. В стратотипической для нижнего отдела перми местности *S. triquetra* встречается исключительно в кунгурском ярусе, особенно часто – в верхней его части, т.е в иренском горизонте, что послужило причиной для избрания его в качестве лонального индекс-вида [Софроницкий, Золотова, 1988]. Своеобразие морфологии, узкое стратиграфическое распространение, частота встречаемости и приуроченность к различным фациям делает этот таксон особенно ценным для межрегиональных корреляций.

Распространение. Кунгурский ярус Среднего Приуралья, лекворкутская и интинская свиты Печорского Приуралья, пограничные отложения нижней и верхней перми в центральных районах Ангариды.

Материал. Более 20 экземпляров из местонахождений Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1, Чекарда-2, Юлаево и др.

Рис. 95. *Radicites* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/19(89)
Местонахождение Чекарда-1, слой 10
Длина масштабной линейки – 1 см

Radix incertae sedis. Изолированные корни неясной систематической принадлежности

Radicites sp. SVN-1

Рис. 95

Описание. Остатки ветвящихся изолированных корней наземных растений. Наиболее полный образец представляет собой отпечаток корня общей длиной 132 мм. В верхней части (у основания вегетативного побега) корень имеет максимальную ширину 2,5 мм. Далее он ветвится и образует три вторичных оси (оси второго порядка). Наиболее длинная и, одновременно, самая тонкая из них (на рис. 95, А располагается справа) имеет ширину у места ветвления 1,5 мм и наблюдаемую длину 120 мм. Она дугообразно выгнута и по внешнему краю дуги несет тонкие, короткие корешки третьего порядка. Их ширина у оснований составляет 0,5 мм, длина – от 1,2 до 1,8 мм. Самые верхние (располагающиеся ближе к основанию вегетативного побега) корешки третьего порядка отходят от оси второго порядка под углом 20°, отгибаясь в направлении роста корня. Далее в том же направлении угол, под которым корешки третьего порядка располагаются на корне второго порядка (несущей оси), увеличивается и даже становится прямым. Эта тенденция нарушается самым верхним корешком третьего порядка, который располагается под углом 65°, но в направлении, обратном росту корня второго порядка.

Два других корня второго порядка, V-образно расходящихся от основания главного корня, имеют равную максимальную ширину 2 мм. Длина одного из них (располагающегося на рисунке слева) равна 23 мм, длина второго – 24 мм. На левом корне второго порядка имеется один корешок третьего порядка длиной 6 мм, расположенный на несущей оси под углом 57° и отгибающийся в направлении роста корня. На втором корне наблюдаются пять корешков третьего порядка, два верхних из них крюкообразно загибаются в направлении роста корня. Остальные ориентированы к несущей оси почти строго перпендикулярно.

Вдоль корней второго порядка в их средней части располагается слабо выраженная темноокрашенная полоса, заходящая в корешки третьего порядка. Эта полоса, видимо, может соответствовать частично сохранившимся проводящим тканям.

Замечания. Ввиду хорошей сохранности тонких корневых структур, можно сделать вывод об инситном или, по меньшей мере, субавтохтонном захоронении описанного остатка.

Материал. Три экземпляра из местонахождения Чекарда-1, слой 7.

Заключение

1. Кунгурская флора Среднего Приуралья довольно своеобразна, содержит много эндемиков (около 39% родов эндемичные), но, вместе с тем, включает и ряд элементов, встречающихся в соседних регионах, как принадлежащих Субангарскому экотонному поясу, так и выходящих за его пределы, что открывает возможности для межрегиональных корреляций. Проведено сопоставление кунгурского яруса по комплексам растительных остатков с синхронными отложениями в Южном Приуралье, Казахстане, Печорском Приуралье, во внутренних районах Ангариды (Кузбасс) и на Дальнем Востоке (Приморье). В Казахстане кунгурскому ярусу соответствует кармызский горизонт, в Печорском Приуралье – лекворкутская свита (до пакета "М"), в Кузбассе – ишановский горизонт, в Приморье – нижняя часть абрекского горизонта.

2. Автором выделены шесть флористических комплексов в отложениях верхнеартинского, кун-гурского и нижнеуфимского возраста в стратотипической местности; для всех комплексов указаны доминирующие и диагносцирующие таксоны.

3. Уточнен и расширен систематический состав кунгурской флоры, являющейся одной из наиболее богатых пермских флор и насчитывающей в своем составе в общей сложности около 200 видов.

4. Описаны новые таксоны: *Bowmanites biarmensis* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Orthotheca dicranopora* Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Pholidophyllum pterocerum* Naug., *Samaropsis macroptera* Naug., *Samaropsis* (?) *complanata* Naug. Уточнена диагностика некоторых таксонов, выделенных ранее как другими исследователями, так и самим автором.

5. В работе изложены общие вопросы, касающиеся филогении и систематики лепидофитов семейства Pleuromeiaceae, морфогенеза стерильного побега ангарских филлотек (сем. Tschernoviaceae). Подробно рассмотрены принципы систематики и раннепермский этап в эволюции пельтаспермовых птеридоспермов (сем. Peltaspermaceae и Trichopityaceae). Кроме этого, даны замечания о филогенетических взаимоотношениях некоторых родов по фруктификациям субангарских кордаитантовых.

Литература

Андрианов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск, 1985. 177 с.

Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.

Астафьева М. М., Астафьева-Урбайтис К.А. Этапность в развитии пермских двустворчатых моллюсков бореальной области // Пермская система: Вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1988. С. 3–11.

Бетехтина О.А. Зональное расчленение и корреляция угленосных отложений позднего палеозоя Сибири по неморским двустворкам // Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1978. С. 71–75.

Бетехтина О.А., Горелова С.Г. Межрегиональная корреляция верхнего палеозоя Ангариды и сопредельных регионов // Верхний палеозой Ангариды. Новосибирск: Наука, 1988. С. 94–100.

Бетехтина О.А., Сухов С.В. Фауна и флора верхнепалеозойских отложений Горловского бассейна. М.: Наука. 1968. 136 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. Сиб. отд-ния АН СССР; Вып. 23).

Богословская М.Ф. Кунгурские аммоноидеи Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 43–50.

Богословская М.Ф. О верхней границе нижнего отдела пермской системы по материалам аммоноидей // Пермская система: Вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1988. С. 16–26.

Бошам Б. Пермское похолодание в Арктической Канаде // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 118–119.

Боярина Н.И., Щеголев А.К. Новые каллиптерис из верхов араукаритовой свиты Донбасса как показатель событийной границы карбона и перми // Геол. журн. 1989. № 3. С. 97–104.

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 *Psygmophyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128–136.

Быковская Т.А. Значение представителей рода *Callipteris* для целей стратиграфического расчленения и корреляции (на примере отложений верхнего палеозоя Тянь-Шаня и Европы) // Региональная геология, полезные ископаемые Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. 1-й конф. молодых ученых-геологов. Душанбе. 1988. С. 5–6.

Бяков А. С. Зональное расчленение перми Северо-Востока СССР по двустворчатым моллюскам // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 26.

Вилесов А.П. Пермские сетчатокрылые (Insecta: Myrmeleontida) из местонахождения Чекарда (Урал) // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 95–105.

Вилесов А.П., Новокшонов В.Г. Пермские гриллоблаттиды (Insecta: Grylloblattida) семейства Tillyardem-biidae // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 56–65.

Вербицкая Н.Г., Радченко Г.П. Новые сибирские членистостебельные // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968. С. 13–18.

Владимирович В.П. Артинская флора Урала. Деп. в ВИНИТИ 07.05.81, № 2381–81. 1981. 50 с.

Владимирович В.П. Типовая уфимская флора Урала. Деп. в ВИНИТИ 22.11.82, № 3470–82. 1982. 100 с.

Владимирович В.П. Типовая казанская флора Приморья. Деп. в ВИНИТИ 12.06.84, № 4571–84. 1984. 92 с.

Владимирович В.П Типовая кунгурская флора Среднего Урала. Деп. в ВИНИТИ 29.12.85, № 377–В86. 1985 55 с.

Владимирович В.П. Высшие растения // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 32–38. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.; Т. 331).

Геология угольных месторождений СССР / Под ред. А.К.Матвеева. М.: Изд-во МГУ, 1990. 352 с.

Герасимов Н.П. Уральский отдел пермской системы // Учен. зап. Казан.ун-та. 1937. Т. 97, кн. 3/4. "Геология", вып. 8/9. 68 с.

Герасимов Н.П. Кунгурский ярус Камского Приуралья // Учен. зап. Перм. ун-та. 1952. Т. 7, вып. 1. С. 3–38.

Герасимов Н.П., Тихвинская Е.И. Разрез классического кунгура // Зап. Всерос. минерал. о-ва. 1934. Ч. 63, вып. 2. С. 390–440.

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. Деп. в ВИНИТИ 31.10.89, № 2467–В89. Красноярск, 1989. 60 с.

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., Батяева С.К. Новые виды палеозойских и мезозойских растений из угленосных отложений Ангариды // Новые виды древних растений и беспозвоночных фанерозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1987. С. 4–9.

Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л. Фитостратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских уг-

леносных отложений Кузнецкого бассейна. Кемерово: Кемер. кн. изд-во, 1973. Ч. I. 169 с.; Ч. II. 116 с.

Граусман В.В, Мейен С.В. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Вилюйской синеклизы // Изв. АН СССР, сер. геол. 1987. № 10, С. 53–60.

Гусева Е.А. Палеонтологическая характеристика соликамского горизонта Приуралья // Докл. АН СССР. Н. С. 1967. Т. 172, № 6. С. 1392–1393.

Гусева Е.А. Новые основания для биостратиграфического расчленения и корреляции кунгурских отложений Приуралья // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189, № 1. С. 143–145.

Гусева Е.А., Гроздилова Л.П., Горский В.П. Биостратиграфическое обоснование границы между артинским и кунгурским ярусами на Урале // Докл. АН ССС. 1968. Т. 182, № 4 С. 893–895.

Гуськов В.А., Пухонто С.К., Яцук Н.Е. Верхнепермские отложения северо-востока Пай-Хоя // Сов. геология. 1980. Сб. 2. С. 68–75.

Джонсон Л. Д. Биостратиграфия и Chondrichtyan пермской системы Северной Америки // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 37–38.

Добрускина И.А. Триасовые лепидофиты // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 111–124.

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с. (Труды ГИН АН СССР; Вып. 365).

Добрускина И.А. Вопросы систематики триасовых плауновидных // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 90–104.

Домбровская Х.Р. Семена пермских растений Печорского угольного бассейна и их стратиграфическое значение // Мат-лы по геол. и полез. ископаемым северо-востока Европейской части СССР. 1976. № 8. С. 28–56.

Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с. (Тр. Совмест. Сов.Монг. геол. эксп.; Вып. 19).

Дуранте М.В. Возможности выделения зональных фитостратиграфических подразделений (на примере флороносных верхнепалеозойских отложений Северной Евразии) // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 29–38.

Дуранте М.В. Проблемы систематики, стратиграфического и географического распространения *Psygmophyllum*-подобных листьев // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М.: ГИН АН СССР, 1990. С. 26–43.

Дюпина Г.В. К методике детального расчленения и корреляции разрезов по палинологическим данным (на примере кунгурских отложений Среднего Приуралья) // Биостратиграфия и литология верхнего палеозоя Урала. Свердловск, 1988. С. 85–106.

Есаулова Н.К. Сфенофиллы верхней перми Прикамья и вопросы систематики вегетативных побегов Sphenophyllaceae // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 100–114.

Залесский М.Д. О *Cordaites aequalis* Goeppert sp. из Сибири и о его тождестве с *Noeggerathiopsis hislopi* Bunbury sp. флоры Гондваны // Тр. Геол. Ком. Н. С. 1912. Вып. 86. 43 с.

Залесский М.Д. Палеозойская флора ангарской серии: Атлас // Тр. Геол. Ком. Н. С. 1918. Вып. 174. 76 с., 63 табл.

Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды: Атлас // Тр. Геол. Ком. Н. С., 1927. Вып. 176. 52 с., 46 табл.

Залесский М.Д. О двух новых *Dicranophyllum* из артинских отложений Приуралья // Изв. АН СССР. Сер. ест.- мат. 1932. № 9. С. 1351–1364.

Залесский М.Д. О новых растениях из нижнепермских отложений Урала. I. (Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inferieur de l Oural. I) // Изв. АН СССР. Сер. ест.-мат. 1933. 7. № 2. С. 283–298.

Залесский М.Д. Наблюдения над новыми растениями нижнепермских отложений Урала. II. (Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inferieur de l Oural.I) // Изв. АН СССР. Сер. ест.-мат. 1934. № 7. С.1093–1102.

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

Залесский М.Д., Чиркова Б.Ф. О выделении бардинского яруса в "артинских" отложениях Урала // Докл. АН СССР, Н. С. 1940 Т.26, № 6. С. 595–598.

Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). Деп. в ВИНИТИ 06.10.83, № 6125–83. 1983. 62 с.

Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). Ч. 2. Деп. в ВИНИТИ 17.12.86, № 591–В87. 1987. 87 с.

Игнатьев И.А. Морфология и систематическое положение *Pholidophyllum ornatum* Zal. (кунгур Приуралья). Деп. в ВИНИТИ, 28.06.88, № 5791–В88. 1988а. 25 с.

Игнатьев И.А. Pukhontella – новый род руфлориевых из перми Ангариды // Палеонтол. журн. 1988б. № 1. С. 83–91.

Игнатьев И.А., Мейен С.В. Suchoviella – новый род руфлориевых из перми Западной Ангариды и основные вопросы систематики и филогении кордаитовых. Деп. в ВИНИТИ 29.08.86 г., № 5632–В86. 1986. 57 с.

Коцур Х. Границы и расчленение пермской системы // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 6.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Криштофович А.Н. Памяти М.Д. Залесского (1877–1946) // Ботан. журн. 1949. Т 34, № 1. С. 106–107.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гос. науч.-техн. изд-во нефт. и горн.-топл. лит-ры. 1957. 650 с.

Левен Э.Я., Дмитриев В.Ю. К характеристике стратотипа дарвазского яруса (пермь) // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215, № 1. С. 167–169.

Левен Э.Я., Дмитриев В.Ю., Новиков В.П. Объяснительная записка к региональной стратиграфической схеме пермских отложений Средней Азии (Памирский субрегион). Душанбе: Дониш, 1989. 60 с.

Левина В.Б., Никольская А.В., Чернова Н.Ю. Ранняя пермь юго-запада Прикаспийской впадины // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 54–55.

Леонова Т.Б. Раннепермские аммоноидеи Тетической области: Автореф. дис... канд. геол.-минер. наук. М., 1985. 24 с.

Леонова Т.Б. Палеобиогеографический анализ раннепермских аммоноидей области Тетис // Основные события истории развития цефалопод. Деп. в ВИНИТИ № 2042–389. М.: ПИН АН СССР, 1988. С. 69–81.

Лозовский В.Р. Граница пермской и триасовой систем в континентальных сериях Лавразии и ее корреляция с морскими эталонами // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 55.

Мартынов А.В. О двух новых прямокрылых насекомых из пермских отложений Кунгурского уезда Пермской губернии // Ежегодник Русск. Палеонтол. о-ва. 1930. С. 35–47.

Мартынов А.В. Пермские ископаемые насекомые Чекады // Тр. ПИН АН СССР. Т. 11, вып. 1. 1940а. 62 с.

Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. ГИН; Вып. 150).

Мейен С.В. О соотношении индийской и ангарской флор позднего палеозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1967. Сер. 42, вып. 2. С. 154.

Мейен С.В. Новые роды *Entsovia* и *Slivkovia* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн., 1969. № 4. С. 93–100.

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 294–308. (Тр. ПИН; Т. 130).

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

Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1982б. № 2. С. 109–120.

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

Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры. Деп. в ВИНИТИ 21.05.86, № 4080–В86. 1986а. 53 с.

Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. Деп. в ВИНИТИ 21.03.86, № 3405–В86. 1986б. 140 с.

Мейен С.В. Общая палеоботаника (приложение к книге "Основы палеоботаники"). Деп. в ВИНИТИ 25.11.87, № 8673–В87, 1987а. 201 с.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987б, 404 с.

Мейен С.В. Bardospermum – новый род хвойных из кунгура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных // Палеонтол. журн. 1990а. № 2. С. 3–12.

Мейен С.В. Phyllotheca-подобные растения из верхнепалеозойской флоры Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990б. С. 17–49.

Мейен С.В., Меньшикова Л.В. Систематика верхнепалеозойских членистостебельных семейства Tchernoviaceae // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 6. С. 221–728.

Мовшович Е.В. Проблема двучленного деления пермской системы в свете изучения конодонтов // Пермская система: Вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1988. С. 46–60.

Молчанов И.Б., Халфин Л.Л. Стратиграфия угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Советская Геология. М.: Гос. научн. изд-во геол., 1955. Сб. 46. С. 100–108.

Накчет Н.А., Манчеруд И. Стратиграфия и история Свальбарда в пермский период (Арктическая Норвегия) // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 61.

Наливкин В.Д. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрезано-Сылвенской депрессии. Л.; М.: 1949. 204 с. (Тр. Всесоюз. нефт. н.- и. геол.-разв. ин-та. Н. С.; Вып. 46).

Наливкин В.Д. Соликамская свита – важный маркирующий горизонт Приуралья // Докл. АН СССР. Н. С. 1955. Т. 72, № 1. С. 105–108.

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

Наугольных С.В. Каллиптериды перми Приуралья: некоторые аспекты морфологии и систематики. Деп. в ВИНИТИ, № 2953–В92. 1992а. 47 с.

Наугольных С.В. Кунгурские псигмофиллоиды и проблематичные гинкговые (голосеменные) Среднего Приуралья // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1992б. Т. 67, вып. 3, С. 132.

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. 1995а. № 3. С. 106–116.

Наугольных С.В. О мезофитных элементах кунгурской флоры Среднего Приуралья // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1995б. № 5. С. 92–97.

Наугольных С.В. Новые данные об эпидермально-кутикулярном строении некоторых кунгурских птеридоспермов Среднего Приуралья // Бюл. МОИП. Отд. Геол. 1996а. Т. 71, вып. 4. С. 57–65.

Наугольных С.В. Флора и фитостратиграфия кунгурского яруса Среднего Приуралья: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М.: ГИН РАН, 1996б. 27 с.

Наугольных С.В. Новые тригонокарпоидные семена бардинской флоры // Палеонтол. журн. 1997. № 3. С. 80–87.

Нейбург М.Ф. К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1936. № 4. С. 476–477.

Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна: Палеонтология СССР. Т.12, Ч.3. Вып. 2, М.; Л: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с.

Нейбург М.Ф. Опыт фитостратиграфического сопоставления верхнего палеозоя Ангариды и Нижней Гондваны (Индия) // Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 767.

Нейбург М.Ф. Новые представители нижнепермской флоры Ангариды // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102, № 3. С. 613–616.

Нейбург М.Ф. Фитостратиграфические горизонты Кузнецкого бассейна и их аналоги в смежных областях // Вопросы геологии Кузбасса. Т. 1. М.: Углетехиздат, 1956. С. 86–98.

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

Нейбург М.Ф. Pleurometia Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960б. С. 65–90. (Тр. ГИН; Вып. 43).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2: Членистостебельные (Sphenopsida). М.: Наука, 1964. 137 с. (Тр. ГИН; Вып. 111).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3: Кордаитовые (Cordaitales), войновскиевые (Vojnovskyales), семена голосеменных неопределенного систематического положения (Semina gymnospermarum incertae sedis). М.: Наука, 1965. 144 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 116).

Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 468 с. (Тр. ПИН АН СССР, Н. С.; Т. 1.)

Новик Е.О. Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения. Киев: Наук. думка, 1968. 234 с.

Новокшонов В.Г. Новый вид стрекозы из пермских отложений Среднего Урала // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала: Матер. IV Совещ. энтномологов Урала (Пермь, 24–26 марта 1992 г.). Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1992а. С. 107–109.

Новокшонов В.Г. Ранняя эволюция ручейников (Trichoptera) // Зоол. журн. 1992б. Т. 71, вып. 12. С. 58–68.

Новокшонов В.Г. Ручейники рода *Katopanorpa* (Trichoptera, Microptysmatidae) из кунгурских отложений местонахождения Чекарда (Пермская область)// Палеонтол. журн. 1992в. № 3. С. 106–110.

Новокшонов В.Г. Ранняя эволюция скорпионниц (Insecta: Panorpida): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН РАН, 1993. 24 с.

Новокшонов В.Г. Скорпионницы Permochoristidae – ближайшие общие предки современных скорпионниц (Insecta: Panorpida = Mecoptera) // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 78. С. 58–70.

Новокшонов В.Г. Новые гипоперлиды (Insecta: Hypoperlida) из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 1995а. Вып. 1. С. 179–183.

Новокшонов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta) из кунгурских отложений Среднего Урала // Палеонтол. журн. 1995б. № 3. С. 61–67.

Новокшонов В.Г., Вилесов А.П. Обзор ископаемых насекомых (Insecta) из кунгурских отложений Чекарды // Охраняемые территории: Проблемы выявления, исследования, организации систем: Тез. докл. Междунар. научн. конф. (ноябрь 1994 г.). Ч. 2. Пермь, 1994. С. 78–80.

Новокшонов В.Г., Паньков Н.Н. Пермские ископаемые насекомые местонахождения Чекарда : Тез. докл. и сообщ. 48-й отчетной студенческой науч. конф. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1990. С. 32.

Ожгибесов В.П. Пермские мшанки Пермского Приуралья // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 108.

Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. 280 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.; Т. 286).

Основы палеонтологии: Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники / Под. ред. В.А. Вахрамеева, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджян. М.: Гос. научн.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1963.

Писаренко Ю.А., Московский Г.А. Разновозрастность соленосных пород Прикаспийской впадины // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 67–68.

Подгайная Н.Н. К проблеме деления пермской системы на отделы (по палинологическим данным) // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991, С. 68–69.

Попонина Л.М., Попонина Ю.И. Стратиграфическое расчленение артинско-кунгурских отложений подгорненской площади в Актюбинском Приуралье // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 69.

Пухонто С.К., Гуськов В.А. Граница верхней и нижней перми // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991, С. 70.

Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1983. С. 28–92.

Радченко Г.П. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна // Мат-лы по геологии Западно-Сибирского края. 1934. Вып. 13.

Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. 2. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1955. С. 42–154.

Радченко Г.П. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1956. С. 110–202.

Радченко Г.П. К вопросу о первом проявлении ботанико-географической и климатической зональности в Северной Евразии // Вопр. палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1957. С. 42–63. (Тр. 1 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва).

Радченко Г.П.(ред.). Материалы по фитостратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области. Л.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1962. 252 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.: Т. 79).

Радченко Г.П. Наземная флора и распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование // Стратиграфия СССР: Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 447–460.

Радченко Г.П., Розенкранц А.А. Новые данные о пермских отложениях Северо-Восточного Прибалхашья // Сов. геология. 1960. № 4. С. 111–115.

Радченко Г.П., Шведов Н.А. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части р. Нижней Тунгуски // Тр. Аркт. НИИ. 1940. Т. 157. 140 с.

Рассказова Е.С. К стратиграфии верхнепалеозойских отложений Тунгусского бассейна // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 33, вып. 5. С. 91–110.

Рассказова Е.С. Членистостебельные верхнего палеозоя Тунгусского бассейна. Ч.1/2 // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Тр. НИИ геол. Арктики. 1961. Вып. 23–24. С. 1–73.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 2. М.: Мир, 1990. 344 с.

Садовников Г.Н. Морфология, систематика и распространение рода *Tomiostrobus* // Палеонтол. журн. 1982. № 1. С. 104–112.

Сальменова К.З. Пермская флора Северного Прибалхашья // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 122–127.

Сальменова К.З. Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 119–127.

Сальменова К.З. Стратиграфия и флора перми Казахстана // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 76.

Сафронов Д.С. Особенности пермского этапа тектонического развития Австралии и угленосность // Изв. вузов. Геология и разведка. 1978. № 2. С. 118–123.

Сикстель Т.А. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Фергане // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Кн. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. С. 284–414.

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. Ташкент: Фан, 1975. С. 77–143.

Синиченкова Н.Д. Ревизия отряда Permothemistida (Insecta) // Палеонтол. журн. 1980. № 4. С. 91–106.

Снигиревская Н.С. К анатомии и морфологии рода *Sphenophyllum* // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 109–122.

Снигиревская Н.С. Остатки спороношений Sphenophyllaceae в угольных почках Донбасса // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 11. С. 546–552.

Снигиревская Н.С. Еще раз о статусе рода *Pleurometia* Corda // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л.: Наука, 1989. С. 74–88.

Софроницкий П.А., Золотова В.П. Лоны артинского и кунгурского ярусов Пермского Приуралья // Биостратиграфия и литология верхнего палеозоя Урала. Свердловск, 1988. С. 79–84.

Софроницкий П.А., Чувашов Б.И. Схема стратиграфии пермских отложений Урала // Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Ч. 2. Свердловск, 1980. С. 3–31.

Спасская И.С. Корреляция верхнепалеозойских угленосных отложений Минусинского и Кузнецкого бассейнов по комплексам двустворчатых моллюсков // Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1978. С. 125–129.

Степанов Д.Л. Верхний палеозой Западного склона Урала (опыт биостратиграфического анализа). Л.; М.: Гос. науч-техн. изд. нефт. и горно-топл. лит-ры. Ленингр. отд-ние, 1951. 223 с. (Тр. ВНИГРИ. Н. С.; Вып. 54.).

Стратиграфический словарь СССР: Карбон-пермь / Под ред. Г.В.Котляр Л.: Недра, 1977. 535 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. Ч. 1: 153 с.; Ч. 2: 134 с.

Устрицкий В.И. О биполярности фаун позднего палеозоя // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 33–37.

Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральского прогиба. Л.: Наука, 1973. 192 с.

Филин В.Р. Отдел хвощевидные (Equisetophyta)// Жизнь растений. Т. 4: Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978. С. 131–146.

Харленд У.Б., Кокс А.В., Ллевеллин П. Г., Пиктон К.А.Г., Смит А.Г., Уолтерс Р. Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 140 с.

Хахлов В.А. Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна. Томск: Тр. НИИ Восток-уголь. Сер. Г. 1931. Вып. 4.

Хахлов В.А. Верхнепалеозойская флора севера Сибири. Вып. 1: Хвощевые. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1964. 112 с.

Черных В.В., Чувашов Б.И. Зональное расчленение нижней перми по конодонтам // Пермская система Земного шара: Тез. докл. Свердловск, 1991. С. 86.

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).

Чувашов Б.И., Дюпина Г.В., Мизенс Г.А., Черных В.В. Опорные разрезы верхнего карбона и нижней перми западного склона Урала и Приуралья. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 369 с.

Шаров А.Г. Новые находки нижнепермских насекомых на Урале (автореф. докл., прочитанного 11.01.1960 г.) // Бюл. МОИП. 1960. Т. 35, № 2. С. 163.

Шведов Н.А. Пермская флора севера Енисейско-Ленского края // Тр. НИИ геол. Арктики. 1961. Т. 103. 240 с.

Шведов Н.А., Радченко Г.П. Роды неопределенного систематического положения // Основы палеонтологии: Голосемянные и покрытосемянные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 64–74.

Шмальгаузен И.Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений // Тр. Геол. Ком. 1887. Т. 2, № 4. С. 1–30.

Штукенберг А.А. Общая геологическая карта России: Лист 138. Геологические исследования северо-западной части области 138-го листа // Тр. Геол. ком. 1890. Т. 4, № 2. 115 с.

Щеголев А.К. Значение ископаемой флоры для установления границы между каменноугольной и пермской системами в Донецком бассейне // Материалы по геологии и газоносности нижнепермских отложений восточных районов Украины и сопредельных областей в связи с их газоносностью.. Харьков: Издво Харьк. ун-та. 1961. С. 175–182.

Щеголев А.К. Плауновидные и клинолисты позднего карбона. Киев: Наук. думка 1991. 128 с.

Эйхвальд Э.И. Палеонтология России: Древний период. 1: Флора грауваккoвой, горноизвестковой и медистосланцевой формаций России. Спб., 1854. 245 с.

Эйхвальд Э.И. Атлас к палеонтологии России (Древний период). 1861.

Abbot M.L. The American species of *Asterophyllites*, *Annularia* and *Sphenophyllum* // Bul. Amer. Paleont. Soc. 1958. Vol. 38. № 174.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic). Vol. 1. Part 1: Introduction. Part 2: *Dicroidium*. Rotterdam: Balkema, 1983. 227 p.

Andrews H.M. Index of generic names of fossil plants, 1820–1965. Washington, 1970. 354 p.

Arber E.A.N. On *Psygmophyllum majus*, sp. nov., from the Lower Carboniferous rocks of Newfoundland, together with a revision of the genus and remark on its affinities. // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. Bot. 1912. Vol. 7. P. 391–407.

Arnold A.C. An introduction to Palaeobotany. NY; London, 1947. 433 p.

Asama K. Two types of evolution in *Sphenophyllum* // Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1966. Vol. 9. № 4. P. 577–608.

Asama K. Evolution and classification of *Sphenophyllum* in Cathaysia Land. // Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1970. Vol. 13, № 2. P. 291–317.

Asama K., Kim B.K. Permian Sphenophyllales from the Eunacong Coal Mine // Geol. Pal. SE Asia. 1970. Vol. 13, № 2. P. 319–330.

Asama K., Oichi T. Upper Triassic *Parasphenophyllum* (order Sphenophyllales) from Omine, Western Japan // Bul. Eat.

Sci. Mus. Tokyo. 1980. Vol. 6, № 4. P. 115–118.

Barthel M., Haubold H. Zur Gattung *Callipteris*. T.1. // Schr. geol. Wiss. Berlin. 1980. Bd. 16. S. 49–105.

Binney E.W. Observations on the structure of fossil plants found in the Carboniferous strata. Part 2 // Palaeontol. Soc. 1871. P. 33–62.

Bojarina N. Callipterid pteridosperms from the Early Permian of Ukraine // Acta Palaeontologica Polonica. 1994. Vol. 39, № 1. P. 117–133.

Boureau E. Traité de Paléobotanique. T. 3: Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Paris: Masson et Cie, 1964. 544 p.

Brongniart A. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sédiment supérieur en particulier // Mus. Hist. Nat. Paris, Mém. 1822. Vol. 8. P. 203–348.

Brongniart A. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles, Paris, 1828. P. 67–68.

Brongniart A. Végétaux // Muschison R.I., Verneuil E., Kauserling A. Geologie de l'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. London; Paris: John Murray, 1845. T. 2, pt. 3. P. 5–13.

Broutin J. Etude paléobotanique et palynologique du passage Carbonifere Permien dans le Sud–Ouest de la Péninsule Ibérique. Paris: Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, 1986. 165 p.

Broutin J., Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 14. A new form-genus of broad-leaved Late Carboniferous and Early Permian Northern Hemisphere conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. № 83. P. 241–151.

Carpenter A. Notes paléophytologiques sur le carbonifere du Bassin de la Basse-Loire // Rev. gén. botanique. 1919. Vol. 31. P. 81–93.

Cheng-Yuan W., Ritter S.M., Clark D.L. The *Sweetognathus* complex in the Permian of China: Implications for evolution and homeomorphy // Journ. of Paleont. 1987. Vol. 61, № 5. P. 1047–1057.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 4: The conifer *Ortiseia* Florin from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with a revised concept of the *Walchiaceae* (Goeppert) Schimper // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. № 41. P. 51–166.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 7: The *Majonicaceae*, a new family of Late Permian conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. № 52. P. 375–402.

Clement-Westerhof J.A. Morphology and phylogeny of Palaeozoic conifers // Beck C.B. (Ed.). Origin and Evolution of Gymnosperms. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1988. P. 298–337.

Corsin B. Bassin Houiller de la Lorraine. Mémoire publié sur l'initiative et avec le concours de Houilleres du Bassin de Lorraine et de la Régie des Mines de la Sarre. Vol.1: Flore fossile. 4 fasc. Pecopteridées. Etudes gîtes minéraux de la France. 1951. 370 p.

Cridland A.A., Morris J.E. Taeniopteris, Walchia and *Dichophyllum* in the Pennsylvanian System of Kansas // Univ. of Kansas Sci. Bul. 1963. Vol. 44, № 4. P. 71–85.

Crookall R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. Second Section. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain. Palaeontology. 1959. Vol. 4, part 2. London: Her Majesty's Stationery offic. 216 p.

Doubinger J., Vetter P. Sur les *Sphenophyllum* du Stephanien. Contribution a la révision du genre *Sphenophyllum* // Ann. Soc. géol. Nord. 1954. Vol. 4. P. 106–121.

Emberger L. Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (éléments de paléobotanique et de morphologie comparée). Paris: Masson et Cie, 1944. 492 p.

Fischer de Waldheim G. Nachtrag zu Herrn Major von Qualen geognostischen Beitragen zur Kenntniss des westlichen Urals // Bul. Soc. Nat. Moscou. 1840. T. 13, № 4. P. 488–494.

Florin R. The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta, a seed-plants of Palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae // Acta hort. Breg. 1949. Vol. 15. P. 80–109.

Galtier J., Broutin J. La flore de la zone transition de l'Autunien supérieur de Lodeve // Strasbourg: Sci. Géol., Bull. 1995. Vol. 48. № 1-3. P. 83-93.

Ganju P.N. On a new species of *Psygmophyllum* (*P. sahnii* sp. nov.) from the Lower Gondwana beds of Kashmir // J. Indian Bot. Soc. 1943. Vol. 22. P. 201–207.

Good C.W. Pennsylvanian age calamitean cones, elater–bearing spors and associated vegetative organs // Paleontographica. 1975. Abt. B. Bd. 153 (1/3). P. 28–99.

Gothan W., Kukuk P. Uber das sogerannte "*Psygmophyllum*" *delvali* Cambier und Renier // Sitzber. Ges. Naturf., Freunde. Berlin, 1933. S. 66–77.

Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Palaeobotanik. Berlin: Akademie-Verlag, 1954. 535 s.

Halle T.G. Palaeozoic plants from Central Shansi // Palaeontologica Sinica. 1927. ser. A, Vol. 2, fasc. 1. P. 1–316.

Haubold H. Indizien fur nordamerikanische Callipteriden – *Tinsleya, Yakia* und *Supaia* – im Rotliegenden des Thuringer Waldes und der Innersudetischen Mulde // Z. geol. Wiss. Berlin 1980. № 8. S. 747–764.

Haubold H. Die Lebelwelt des Rotliegenden. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1983. 246 s.

Hayashi S. Phyletic Chart on Conodonts (On the range chart and hypothetical affinities of platform conodonts since the late Carboniferous). The Association for the geological Collaboration in Japan, 1981. Monograph 23. 38 p.

Hirmer M. Handbuch der Paleobotanik. Bd. 1. Berlin: Oldenbourg. 1927.

Hoeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitsbergen. Norges Svalbard Ishavs Unders. Skifter, 1942. № 83. 228 p.

Hoeg O.A. Ordre incertae sedis des Palaeophyllales // Boureau E. (red.). Traité de Paléobotanique. T. 2: Bryophyta, Lycophyta. Paris: Masson et Cie, 1967. P. 362–399.

Hoeg O.A., Bose M.N. The *Glossopteris* flora of the Belgian Congo with a note on some fossil plants from the Zambezi Basin (Mosambique) // Annales du musee Royal du Congo Belge Tervuren (Belgique). 1960. Ser. № 8. Sciences géologiques. Vol. 32. 106 p.

Hoskins J.H., Cross A.T. Monograph of the paleozoic cone genus *Bowmanites* (Sphenophyllales) // Amer. Midland Naturalist. 1943 Vol. 33. P. 113–163.

Ignatiev I.A., Meyen S.V. Suchoviella – gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // Rev. Palaeobot. Palynol. 1989. № 57. P. 313–339.

Kerp H. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. II: On the presence of the ovuliferous organ *Autunia milleriensis* (Renault) Krasser (*Peltaspermaceae*) in the Lower Permian of the Nahe area (FRG) and its relationship to *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart // Acta Bot. Neerl. 1982. Bd. 31. № 5/6. P. 417–427.

Kerp H. On some interesting fructifications from the Lower Permian of the Saar-Nahe Area (Western Germany) // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. 1986. Bd. 86. S. 73–87.

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

Kerp H. The recognition of type *Peltaspermaceae* in the Upper Permian of West and Central Europe // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. № 6. P. 167–168.

Kerp H. Post-Variscan Late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: The onset to the Mesozoic // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. № 90. P. 263–285.

Kerp H., Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XII: The form-genus *Walchiostrobus* Florin reconsidered // N. Jb. Geol. Palaeontol. Abh. 1991, Vol. 183, № 1/3. S. 257–285.

Kerp H., Haubold. H., Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. VIII. On the reclassification of the West- and Central European species of the form genus *Callipteris* Brongniart 1849 // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988a. Vol. 54. P. 135–150.

Kerp H., Haubold H. Towards a Reclassification of the West- and. Central-European Species of the Form-genus *Callipteris* Brongniart 1849 // Z. geol. Wiss. Berlin. 1988b. Vol. 16, № 9. S. 865–876.

Kerp H., Naugolnykh S.V., Haubold H. Gracilopteris, – a new name for *Sphenocallipteris* Haubold et Kerp // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. 69. P. 369–370

Kerp H., Penati F., Brambilla G., Clement-Westerhof J.A., van Bergen P.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XVI: Three-dimensionally preserved stromatolite-incrusted conifers from the Permian of the Western Orobic Alps (northern Italy) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 91. P. 63–84.

Kerp H., Poort R.J., Swinkels H.A.J.M., 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. P. 205–248.

Kidston R. On the fossil flora of the Radstok series of the Sommerset and Bristol coal field // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1888. Vol. 33, Pt. 2. P. 335–417.

Koenig C. Icones fossilum sectiles. London, 1825 (ref. Andrews, 1955, 1970).

Kon'no E., Asama K., Rajah S.S. The Late Permian Linggiu Plora from the Gunong Blumut Area, Johore, Malaysia // Geology and Palaeontology of Southeast Asia. Vol. 9. Univ. Tokyo Press, 1971. P. 1–85.

Kozur H. Beitrage zur Stratigraphie des Perms. Teil III(2): Zur Korrelation der uberwiegend kontinentalen Ablagerungen des obersten Karbons und Perms von Mittel- und Westeuropa. // Freiberg Forschungsh. 1980a. Vol. 348. S. 69–172.

Kozur H. Die Korrelation des Rotliegenden und Zechsteins von Mittel- und Westeuropa mit der marinen Standardgliederung // Geol. Palaontol. Mitt. Innsbruck. 1980b. Bd. 9, n 10. S. 353–371.

Kozur H. Significance of Events in Conodont Evolution for the Permian and Triassic Stratigraphy // Courier Forsch.–Inst. Senckenberg. 1989. Vol. 117. P. 385–408.

Krassilov V.A., Burago V.I. New interpretation of *Gaussia* (Vojnovskyales) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 227–237.

Kutorga S.S. Beitrag zur Kenntniss der organischen Uberreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals // Verhandl. d. k. miner. Gesellsch., Spb. 1838. S. 24–34.

Kutorga S.S. Zweiter Beitrag zur Palaeontologie Russlands // St.-Petersburg: Verl. Mineral. Ges., 1844. S. 63–82.

Lemoigne J. La flore fossile aux cours des temps géologiques. Introduction, 1-ere et 2-eme parties. Géobios, 1988, Vol. 1 (num. spec. 10). P. 11–384.

Lotsy J.P. Vortrage uber botanishe Stammergeschichte, gehalten an der Reichsuniversitat zu Leiden. Vol. 2: Cormophyta Zoidogamia. Jena: Gustav Fischer, 1909. 901 s.

Mamay S.H. Tinsleya, a new genus of seed-bearing callipterid plants from the Permian of North-Central Texas // Geol. Surv. Profess. Pap. 1966. № 523-E. P. 1–23.

Mamay S.H., Read C.B. Additions to the Flora of the Spotted Ridge Formation in Central Oregon // Geological Survey Professional Paper, Vol. 274-1. Washington, 1956. P. 211–226.

Mamay S.H., Watt A.D. An ovuliferous callipteroid plant from the Hermit Shale (Lower Permian) of the Grand Canyon, Arizona // Geol. Surv. Profess. Pap. 1971. № 750-C. P. 48–51.

Mapes G. Permineralized *Lebachia* pollen cones (abs) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70, № 5. Pt. 2. P. 74.

Mapes G., Rothwell G.W. Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from Late Paleozoic limestones of Kansas // Palaeontology. 1984. Vol. 27. P. 69–94.

Mapes G., Rothwell G.W. Diversity among Hamilton conifers // Regional geology and paleontology of upper Paleozoic Hamilton quarry area in southeastern Kansas. Kansas Geol. Surv. Guidebook Ser. 1988. Vol. 6. P. 225–244.

Mapes G., Rothwell G.W. Structure and relationships of primitive conifers // N. Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh. 1991. Vol. 183, № 1/3. P. 269–287.

McLoughlin S. Permian sphenophytes from the Collie and Perth Basins, Western Australia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 75. P. 153–182.

Meyen S.V. Phyllotheca-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. 1971. Abt. B. Band 133, n 1/3. S.1–33.

Meyen S.V. Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979a. Vol. 28. P. 191–201.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // 4th Intern. Gondwana Symp. 1977. Calcutta: Delhi, 1979b. P. 45–50.

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

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

Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. London: Chapman & Hall Ltd., 1987. 432 p.

Naugolnykh S.V. Callipterids and psygmophylloids from the Kungurian of the Fore-Urals // International Congress on the Permian System of the World, Program and Abstracts. University of South Caroline. Columbia, USA, 1991. P. A24.

Naugolnykh S.V. Peltaspermaceous Pteridosperms from the Lower Permian of the Middle Fore-Urals // Occasional publication of Earth Scienses and Resources Institute. University of South Caroline, Columbia, USA, 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 // Paleontolog. Journ., Scripta Technica Inc. 1995. Vol. 29, № 1A. P. 44–62.

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. P. 35–62.

Nemejc P. Paleobotanika. 2: Systematicka. cast. Rostliny Mechovite, Psilofytove a kapradorosty. Praha, 1963. 523 c.

Novokshonov V.G. New and little known Permian Scorpion flies (Insecta, Mecoptera = Panorpida) of the family *Agetopanorpidae* from Perm and Arkhangel'sk oblasts // Paleontolog. J. 1993a. Vol. 27. № 1A. P. 70–89.

Novokshonov V.G. New insects (Insecta) from the Lower Permian of Chekarda (Central Urals) // Palaeontolog. Journ. 1993b. Vol. 27, № 1A. P. 172–178.

Pant D.D. The Lower Gondwana gymnosperms and their relationships // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 55–70.

Poort R.J., Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI: On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in Peltaspermum Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. № 63. P. 197–225.

Remy W. Untersuchungen von kohlig erhaltenen fertilen und sterilen Sphenophyllen und Formen unsucherer systematischer Stellung // Deutschen Akad. Wiss. Berlin Abh. Kl. Chem., Geol., Biol. Jahrg. 1955. № 1. P. 1–40.

Renault B. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Fasc. 4: Flore fossile. Pt. 1: Atlas. // Etud. gît. min. France. Paris, 1893. P. 28–89.

Renault B. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Fasc.4: Flore fossile. Pt. 2: Texte Etud. gît. min. France. Paris, 1896. 528 p.

Renault B., Zeiller R. Etudes sur le terrain houiller de Commentry. Livre 1. Flore Fossile. Pt. 1. Soc. industrie minéral St.-Etienne Bull., 1889. Vol.2. 366 p.

Renault M.B. Recherches sur l'organisation des *Sphenophyllum* et des *Annularia* // Ann. Sci. natur. Bot. et Biol. végét. 1873. Vol. 5. № 18, P. 5–22.

Renault M.B. La structure des *Sphenophyllum* // Botanique, Paris. 1876a. Vol. 4. P. 305–314.

Renault M.B. Nouvelles recherches sur la structure des *Sphenophyllum* et sur leurs affinités botaniques // Ann. Sci. Nat., Ser.6, 1876b, Botanique, Vol. 3. P. 5–29.

Roselt G. Probleme der Gattung *Callipteris*, ihre Fruktifikationen und Gestalt // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1960. № 73. S. 33–34.

Roselt G. Untersuchungen zur Gattung *Callipteris* // Freiberg Forsch. H. C. 1962. Bd. 131. 38 S.

Roselt G. Floznahe Fazies der *Callipteris*: Arten, ihre Fruktifikationen und ihre stratigraphische Bedeutung fur die Gzenzziehung Karbon-Perm // Proc. JUGS Subcom. Carb. Perm. Srat. 1980. S. 115–124.

Rothwell G.W. The Callistophytales (Pteridospermopsida): Reproductively sophisticated Paleozoic gymnosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 103–121.

Rothwell G.W. New interpretation of the earliest conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 7–28.

Royle J.F. Illustrations of the botany and other branches of the natural history of the Himalayan Mountains and of the flora of Cashmere. Vol. I. London, 1833. 472 p.

Saporta G. Observations sur la nature des végétaux réunis dans le groupe des *Noeggerathia* // Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 1878. T. 86. P. 746–749, 801–804, 869–873.

Saporta G. , Marion A.F. L'évolution de regne végétal. Les Phanérogammes. Paris, 1885. T. 1. 249 p.

Schimper W.P. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. Dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel. Paris: Baillere et fils, 1870–1872, T. 2. 968 p.

Schlotheim E.F. Beschreibung merkwurdiger Krauter-Abdrucke und Pflanzen-Versteinerungen, ein Beitrage zur Flora der Vorwelt. Gotha, 1804.

Schmalhausen I.F. Beitrage zur Jura-Flora Russlands // Acad. imp. sci. St.–Petersbourg Mem. 1879. Vol. 27. 96 p.

Scott D.H. Studies in Fossil Botany, Spermophyta. London: Adam and Charles Black, 1923. 3-d ed. Vol. 2. 446 p.

Seward A.C. Fossil plants (Articulatae). Cambridge, 1898. Vol. 1. P. 242–414.

Seward A.C. Fossil plants. Cambridge, 1910. Vol. 2. 624 p.

Sitholey R.V. On *Psygmophyllum haydeni* Seward // Journ. of Indian Botanical Soc. 1943. Vol. 22, № 2/4. P. 183-190.

Sternberg C. Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. 2(1), Leipzig, 1820, Heft 1. Abt. 1: 24 S.; 1822, Abt. 2: 33 S.; 1823, Abt. 3: 39 S.; 1825, Abt. 4: 48 S.

Stoneley H.M. The Upper Permian Flora of England. // Bul. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol. 1958. № 3. P. 293–337.

Storch D. Die Arten der Gattung *Sphenophyllum* Brongniart im Zwickau-Lugau oelsnitzer Steinkohlenrevier. Ein Beitrag zur Revision der Gattung // Palaont. Abh., B, Berlin, 2, 1966, S. 195–326.

Storch D. *Sphenophyllum* Arten aus drei intramontanen Karbonbecken – pflanzengeographische Besonderheiten im mitteleuropaischen Karbon // Schr. geol. Wiss, Berlin, 1980. S. 171–273.

Storch D. Ergebnisse der Neubearbeitung der *Sphenophyllum*–Arten aus dem Angara-Florengebiet // Z. geol. Wiss. Berlin, 1983. 11(7). S. 927–935.

Storozhenko S.Y., Novokshonov V.G. Revision of the Permian family *Sojanoraphidiidae* (Grylloblattida) // Russian Entomol. J. 1994. Vol. 3, № 3–4. P. 37–39.

Taylor T.N. Paleobotany: An Introduction to Fossil Plant Biology. N.Y.: McGraw-Hill, 1981.

Townrow J.A. On some species of *Phyllotheca* // J. and. Proc. Roy. Soc. N.S.W. 1955 Vol. 89. P. 39–63.

Townrow J.A. On *Dicroidium*, probably a Pteridospermous Leaf, and other Leaves now Removed from this Genus // Transactions of the Geol. Soc. of South Africa, 1957. Vol. 60. P. 21–60.

Vetter P. Révision de la flore fossile du bassin houiller de St. Pirre-la-Cour (Mayenne) // Ann. Soc. Geol. Nord, 1957. 67.

Visscher H., Kerp H., Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. VI. Towards a flexible system of naming Palaeozoic conifers // Acta Bot. Neerl. 1986. № 35. P. 87–99.

Vogellehner D. Mogliehkeiten einer regelgemassen Stabilisierung der Nomenklatur Karbonischer Pflansen. 1. // Taxon. 1967. Vol. 16, n 2. P. 124–129.

Wang C.Y. Conodont Biostratigraphy of China // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1990. Vol. 118. P. 591–610.

Waterhouse J.B. The paleoclimatic significance of Permian Productaceae from Queensland // Paeontol. and stratigr. Essays in honor D. Hill, 1969. P. 240–250.

Waterhouse J.B. The brachiopod genus *Tomiopsis* Benedictova from the Permian of Canada // J. Palaeontol. 1971a. Vol. 45, №1. P. 68–80.

Waterhouse J.B. The Permian brachiopod genus *Terrakea* Booker. Smiths. Contrib. Paleobiol. 1971b. № 3. P. 347–361.

Weiss C.E. Fossile Flora der junstein Steinkohlenformation und des Rotliegenden in Saar-Rhein-Gebiete. Bonn. 1869. Pt. 1. 250 p.

Whittaker R.H. Communities and ecosystems. New York: Macmillan. 1970. 162 p.

Williamson W.C. The genus *Sphenophyllum* // Nature. 1892. Vol. 47. 11 p.

Yao Zhao-qi. Psygmophylloids of the Cathasia flora. // Acta Paleontologica Sinica. 1989. Vol. 28, № 2. P. 171–191.

Zalessky G.M. Etudes des insectes permiens du bassin de la Sylva et problemes de l'évolution de la classe des insectes. 1: Sur un nouveau représentant de la Protohyménopteres et sur les voies du processus d'évolution dans la morphologie de la nervation des ailes de ce groupe // Problems of paleontology. 1937a. Vol. 2/3. P. 601–607.

Zalessky G.M. Etudes des insectes permiens du bassin de la Sylva et problemes de l'évolution de la classe des insectes. 2: Sur un nouveau représentant des Protohyménopteres et sur ses rapports Phylogénétiques //Problems of paleontology. 1937b. Vol. 2/3. P. 609–613.

Zalessky G.M. Etudes des insectes permiens du bassin de la Sylva et problemes de l'évolution dans la classe des insectes // Problems of paleontology. 1939. Vol. 5. P. 33–91.

Zalessky M.D. Observations sur de nouveaux spécimens du *Psygmophyllum expansum* Brongniart et sur une nouvelle plante fossile *Idelopteris elegans* n.g. et sp. // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929a. № 8. P. 717–727.

Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permiennes // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929b. Vol. 6. P. 677–669.

Zalessky M.D. Sur la *Syniopteris nesterenkoi* n.g. et sp. et le *Syniopteris demetriana* n. g. et sp. n., nouveaux végétaux permiens. // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des Sciences Phys.- Math. Ser. 7. 1929 c. № 8. P. 729–736.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux paléozoique de Sibérie // Ann. Soc. geol. Nord. 1932. Vol. 57. P. 111–134.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inferieur de l'Oural. I // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math. 1933. № 2. P. 283–298.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien du bassin de Kousnetzk. 2 // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math. 1934a. № 5. P. 743–776.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permiens du bassin de la Petchora. I. // Bul. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. 1934b. №. 2/3. P. 241–290.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of paleontology. 1937a. Vol. 2/3. P. 37–101.

Zalessky M.D. Flores permiennes de la plaine Russie, de l'Oural et du bassin de Kouznetzk et les corrélations des dépôts qui les contiennent // Problems of paleontology, I937b. Vol. 2/3. P. 9–35.

Zalessky K.D. Sur deux végétaux permiens nouveaux du Bardien de l'Oural // Bul. de la Société géologique de France. Ser. 5. 1939a. Vol. 9, fasc. 8/9. P. 703–711.

Zalessky M.D. Végétaux permiens du Bardien de l'Oural // Problems of paleontology. 1939b. Vol. 5. P. 329–374.

Zimmerman W. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Uberblick uber Tatsachen und Probleme. Jena: G. Fischer Verlag, 1930. 700 s.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart: G.Fischer Verlag, 1959. 777 S.

Таблицы I–XXXII

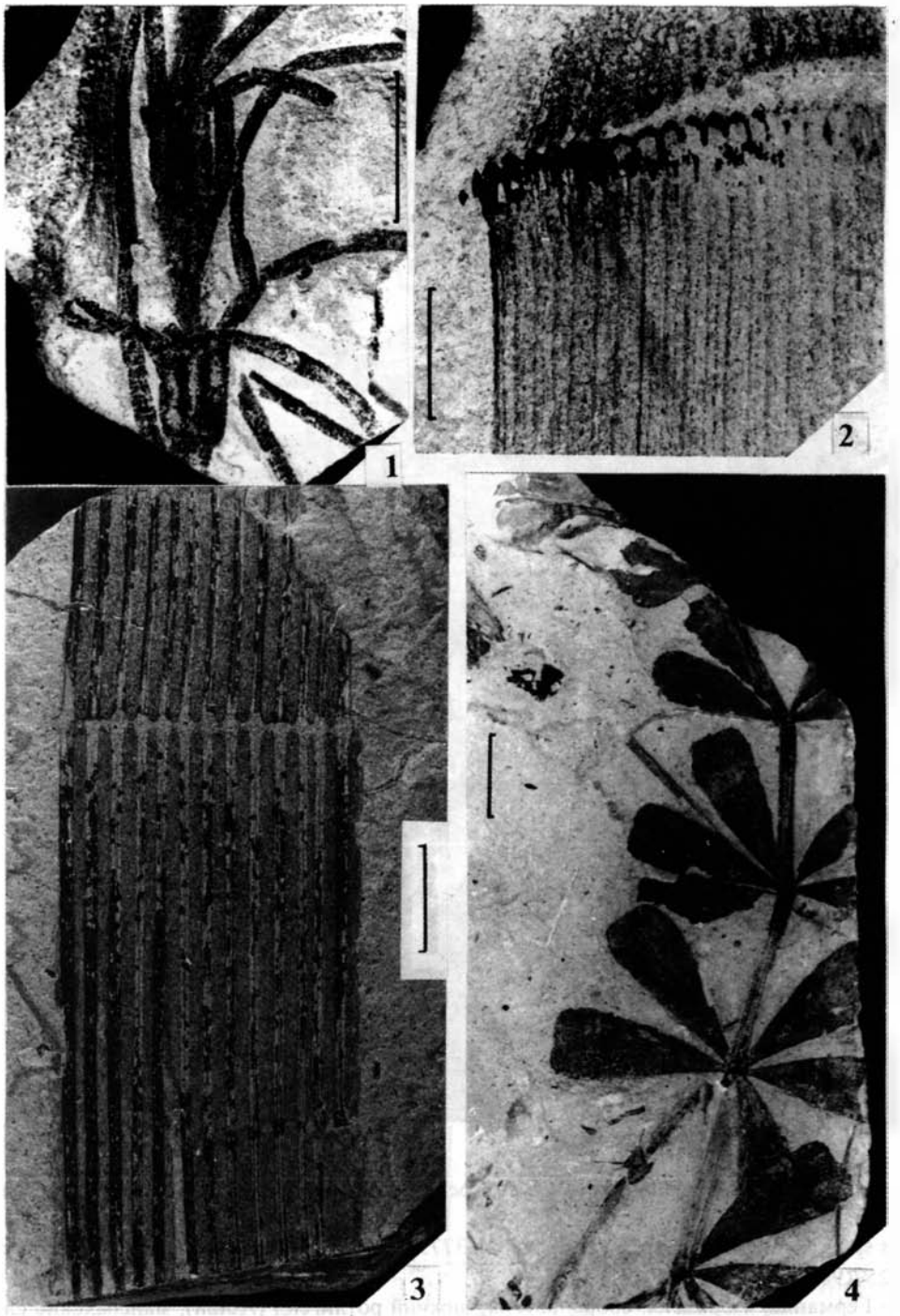


Таблица I. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Phyllotheca* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/290(91); 2 – *Paracalamitina ignatievii* Naug., голотип № 3773(11)/ 87(89); 3 – *Paracalamites* sp. SVN-1, экз. №3773(11)/ 85а(89); 4 – *Sphenophyllum biarmicum* Zal., экз. № 3737/14. Мест. Чекарда-1, сл. 7 (3) и сл. 10 (1–2,4). Длина масштабной линейки – 1 см.

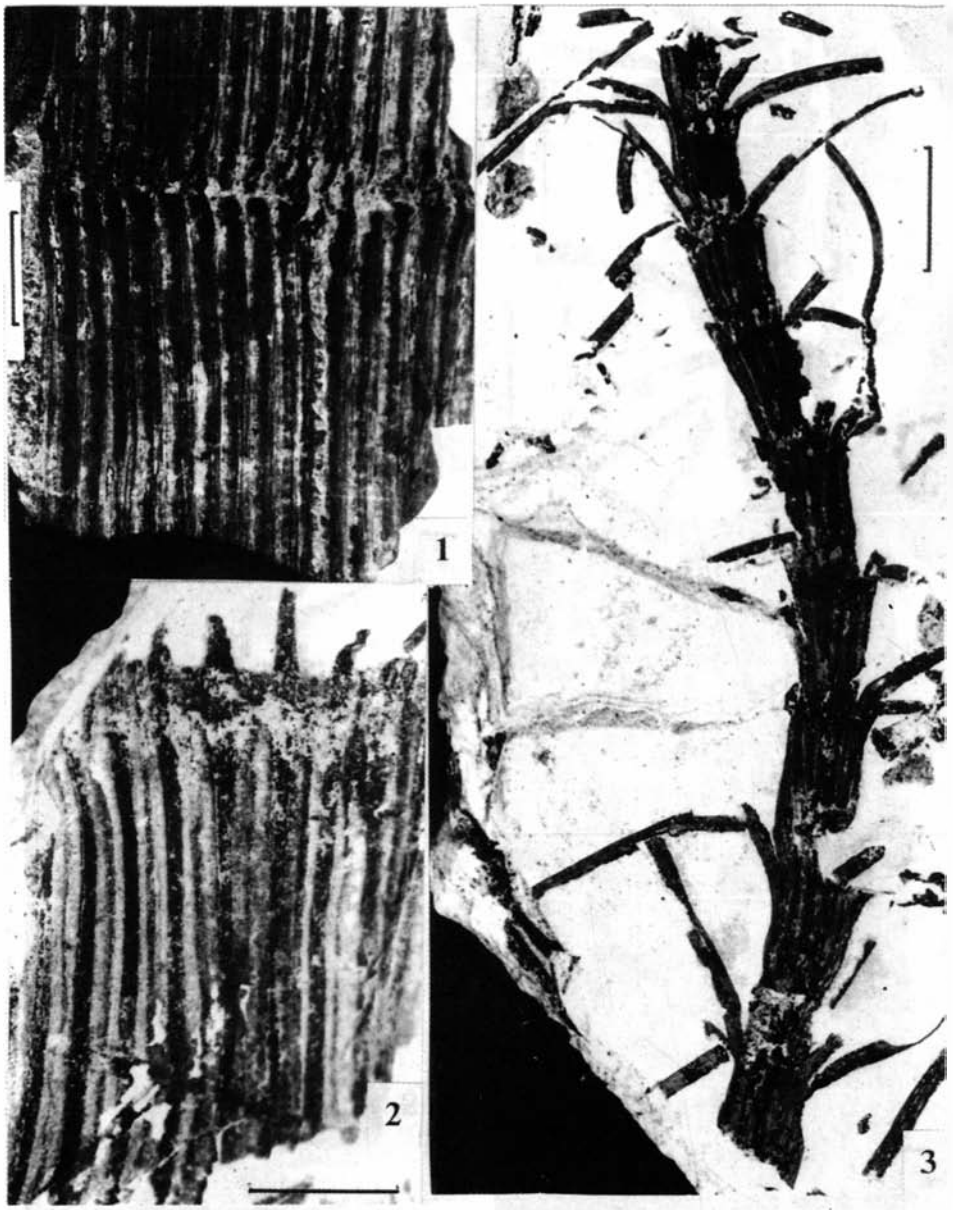


Таблица II. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья (2, 3) и близкие формы из перми Западной Европы (1)

1 – *Paracalamites* sp.; 2 – *Phyllotheca* sp. SVN-2, экз. № 3773(11)/122(89); 3 – *Phyllotheca* aff. *stenophylloides* Zal., экз. № 3773(11)/257(90).

Мест. Манебах – Германия, Тюрингия, сборы автора; нижний ротлигенд (Autun), манебахские слои (1); Чекарда-1 сл. 10 (2-3). Длина масштабной линейки – 1 см.

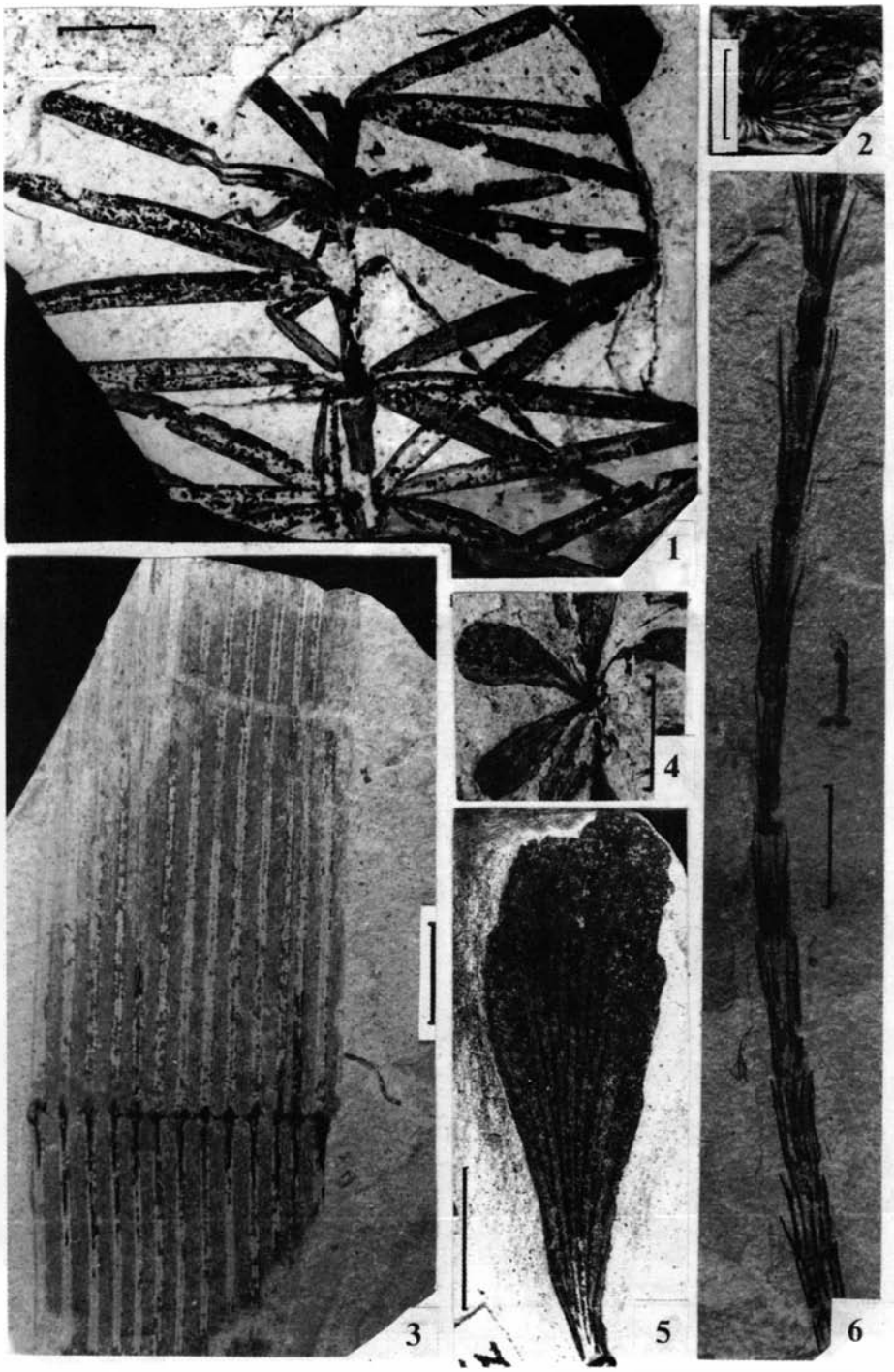


Таблица III. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., экз. № 3773(11)/23(89); 2 – *Phyllotheca* sp., экз. № 3773(11)/ 216(90); 3 – *Paracalamites* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/ 85(89); 4, 5 – *Sphenophyllum biarmicum* Zal.: 4 – экз. № 3773(11)/24(90), 5 – экз. № 3737/146; 6 – *Phyllotheca* ex gr. *campanularis* Zal. emend. Naug., экз. № 3773/346.
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (1,3), сл. 10 (4,5) Красная Глинка (6), Крутая Катушка (2). Длина масштабной линейки – 1 см (для 2 – та же самая, что и для 1).

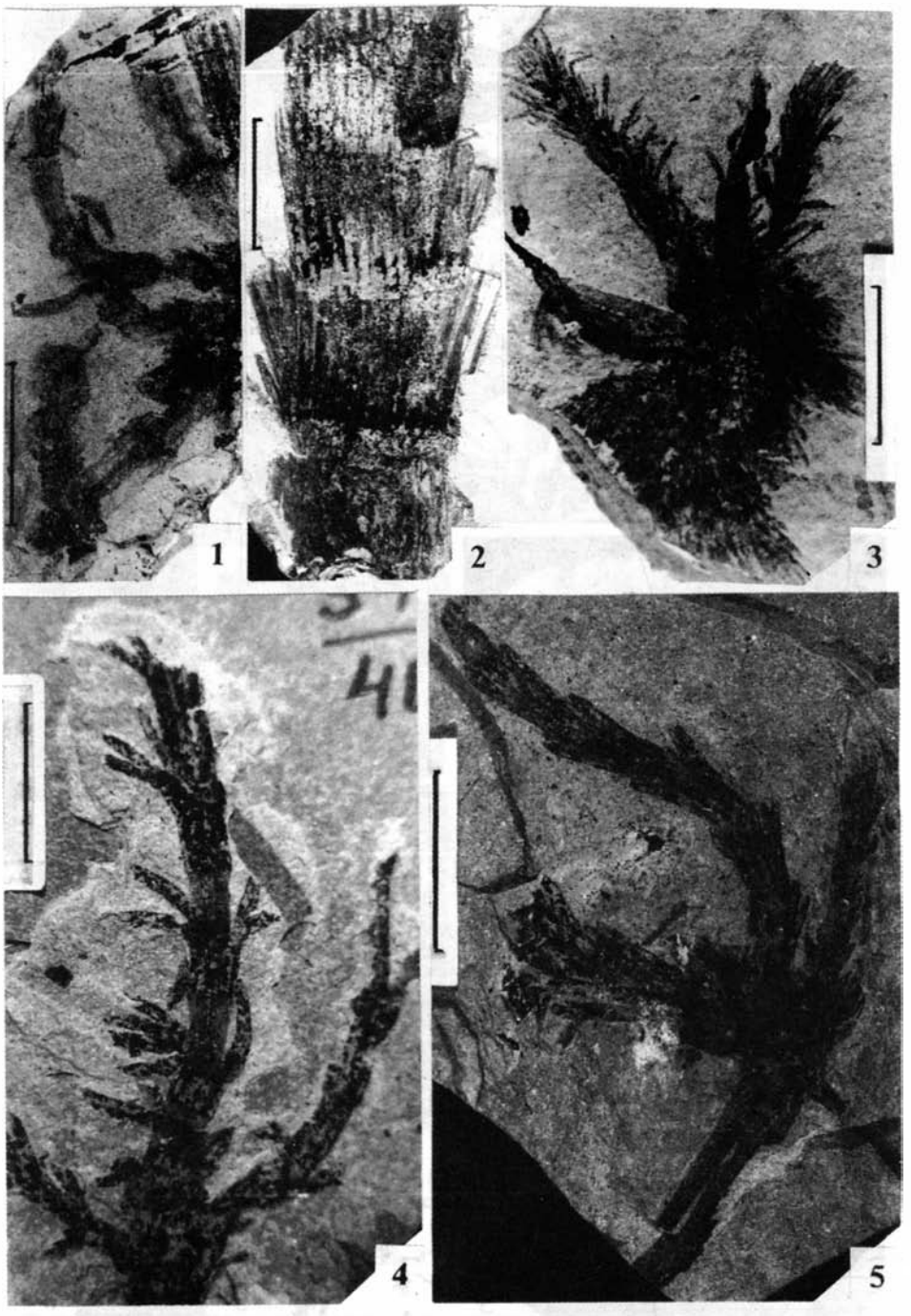


Таблица IV. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Phyllotheca biarmica* Zal., экз. № 3773(11)/102(89); 2–5 – *Phyllotheca campanularis* Zal. emend Naug.: 2 – экз. № 3773(11)/262(91), 3 – экз. № 3773(11)/105а(89), 4 – экз. № 3773/400а, 5 – экз. № 3773(11)/103(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (4,5), сл. 10 (1-3). Длина масштабной линейки – 1 см.

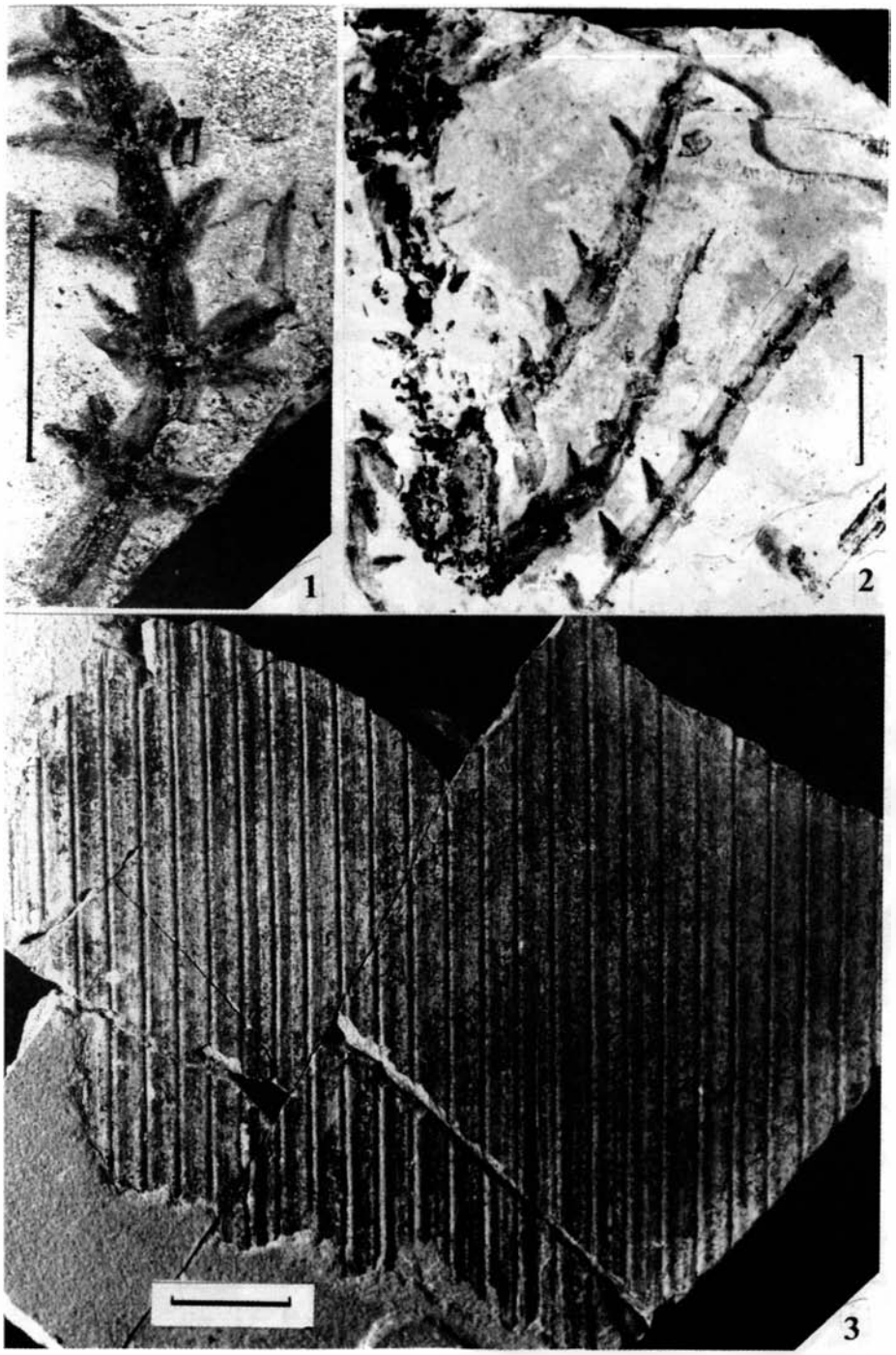


Таблица V. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья
1, 2 – *Phyllotheca biarmica* Zal.: 1 – экз. № 3737/193, 2 – экз. № 3773(11)/108(89); 3 – *Equisetina* (?) sp., экз. № 3773(11)/88(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (3), сл. 10 (1,2). Длина масштабной линейки – 1 см.

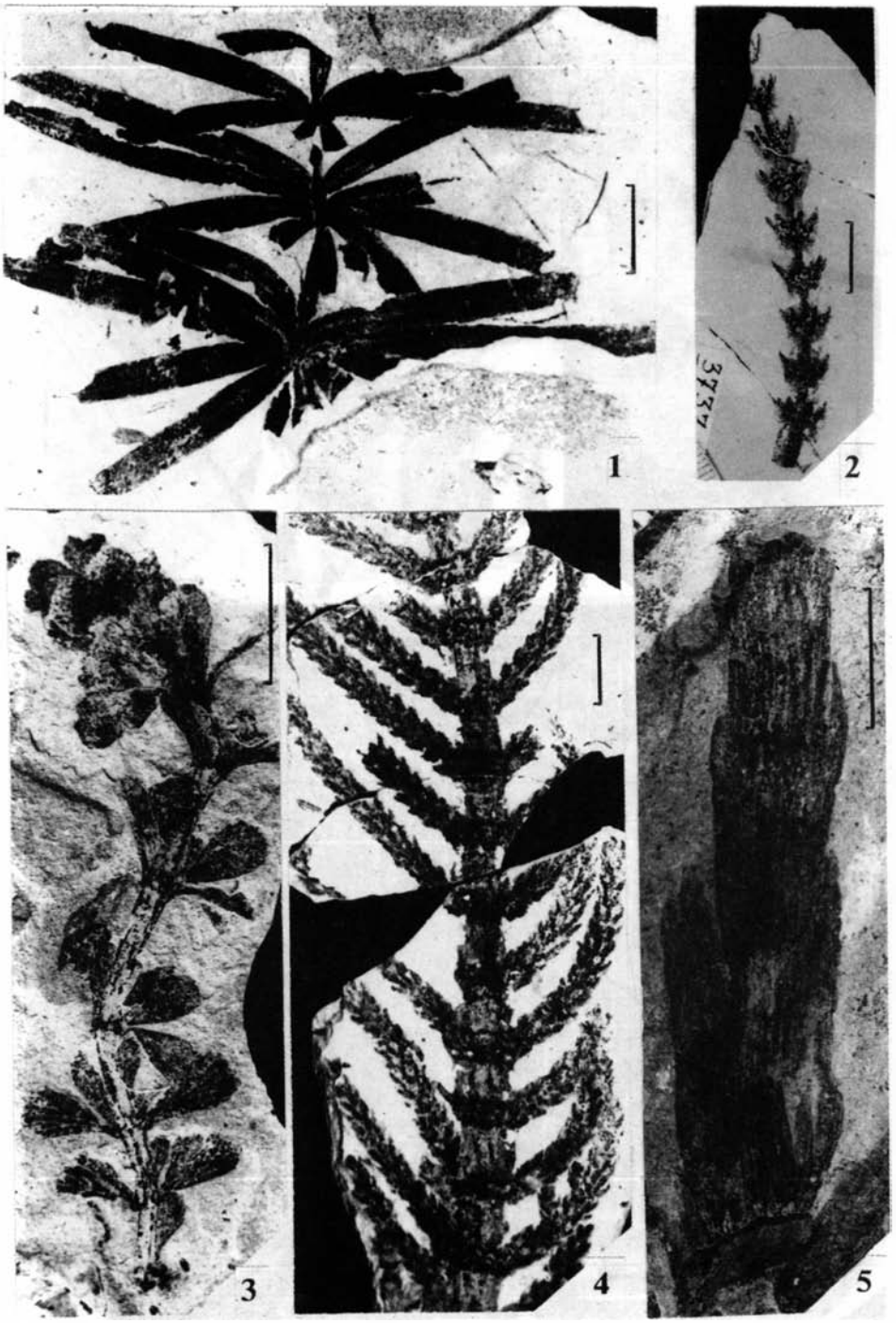


Таблица VI. Членистостебельные кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., экз. № 3737/ 46; 2 – *Phyllotheca biarmica* Zal., экз. № 3737/103; 3 – *Sphenophyllum biarmicum* Zal., экз. № 3773(11)/192 (90); 4 – *Sachyogyrus multifarius* Zal., экз. № 3773(11)/ 278(91); 5 – *Phyllotheca campanularis* Zal. emend Naug., экз. № 3773(11)/81(91).
Мест. Чекарда-1, сл. 10 (1,2). Длина масштабной линейки – 1 см.

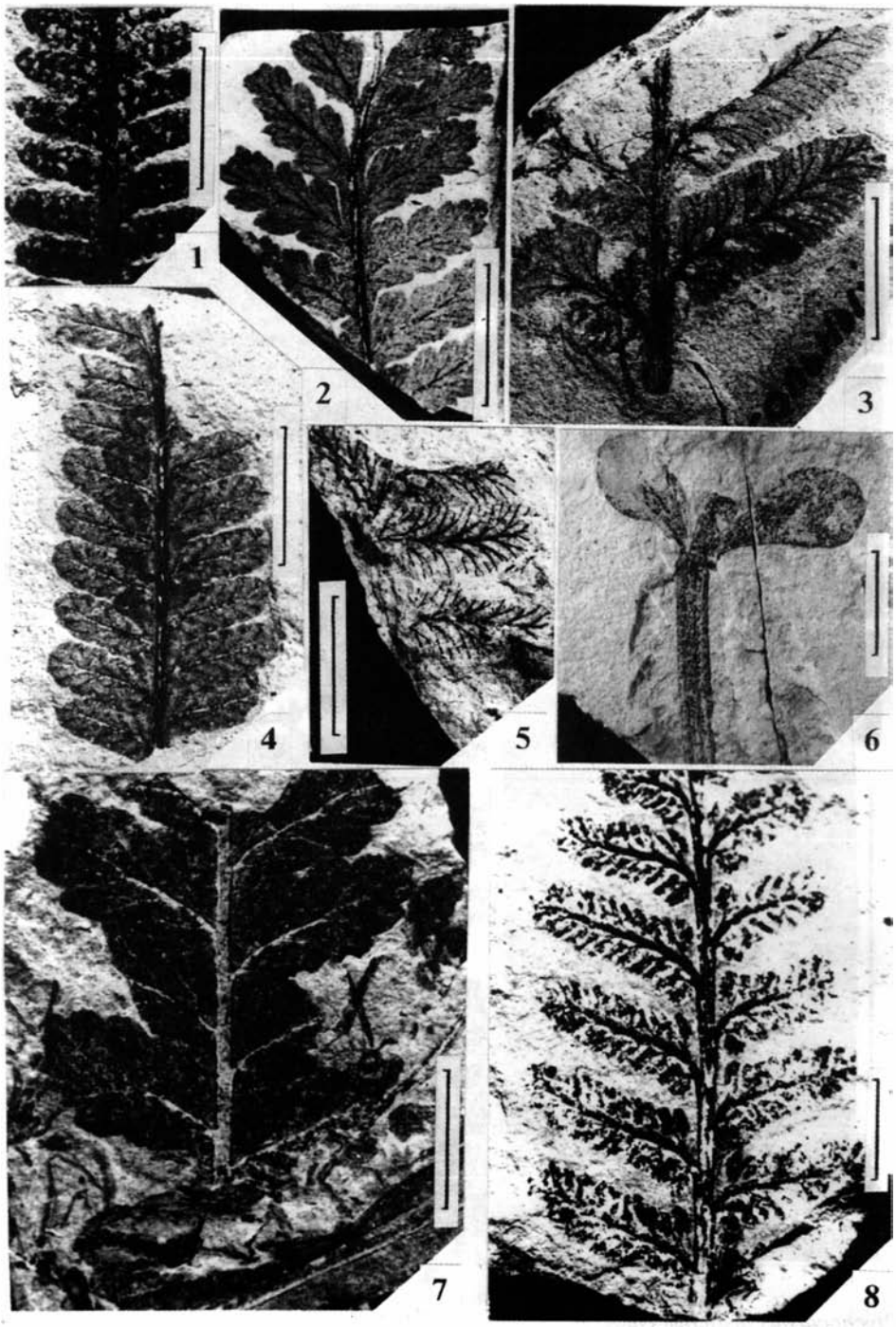


Таблица VII. Папоротниковидные (1–5, 7, 8) и членистостебельные (6) кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2, экз. № 3773(11)/255 (90); 2 – *Ovopteris* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/288(91); 3 – *Pecopteris helenaeana* Zal., экз. № 3773(11)/13(89); 4 – фертильное перо (*Pecopteris* cf. *filatovae* Sixtel), экз. № 3773(11)/292(91); 5 – *Pecopteris helenaeana* Zal., экз. № 3773(11)/61a(89); 6 – *Sphenophyllum biarmicum* Zal., экз. № 3773(11)/229(90); 7 – *Ovopteris* sp. SVN-1, в правом левом углу филлоид лепидофита, экз. № 3773(11)/287(91); 8 – *Orthotheca dicranophora* Naug., голотип № 3773(11)/291(91).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (1,7) и сл. 10 (2–6, 8). Длина масштабной линейки – 1 см.

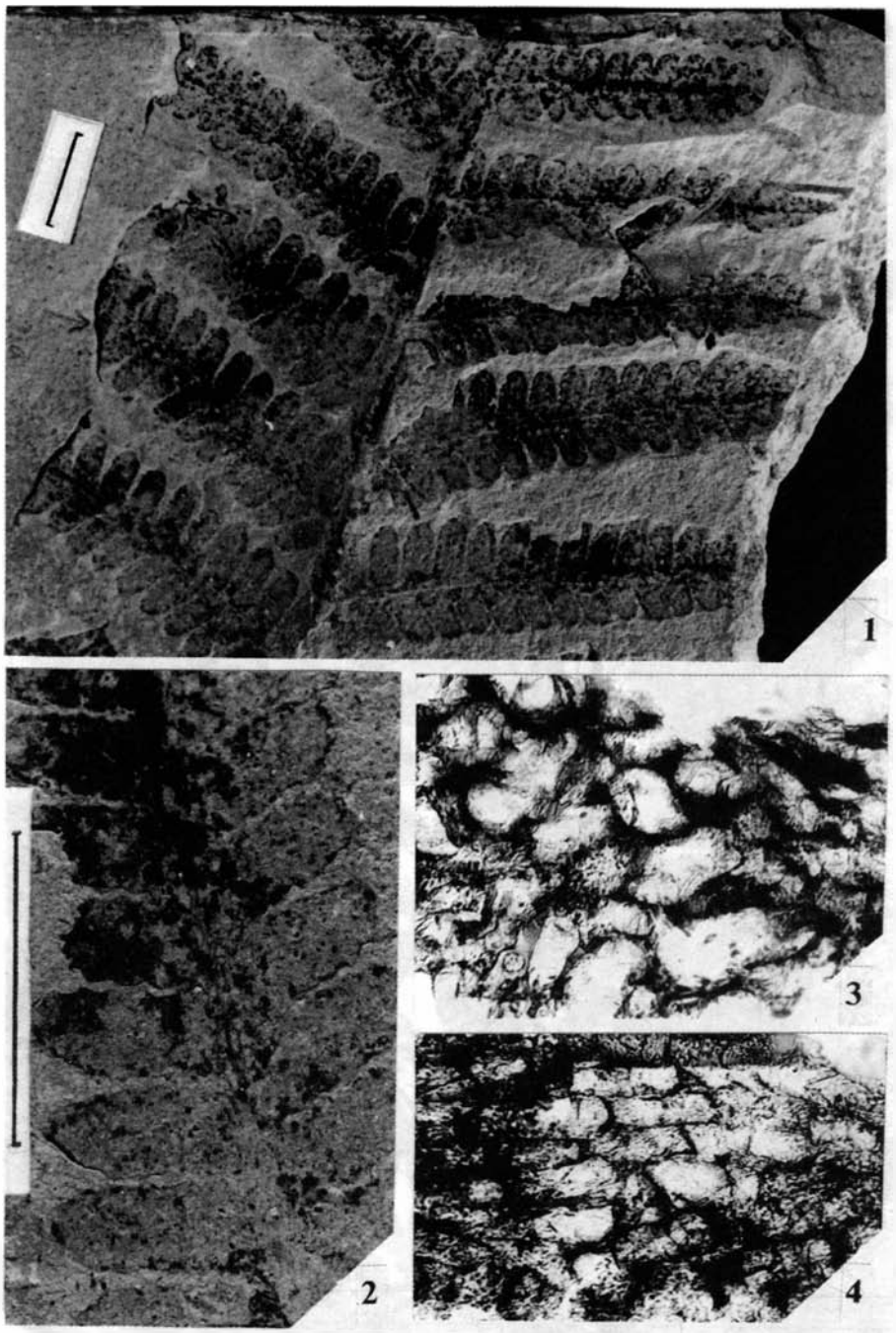


Таблица VIII. *Ptychocarpus distichus* Naug.
1 – общий вид голотипа; 2 – отдельное перо последнего порядка; 3, 4 – кутикула *P. distichus* Naug. 1–4 – голотип № 3773(11)/27(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см; 3. 4 – x200.

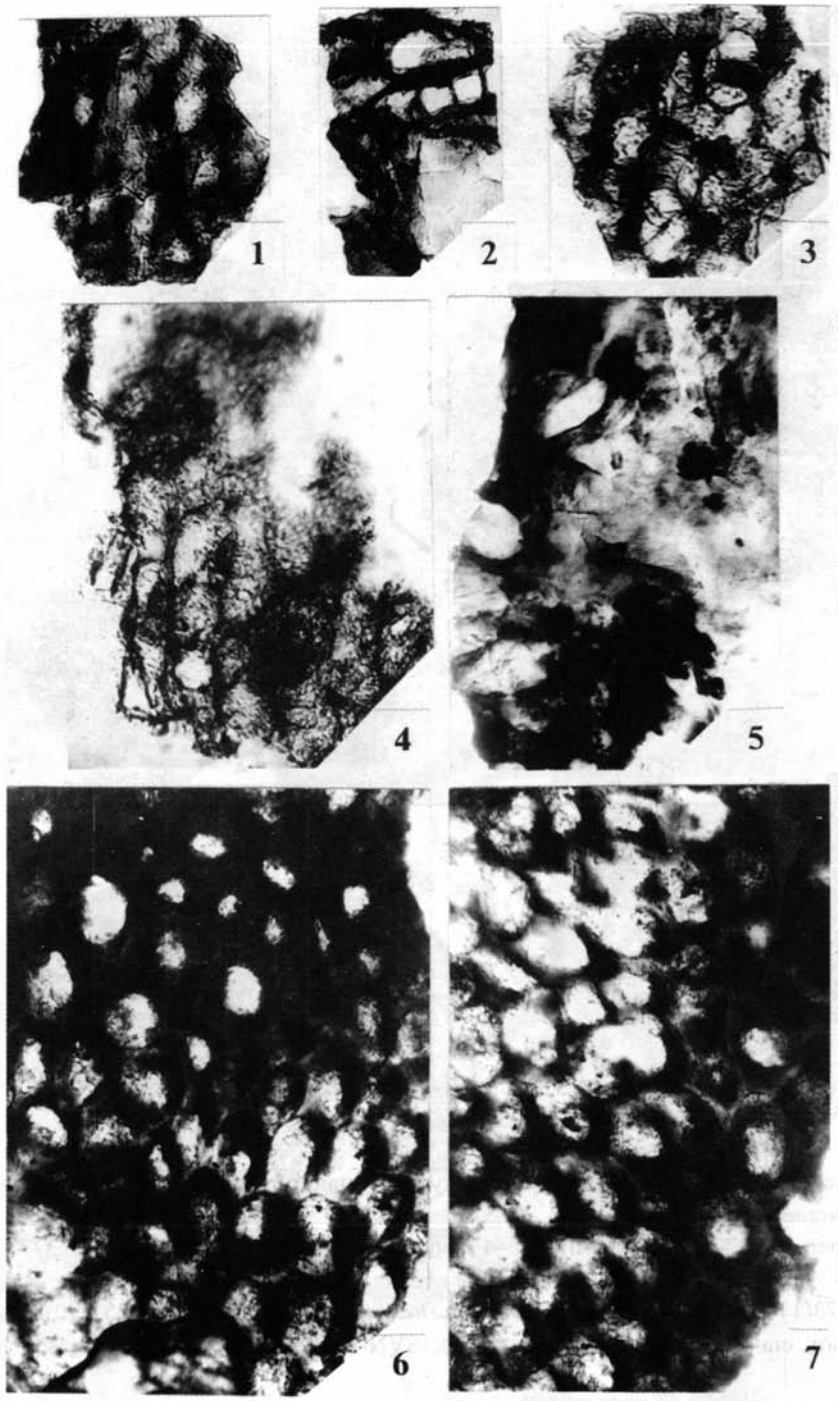


Таблица IX. Папоротниковидные кунгурского яруса Среднего Приуралья. Эпидермально-кутикулярное строение 1, 2 – *Ptychocarpus* sp. SVN-1:1 – кутинизированная стенка спорангия, 2 – то же, с ребрами жесткости и тонкими перемычками между ними, преп. № 3773(11)/ 286(91)A; 3,4 – *P. distichus* Naug.: 3 – слабо кутинизированная стенка спорангия, 4 – фрагмент кутикулы с продольно вытянутыми клеточными стенками, преп. № 3773(11)/27(90)A; 5 – *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-1, кутикула стенки спорангия (?) с овальными и округлыми "ячеями", возможно, соответствующими местам прикрепления спор, преп. № 3773(11)/255 (90)A; 6,7 – кутикула с изометричными покровными клетками, стерильный лист папоротника типа *Pecopteris* ex gr. *uralica* Zal., преп. № 3773(11)/399(93).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. x200.

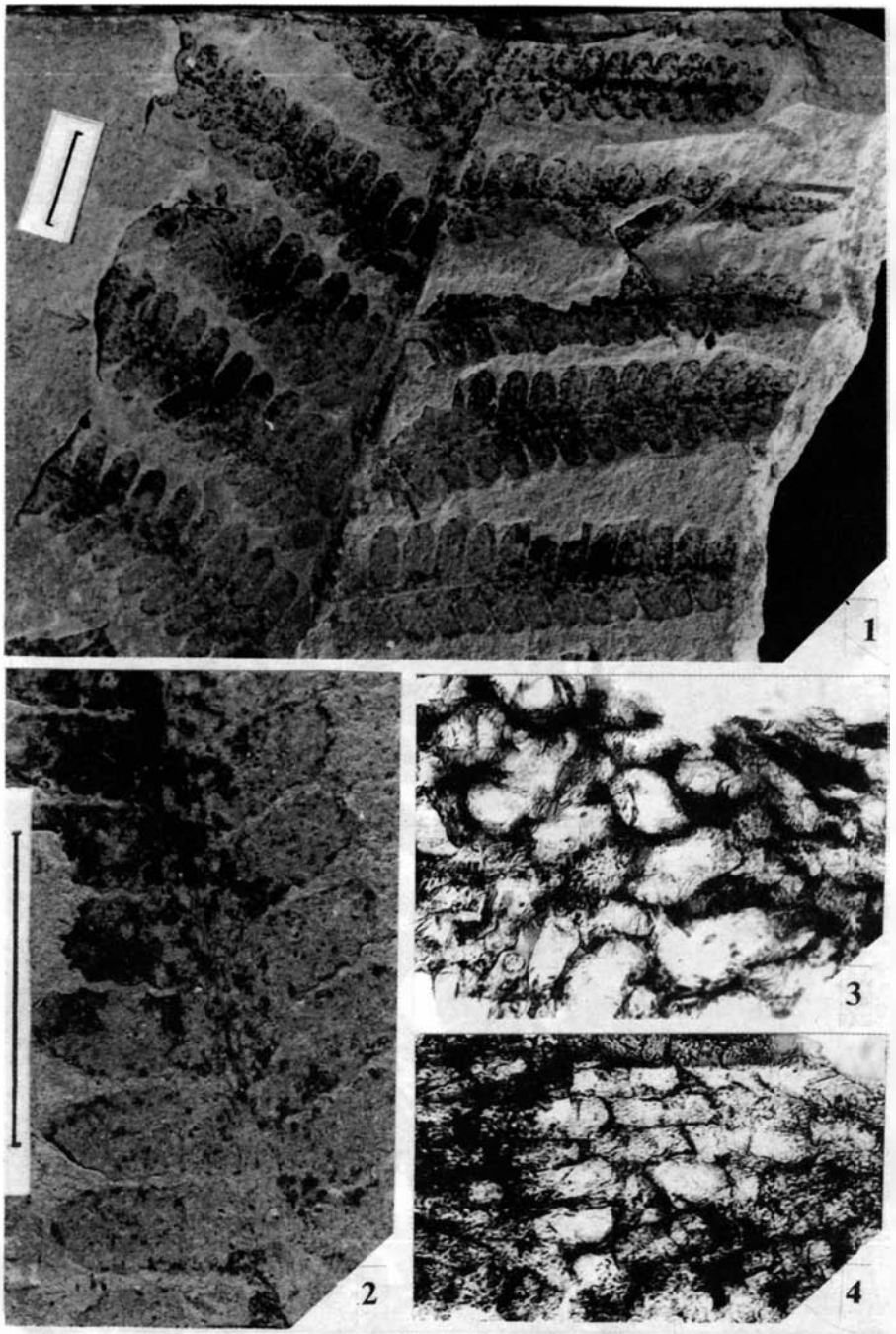


Таблица VIII. *Ptychocarpus distichus* Naug.
1 – общий вид голотипа; 2 – отдельное перо последнего порядка; 3, 4 – кутикула *P. distichus* Naug. 1–4 – голотип № 3773(11)/27(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см; 3. 4 – x200.

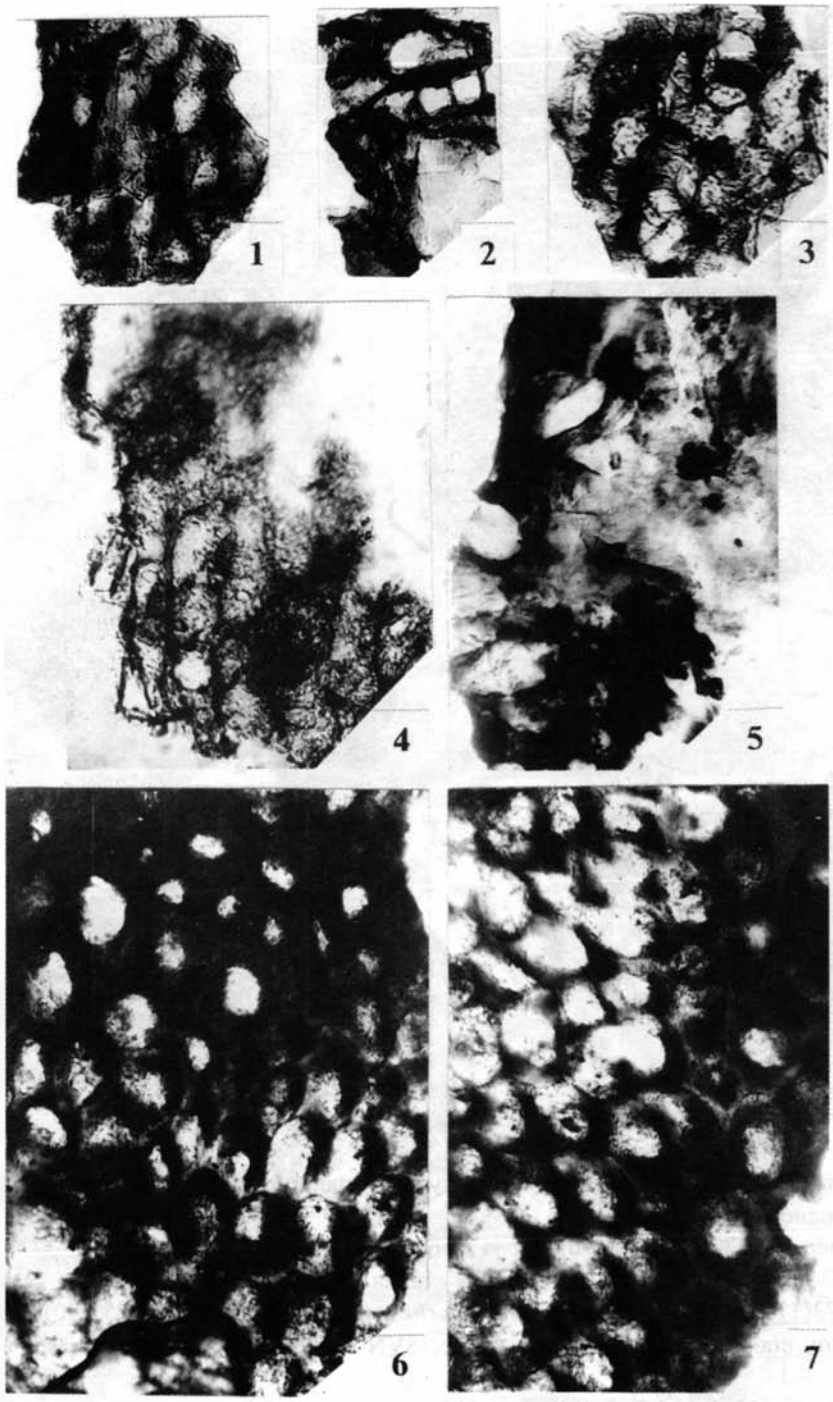


Таблица IX. Папоротниковидные кунгурского яруса Среднего Приуралья. Эпидермально-кутикулярное строение 1, 2 – *Ptychocarpus* sp. SVN-1:1 – кутинизированная стенка спорангия, 2 – то же, с ребрами жесткости и тонкими перемычками между ними, преп. № 3773(11)/ 286(91)A; 3,4 – *P. distichus* Naug.: 3 – слабо кутинизированная стенка спорангия, 4 – фрагмент кутикулы с продольно вытянутыми клеточными стенками, преп. № 3773(11)/27(90)A; 5 – *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-1, кутикула стенки спорангия (?) с овальными и округлыми "ячеями", возможно, соответствующими местам прикрепления спор, преп. № 3773(11)/255 (90)A; 6,7 – кутикула с изометричными покровными клетками, стерильный лист папоротника типа *Pecopteris* ex gr. *uralica* Zal., преп. № 3773(11)/399(93).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. x200.

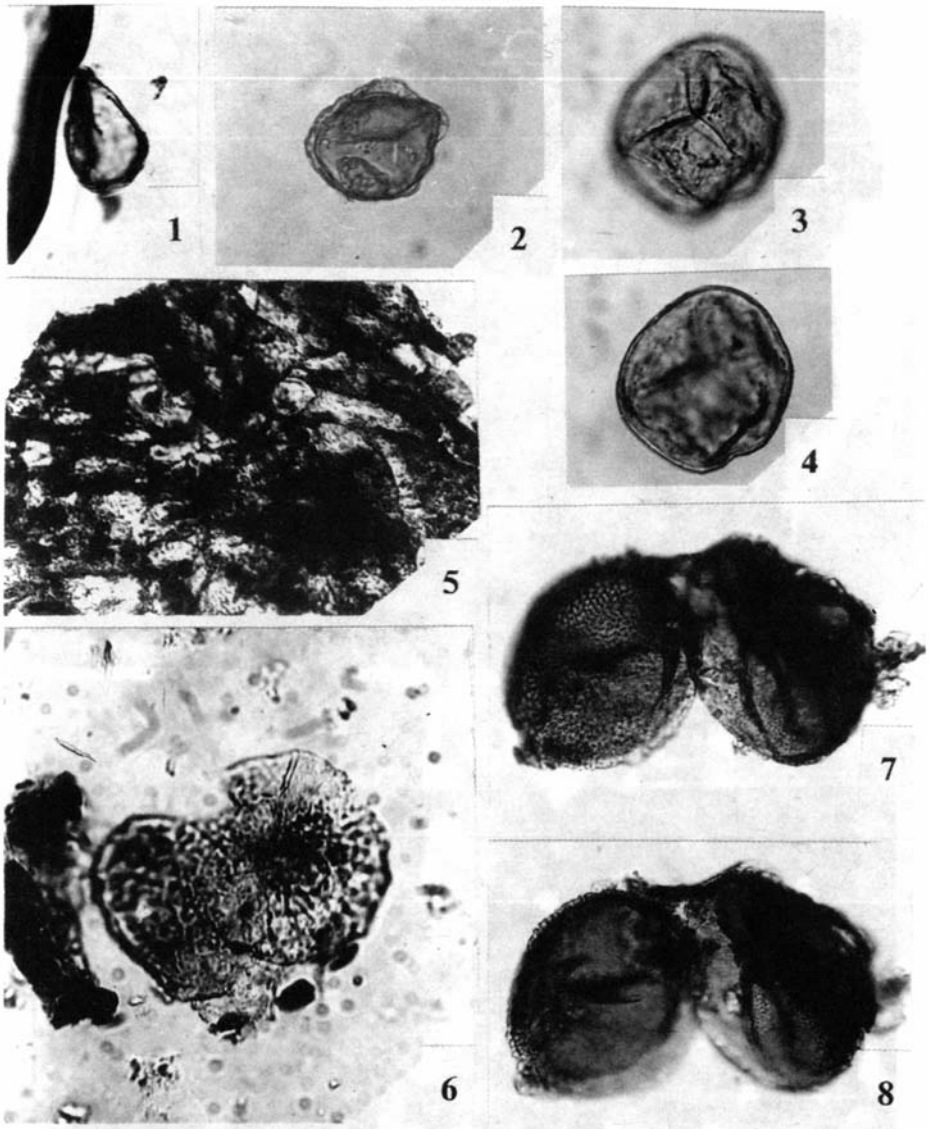


Таблица X. Изолированные споры (1–4, 6–8) и кутикула (5) папоротниковидных и /или членистостебельных кунгурского яруса Среднего Приуралья

1 – *Leiotriletes* sp., преп. № 3773(11)/255(90)A; 2–4 *Polymorphisporites* (?) sp., преп. № 3773(11)/255(90)A; 5 – *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-1, сильно кутинизированная стенка спорангия с удлиненными каналами неизвестной природы, преп. № 3773(11)/286(91)A; 6 – *Cyclogranisporites* sp., преп. № 3773(11)/255(90)A – споровая тетрада, обнаруженная у стенок спорангия *Ptychocarpus* (?) sp. SVN-2; 7,8 – *Apiculatisporites* sp., преп. № 3773(11)/255(90)A.

Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. 1-4, 6-8 – x 500, 5 –x 200.

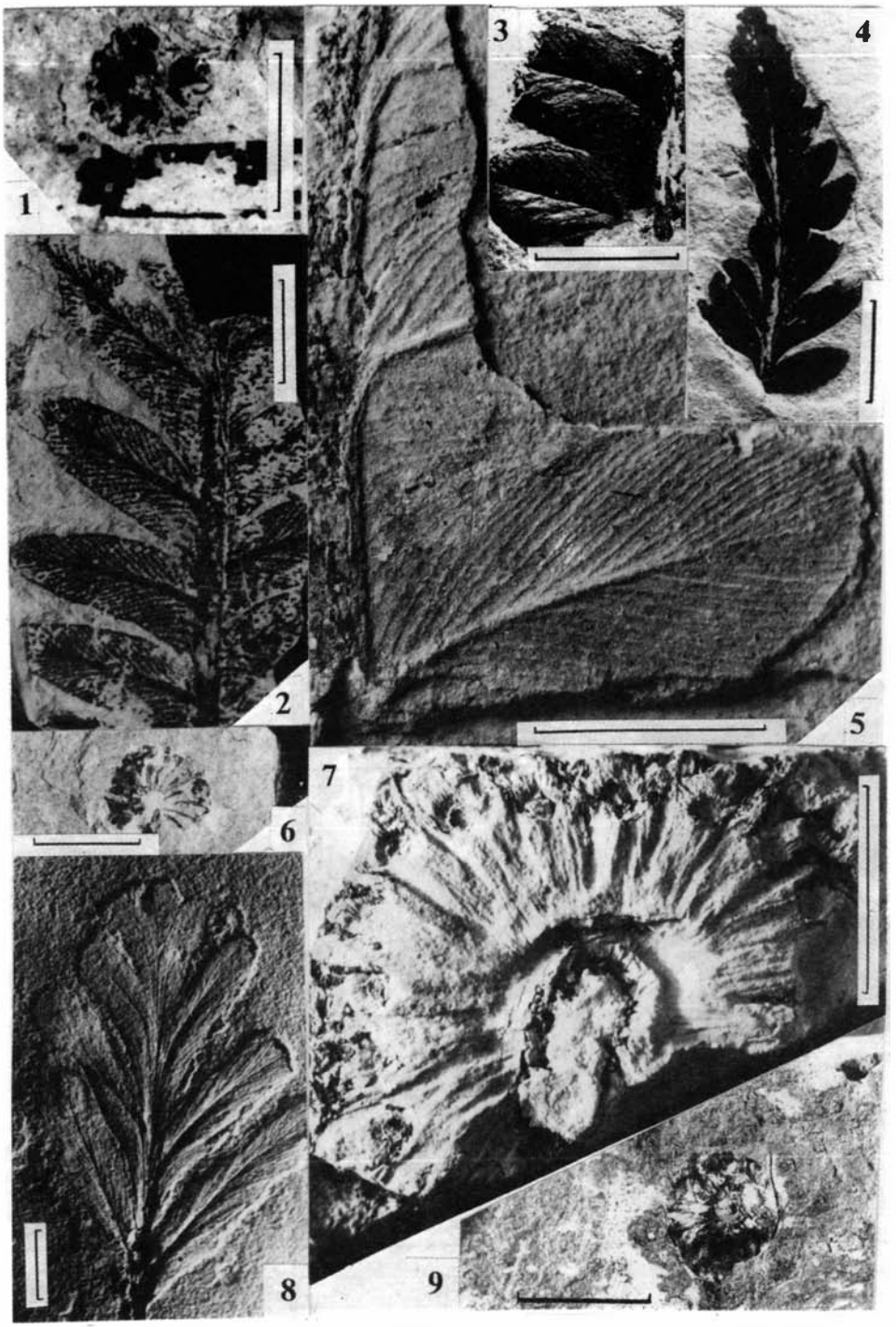


Таблица XI. Птеридоспермы кунгурского яруса Среднего Приуралья: стерильные листья и женские фруктификации *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp
1, 6, 7, 8 (отмечен стрелкой), 9 – семеносные диски *P. retensorium*: 1 – экз. № 3773(11)/61(89), 6 – экз. № 3773/881, 7 – экз. № 3737/182, 8 – экз. № 3773(11)/67(89), 9 – экз. № 3773(11)/244(91); 2–5, 8 – листья: 2 – экз. № 3737/72, 3 – экз. № 3737/218, 4 – экз. № 3737/132c, 5 – экз. № 3773/331, 8 – экз. № 3773(11)/67(89),
Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10, Крутая Катушка (9). Длина масштабной линейки – 1 см.

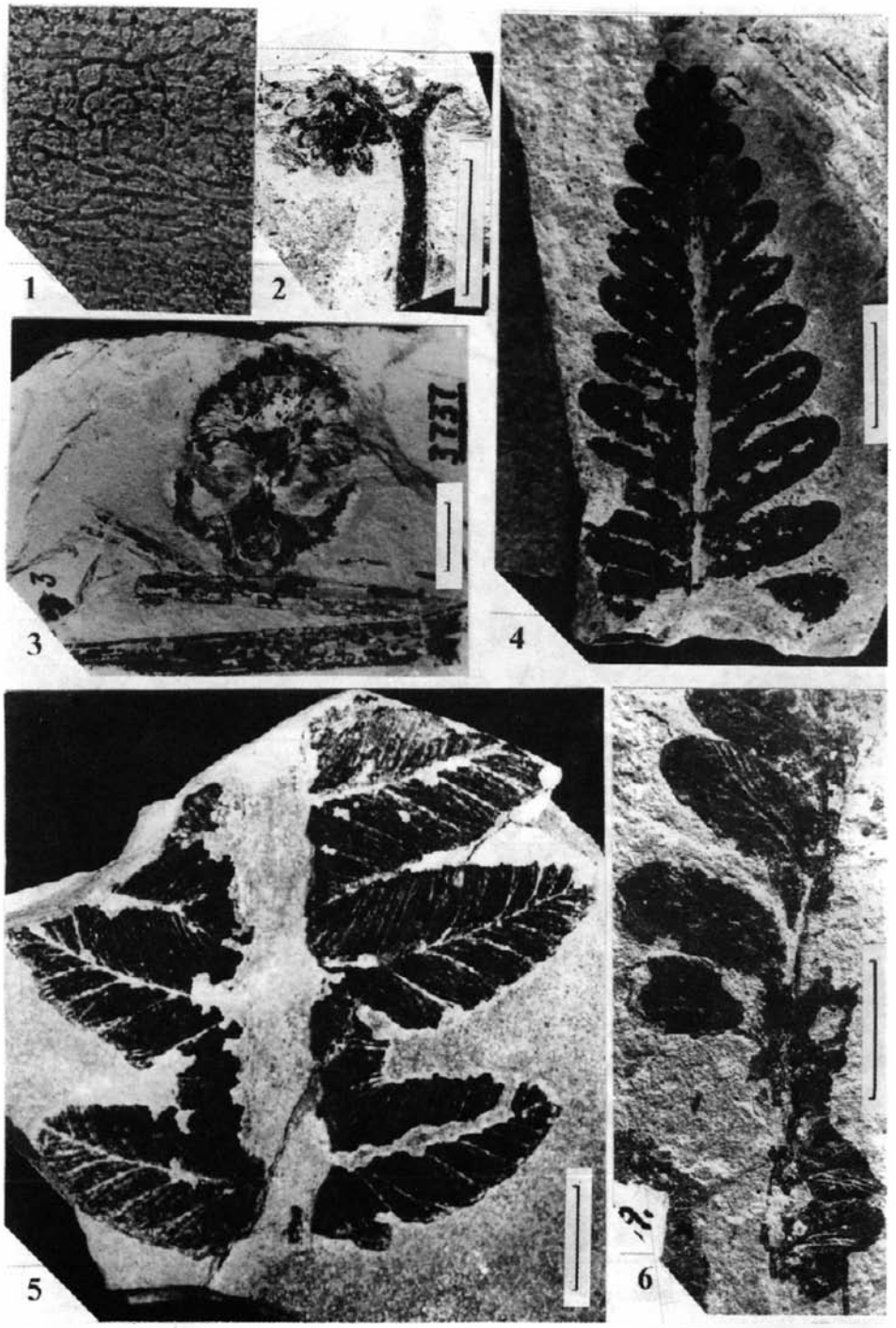


Таблица XII. Птеридоспермы кунгурского яруса Среднего Приуралья. Стерильные листья и фруктификации *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp

1, 4–6 – листья: 1 – кутикула верхней стороны листа, преп. № 3773(11)/ 54(89)1, 4 – экз. № 3773(11)/142 (89), 5 – экз. № 3773(11)/2(90), 6 – экз. № 3773(11)/48 (89); 2 – мужская фруктификация (микроспороклад), экз. № 3773(11)/306(91); 3 – семеносный диск *P. retensorium*, экз. № 3737/182б.

Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см.

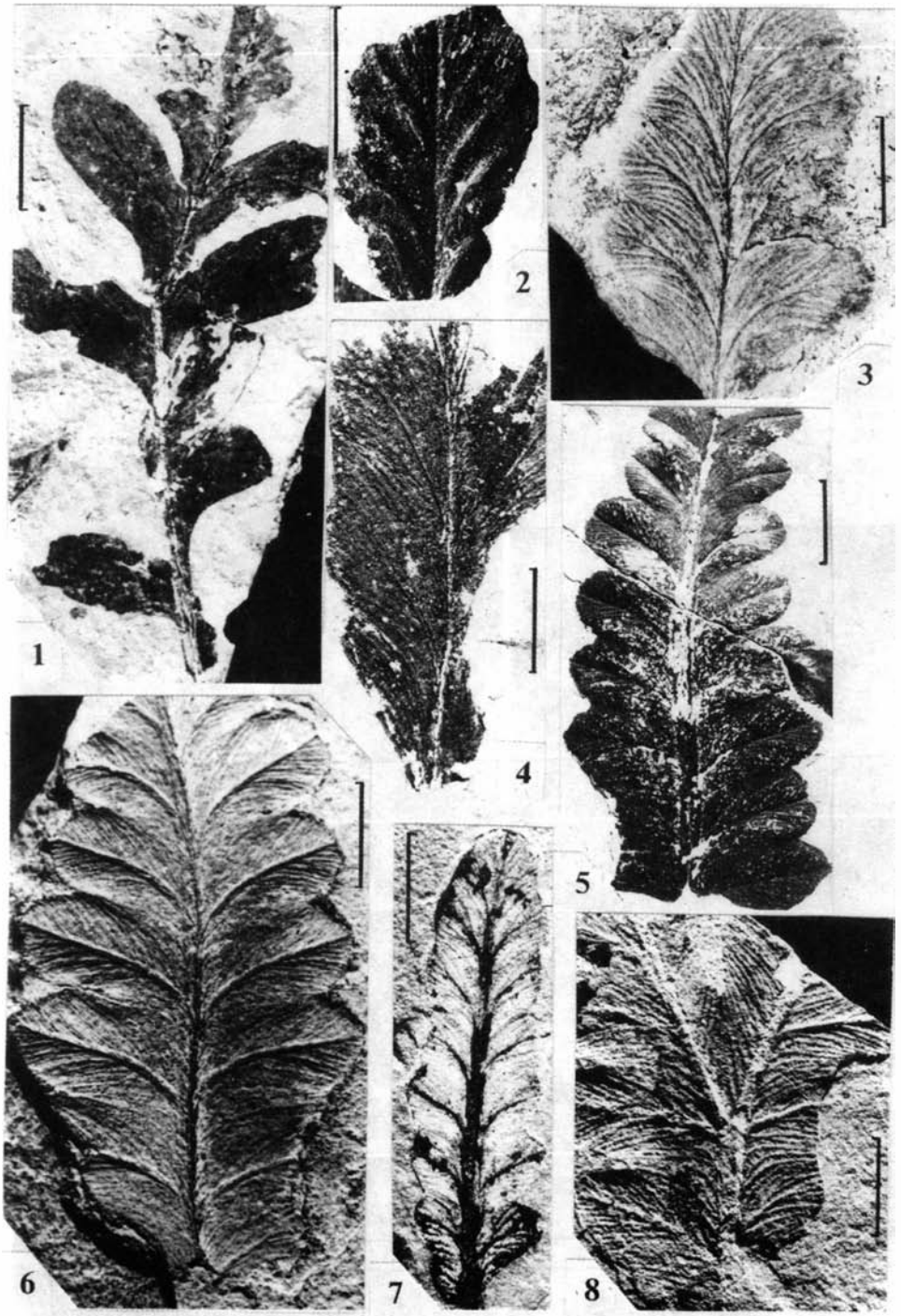


Таблица XIII. Птеридоспермы кунгурского яруса Среднего Приуралья – *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp. Стерильные листья, монотопная выборка

1 – экз. № 3773(11)/281(91); 2 – экз. № 3773(11)/119 (90); 3 – экз. № 3773(11)/191(90); 4 – экз. № 3773(11)/113(89); 5 – экз. № 3773(11)/284а(91); 6 – экз. № 3773(11)/284(91); 7 – экз. № 3773(11)/50а(89); 8 – экз. № 3773(11)/54а(89).

Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см.

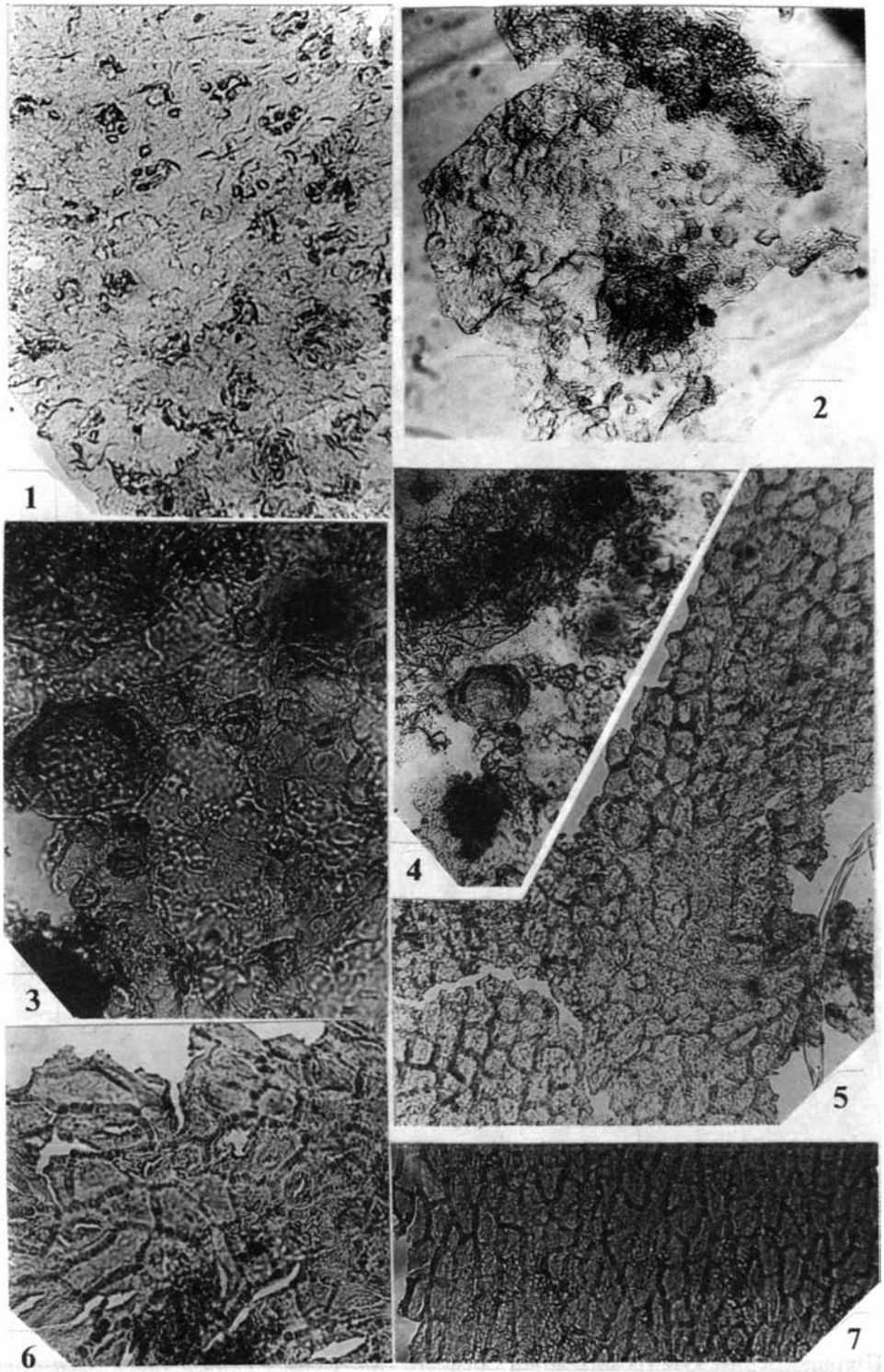


Таблица XIV. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp. Эпидермально-кутикулярное строение
1–4 – кутикула нижней стороны листа: 1 – преп. № 3773(11)/49(89)1, 2 – преп. № 3773(11)/66(89)B, 3, 4 – преп. № 3773(11)/55(89)1; 5–7 – кутикула верхней стороны листа, 5 – преп. № 3773(11)/55(89)1, 6 – преп. № 3773(11)/66(89)B, 7 – преп. № 3773(11)/54 (89)1.
Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. 1–2, 4–5, 7 – x100, 4, 6 – x200, 3 – x450.

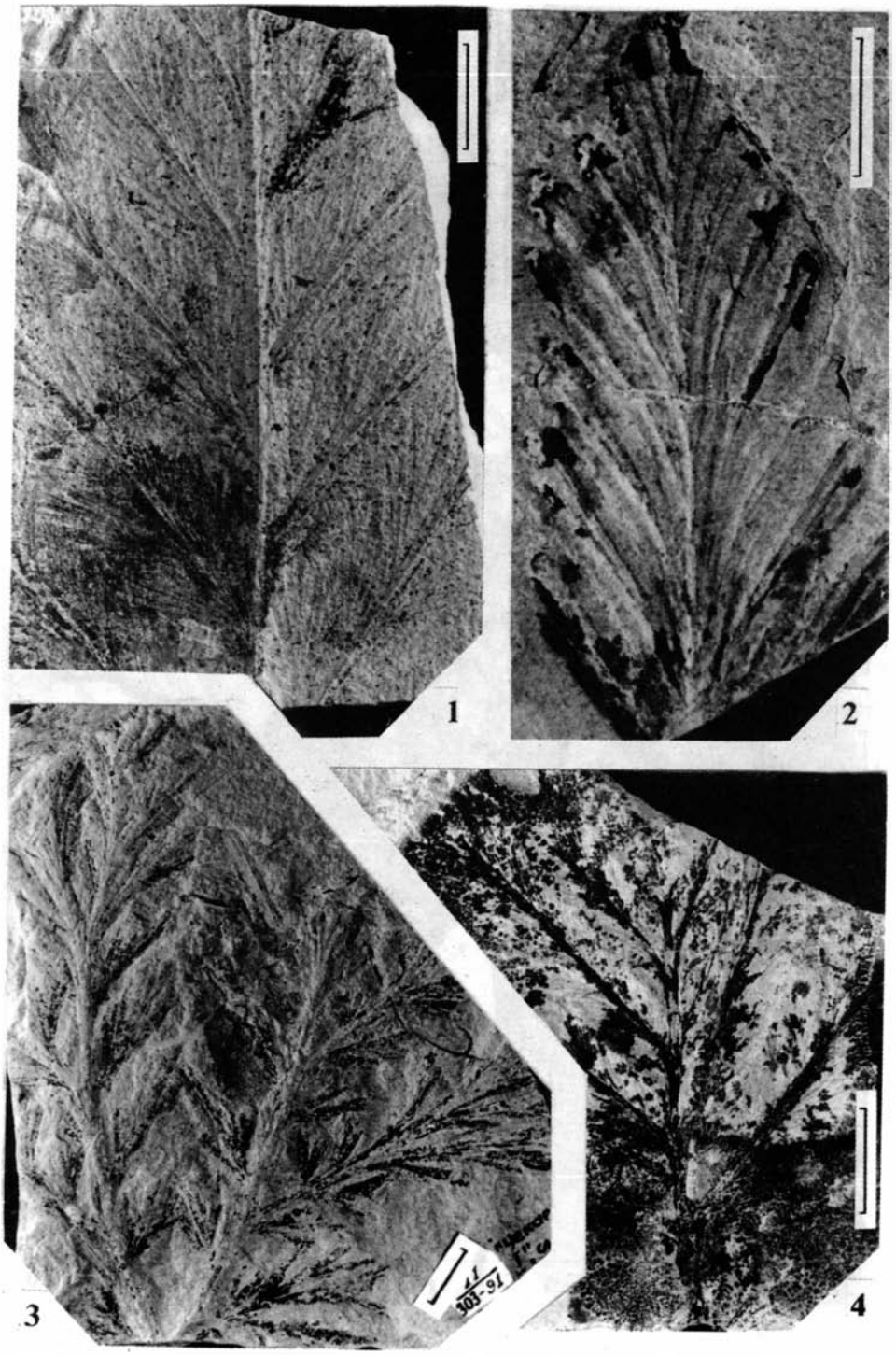


Таблица XV. Птеридоспермы кунгурского яруса Среднего Приуралья. Стерильные листья
1, 3–4 – *Gracilopteris lonchophylloides* Naug.: 1 – экз. № 3773/658, 3 – экз. № 3773(11)/303(91), 4 – экз. № 3773(11)/273(91); 2 – *Gracilopteris* (?) sp., экз. № 3773(11)/187(90).
Мест. Чекарда-1, сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см.

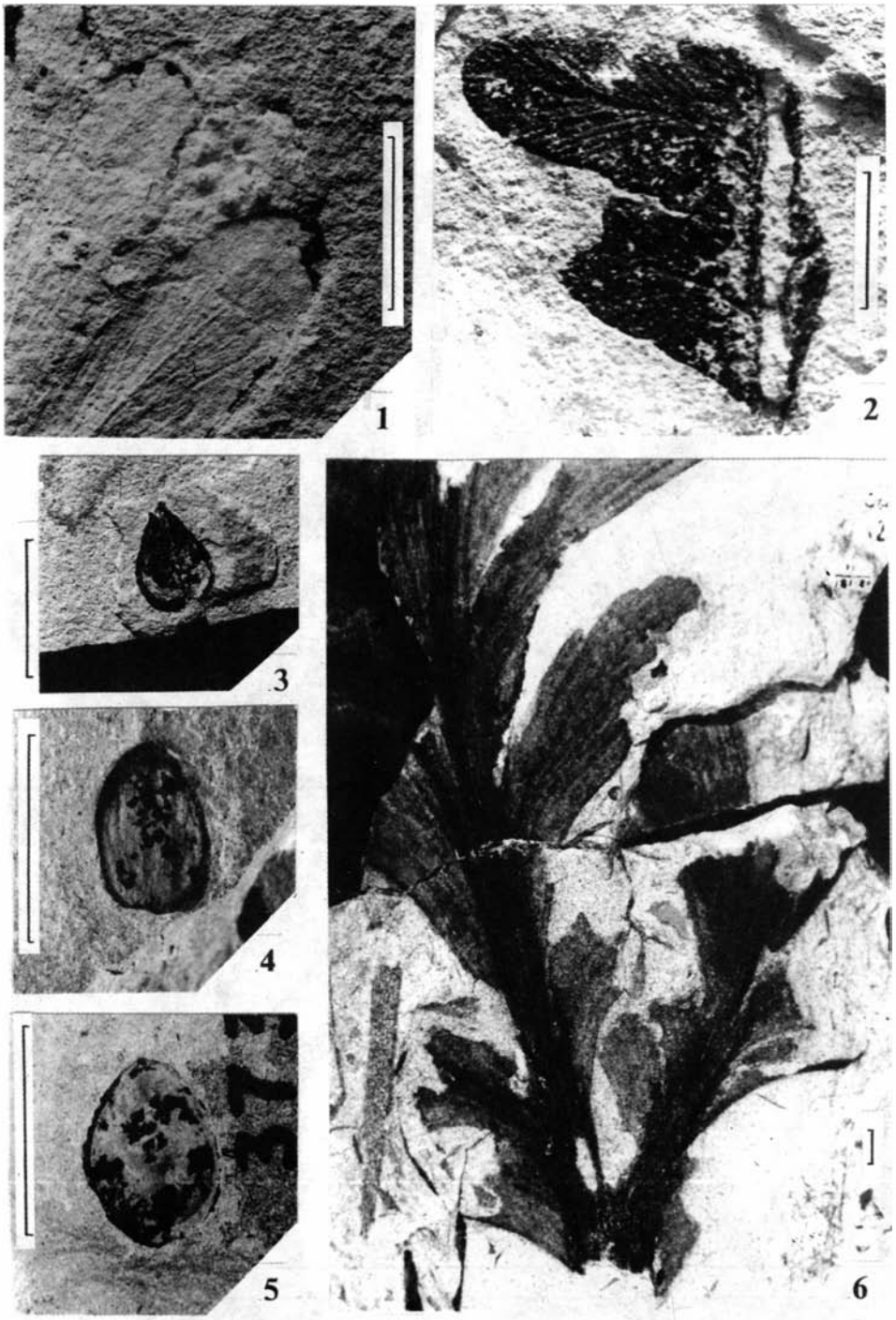


Таблица XVI. Птеридоспермы (1, 2, 6) и изолированные семена (3–5) кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, семеносный диск в ассоциации с листьями (см. также табл. XIII, фиг. 8), экз. № 3773(11)/67(89); 2 – *P. retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, фрагмент пера последнего порядка, экз. № 3773(11)/45(89); 3–5 – *Cordaicarpus uralicus* Dombr.: 3 – экз. № 3773(11)/ 115(89), 4 – экз. № 3737(11)/143, 5 – экз. № 3737/199; 6 – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. экз. № 3773(11)/181(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 10 (1–5), Красный Луг (6). Длина масштабной линейки – 1 см.

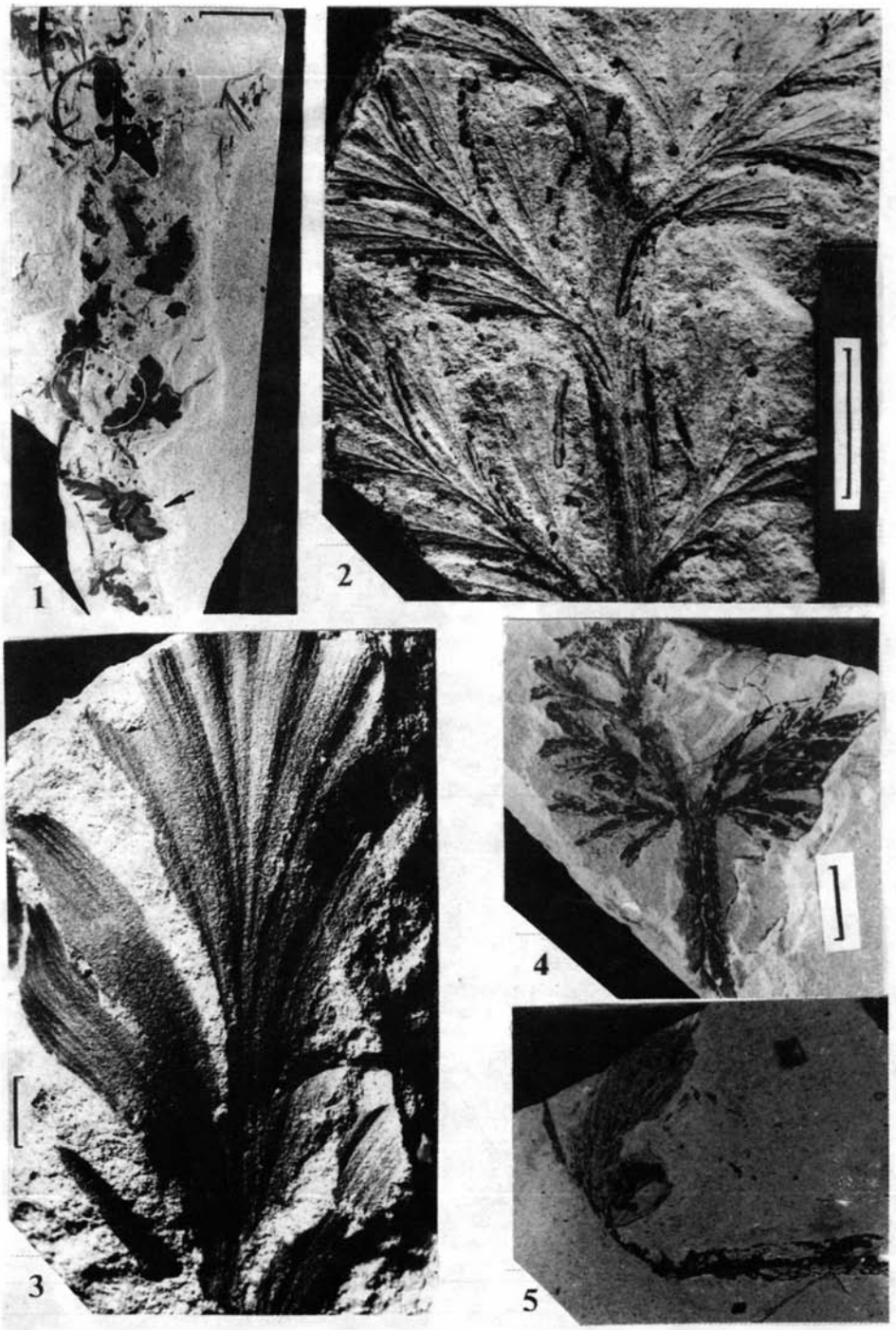


Таблица XVII. Папоротники (1) и птеридоспермы (2 – 5) кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Pecopteris* sp., отмечен стрелкой – часть вайи, сочетающая перышки с заостренной и закругленной верхушкой; все растительные остатки на этом образце располагаются в форме "волноприбойной полосы", образец и фотография В.Г. Новокшонова; 2 – *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., экз. № 3773(11)/305(91); 3 – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., экз. № 3773(11)/182(90); 4 – *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimp., экз. № 3773(11)/324(92); 5 – *Samaropsis* (?) *complanata* Naug. в прикреплении к листу псигмофиллоидной морфологии, голотип № 3773(11)/53а(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (5) , сл. 10 (1, 2). Длина масштабной линейки – 1 см.

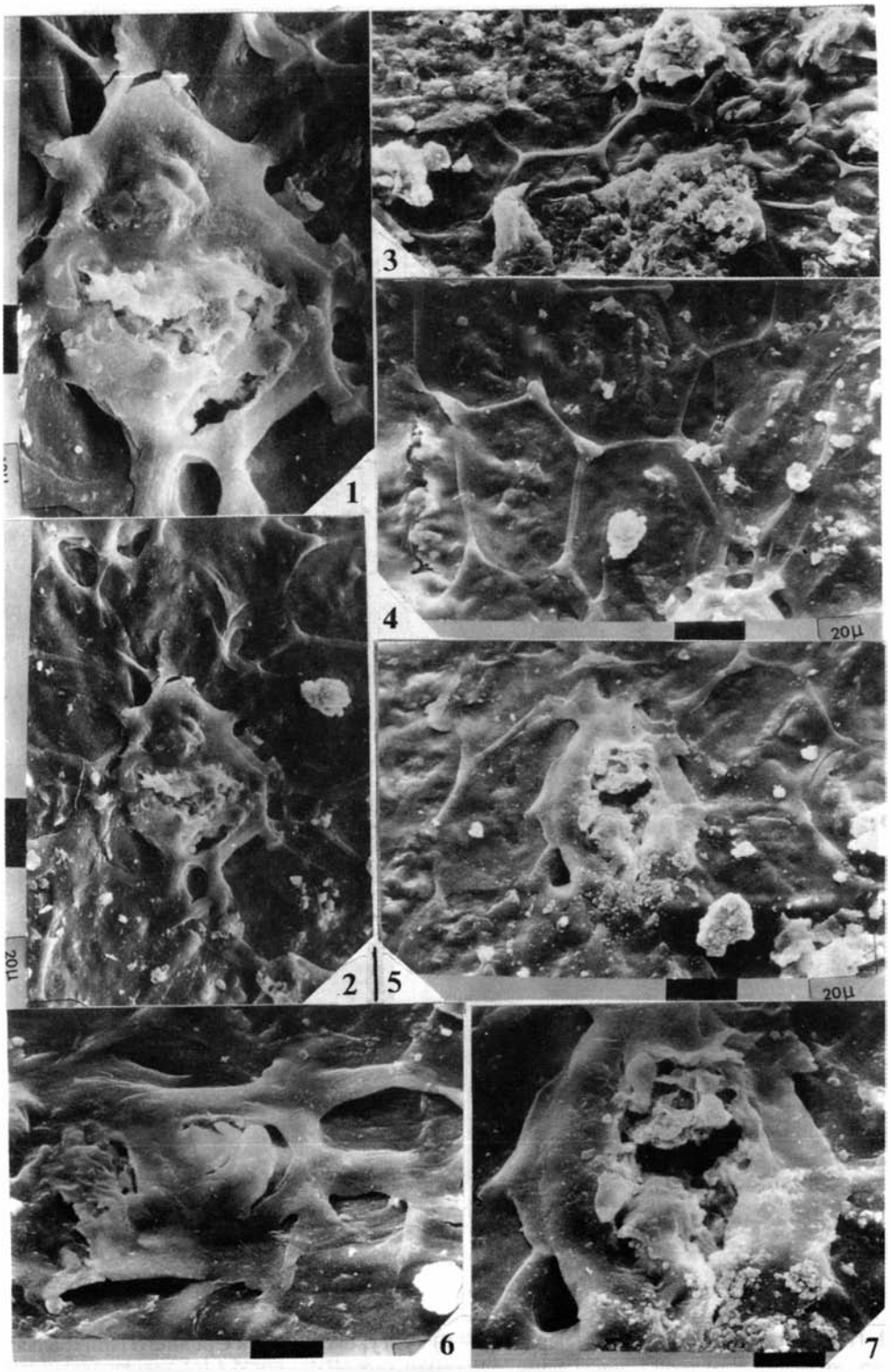


Таблица XVIII. Эпидермально-кутикулярное строение *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., преп. № 3773(11)/377(93).
Мест. Чекарда-1, сл. 7. Длина масштабной линейки – 10 (1, 6, 7), 20 (2–5) см.

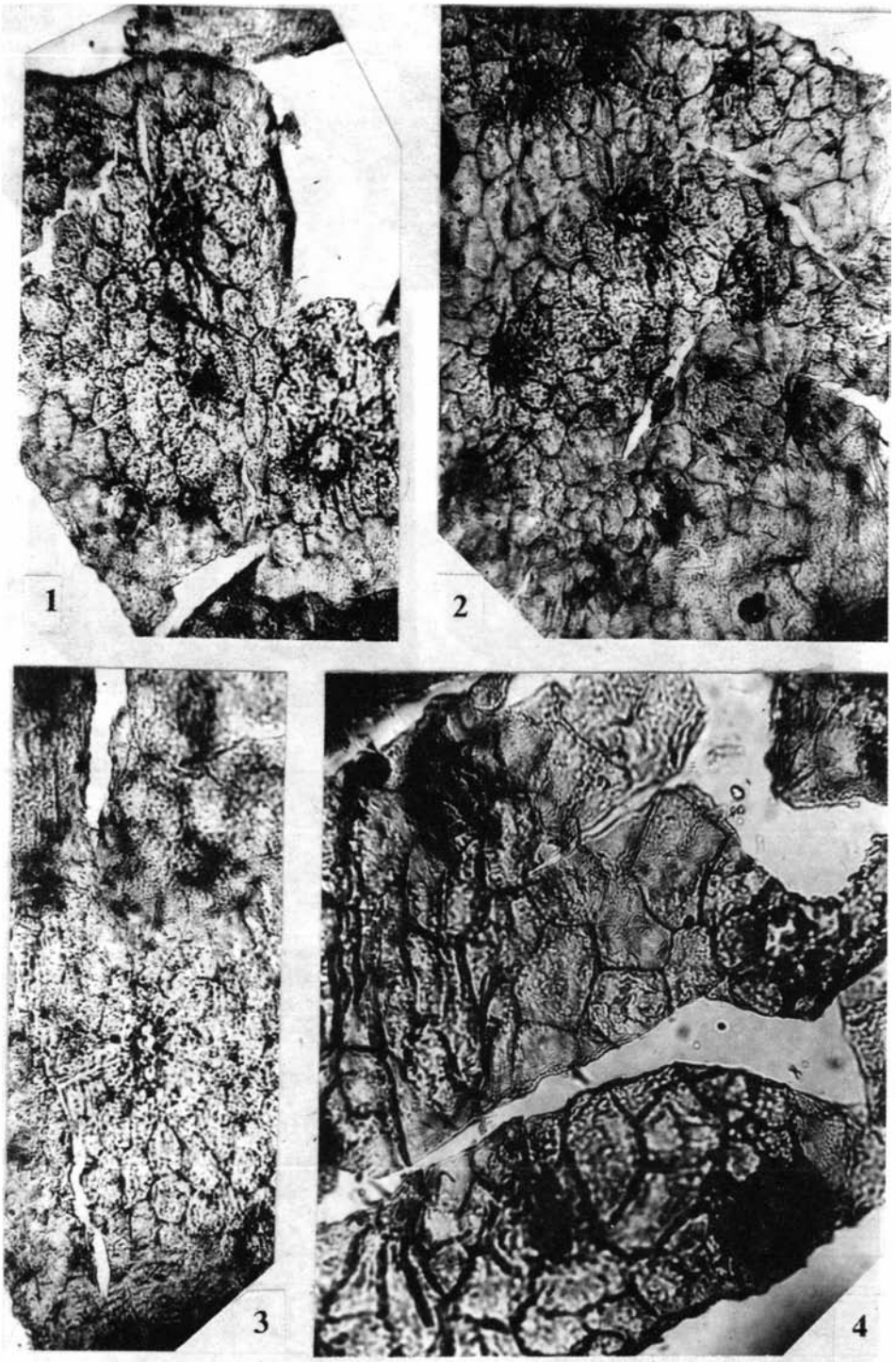


Таблица XIX. Эпидермально-кутикулярное строение *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., преп. № 3773(11)/377 (93)А.
Мест. Чекарда-1, сл. 7. Увеличение: 1–3 – x150, 4 – x300.

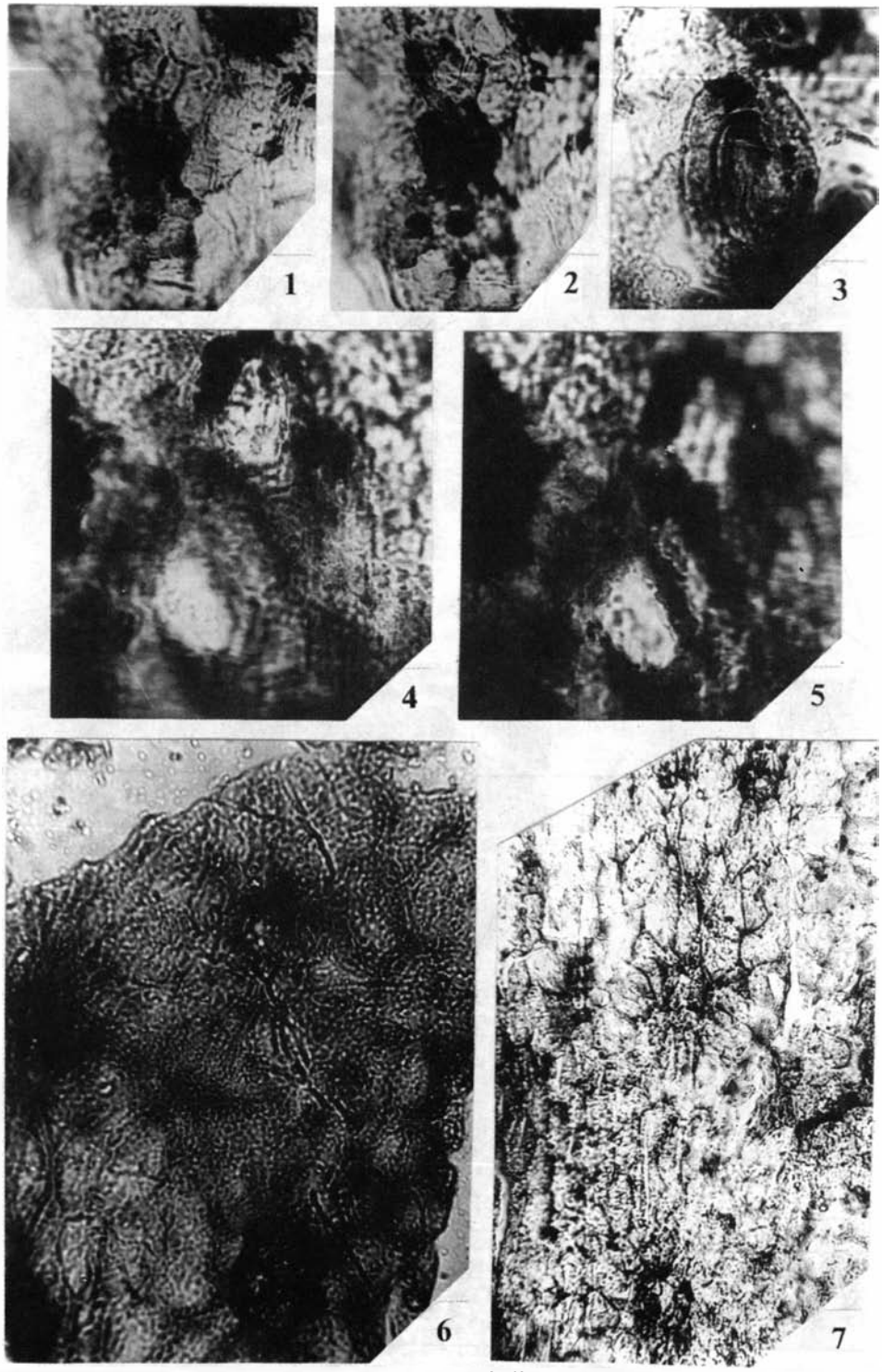


Таблица XX. Эпидермально-кутикулярное строение *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. (1–2, 4–7) и ассоциирующая пыльца (3)

1, 2 – отдельный устьичный аппарат с губовидной кутинизацией замыкающих клеток и специализированными побочными клетками, примыкающими к полярным частям замыкающих клеток ("бабочковидная" кутинизация) (снимки сделаны с разной глубиной фокусировки), преп. № 3773(11)/341(93); 3 – *Cycadopites* (vel *Entylissa*) *caperatus* (Luber et Valts) Hart, изолированное пыльцевое зерно; пыльца такого типа часто встречается на кутикулах Psygmophyllum expansum, преп. № 3773(11)/341(93); 4, 5 – два сближенных устьица с кольцевидной проксимальной кутинизацией побочных клеток (снимки сделаны с разной глубиной фокусировки), преп. № 3773(11)/341(93)1; 6 – кутикула с несколькими устьицами, вид с внешней стороны, преп. № 3773(11)/377(93); 7 – преп. № 3773(11)/377(93)1.

Мест. Чекарда-1, сл. 7. Увеличение: 1–5 – x500, 6 – x300, 7 – x150.

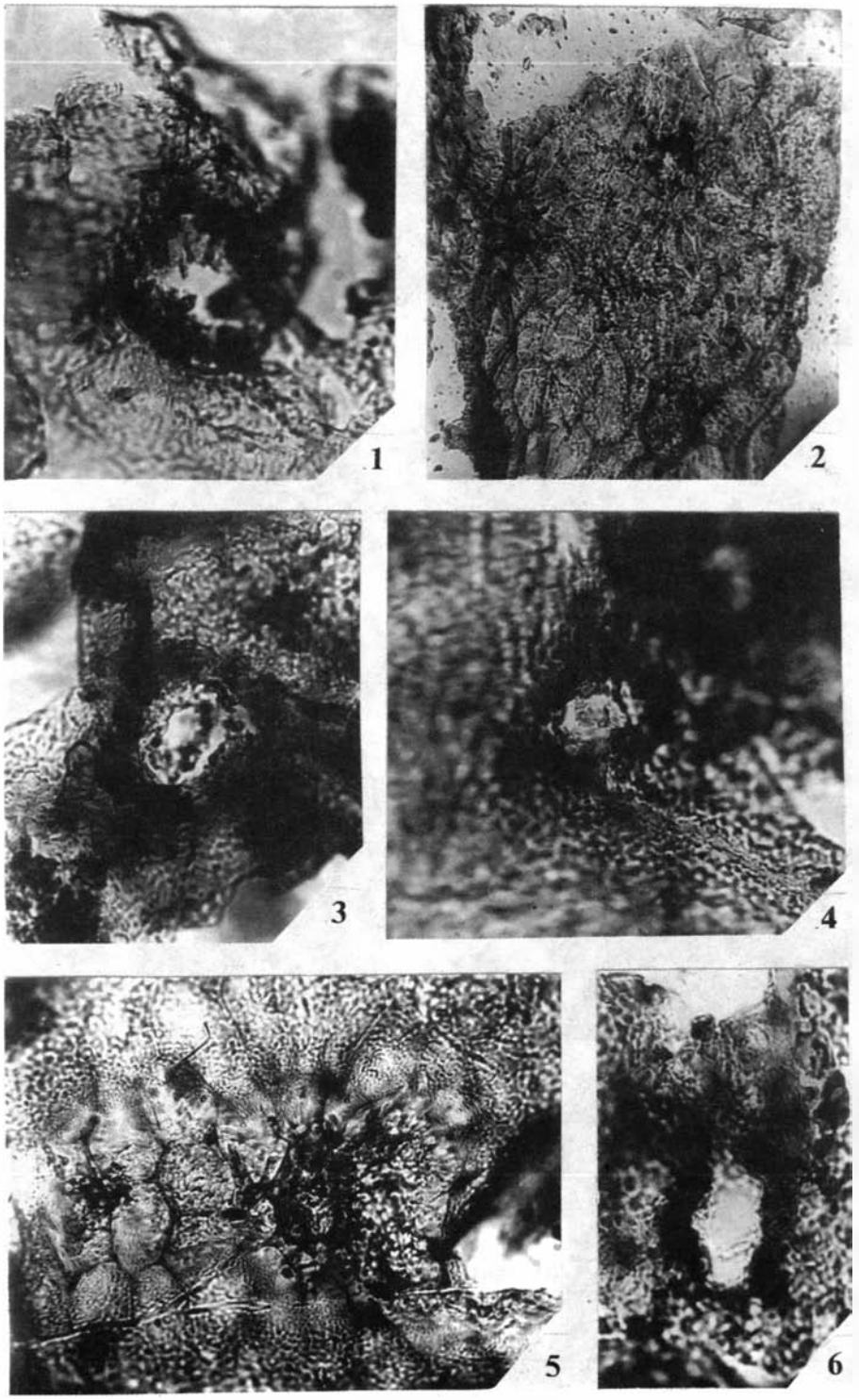


Таблица XXI. Эпидермально-кутикулярное строение *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. 1, 3/4, 6 – преп. № 3773 (11)/ 341(93)1; 2, 5 – преп. № 3773(11)/377(93)1. Мест. Чекарда-1, сл. 7. 1, 3, 4, 6 – x500, 2 – x200, 5 – x300.

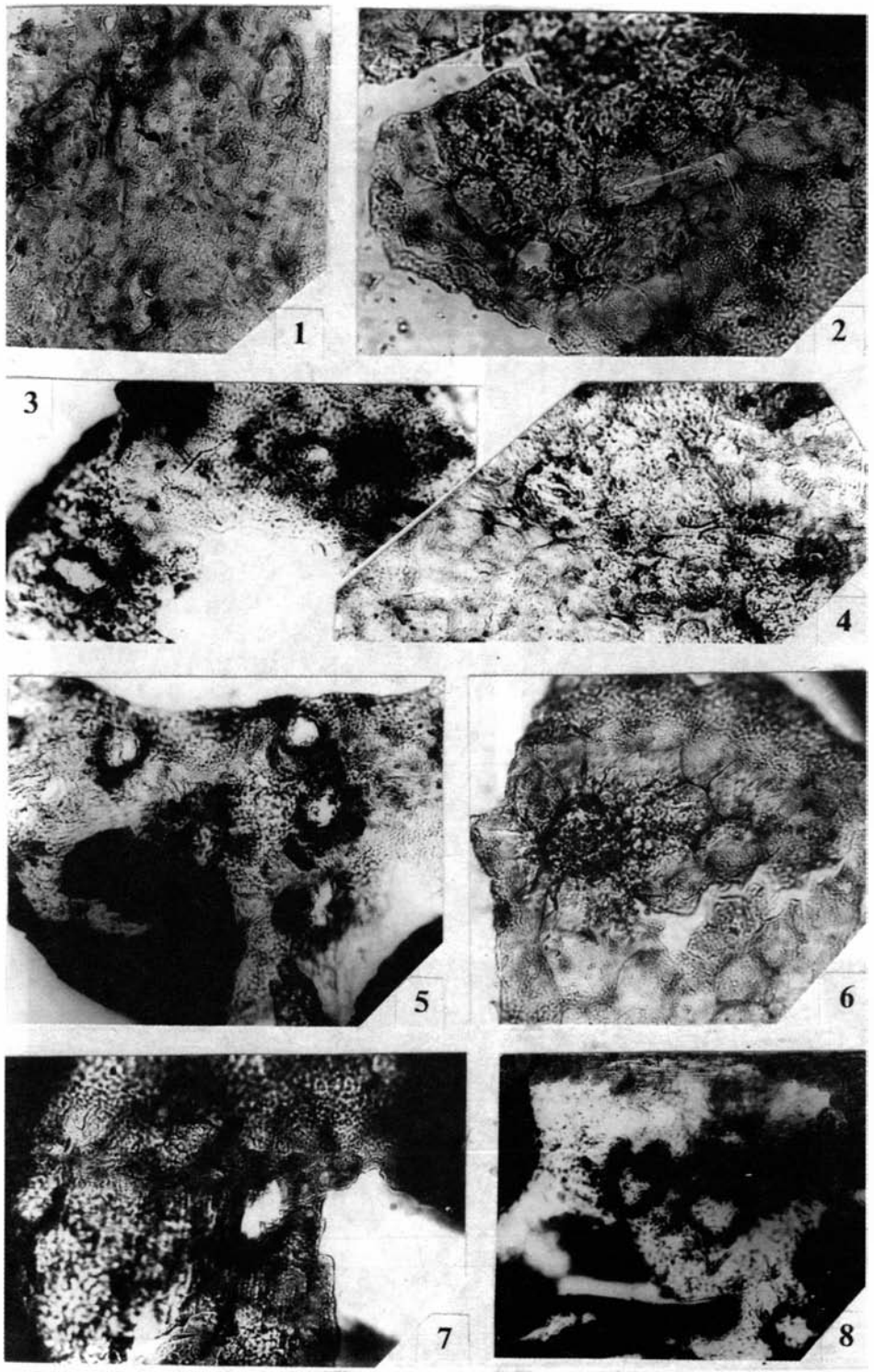


Таблица XXII. Эпидермально-кутикулярное строение *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp.
1, 2, 6 – преп. № 3773(11)/377(93)1; 3–5, 7–8 – преп. № 3773(11)/341(93)1.
Мест. Чекарда-1, сл. 7. x200.

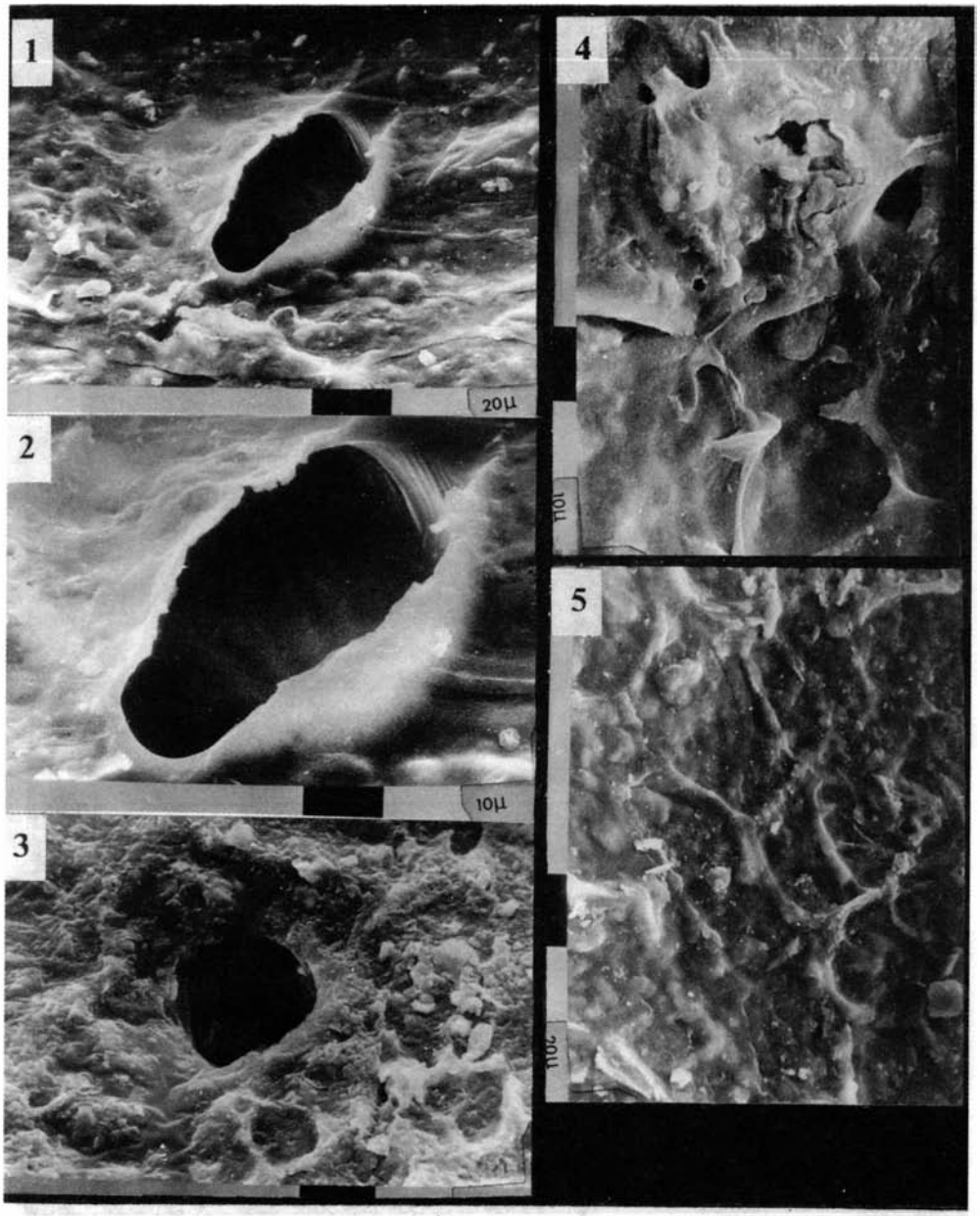


Таблица XXIII. Эпидермально-кутикулярное строение мужской фруктификации *Permotheca* sp. (1–3, 5) *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. (4).

1–3 – прокол кутикулы спорангия сосущим насекомым [представителем палеодиктиоптер или мисхоптер (?)];4 – закладывающийся устьичный аппарат, 5 – фрагмент кутикулы, на котором видны очертания удлиненных покровных клеток. 1–3, 5 – преп. № 3773(11)/327(92); 4 – преп. № 3773(11)/377(93)1.

Мест. Чекарда-1, сл. 7(4) и сл. 10(1-3, 5). Длина масштабной линейки – 10 мкм (2,4) и 20 мкм (1,3,5).

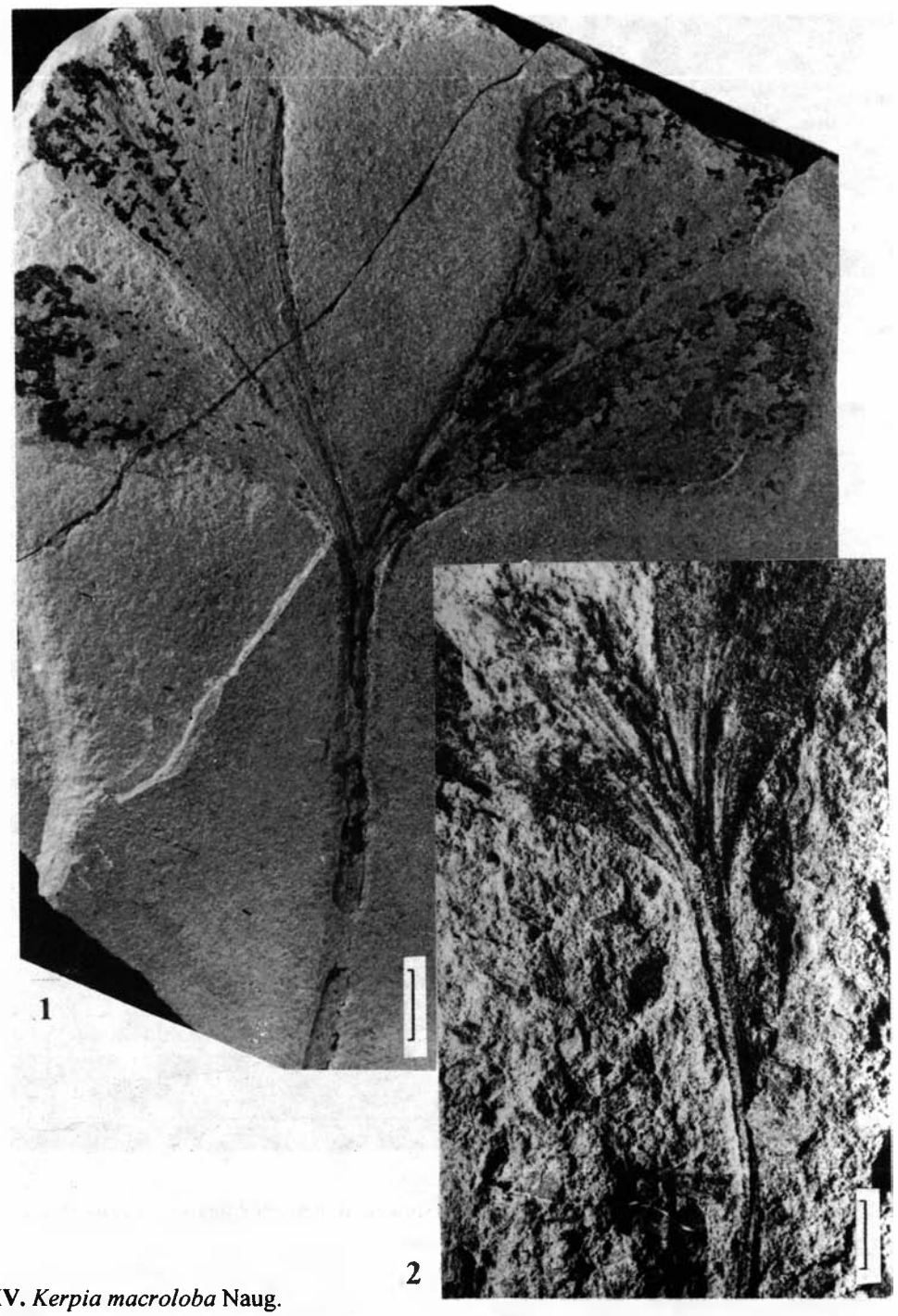


Таблица XXIV. *Kerpia macroloba* Naug.
1 – голотип № 3773(11)/157(89); 2 – топотип № 3773(11)/224(90).
Мест. Чекарда-1, сл. 1(2) и сл. 7(1). Длина масштабной линейки – 1 см.

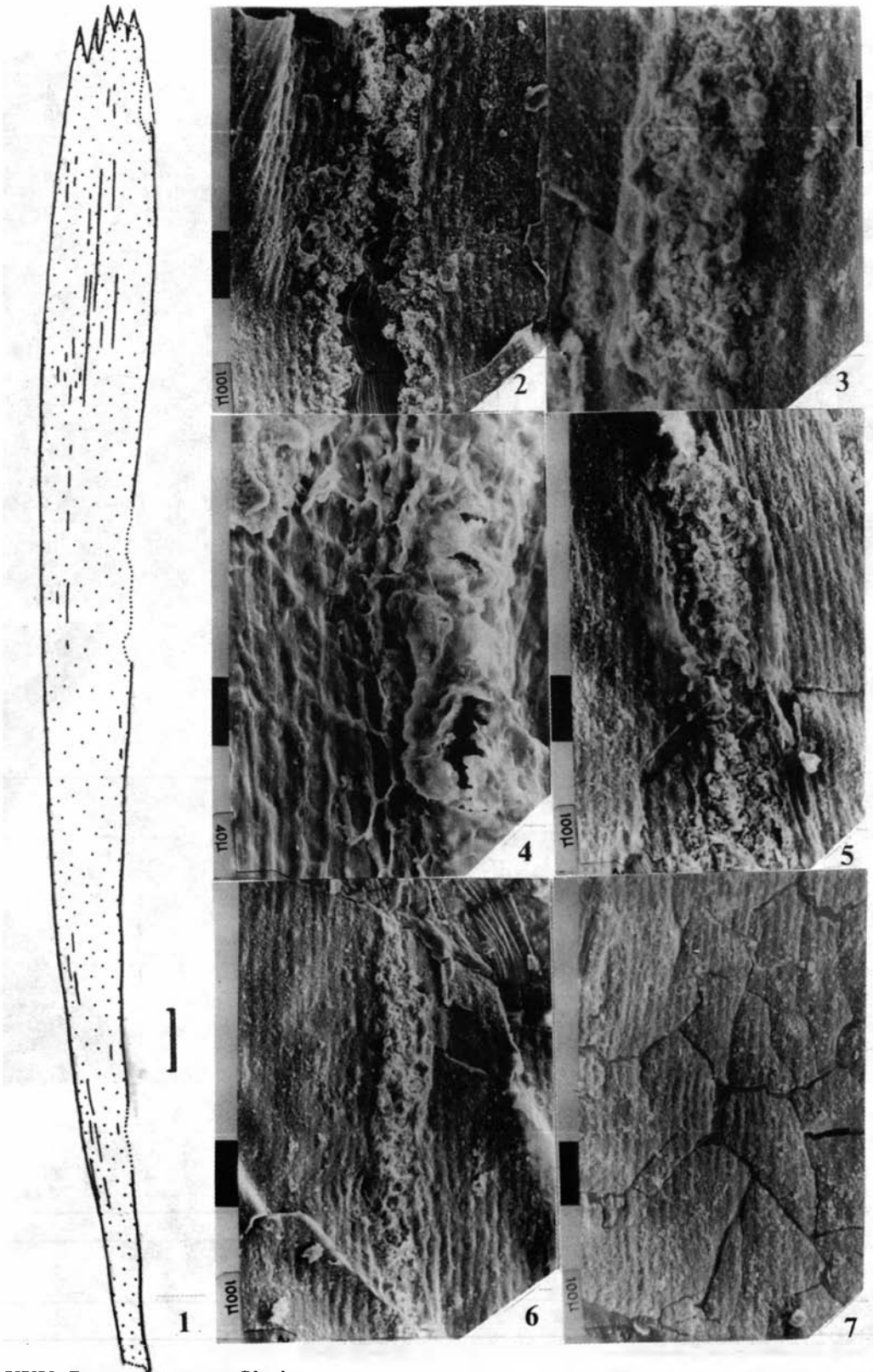


Таблица XXV. *Entsovia inornata* Gluch.
1 – общий вид листа, с которого были получены препараты кутикулы, экз. № 3773(11)/111(89); 2–7 – эпидермально-кутикулярное строение, преп. № 3773(11)/ 111(89)1: 2–3, 5–6 – дорзальные желобки с различным увеличением, 4 – участок кутикулы рядом с дорзальным желобком; хорошо видна система удлиненных полигональных клеток, справа – дорзальный желобок, 7 – кутикула с верхней (адаксиальной) поверхности листа, видна система удлиненных покровных клеток.
Мест. Чекарда-1, сл. 7. Длина масштабной линейки – 1см (1), 100 мкм (2, 5–7) и 40 мкм (3, 4).

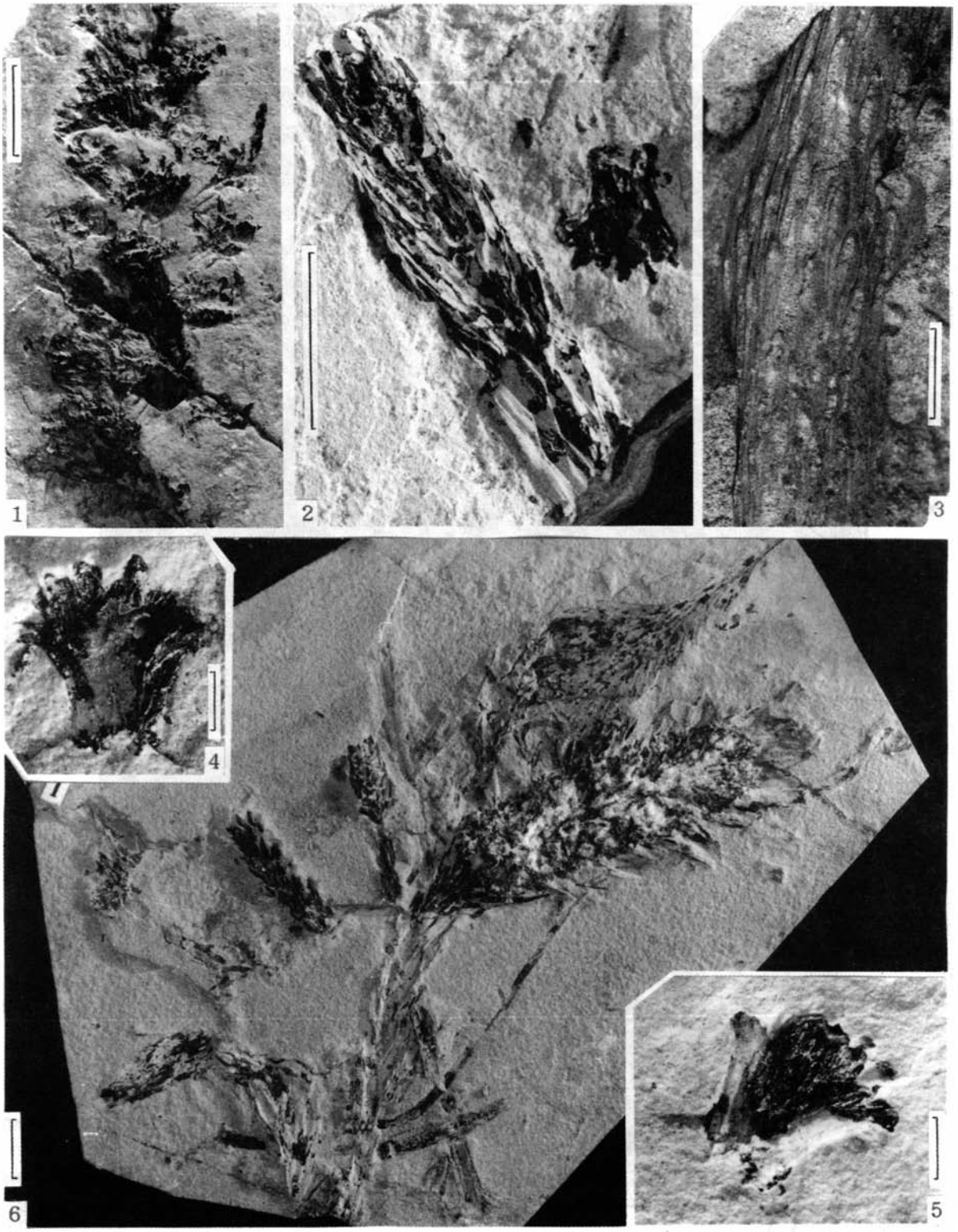


Таблица XXVI. Хвойные артинского (3) и кунгурского (1-2, 4-6) ярусов Среднего Приуралья.
1–2, 4–6 – Kungurodendron sharovii S.Meyen; 1 – целый женский стробил, хорошо видны брактейно-пазушные комплексы, экз. № 3773(11)/315(92); 2 – фрагмент облиственной ветви и семенная чешуя (справа), экз. № 3773(11)/07(96); 4, 5 – изолированная семенная чешуя, 4 – экз. № 3773(11)402a(96), 5 – экз. № 3773(11)/402b (96); 6 – целый женский стробил, сохранившийся в прикреплении к облиственной ветви типа "Walchia" appressa Zal. 3 – Tylodendron speciosum Weiss, фрагмент побега, хорошо заметны основания листьев, экз. № 4031/20. Мест. Крутая Катушка (1), Чекарда-1, сл. 10 (2, 4-6) и Черная Гора (3). Длина масштабной линейки – 1 см (1-3, 6) и 3 мм (4-5).

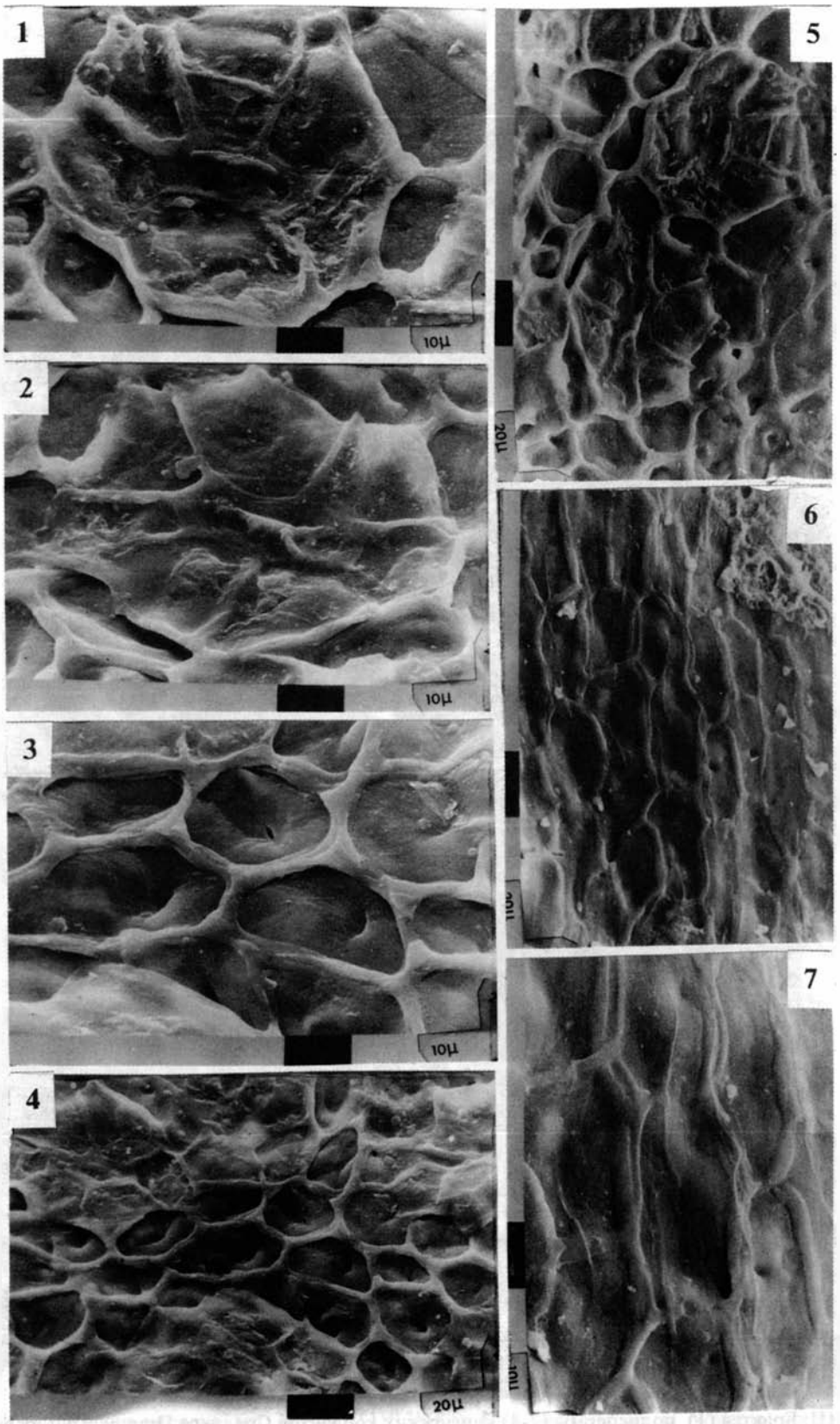


Таблица XXVII. Эпидермально-кутикулярное строение Kungurodendron sharovii S.Meyen. Преп. № 3773(11)/173(89)1
1, 2 – устьичные аппараты; 3 – полигональные покровные клетки, в их центрах видны мелкие депрессии, которым на другой стороне кутикулы соответствуют небольшие папиллы; 4 – фрагмент кутикулы с четырьмя устьичными аппаратами, два из них сближены; 5 – фрагмент кутикулы с двумя устьичными аппаратами; 6 – система удлиненных клеток эпидермы; 7 – деталь фигуры 6.
Мест. Чекарда-1, сл. 10. Длина масштабной линейки – 10 мкм (1–3, 7) и 20 мкм (4–6)

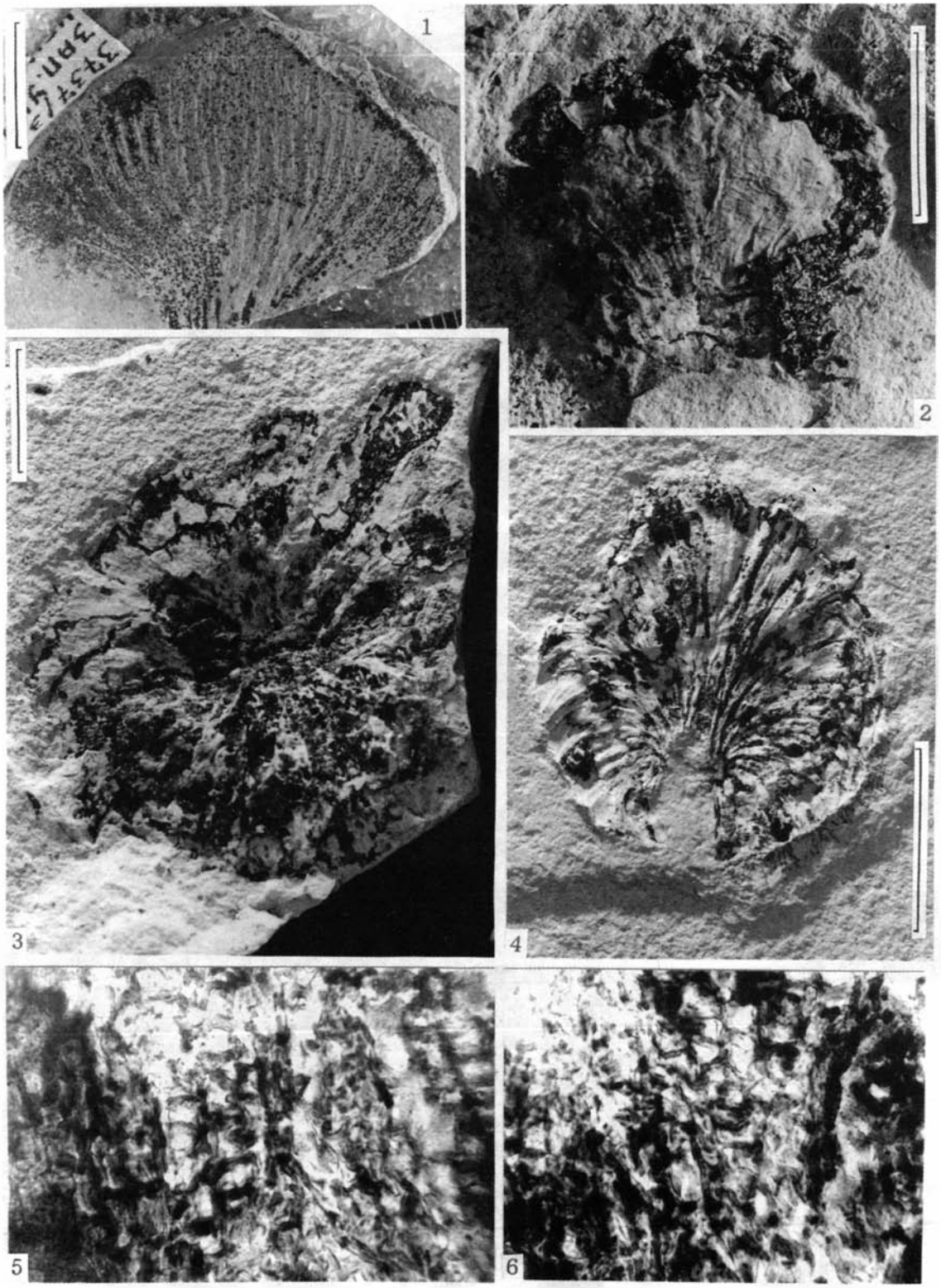


Таблица XXVIII. Брактея (1), полиспермы (2-4) кунгурских кордаитов Среднего Приуралья и их эпидермально-кутикулярное строение (5-6).
1 – Nephropsis sp., экз. № 3737/31; 2,5-6 – Pholidophyllum ornatum Zal., экз. ПОКМ, 2 – общий вид полисперма, 5-6 – строение эпидермы; 3 – Gaussia imbricata Naug., экз. ПОКМ, 4 – Pholidophyllum pterocerum Naug., голотип № 3773(11)/82а(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см; 5–6 – х 150.

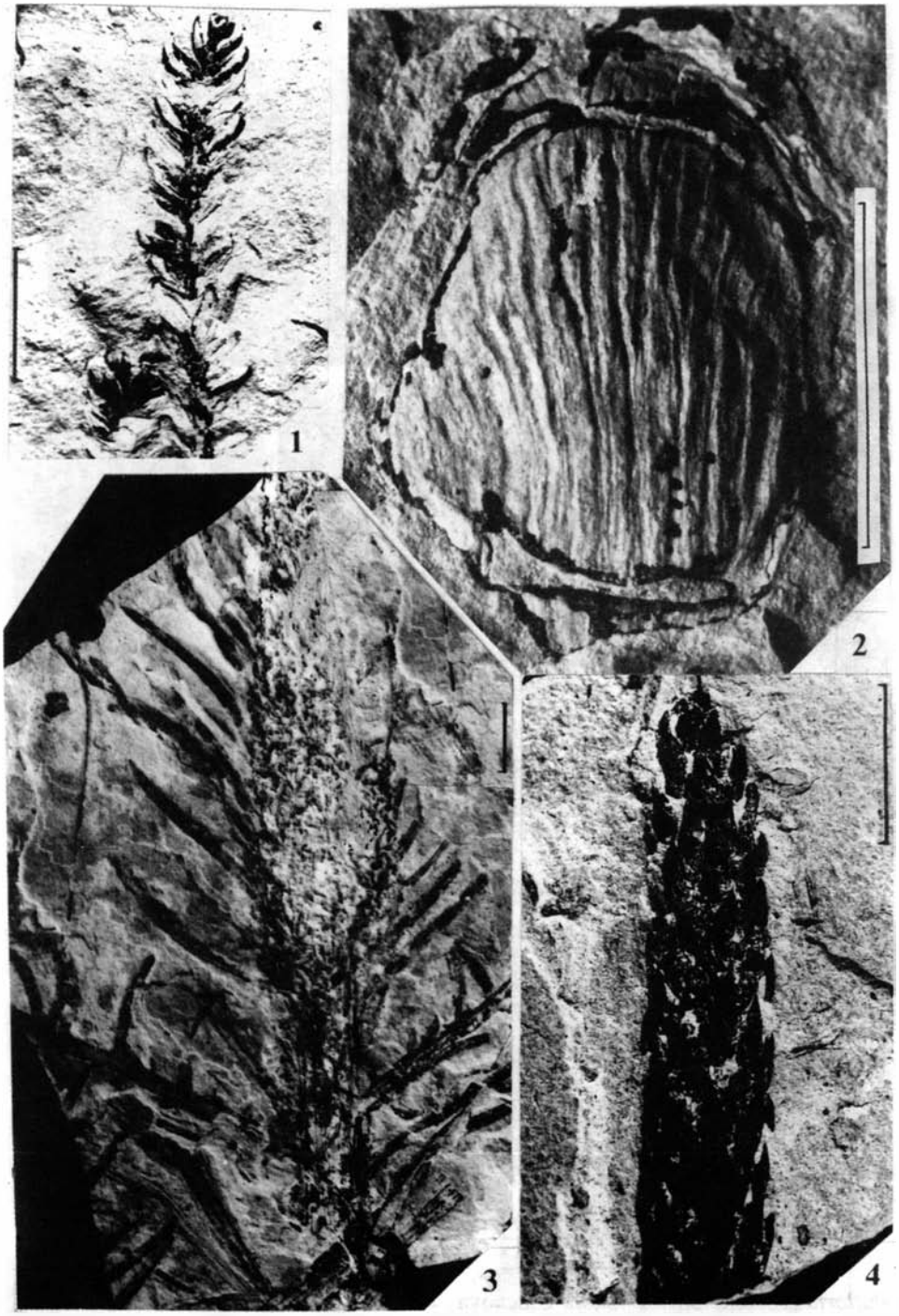


Таблица XXIX. Хвойные (1, 3–4) и кордаитантовые (2) кунгурского яруса Среднего Приуралья
1 – *Taxodiella* (al. Walchia) *bardaeana* (Zal.) S. Meyen, экз. № 3773(11)/111(89); 2 – *Crassinervia* sp. SVN-1, экз. № 3773(11)/120(89); 3 – *Bardospermum rigidum* S. Meyen, терминальный женский стробил на фертильной ветви, несущей стерильные ветви второго порядка, экз. № 3773(11)/138(89); 4 – *Cyparissidium* (al. Walchia) *apressum* (Zal.) S. Meyen, экз. № 3773(11)/ 26(89).
Мест. Чекарда-1, сл. 7 (2) и сл. 10 (1, 3–4). Длина масштабной линейки – 1 см.

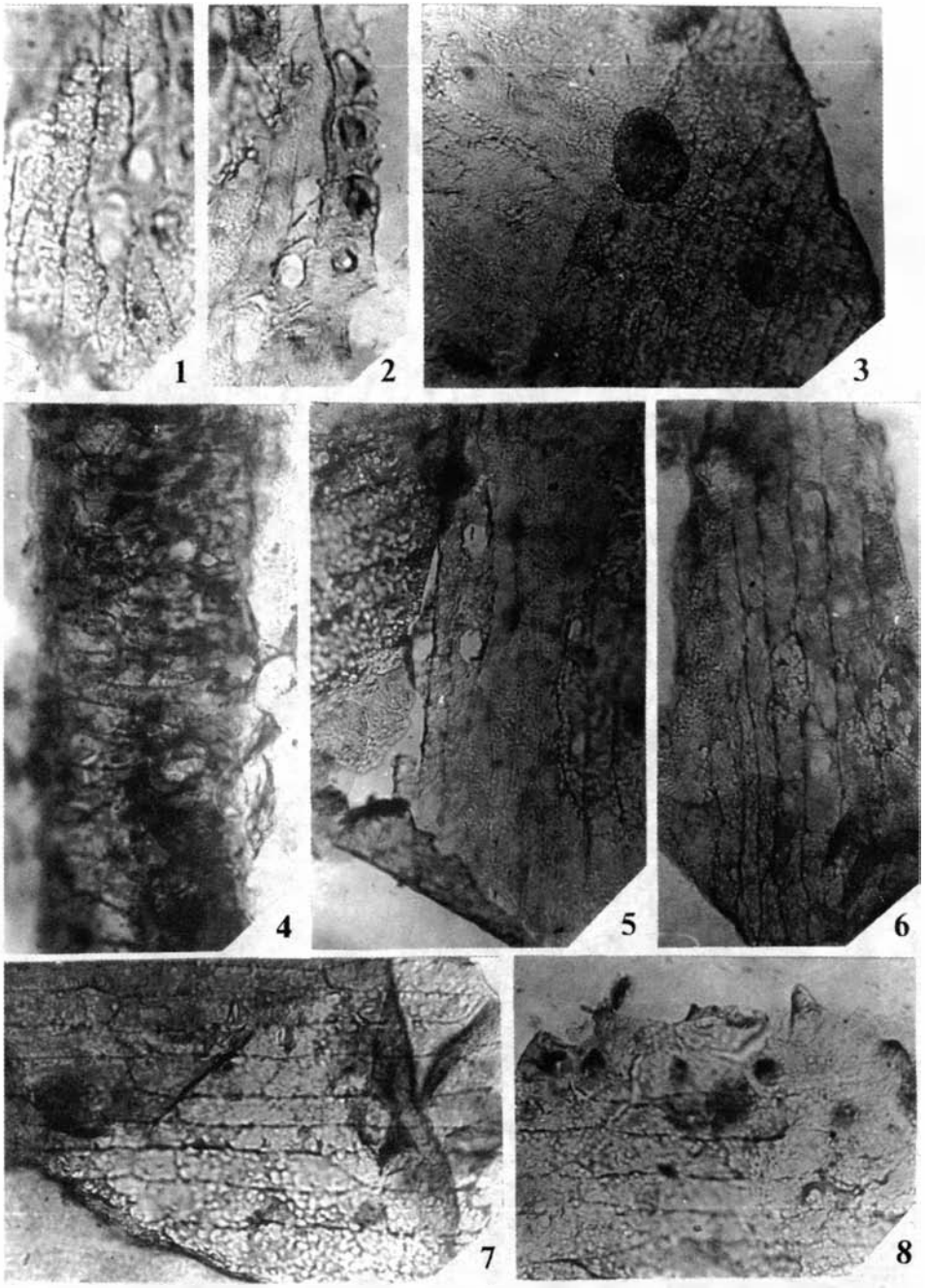


Таблица XXX. *Rufloria* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluchova
1–8 – эпидермально-кутикулярное строение. Преп. № 3773(11)/376(93)А.
Мест. Чекарда-1, сл. 7. х 300.

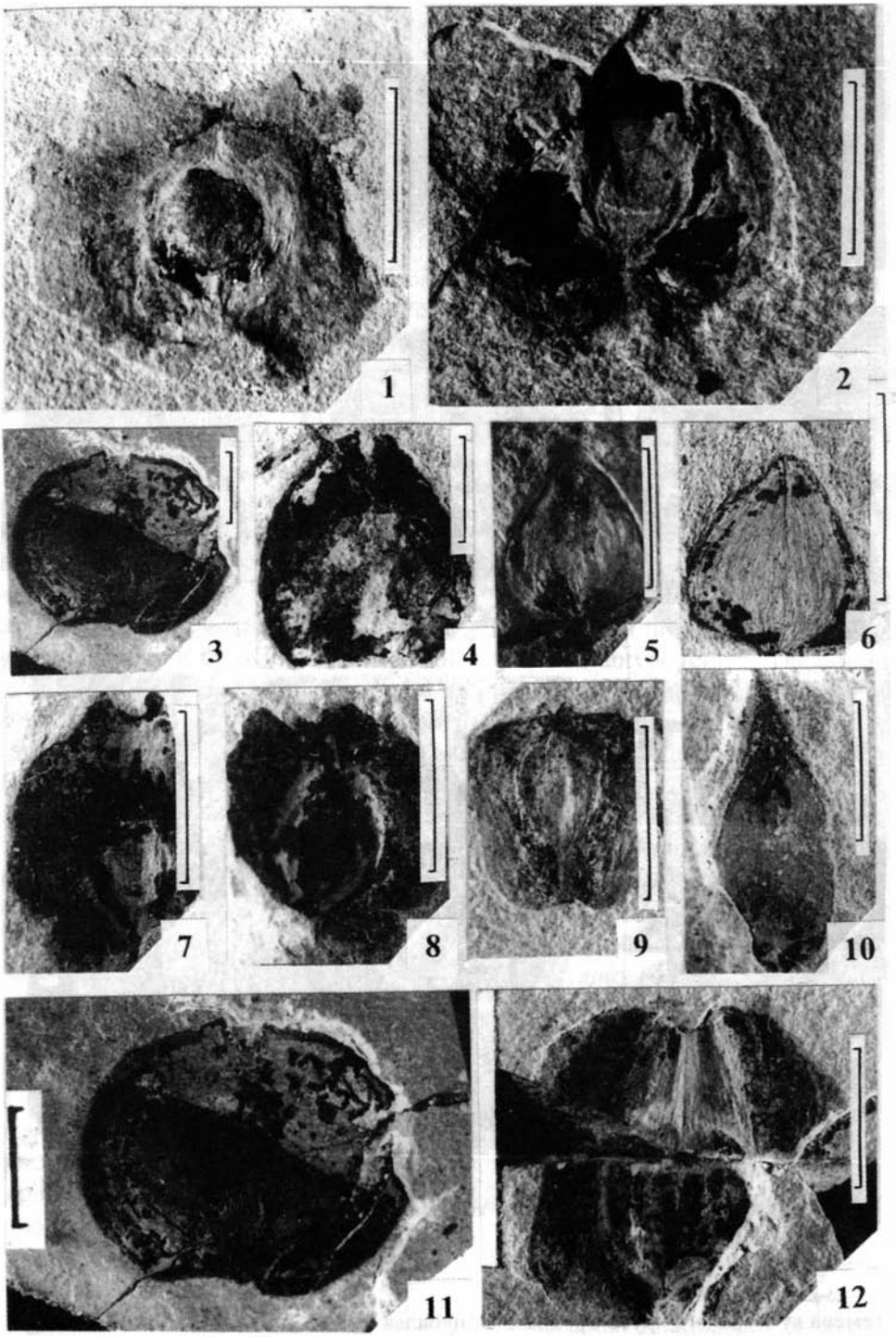


Таблица XXXI. Изолированные семена кунгурского яруса Среднего Приуралья

1, 2 – *Samaropsis macroptera* Naug. sp. nov.: 1 – экз. № 3773(11)/121(89), 2 – экз. № 3773(11)/68(89); 3, 11 – gen. et sp. nov.?, экз. № 3773(11)/325(92); 4–6 – *Cordaicarpus* sp., 4 – экз. № 3773(11)/164(89); 5 – экз. № 3773(11)/160(89); 6 – экз. № 3773(11)/167(89); 7, 8 – *Samaropsis erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub.: 7 – экз. № 3773(11)/322(92); 8 – экз. № 3773(11)/ 322a(92); 9 – *Samaropsis triquetra* Zal., экз. № 3773 (11)/168(89); 10 – *Sylvella alata* Zal. с оборванной крылаткой, экз. № 3773(11)/323(92); 12 – *Samaropsis danilovii* Suchov, экз. № 3773(11)/264(91).

Мест. Чекарда-1, сл. 7 и сл. 10. Длина масштабной линейки – 1 см.

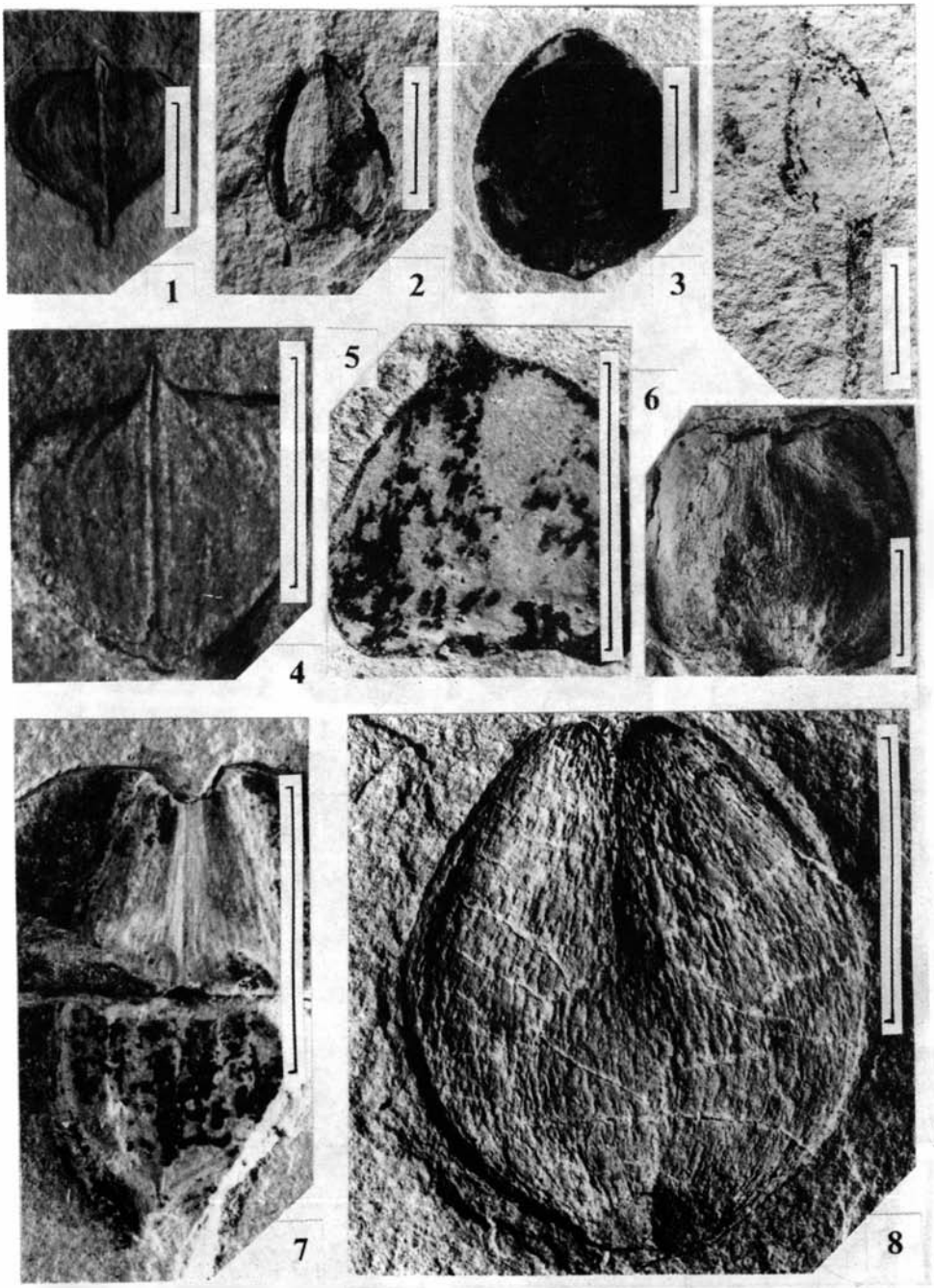


Таблица XXXII

Изолированные семена кунгурского яруса Среднего Приуралья

1, 4 – *Samaropsis* (?) *complanata* Naug.: 1 – экз. № 3773(11)/264(91), 4 – экз. № 3773(11)/116(89); 2 – *Cordaicarpus* sp., экз. № 3773(11)/334(92); 3 – *Cordaicarpus* ex gr. *chalmerianus* Dombr. vel *parvus* Dombr.; 5 – *Cordaicarpus* (?) sp., семя, возможно принадлежавшее женским фруктификациям (кладоспермам) *Alternopsis stricta* Naug., экз. № 3737/34а; 6 – gen. et sp. nov.?, экз. № 3773(11)/159(89); 7 – *Samaropsis danilovii* Such., экз. № 3773(11)/264(91), (тот же экземпляр на табл. XXXI, фиг. 12, с другим увеличением); 8 – gen. et sp. nov.?, экз. № 3773(11)/126(89) ; 9 – *Sylvella alata* Zal., семя на длинной семеножке, с оборванной крылаткой, экз. № 3773(11)/76(89).

Мест. Чекарда-1, сл. 7 (2, 3, 5) и сл. 10 (4, 6–9). Длина масштабной линейки – 1 см.

Summary

The flora characterising the Kungurian deposits of the stratotype area (the Middle Cis-Urals, Perm region, Sylva river basin) is quite original and has diverse taxonomic composition, Moreover, its stratigraphical and paleophytogeographical position is very interesting and unusual. Nonetheless, the Kungurian flora remains poorly studied up to the present day. Thus there were some difficulties to make its comparison with the adjacent floras of the Subangaraland ecotonous belt and more remote Permian floras of Central Angaraland.

A preciser definition of Kungurian boundaries undoubtedly needs studying the Kungurian flora of the Middle Cis-Urals. The upper of them is also a boundary between Lower and Upper Permian. The Kungurian fauna at the stratotype area is rather poor, but abundant remains of fossil plants occur there. Besides, the Permian deposits of other regions, which commonly correlated with the stratotype Kungurian, are generally represented by terrigeneous continental deposits and are best characterized palaeontologically by plant megafossils. These facts and the absence of other effective methods enhance the significance of the Kungurian flora in solving stratigraphical problems. Its phytogeographical position between two main Permian provinces of the Northern hemisphere (Angaraland and Euramerian) makes it very important for Subangaraland subprovince status determination. In the present monograph the author considers the investigation history, taxonomic composition of the Kungurian flora and problems of its stratigraphical correlation.

Main conclusions:

1. The Kungurian flora of the Middle Cis-Urals is quite particular. It includes many endemics (almost 40% of genera are endemic), but there are also some typically Angaraland and Euramerian elements. This mixed character of the flora helps to make interregional stratigraphical correlation according to macrofloral assemblages between stratotype Kungurian and synchronous deposits of Southern Cis-Urals, Kazakhstan, Pechora basin, Kuzbass and Far-East (Primorie). The Kungurian corresponds to Karmysian Horizon of Kazakhstan, the Talatinskaya and Lekvorkutskaya (till "N" level) Suites of Pechora basin, Ishanovian Horizon of Kuzbass and Lowermost Abrekskian Horizon of the Far-East.

2. The author determined six plant megafossil assemblages of the Upper Artinskian - Lower Ufimian in the stratotype region. The dominant and diagnostic taxa are pointed out for these assemblages.

3. The taxonomic composition of the Kungurian flora is clarified by the author. The flora contains approximately 200 species of pteridophytes and gymnosperms. The following new taxa are described for the first time: *Bowmanites biarmensis* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Orthotheca dicranophora* Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Pholidophyllum pterocerum* Naug., *Samaropsis macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug, The diagnosis of some taxa which had been established earlier by other palaeobotanists are also clarified.

4. The work contains general evidence touching upon the phylogeny and systematics of Pleuromeiaceae family, sterile shoot morphogenesis of Angaraland phyllothecas (Tschernoviaceae family). The Early Permian phase of the peltasperms evolution is discussed. The monograph also includes some remarks about relationship between Angaraland cordaits fructifications. The author also reflects upon the main questions of Subangaraland callipterids, psygmophylloids and dispersed seeds morphology.

La flore de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen

Introduction

La nécessité de l'étude détaillée de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen est due à la demande de préciser et prouver à l'aide de moyens paléontologiques les frontières de l'étage Kungurien dans une région stratotypique. De plus, elle est due à la demande de faire voir des critères paléobotaniques pour corréler l'étage Kungurien avec des stratons voisins dans d'autres régions, premièrement, dans des limites de la ceinture écotonne Subangarienne, dans l'Angaride et dans des extremités orientales de la région Euramérienne. Dans les régions occupées par ces phytochories la partie terminale du système Permien est présentée souvent par des dépôts terrigènes continentaux. Très fréquemment des débris végétaux sont leur unique caractéristique paléontologique.

Du point de vue paléophytogéographique l'étude de la flore de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen est très importante, parce que cette flore occupe la place entre des phytochories Permiennes principales de l'hémisphère du Nord, c'est-à-dire, entre les phytochories Euramerienne et Angarienne. Cette flore comprend des éléments de ces deux régions. La caractéristique en detail de la flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen complète le nombre de flores de la plate-forme Russe qui sont déjà connues. De plus, cette caractéristique aide à approfondir des idées de l'évolution des groupes des plantes et des complexes floristiques pendant l'âge Kungurien et aux frontières du Permien premier et celui-ci avancé dans le Pré-Oural Moyen.

Le but de l'ouvrage présent est la description monographique des débris végétaux de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen en étudiant leur microstructure (l'auteur a employé la méthode de l'analyse épidermo-cuticulaire en se servant soit de la mycroscopie de lumière soit de celle électronique). Les diapasons de la variation sont déterminés dans l'ouvrage présent. Les indices-marqueurs et les observations taphonomiques, qui ont aidé à établir l'orientation écologique des taxons examinés, ont attiré la plus grande attention. Dans la plupart des cas les descriptions de plantes sont accompagnées par des discussions des liaisons phylogénétiques probables entre ces taxons, de leur combinaison vitale avec d'autres organes disperses et par l'examen des problèmes de nomenclature qui se sont imposés pendant le travail.

Le deuxième problème important touché dans l'ouvrage est la comparaison de l'étage Kungurien avec des dépôts presque du même âge dans d'autres régions à l'aide des données paléobotaniques.

L'ouvrage comprend de nouvelles données sur les complexes floristiques du sous-étage Artinien-Supérieur de l'étage Kungurien et du sous-étage Oufimien-Inférieur du Pré-Oural Moyen. L'auteur distingue des complexes floristiques qui sont les suivants: Artinien-Superieur typique (Sargo-Saranienne), Artinien-Supérieur atypique, Artinien-Supérieur et Kungurien Inférieur mixte (transitoire), Kungurien typique, Solikamien typique, Solikamien atypique.

Une quantité réprésentative de taxons de la flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen est examinée par l'auteur à l'aide des moyens monographiques. Plus de 40 taxons d'entre eux sont decrits.

1. Dans le Pré-Oural Moyen la frontière inférieure de l'étage Kungurien se trouve dans des faciés terrigènes continentaux à l'intérieur du complexe floristique mixte Artinien-Supérieur et Kungurien Inférieur distingué par l'auteur. Cette frontière est située entre le sous-complexe contenant *Rufloria duvanica* et le sous-complexe sans *R. duvanica*. Elle peut être déterminée conditionnellement par la diminution du rôle des espèces de *Pecopteris crenulata*, *P. leptophylla*, par la disparition de la *Ruflo-*

ria duvanica et par l'apparition des taxons typiques pour le complexe Kungurien, tels que: *Phyllotheca biarmica, P. campanularis, Sphenophyllum biarmicum, Peltaspermum retensorium, Kerpia macroloba, Cyparissidium appressum, Taxodiella bardaeana, Samaropsis triquetra, S. macroptera* etc. La frontière supérieure de l'étage Kungurien est marquée par la disparition du complexe floristique typique Kungurien (c.-à.-d. du sous-complexe Irénien), et par l'apparition du complexe floristique typique Oufimien-Inférieur ou Solikamien (c.- à.-d. du "complexe de *Viatcheslavia*").

2. La particularité et l'endémisme de la flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen aussi que la présence dans sa composition de certains éléments Euramériques et Angariens la rendent un chaînon très important dans l'évolution de flores Permiennes de la Sub-Angaride. Pendant l'âge Kungurien cette flore a subi des changements, remarquables particulièrement à la frontière des âges Kungurien et Oufimien. Ces changements peuvent aussi être marqués dans d'autres régions.

3. Le contenu systématique de la flore Kungurienne la rend l'une des plus riches et variées parmi des flores permiennes. La liste des taxons de cette flore contient maintenant 1 espèce des mousses, 2 espèces des lépidophytes, 25 espèces des sphénophytes, 24 espèces des fougères (Polypodiopsides sensu S.V.Meyen), 80 espèces des Gymnospèrmes (cette quantité inclut 20 espèces des Pteridospermes s.l., 30 espèces des cordaïtes, 5 espèces des Conifères, 4 espèces des Dicranophyllales).

4. Les débris végétaux appartenant aux dépôts Permien du Pré-Oural peuvent être considérés comme un critère supplémentaire, et parfois principal, pour la corrélation des stratons régionale intérieure et interrégionale. D'après des données paléobotaniques l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen est comparé avec la suite Lekvorcutienne (jusqu' au paquet "M") du Pré-Oural de Petchora, avec la suite Karmyzienne du Kazakhstan, avec l'horizon Ishanovien du Kuzbass et la partie inférieure de l'horizon Abrekskien de l'Extrême-Orient (au Primorié).

La caractéristique paléobotanique de l'étage Kungurien dans une région stratotypique est importante pour typifiquer des frontières de l'étage dont la supérieure est aussi la frontière entre des parties du systeme Permien. Les données obtenues par l'auteur peuvent être employées pendant des levers de plans géologiques.

La caractéristique en détail des plantes fossiles présentée dans l'ouvrage aide à rendre leur identification dans d'autres dépôts plus précise. Cela permet d'exclure des déterminations erronées, et, en conséquence, des conclusions erronées de l'âge de couches contenantes.

L'auteur propose des données de morphologie, de la structure épidermo-cuticulaire, de la biologie reproductive et des amplitudes écologiques de plantes de la flore Kungurienne. Ces données approfondissent des idées de la variété de ptéridophytes et de gymnospermes du Paléozoïque avancé. Outre cela, elles font la base de l'étude ultérieure de ces plantes à l'aide des méthodes les plus modernes.

L'histoire de l'étude

Les premières descriptions de plantes de la partie inférieure de la section Permienne du Pré-Oural Moyen, y compris des dépôts de l'étage Kungurien ont été faites au siècle passé par d'autres paléontologues. En vertu du caractère accidentel de collections et de l'absence de marqueurs géographiques et stratigraphiques précis, ces descriptions présentent seulement l'intérêt historique.

Aux années 30 et 40 du XX siècle M.D.Zalessky (1932, 1933, 1934, 1937, 1939a, 1939b) a eu pour but l'étude de la flore Kungurienne. Il a mis en vigueur le terme spécial "la flore Bardienne" qui correspond au tout le complexe des plantes Artiniennes-supérieures et Kunguriennes du Pré-Oural. D'après le complexe floristique Bardien Zalessky a distingué l'étage Bardien des dépôts Permiens inférieurs. Cet étage correspond à peu près à l'étage Kungurien qui se compose des faciés terrigènes dans la partie orientale du Pré-Oural Moyen. Le terme "la flore Bardienne" s.s. (come l'équivalent de la flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen) est employé par les paléontologues: S.V.Meyen (1972, 1987), Y.Lemoigne (1989) etc et dans l'ouvrage présent.

L'étude de Zalessky aurait été impossible sans les collections de G.T.Mauer, qui a collectionné une quantité représentative de plantes fossiles de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen. Certaines plantes d'entre elles ont été décrites par Zalessky.

S.V.Meyen, un paléobotaniste Russe très connu, a composé la description monographique des conifères de l'âge Permien de la Subangaride (1986, 1990a). Cette description contient aussi l'informa-

tion de conifères Kunguriens du Pré-Oural Moyen, c.-à.-d. du *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Cyparissidium appressum* (Zal.) S.Meyen, de la *Taxodiella bardaeana* (Zal.) S.Meyen, et du *Bardospermum rigidum* S.Meyen. Outre cela, S.Meyen avait décrit une plante dicranophylle très particulière nommée *Entsovia kungurica* S.Meyen. Il avait aussi proposé une nouvelle interprétation de la plante trichopityque *Mauerites* Zal., qui avait des cladospermes du *Biarmopteris* Zal.

L.V.Glukhova a étudié certaines feuilles de cordaïtes et de plantes pareilles aux cordaites, y compris des genres *Rufloria, Angophyllites, Sparsistomites, Entsovia* et des feuilles du *Nephropsis* de l'étage Kungurien du Pré-Oural (1984a, 1984b, 1989). Des données épidermo-cuticulaires ont attiré la plus grande attention. Les particularités macromorphologiques ont été caracterisées en bref à cause de caractère fragmentaire d'échantillons macerés.

V.P.Vladimirovich (1985) a composé un catalogue assez détaillé des localités de plantes de l'étage Kungurien.

Une interprétation nouvelle du *Pholidophyllum ornatum* Zal. (c.-à.-d. des polyspermes plats isolés de *Rufloria*) a été faite par I.A.Ignatiev (1988).

L' auteur a publié les données de la structure épidermo-cuticulaire, de la micromorphologie et des organes génératifs probables de certains ptéridospermes de Peltaspermes (de calliptérides et de psygmophylloïdes: Naugolnykh, 1991, 1992; Naugolnykh, Kerp, 1996). Pour la première fois des débris des lycopodes kunguriens ont été décrits. Ces débris contiennent des sporophylles appartenant au genre nouveau de *Sadovnikovia* Naug. qui ressemble aux pleuromeyas (Naugolnykh, 1994). L'auteur a publié de nouvelles données de la variation du feuillage stérile et fertile de fougères Kunguriennes. Outre cela il a établi une espèce nouvelle de *Ptychocarpus distichus* (Naugolnykh, 1995). Dans un article spécial des problèmes de la comparaison du Kungur typique avec quelques stratones de l'Angaride centrale ont été examinés par l'auteur à l'aide des données paléobotaniques (Naugolnykh, 1993).

Stratigraphie

Dans le chapitre il y a des renseignements de l'histoire de l'établissement de l'étage Kungurien, de son volume actuel et des corrélations entre-régionales traditionnelles. La situation stratigraphique de localités de débris végétaux est décrite en détail. Il y a aussi des colonnes stratigraphiques de ces localités ayant l'indication des niveaux du ramassage de débris végétaux.

L'étage Kungurien a été établi par A.A. Schtuckenberg (1890) comme un membre supérieur du "Permo-Charbon" (comme une section inférieure du système Permien).

Le stratotype (des sections typiques) de l'étage est situé au Pré-Oural Moyen dans la région de Perme près de la ville de Kungur (le nom a été donné d'après la région de Kungur). La compréhension actuelle de l'extension de l'étage a été établie par N.P.Gerassimov et E.I.Tykhvinskaya (1934).

L'étage Kungurien dans la région stratotypique a une division en deux parties. On distingue deux horizons dans sa composition, le Philippovsky (l'inférieur) et l'Irensky (le supérieur) (Sofronitzky, Tchouvaschov, 1980). Les lones qui correspondent à ces horizons sont les suivantes: la lone *Paraparchites humerosus* et la lone *Acratia similaris* respectivement. Le *Samaropsis triquetra* Zal. indiqué par Sofronitzky et Tchouvaschov comme l'index-espèce de la lone *Acratia similaris* est aussi répandu (selon l'auteur) dans l'horizon Philippovsky (la suite Lekskaya et ses analogues). Actuellement, Sofronitzky et Zolotova (1988) ont proposé la division plus fractionnaire de l'étage Kungurien. D'après cette division l'horizon Philippovsky correspond à une lone complexe (la lone *Nodosaria pugoidea, Frondicularia extera, Paraparchites germashovae*); l'horizon Irensky correspond à deux lones, l'inférieure est la lone *Nodosaria polasnensis, Tetrataxis secunda, Bairdia nevolinoensis*, la supérieure est la lone *Nodosaria sexangulata, Landella ovalis, Bairdia indefinita*. Les trouvailles d'ammonoïdes dans la lone *Nodosaria pugoidea* (*Uraloceras tchuvashovi* Bogosl.) et dans la lone *Nodosaria sexangulata* (*Paragastrioceras kungurense* Mirsk.) sont distinguées à part.

L'étage Kungurien dans la situation modèle est caractérisé sous l'aspect paléontologique par des taxons des "petits" foraminifères et ostracodes mais il contient aussi des brachiopodes, des gastropodes, des pélycipodes, des céphalopodes (*Uraloceras alkense, U. sofronitzkyi, U. tchuvashovi, Paragastrioceras kungurense, Neopronorites permicus, Thalassoceras gemmilaroi, Medlicottia* sp.), des bryzoaires (*Polipora porosa* (Eichw.), *P. biarmica*

Keys.). Les bryozoaires se trouvent dans le paquet Nevolinskaya (Ozhgibesov, 1991). Dans les faciés continentaux il y a des débris abondants de différent insectes (Martynov, 1930, 1939; J. Zalessky 1937, 1939; Novokshonov, Pankov, 1990 etc.). D'après les conodontes tout l'étage Kungurien avec la partie terminale de l'étage Artinien sont attribués à la zone *Neostreptognathodus pnevi* par V.V.Chernykh et B.I.Chuvashov (1991).

Dans l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen on distingue deux complexes selon les spores et le pollen. L'inférieur comprend *Luberisaccites-Azonaletes* (?) *mikroretientatus-Vittatina vittifera* f. *cinetutus*, le supérieur comprend *Crucisaccites variosulcatus-Striatohaplopinites perfectus* (Djupina, 1988). Ces complexes caraterisent les horizons Philippovsky et Irensky respectivement.

Les collections correspondant aux nappes permettent de montrer la répartition de complexes végétaux et leur changement dans l'intervalle du Artinien supérieur à l'Oufimien inférieur sous-étages. Ces collections aident à caractériser les frontières supérieure et inférieure de l'étage Kungurien et à donner la caractéristique plus complexe de cet étage. L'épaisseur des sections examinées est presque la même que celle des parties stratigraphiques qui composent ces sections. L'auteur présente dans le supplément la liste complète des localités de débris végétaux examinées et citées dans l'ouvrage. Il discute leur situation dans la section générale et désigne leur situation géographique précise. La répartition des espèces de plantes selon leurs localités est donnée dans les tables de texte.

La caractéristique des complexes floristiques, leur répartition dans le temps et dans l'espace

Le complexe floristique typique Artinien Supérieur correspond aux grès polymictes à grains moyens de la suite Ourminskaya (les localités " Ourma-1'" "Ourma-2", "Shamary" etc). Malgré l'abondance de débris végétaux dans des orictocoenoses de ce complexe floristique le spectre taxonomique des débris n'est pas varié. Les dominantes absolues sont les Paracalamites correspondant aux espèces *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *P. kutorgae* (Gein.) Zal. et *P. frigidus* Neub. De grands psygmophylloides *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper sont aussi typiques pour ce complexe floristique, aussi comme des rufloriés originales à rainures dorsales rares et à feuilles de forme linguale de la *Rufloria duvanica* Vlad. des fragments de pousses conifères du *Tylodendronspeciosum* Weiss sont assez répandus.

Le complexe floristique Artinien supérieur atypique a été distingué selon l'unique localité Schaidury. Là, dans des concretions carbonates dans la couche des argillites sombres des débris végétaux ont été trouvés avec des ammonoïdes très variées. La variété des débris végétaux est beaucoup plus grande que celle du complexe Artinien supérieur typique. De plus, là il y a des débris de plantes plus caractéristiques pour le complexe floristique Kungurien.

Le complexe floristique transitoire (mixte) Artinien supérieur et Kungurien inférieur est distingué par l'auteur selon le matériel des localités situées sur la Sylva ("Douvan", "Molebka" etc). Les oriktocoenoses de ce complexe sont nommées par l'auteur comme oligodominantes, parce que près des paracalamites propres à ces dépôts (*Paracalamites decoratus, P. frigidus*) le rôle des cordaïtes augmente (*Rufloria* cf. *derzavinii, Lepeophyllum* sp.). Dans certaines localités ("Molebka" par exemple) le rôle des psygmophylloïdes est très grand (premièrement, celui du *Psygmophyllum expansum*). L'abondance du feuillage stérile de fougères (*Pecopteris leptophylla, P. crenulata, Sphenopteris* sp.) saute aux yeux, surtout dans des dépôts hypothétiquement Kunguriens inférieurs correspondant à ce complexe. En général, les localités de l'Artinien-supérieur du complexe floristique transitoire diffèrent peu de celles du Kungurien inférieur. L'unique critère qui peut être considéré comme stable - c'est la présence dans des localités de l'Artinien supérieur de l'espèce de *Rufloria duvanica* Vlad. Cette espèce ne présente pas dans des dépôts plus jeunes.

Le complexe typique Kungurien (Bardien) est le plus abondant d'espèces, parmi lesquelles des taxons endémiques composent une partie inhabituellement grande (Naugolnykh, 1993). Ce phénomène a lieu à cause de l'isolation géographique de la flore Bardienne. Le composé d'espèces floristiques dans des localités correspondant à ce complexe floristique est souvent stable. C'est seulement le composé des taxons dominants qui peut changer. Il y a la tendance d'enrichir le composé taxonomique de flore des dépôts du Kungurien Inférieur à des dépôts plus jeunes.

Dans l'ouvrage présent l'auteur distingue dans le cadre du complexe floristique Kungurien deux sous-complexes qui sont les suivants: le Philippovien (l'inférieur) et l'Irénien (le supérieur). Du point de vue du composé taxonomique les orictocoenoses du sous-complexe Philippovien sont moins variées par rapport à celles du Irénien. Par exemple, dans le sous-complexe Philippovien les espèces telles que: *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Samaropsis danilovii* Suchov, *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombr. ne présentent pas.

Le complexe floristique typique Oufimien inférieur (Solikamien) englobe des orictocoenoses monodominantes qui se composent des écorces et des fragments de troncs du lépidophyte *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., des sporophylles de ce lépidophyte et des phylloides du *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub. De plus, des mousses Bryophytopsida qui ne sont encore pas étudiées en détail, sont assez répandues dans ce complexe.

Le complexe atypique Solikamien comprend plus de taxons, bien que la *Viatcheslavia vorcutensis* reste dominante. Outre cette espèce il y a de rares écorces de la *V. elongata* Neub., des feuilles isolées des cordaïtes *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen et des axes des sphénophytes *Paracalamites frigidus* Neub., *Phyllotheca* sp. (Le "complexe floristique typique" est un complexe qui caractérise la majorité écrasante (plus de 70 %) des localités de l'âge donné; le "complexe atypique" est un complexe qui caracterise moins le straton donné).

Les corrélations interrégionales de l'étage Kungurien d'après des données paléobotaniques et des conclusions stratigraphiques

Le chapitre comprend les corrélations de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen avec des dépôts synchroniques du Kazakhstan, du bassin de la Petchora, du bassin Kouznetsky, et de l'Extrême-Orient.

Les flores permiennes du Kazakhstan, surtout du Pré-Balkhache appartenant à l'horizon phytostratigraphique Karmyzsky, ressemblent beaucoup à la flore typique Kungurienne. Les dépôts de cette région comrennent des genres "bardiens" tels que: *Mauerites, Entsovia, Biarmobaiera, Taxodiella, Bardella* (Salmenova, 1978, 1979). Les débris appartenant au dernier genre seraient des branches stériles du *Bardospermum* S.Meyen. De plus, dans des complexes floristiques il y a d'autres plantes, hypotétiquement proches des taxons du Kungurien du Pré-Oural Moyen. Il faut y rapporter des feuilles ressemblant au *Psygmophyllum cuneifolium* et des disques peltates de semence réunis en polyspermes friables racemoses (Salmenova, 1979). Les disques sont coupés en plusieurs (plus de 20) secteurs radiaux. Cela leur rend pareils à quelques peltoïdes du *Peltaspermum retensorium* (Naugolnykh, 1991; Naugolnykh, Kerp, 1996). Ce qui attire bien l'attention c'est le fait que des orictocoenoses etudiées par K.Z. Salmenova comprennent des conifères dominants. Selon cet indice des complexes floristiques Permiens Inférieurs du Kazakhstan diffèrent considérablement de ceux Angariens typiques, où des conifères sont rares et ces complexes ressemblent au complexe Kungurien du Pré-Oural Moyen.

C'était G.P.Radczhenko (1966) qui a remarqué le premier la présence d'éléments Ouraliens dans des complexes Permiens du Pré-Balkhache. Des espèces Ouraliennes apparaissent dans la base de la suite Kysylkiinskaya (Salmenova, 1978). Ces espèces appartiennent aux sphénophytes *Paracalamites kutorgae* (Gein.) Zal. et aux ptéridospermées Kirkoria *multifida* Zal. La suite Kysylkiinskaya possède même plus d'éléments Ouraliens qui sont les suivants: *Paracalamites similis* Zal., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus Neub., Phyllotheca sp., Rufloria* derzavinii (Neub.) S.Meyen. Malheureusement, parmi les espèces nommées ci-dessus c'est seulement la *Rufloria derzavinii* qui peut être considerée comme importante du point de vue stratigraphique. Les feuilles de cette éspèce sont répandues du haut de l'étage Artinien jusqu' aux parties inférieures de l'étage Oufimien. L'abondance des représentants du genre de *Zamiopteris* dans la flore Kysylkiinskaya est atypique pour la florogénèse de la zone écotone Subangarienne.

La suite Karmyzskaya du Pré-Balkhache est comparée avec le Kungurien typique à cause du fait que dans la suite plus haute (Bakalinskaya) il y a déjà des phylladodermes. Celles-ci se trouvent seulement dans l'horizon Chechminien, c'est-à-dire de la deuxième moitié de l'âge Oufimien. La flore Karmyzskienne proprement dite reste encore peu etudiée. Les conifères de la suite Karmyzskaya qui appartiennent aux taxons de l'Autun attirent la plus

grande attention. C'est possible que les plantes Karmyzskiennes soient plus proches des conifères Bardiens parmi lesquels il y a ceux qui ressemblement aux espèces Européennes telles que: *Ernestiodendron filiciforme* et *Otovicia (*al. *Walchia) hypnoides.*

Les dépôts du Pré-Oural Moyen, dans la suite Lekvorkutskaya et dans les sous-suites Ayatchiaginskaya et Roudnitskaya contiennent un complexe macrofloristique. Le dernier englobe des espèces communes à la flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen. Ce sont les espèces suivants: *Rufloria ensiformis* (Neub.) S.Meyen, *Xiphophyllum kulikii* Zal., *Samaropsis triquetra* Zal., *Nephropsis integerrima* Zal., *Bardocarpus aliger* Zal. *Sphenophyllum comiense* Tschirk. répandu dans la suite Lekvorkutskaya est proche du *S. biarmicum* Zal., typique de l'étage Kungurien. Dans la suite Talatinskaya, plus basse, il y a aussi des débris macrofloristiques. Mais leurs description, leurs images et définitions ne sont pas publiées jusqu' au présent.

La suite Belkovskaya qui se situe sous celle de Talatinskaya a l'âge Artinien avancé. Cet âge est distingué selon le complexe caractéristique d'ammonoïdes telles que: *Artinskia artiensis* (Gruen.), *Paragastrioceras jossae* Vern., *Uraloceras suesii* Karp. etc. Ainsi, la frontière inférieure du Kungurien du Pré-Oural moyen près de la Petchora se situerait-elle dans la suite Talatinskaya ou bien coïnsiderait avec l'une des frontières de la dernière.

La frontière supérieure de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen près de la Petchora correspond, sans aucun doute, à la frontière entre des paquets "N' et "M' de la suite Lekvorkutskaya. Cette frontière, aussi bien que dans le Pré-Oural Moyen, est bien marquée par l'abondance du lycopode *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub. Ce lycophyte associe souvent aux mousses bryophyte *Intia variabilis* Neub., *Uskatia dentata* Fefilova, *Protosphagnum nervatum* Neub. L'apparition massive presque partout dans le Pré-Oural de la flore de *Viatcheslavia* reflète, peut-être, la limite liée à des changements climatiques considérables.

Dans l'article spécial consacré à la caractéristique commune du complexe floristique Kungurien l'auteur a touché au problème de la détermination des frontières de l'étage dans l'Angaride Centrale. Cet article a aussi touché au problème de la comparaison de l'étage Kungurien avec des flores Angariennes centrales. Le Kungurien du Pré-Oural Moyen est corrélé distinctement avec l'horizon Ichanovien du bassin Kouznetsky et avec des analogues du dernier dans l'Angaride Centrale. Il est corrélé ainsi d'après le complexe de semences isolées (*Samaropsis danilovii, S. tuberculata, S. subpatula* etc) et d'après des cordaïtes (*Rufloria papillosa, R. meyenii*). La frontière supérieure de l'étage Kungurien marquée par la disparition des taxons nommés ci-dessus est distinguée de la meilleure façon. Mais il est maintenant impossible de distinguer la situation exacte de la frontière entre les étages Artinien et Kungurien dans des sections Sibériennes. La frontière aurait pu se situer au niveau de l'horizon "intermédiare", mais à présent ce n'est qu'une hypothèse.

La corrélation du Kungurien avec des sections du Permien de l'Extrême-Orient n'est pas triviale malgré le fait que les flores de ces régions appartenaient à la même zone écotone (la zone Subangarienne). L'auteur partage l'opinion de V.I.Burago (1976 etc) sur l'âge des subdivisions biostratigraphiques (phytohorizons) distinguées par elle. Il faut cependant noter que la base paléobotanique de cette variante de marquer des stratons locaux de l'Extrême-Orient selon des subdivisions de l'échelle stratigraphique générale doit être prouvée par des arguments plus probants. Ainsi, la corrélation des subdivisions du Permien de l'Extrême-Orient s'appuie plutôt sur l'analyse de la dynamique générale du développement de la flore et ne pas sur des corrélatives réelles.

La description de plantes. De nouveaux taxons. Les remarques sur la systématique, la phylogénie et la nomenclature

Section **Pterydophyta**, classe **Lycopodiopsida**, ordre **Isoetales**, famille **Pleuromeiaceae** (?).

L'auteur a décrit des sporophylles isolés, des fragments de l'écorce et des phylloïdes des lepidophytes kunguriens. Les sporophylles sont rapportés au genre *Sadovnikovia* Naug., l'aïeul par rapport aux plantes *Viatcheslavia* d'Oufimien, aux *Signacularia* de Kazanien et, peut-être, aux *Pleuromeia* et *Tomiostrobus* triasiques.

Classe equisetopsida (Articulatae, Sphenopsida), ordre Bowmanitales, famille Bowmanitaceae. Pour

la première fois la fructification de la bowmanitée Bowmanites biarmensis Naug. de l'Angaride et la région Subangarienne de l'âge paléozoïque a été décrite aussi que quelques types du feuillage stérile des sphénophylles: *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *S.* sp. SVN-1, *S.* sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr).

Ordre Equisetales. Dans la nomenclature ouverte l'auteur a décrit les fructifications appartenant au genre *Equisetinostachys* Rassk.: *Equisetinostachys* sp. SVN-1 et *E.* (?) sp. SVN-2. Ces fructifications appartenaient à des plantes aux feuilles stériles *Phyllotheca.*

Sachyogyrus multifarius Zal., représentant une pousse fertile *Phyllotheca biarmica* est rapporté aux taxons satellites de la sous-classe. De différentes espèces de sphénophytes kunguriennes fondées sur des restes de pousses végétatives sont décrites par l'auteur. Ces pousses végétatives sont: *Phyllotheca biarmica* Zal., *P.* aff. *stenophylloides* Zal., *P. campanularis* Zal. emend. Naug., *Phyllotheca* sp. SVN-1, *Phyllotheca* sp. SVN-2, *Phyllotheca* sp. SVN-3, *Paracalamites frigidus* Neub., *P.* cf. *striatus* (Schmalh.) Zal., *Paracalamites* sp. SVN-1, *Paracalamitina ignatievii* Naug., *Equisetina* (?) sp., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub.

La conclusion de la partie comprend des remarques consacrées à l'évolution des pousses végétatives de prèles.

Classe Polypodiopsida (Filicopsida). L'auteur a caracterisé des morphotypes généraux du feuillage stérile de fougères kunguriennes, qui ont été réunis selon des indices macromorphologiques. Le 1-er groupe des espèces - *Pecopteris uralica* Zal., *P. helenaeana* Zal.; le 2-eme groupe - *P. anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. tchekardensis* Vlad., *P. suksunensis* Zal.; le 3-eme groupe - *Sphenopteris* sp. SVN-1, de petits sphenoptérides pennule-pareils; le 4-eme groupe - *Ovopteris* sp. SVN-1; le 5-eme groupe - *Pecopteris synica* Zal., *P.* sp. SVN-1; le 6-eme groupe - P. sp. SVN-4 (cf. AVG-1). L'auteur a decrit deux espèces de fougères marattiennes fertiles *Ptychocarpus distichus* Naug., *Orthotheca dicranophora* Naug.

Section **Pinophyta**, classe **Ginkgoopsida**, ordre **Peltaspermales**

Comme la plupart des représentants de ce groupe de la flore Kungurienne ont des feuilles à pennes composées cette partie descriptive prévoit l'analyse de la méthode de la réconstruction de frondes de ptéridophylles.

Il y a aussi des espèces établies pour des feuilles stériles *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *R.* cf. *shenkii* (Heyer) Kerp, *Rachiphyllum* sp. SVN-1, *Gracilopteris lonchophylloides* Naug. et une espèce restaurée *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp.

L'auteur a examiné la morphologie générale des organes végétatifs des psygmophylloïdes. Il y a décrit *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Bardia* aff. *mauerii* Zal., *Flabellofolium* sp. SVN-1.

Famille **Trichopityaceae**. Les fructifications *Alternopsis stricta* Naug., *Biarmopteris pulchra* Zal. sont décrites par l'auteur.

La conclusion contient des remarques sur la phylogénie de peltaspermées dans le cadre des familles Peltaspermaceae et Trichopityaceae. Outre cela elle étudie l'expansion paléophytogéographique de calliptérides et de psygmophylloïdes.

Ordre **Ginkgoales** versus Peltaspermales. L'auteur a décrit la morphologie et la microstructure d'un genre monotypique de feuilles *Kerpia macroloba* Naug.

Classe **Pinopsida**, ordre **Cordaitanthales**. La partie commence par l'analyse des morphotypes généraux du feuillage stérile des cordaïtes kunguriens. L'auteur a caractérisé les espèces telles que: *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. recta* (Neub.) S.Meyen, *R. (Tomentophylla) lanata* Gluch., *Nephropsis (Sulcinephropsis) crinitus* Gluch., *Lepeophyllum* sp. SVN-1, *Crassinervia* sp. SVN-1. L'auteur a etudié les principes de la systématique de fructifications isolées de rufloriées. Outre cela il a décrit de nouvelles espèces: *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Pholidophyllum pterocerum* Naug.

Ordre **Coniferales** (Pinales), famille **Walchiaceae**. L'auteur a proposé les données sur la microstructure et la macromorphologie des espèces suivantes: *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia) bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Bardospermum rigidum* S.Meyen.

Les graines isolées des gymnospermes dont la situation systématique n'est pas encore établie. L'auteur étudie la morphologie descriptive de graines fossiles. Il a décrit les espèces suivantes: *Samaropsis macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. triquetra* Zal.

La description des plantes est achevée par la caractéristique des racines isolées de *Radicites* sp. SVN-1.

Conclusion

La flore Kungurienne du Pré-Oural Moyen est assez originale, elle contient beaucoup d'endémiques (presque 30% d'espèces sont endémiques). Mais elle contient aussi le nombre d'éléments qui se trouvent dans des régions voisines appartenant à la zone écotone Subangarienne. Ces éléments se trouvent aussi hors de cette zone, ce fait ainsi permet de faire des corrélations entrerégionales.

Les buts généraux de l'étude ultérieure des flores Permiennes inférieures du Pré-Oural Moyen représentent l'étude en détail des macroflores les plus anciennes de cette région: la Asselienne (section Aidaralach) et la Sakmarienne (des localités au bord de la rivière Sakmara). L'intervalle le plus important - c'est la frontière entre le Carbonifère et le Permien en Aidaralach. Les données sur des flores des étages Gzhelien, Asselien, Sakmarien et Artinien inférieur du Pré-Oural, avec les données sur les flores de l'Artinien supérieur du Kungurien la succession stratigraphique étalonne de complexes macrofloristiques typiques. Cette succession pourrait être necéssaire pour la corrélation d'étages standardisés du Permien inférieur dans d'autres régions. De plus, elle pourrait être importante pour la réconstruction des changements phylocoenogénétiques de successions de plantes vasculaires du Pré-Oural à l'époque du Permien avancé.

Приложение

Таксономический состав (характерные, доминирующие и диагносцирующие таксоны) рассматриваемых флористических комплексов (табл. 1–3)

Таблица 1

Типичный верхнеартинский (саргинско-саранинский) флористический комплекс	Доминирующие таксоны
Paracalamites decoratus (Eichw.) Zal. *P. frigidus* Neub. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. *Tylodendron speciosum* Weiss *Rufloria duvanica* Vlad.	*P. decoratus* *P. frigidus*
Атипичный верхнеартинский флористический комплекс	
Paracalamites frigidus Neub. *Pecopteris uralica* Zal. *Rhachiphyllum* (al. Callipteris) sp. *Taxodiella* cf. *bardaeana* (Zal.) S.Meyen	*P. frigidus*
Переходный (смешанный) верхнеартинско-нижнекунгурский флористический комплекс	
P. frigidus Neub. *P. decoratus* (Eichw.) Zal. *Psygmophyllum expansum* (Brong.) Schimp. *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen *Tylodendron speciosum* Weiss *Cyparissidium appressum* (Zal.) S.Meyen *Lepeophyllum* sp. *Rhachiphyllum* sp. *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh.	*P. frigidus* *Psygmophyllum expansum* *Rufloria* cf. *derzavinii*

Таблица 2

Типичный кунгурский флористический комплекс	Доминирующие таксоны	Диагносцирующие таксоны
Phyllotheca biarmica Zal *P. campanularis* Zal. emend. Naug. *Equisetina magnivaginata* Zal. *Sachyogyrus multifarius* Zal. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp. *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimp. *Kerpia macroloba* Naug. *Rufloria derzavinii* (Neub.) S.Meyen *R. recta* (Neub.) S. Meyen *R. papillosa* Gluch. *R. meyenii* Gluch. *Cyparissidium appressum* (Zal.) S.Meyen *Taxodiella bardaeana* (Zal.) S.Meyen *Kungurodendron sharovii* S.Meyen *Bardospermum rigidum* S.Meyen *Samaropsis triquetra* Zal. *S. macroptera* Naug. *S. complanata* Naug. *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh. *Carpolithes globosus* Such. *Cordaicarpus uralicus* Dombr. *Sylvella alata* Zal. *Craspedosperma baradaeanum* Zal.	*Rufloria derzavini* *R. recta*	Иренский флористический подкомплекс *Sadovnikovia belemnoides* *Paracalamitina ignatievii* *Ptychocarpus distichus* *Samaropsis danilovii* *S. subpatula* *S. tuberculata*
	Peltaspermum retersorium *Psygmophyllum expansum*	
	Cyparissidium appressum *Taxodiella bardeana*	Филипповский флористический подкомплекс *Sphenopteris pennaticisa*
	Paracalamites frigidus	

Таблица 3

Типичный нижнеуфимский (соликамский) флористический комплекс	Доминирующие таксоны
Viatcheslavia vorcutensis Zal. emend. Neub. *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub.	*V. vorcutensis*

Атипичный нижнеуфимский (соликамский) флористический комплекс	
Viatcheslavia vorcutensis Zal. emend. Neub. *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub. *Rufloria derzavinii* (Neub.) S. Meyen *Paracalamites frigidus* Neub. *Phyllotheca* sp.	V. vorcutensis

Таблица 4. Распределение таксонов по изученным местонахождениям

Таксон	Ярус																								
	Артинский					Кунгурский														Уфимский				
	Горизонт																							
	Саранинский					Филипповский								Иренский						Соликамский				
	Свита																							
	Урминская					Крыловская			Лекская					Кошелевская						Соликамская				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Водоросли																									
1. *Phaeophyta* vel *Chlorophyta* (?) indet.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Мохообразные																									
2. *Musci* indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
3. *Marchantites lorea* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Плауновидные																									
4. *Sadovnikovia belemnoides* Naug	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5. *Viatscheslaviophyllum* (?) sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
6. *Knorria* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	?	?	+
7a. *V. elongata* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
8. *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
9. *Lepidophyta* indet.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Членистостебельные																									
10. *Bowmanites biarmensis* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11. *Sphenophyllum biarmicum* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
12. *Sphenophyllum* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13. *Sphenophyllum* sp. SVN-2 (aff. thonii Mahr)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14. *Equisetinostachys* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15. *Equisetinostachys* (?) sp. SVN-2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16. *Sachyogyrus multifarius* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
17. *Phyllotheca biarmica* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
18. *P. campanularis* Zal. emend. Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
19. *P. stenophylloides* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20. *P.* sp. SVN-1 (aff. stenophylloides Zal.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21. *P. scyphulifera* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22. *Phylloteca* sp. SVN-2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23. *Phylloteca* sp. SVN-3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24. *Corynophyllites setiformis* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25. *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal.	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
26. *P. frigidus* Neub.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
27. *P.*cf. *striatus* (Schmalhausen) Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28. *Paracalamites* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29. *Paracalamites* sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+
30. *Paracalamitina ignatievii* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	cf.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
31. *Equisetina magnivaginata* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32. *Equisetina* (?) sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33. *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34. *Calamites gigas* Brongn.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
35. *Calamites* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36. *Annularia* (?) sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Папоротники																									
37. *Orthotheca dicranophora* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38. *Ptychocarpus distichus* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39. *Ptychocarpus* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40. *Ptychocarpus* (?) sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41. *Asterotheca* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42. *Pecopteris* cf. *filatovae* Sixtel	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43. *Discopteris* (?) sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44. *Pecopteris uralica* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
45. *P. helenaeana* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46. *P. anthriscifolia* Goepp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
47. *P. tchekardensis* Vlad.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
48. *P. cf. suksunensis* Zal.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49. *P. synica* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pecopteris sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pecopteris sp. SVN-2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pecopteris sp. SVN-3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pecopteris sp. SVN-4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50. *Pecopteris* sp. SVN-5 (cf. P. sp. AVG-1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
51. *Pecopteris* sp.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
52. *Ovopteris* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
53. *Sphenopteris pennaticisa* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
54. *Sphenopteris* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
55. *Sphenopteris* sp.	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
56. "*Spiropteris*" sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Птеридоспермы																									
57. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+			+	+	-	-	-	-	-
58. *Rhachiphyllum* (al. Callipteris) sp.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
59. *R. artipinnatum* (Zal.) Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
60. *R.* aff. *shenkii* (Heyer) Kerp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
61. *Rhachiphyllum* (?) sp SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
62. *Gracilopteris lonchohylloides* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
63. *Gracilopteris* (?) sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
64. *Biarmopteris pulchra* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65. *Alternopsis stricta* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
66. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	-	-	-	+	+
67. *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
68. *Psygmophyllum* sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+		+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
69. *Bardia mauerii* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
70. *B.* aff. *mauerii* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
71. *B. gracilis* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
72. *B. insignus* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73. *Mauerites confertus* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
74. *Mauerites* sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
75. *Flabellofolium* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
76. *Permotheca disparis* (Zal.) Naug.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Гинкговые? или пельтаспермовые																									
77. *Kerpia macroloba* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
78. *Ginkgoites multifida* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
79. *Uralobaiera biarmica* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Кордаитовые																									
80. *Suchoviella triquetrophora* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
81. *Bardocarpus spicatus* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
82. *Gaussia imbricata* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
83.*Pholidophyllum ornatum* Zal. emend. Ignatiev	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
84. *Pholidophyllum pterocerum* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
85. *Angophyllites ordinatus* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
86. *Sparsistomites simplex* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
86a. *S. spersus* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
87. *Rufloria duvanica* Vlad.	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
88. *R. papillosa* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
89. *R. laevis* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
90. *R. meyenii* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
91. *R. unica* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
92. *R.* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
93. *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen	-	-	-	-	cf.	-	cf.	cf.	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
94. *R. derzavinii* (Neub.) S.Meyen.	-	-	-	-	-	-	-	cf.	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-		-	-	-	-	-	-
95. *R.* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
96. *R.synensis* (Zal.) S.Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
97. *Rufloria* sp.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	+
98. *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
99. *N. rhomboidea* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	--	-	-	-	-	-	-	-	-
100. *Nephrohsis* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
101. *Lepeophyllum leninskiensis* Popova	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
102. *Lepeophyllum* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
103. *Lepeophyllum* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
104. *Crassinervia* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
105. *Crassinevria* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
106. *Cordaites* ex gr. *lineatus* (Neub.) S.Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
107. *C. singularis* (Neub.) S.Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
108. *Cordaites* sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Дикранофилловые																									
109. *Entsovia kungurica* S. Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
110. *E. inornata* Gluch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
111. *Entsovia* sp.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
112. *Meristophyllum indivisum* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Хвойные																									
113. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
114. *Cyparissidium* (al.*Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen	-	-	-	-	cf.	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
115. *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
116 *Bardospermum rigidum* S.Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
117. "*Walchia*" sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
118. *Tylodendron speciosum* Weiss	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
119. *Tylodendron* sp.	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Изолированные семена																									
120. *Samaropsis danilovii* Suchov	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
121. *S.* cf. *dombrovskae* Vlad.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
122. *S. subpatula* Suchov	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
123. *S. triquetra* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
124. *S. tuberculata* Dombr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
125. *S.* cf. *tuberculata* Dombr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
126. *S. macroptera* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
127. *S.*(?) *complanata* Naug.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
128. *S.* ex.gr. *erunakovensis* Radcz vel *irregularis* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
129. *S. salamatica* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
130. *S. extensa* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	cf.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
131. *Samaropsis* sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
132. *Cordaicarpus uralicus* Dombr.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
133. *Cordaicarpus* sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
134. *Carpolithes globosus* Such.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
135. *Carpolithes* sp.	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
136. "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
137. *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
138. *Cardiocarpus* sp.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
139. *Sylvella alata* Zal.	+	-		-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
140. *Bardocarpus aliger* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
141. *B. superus* Neub.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
142. *Bardocarpus* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
143. *Craspedosperma bardaeanum* Zal.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Изолированные корни																									
144. *Radicites* sp. SVN-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-		-	-	-	-	-	-

Примечание. 1 – таксоны; 2–26 – местонахождения: 2 – Урма-1; 3 – Урма-2; 4 – Шамары (=обн. № 11); 5 – Дуван; 6 – Кушкаяк; 7 – Ачит; 8 – Быково; 9 – Александровское; 10 – Молебка; 11 – Красный Луг; 12 – Березовка; 13 – Матвеево; 14 – Красная Глинка; 15 – Крутая Катушка; 16 – Чекарда-1; 17 – Чекарда-2; 18 – Сосновое -1; 19 – Сосновое-2; 20 – Юлаево; 21 – Тис; 22 – Полазна; 23 – Хохловка; 24 – Чумкасский карьер; 25 – Сылва-1; 26 – Сылва-2.

Таблица 5. Стратиграфическое и географическое распространение некоторых видов рода *Sphenophyllum* Koenig

Вид	Система				
	каменноугольная			пермская	
	Отдел				
	нижний	средний	верхний	нижний	верхний
Еврамерика					
S. subtenerrium Nathorst					
S. arctium Nathorst					
S. geigense Lutz					
S. tenerrium (Ettingsh.) Stur					
S. cuneifolium Sternb					
S. myriophyllum Crepin					
S. majus Brongn					
S. emarginatum Brongn					
S. longifolium Germar					
S. verticillatum Schloth					
S. angustifolium Germar					
S. tenuifolium Font. et White					
S.oblongifolium (Germ. et Kaulf.) Unger					
S. thonii Mahr					
Катазия					
S. thonii Mahr					
S. sinense Hong et Guang-Long					
S. rotundatum Halle					
S. fimbriatum Halle					
S. sinocoreanum Yabe					
S. oblongifolium (Germ. et Kaulf.) Unger					
Paratrizygia koboensis (Koatake) Asama					
Ангарида					
S. denticulatum Zal. (= S. mayus ?)					
S. kemerovoense Gorel. (=S. oblongifolium?)					
"S". prokopievskiense Gorel					
S. subrotundatum Neub					
S. duplex Chachlov					
S. primitivum Gor					
S. spiralicum Chachlov					
S. biarmicum Zal					
S. thonii Mahr					
S. alatum Chachlov					
S. meyenii Zimina					
S. bilobum Chachlov					
S. originale Chachlov					
S. osipoviense Zimina					
S. stouckenbergii Schmalhausen					
S. chachlovii Stur					
S. tomiense (Gorel. et Radcz.) Boureau					
S. boreale (Mogutcheva) Stur					
S. sp. SVN-1					
Гондвана					
Trizygia speciosa Royle					

Содержание

Введение 5
История изучения кунгурской флоры Среднего Приуралья 8
Стратиграфический очерк 10
Характеристика флористических комплексов, их распространение во времени и пространстве 15
Межрегиональные корреляции кунгурского яруса по палеоботаническим данным и некоторые стратиграфические выводы 17
Местонахождения растительных остатков, их положение в разрезе и таксономический состав 19
Местонахождения артинского яруса . . . 19
Местонахождения нижнекунгурского подъяруса 20
Местонахождения верхнекунгурского подъяруса 25
Местонахождения нижнеуфимского подъяруса 26
Описание растений. Замечания о систематике, филогении и номенклатуре . 28
Отдел PTERIDOPHYTA. Птеридофиты . . . 28
Класс Lycopodiopsida 28
Порядок Isoetales 28
Семейство Pleuromeiaceae (?) 28
Род *Sadovnikovia* Naug. 28
Sadovnikovia belemnoides Naug. 28
Класс Equisetopsida 30
Подкласс Bowmantidae 30
Порядок Bowmanitales 30
Семейство Bowmanitaceae 30
Род *Bowmanites* Binney 30
Bowmanites biarmensis Naug. sp. nov. . . . 31
Род *Sphenophyllum* Koenig 33
Sphenophyllum biarmicum Zal 35
Sphenophyllum sp. SVN-1 37
Sphenophyllum sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr?) . 38
Порядок Equisetales 38
Семейство Tschernoviaceae 38
Род *Equisetinostachys* Rassk 38
Equisetinostachys sp. SVN-1 38
Equisetinostachys (?) sp. SVN-2 40
Сателлитные таксоны класса Equisetopsida 40
Род *Sachyogyrus* Zal. 40
Sachyogyrus multifarius Zal. 40
Род *Phyllotheca* Brongn. 43
Phyllotheca biarmica Zal. 43
Phyllotheca campanularis Zal. 44
Phyllotheca aff. *stenophylloides* Zal. . . . 47
Phyllotheca sp. SVN-1 48
Phyllotheca sp. SVN-2 49
Phyllotheca sp. SVN-3 49
Род *Paracalamites* Zal. 50
Paracalamites frigidus Neub. 50
Paracalamites cf. *striatus* (Schmalh.) Zal. 51
Paracalamites sp. SVN-1 51
Род *Equisetina* Zal. 51
Equisetina (?) sp. 51
Род *Annulina* Neub. 52
Annulina neuburgiana (Radcz.) Neub. . . 52
Род *Paracalamitina* Zal. 53
Paracalamitina ignatievii Naug. sp. nov. . 54
Замечания об эволюции вегетативного побега хвощеобразных 55
Класс Polypodiopsida (Filicopsida) . . 56
Порядок Marattiales 56
Семейство Marattiaceae 56
Род *Orthotheca* Corsin 56
Orthotheca dicranophora Naug. sp. nov. . 57
Род *Ptychocarpus* Weiss 58
Ptychocarpus distichus Naug. 58
Основные морфотипы листвы папоротников из изученных местонахождений 60
Отдел PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE). Голосеменные . . 63
Класс Cycadopsida. Цикадопсиды . . 63
Порядок Trigonocarpales 63
Класс Ginkgoopsida. Гинкгоопсиды . 63
Порядок Peltaspermales 63
Семейство Trichopityaceae 63
Род *Biarmopteris* Zal 63
Biarmopteris pulchra Zal 64
Род *Alternopsis* Naug. 66
Alternopsis stricta Naug. 66

Сателлитные таксоны порядка Peltaspermales 68
Псигмофиллоиды. Формальная группировка таксонов 68
Общая морфология вегетативных органов псигмофиллоидов 68
Проблемы систематики псигмофиллоидов 69
Замечания о систематическом положении псигмофиллоидов 71
Род *Psygmophyllum* Schimper 73
Psygmophyllum expansum (Brongn.) Schimper 73
Psygmophyllum cuneifolium (Kut.) Schimper 81
Род *Bardia* Zal 84
Bardia aff. *mauerii* Zal 84
Род *Flabellofolium* Stone 86
Flabellofolium sp. SVN-1 86
Каллиптериды. Формальная группировка таксонов. Реконструкция сложноперистых листьев птеридофиллов (на примере калиптерид из нижней перми Субангариды) 87
Семейство Peltaspermaceae 90
Род *Peltaspermum* Harris emend. Poort et Kerp 90
Peltaspermum retensorium (Zal.) Naug. et Kerp 90
Род *Rhachiphyllum* Kerp 97
Rhachiphyllum (al *Odontopteris*) *artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov. 97
Rhachiphyllum aff. *shenkii* (Heyer) Kerp . . . 99
Rhachiphyllum (?) sp. SVN-1 101
Род *Gracilopteris* Kerp, Naug. et Haub. . 102
Gracilopteris lonchophylloides Naug. sp. nov. . 102
Замечания о филогении пельтаспермовых и объемах семейств Peltaspermaceae и Trichopityaceae 104
Палеофитогеографическое распространение каллиптерид и псигмофиллоидов 107
Порядок Ginkgoales (?) vel Peltaspermales 109
Род *Kerpia* Naug. 109
Kerpia macroloba Naug. 109
Класс Pinopsida. Пинопсиды 111
Порядок Cordaitanthales 111
Семейство Rufloriaceae 111
Род *Suchoviella* Ignatiev et S.Meyen . 112
Suchoviella triquetraphora Naug. sp. nov. 112
Род *Bardocarpus* Zal. 114
Bardocarpus spicatus Naug. sp. nov. . . . 114
Род *Gaussia* Neub. 116
Gaussia imbricata Naug. sp. nov. 116
Род *Pholidophyllum* Zal. 119
Pholidophyllum pterocerum Naug. sp. nov. 119
Основные морфотипы стерильной листвы кордаитов из изученных местонахождений 121
Rufloria derzavinii (Neub.) S.Meyen . . . 121
Rufloria (Alatorufloria) recta (Neub.) S.Meyen 122
Rufloria (Tomentophylla) lanata Gluchova 122
Rufloria synensis (Zal.) S.Meyen 122
Чешуевидные листья кордаитов 123
Nephropsis (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova 123
Zepeophyllum sp. SVN-1 124
Crassinervia sp. SVN-1 124
Порядок Coniferales(Pinales) 124
Семейство Walchiaceae 124
Подсемейство Kungurodendroideae . 124
Kungurodendron sharovii S.Meyen 125
Taxodiella (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen 126
Bardospermum rigidum S.Meyen 126
Изолированные семена голосеменных не установленного систематического положения 128
Описательная морфология ископаемых семян 128
Диссеминация 130
Род *Samaropsis* Goepp. 132
Samaropsis macroptera Naug. sp. nov. . . 132
Samaropsis (?) *complanata* Naug. sp. nov. 134
Samaropsis triquetra Zal. 136
Radix insertae sedis. Изолированные корни неясной систематической принадлежности 137
Radicites sp. SVN-1 137
Заключение 138
Литература 139
Таблицы I–XXXII 148
Summary 181
La flore de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen 182
Приложение 190

Contents

Introduction 5
Research history of the Kungurian flora of the Middle Cís-Urals 8
Stratigraphical overview 10
Characteristics of floristic assemblages, their stratigraphical and geographical distribution 15
Interregional correlation of the Kungurian on the base of palaeobotanical data and some stratigraphical conclusions 17
Localities of plant megafossils, their stratigraphical position and taxonomical composition 19
Artinskian localities 19
Lower Kungurian localities 20
Upper Kungurian localities 25
Lower Ufimian localities 26
Plant description. Remarks on systematics, phylogeny and nomenclature 28
Division PTERIDOPHYTA. Pteridophytes . . 28
Classis Lycopodiopsida 28
Order Isoetales 28
Family Pleuromeiaceae (?) 28
Genus *Sadovnikovia* Naug. 28
Sadovnikovia belemnoides Naug. 28
Classis Equisetopsida 30
Subclassis Bowmantidae 30
Order Bowmanitales 30
Family Bowmanitaceae 30
Genus *Bowmanites* Binney 30
Bowmanites biarmensis Naug. sp. nov. 31
Genus *Sphenophyllum* Koenig 33
Sphenophyllum biarmicum Zal 35
Sphenophyllum sp. SVN-1 37
Sphenophyllum sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr?) . 38
Order Equisetales 38
Family Tschernoviaceae 38
Genus *Equisetinostachys* Rassk 38
Equisetinostachys sp. SVN-1 38
Equisetinostachys (?) sp. SVN-2 40
Satellite taxa of Equisetopsida classis. . 40
Genus *Sachyogyrus* Zal. 40
Sachyogyrus multifarius Zal. 40
Genus *Phyllotheca* Brongn. 43
Phyllotheca biarmica Zal. 43
Phyllotheca campanularis Zal. 44
Phyllotheca aff. *stenophylloides* Zal. . . . 47
Phyllotheca sp. SVN-1 48
Phyllotheca sp. SVN-2 49
Phyllotheca sp. SVN-3 49
Genus *Paracalamites* Zal. 50
Paracalamites frigidus Neub. 50
Paracalamites cf. *striatus* (Schmalh.) Zal. 51
Paracalamites sp. SVN-1 51
Genus *Equisetina* Zal. 51
Equisetina (?) sp. 51
Genus *Annulina* Neub. 52
Annulina neuburgiana (Radcz.) Neub. . . 52
Genus *Paracalamitina* Zal. 53
Paracalamitina ignatievii Naug. sp. nov. . 54
Remarks on evolution of vegetative shoots of equisetopsids 55
Classis Polypodiopsida (Filicopsida) . 56
Order Marattiales 56
Family Marattiaceae 56
Genus *Orthotheca* Corsin 56
Orthotheca dicranophora Naug. sp. nov. . 57
Genus *Ptychocarpus* Weiss 58
Ptychocarpus distichus Naug. 58
Main morphotypes of fern leaves from the studied localities 60
Division PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE). Gymnosperms . . 63
Classis Cycadopsida. Cycadopsids . . 63
Order Trigonocarpales 63
Classis Ginkgoopsida. Ginkgoopsids . 63
Order Peltaspermales 63
Family Trichopityaceae 63
Genus *Biarmopteris* Zal 63
Biarmopteris pulchra Zal 64
Genus *Alternopsis* Naug. 66
Alternopsis stricta Naug. 66

Satellite taxa of Peltaspermales order . 68
Psygmophylloids. Formal grouping of taxa 68
General morphology of psygmophylloid vegetative organs 68
Problems of psygmophylloid systematics . 69
Remarks on systematical position of psygmophylloids 71
Genus *Psygmophyllum* Schimper 73
Psygmophyllum expansum (Brongn.) Schimper 73
Psygmophyllum cuneifolium (Kut.) Schimper 81
Genus *Bardia* Zal 84
Bardia aff. *mauerii* Zal 84
Genus *Flabellofolium* Stone 86
Flabellofolium sp. SVN-1 86
Callipterids. Formal grouping of taxa. Reconstruction of pinnate pteridophyllous leaves (with the example of callipterids from the Lower Permian of Subangaraland) 87
Family Peltaspermaceae 90
Genus *Peltaspermum* Harris emend. Poort et Kerp 90
Peltaspermum retensorium (Zal.) Naug. et Kerp 90
Genus *Rhachiphyllum* Kerp 97
Rhachiphyllum (al *Odontopteris*) *artipinnatum* (Zal.) Naug. comb. nov. 97
Rhachiphyllum aff. *shenkii* (Heyer) Kerp . . . 99
Rhachiphyllum (?) sp. SVN-1 101
Genus *Gracilopteris* Kerp, Naug. et Haub. 102
Gracilopteris lonchophylloides Naug. sp. nov. . 102
Remarks on phylogeny of peltasperms and volume of Peltaspermaceae and Trichopityaceae family 104
Palaeophytogeographical distribution of callipterids and psygmophylloids. 107
Order Ginkgoales (?) vel Peltaspermales . 109
Genus *Kerpia* Naug. 109
Kerpia macroloba Naug. 109
Classis Pinopsida. Пинопсиды 111
Order Cordaitanthales 111
Family Rufloriaceae 111
Genus *Suchoviella* Ignatiev et S.Meyen 112
Suchoviella triquetraphora Naug. sp. nov. 112
Genus *Bardocarpus* Zal. 114
Bardocarpus spicatus Naug. sp. nov. . . . 114
Genus *Gaussia* Neub. 116
Gaussia imbricata Naug. sp. nov. 116
Genus *Pholidophyllum* Zal. 119
Pholidophyllum pterocerum Naug. sp. nov. 119
Main morphotypes of sterile cordait leaves from the studied localities . . 121
Rufloria derzavinii (Neub.) S.Meyen . . . 121
Rufloria (Alatorufloria) recta (Neub.) S.Meyen 122
Rufloria (Tomentophylla) lanata Gluchova 122
Rufloria synensis (Zal.) S.Meyen 122
Scale-like cordait leaves 123
Nephropsis (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova 123
Zepeophyllum sp. SVN-1 124
Crassinervia sp. SVN-1 124
Order Coniferales(Pinales) 124
Family Walchiaceae 124
Subfamily Kungurodendroideae . . . 124
Kungurodendron sharovii S.Meyen 125
Taxodiella (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen 126
Bardospermum rigidum S.Meyen 126
Isolated gymnosperm seeds of uncertain affinity 128
Descriptional morphology of fossil seeds 128
Dissemination 130
Genus *Samaropsis* Goepp. 132
Samaropsis macroptera Naug. sp. nov. . . 132
Samaropsis (?) *complanata* Naug. sp. nov. 134
Samaropsis triquetra Zal. 136
Radix insertae sedis. Isolated roots of uncertain affinity 137
Radicites sp. SVN-1 137
Conclusions 138
References 139
Plates I–XXXII 148
Summary 181
La flore de l'étage Kungurien du Pré-Oural Moyen 182
Appendix 190

Научное издание

С.В.Наугольных

ФЛОРА КУНГУРСКОГО ЯРУСА СРЕДНЕГО ПРИУРАЛЬЯ

Труды, вып. 509

Утверждено к печати
Редколлегией Геологического института РАН

Редактор *И.М.Ерофеева*
Художник *О.В.Кураленко*

Подписано к печати 20.08.1998
Формат 62x94 1/8. Бумага офсет № 1, 80 г/м
Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 25,0. Уч.-изд. л. 27,0.
Тираж 400 экз.
Тип. зак. № , Москва

Издательство ГЕОС
Изд. лицензия Л.Р. № 050112 от 09.03.95
109017, Москва, Пыжевский пер., 7.
Тел.: (095) 230-80-92
Факс: (095) 951-04-43