ISSN 0002-3272

ТРУДЫ
ГЕОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА



С.В. Наугольных

ПЕРМСКИЕ ФЛОРЫ УРАЛА

ГЕОС

Российская академия наук
Геологический институт



Российский фонд фундаментальных исследований



Russian Academy of Sciences
Geological Institute

The Russian Foundation for Basic Research



Transactions of the Geological Institute

Founded in 1932
Vol. 524

S.V. Naugolnykh

Permian floras of the Urals

Moscow
GEOS
2007

Труды Геологического института

Основаны в 1932 году
Вып. 524

С.В. Наугольных

Пермские флоры Урала

Москва
ГЕОС
2007

ББК 26.323
Н 34
УДК 581:551.736.1 (470.53)

Ответственный редактор *М.А. Ахметьев*

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

Рецензенты: *А.Б. Герман*, *А.Б. Юрина*

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

Вып. 524: Пермские флоры Урала / С.В. Наугольных ; Отв. ред. М.Г. Леонов. — М.: ГЕОС, 2007. — 322 с.: ISBN 5-89118-369-9 (в пер.)

В монографии охарактеризованы пермские флоры Урала, изученные на основе материала из ряда местонахождений, расположенных в пределах Южного и Среднего Приуралья, а также южной части Печорского угольного бассейна (Кожимский разрез). Приведены подробные сведения о стратиграфии вмещающих отложений, таксономическом составе и возрасте выделяемых флористических комплексов и проводимых на их основе региональных и межрегиональных корреляциях. Специальная глава посвящена палеофитогеографическому районированию пермской растительности на основе физиономических критериев, а также рассмотрению феномена смешанных флор. Дана палеосинтаксономическая ординация раннепермской растительности Приуралья, основанная на тафономических и палеоэкологических наблюдениях. В описательной части работы устанавливаются новые таксоны высших растений: *Paracalamites tubicinus* Naugolnykh, sp. nov.; *Peltaspermum goniacanthus* Naugolnykh, sp. nov.; *Permotheca bifurcata* Naugolnykh, sp. nov.; *Permotheca deodara* Naugolnykh, sp. nov.; *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; *Sakmarospermum uralicum* Naugolnykh, gen. et sp. nov., а также предложены новые комбинации: *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov., emend. nov.; *Permotheca fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov.

Издание осуществляется при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 07-05-07007д.

Responsible Editor *M.A. Akhmetiev*

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

Reviewers: *A.B. German*, *A.I. Jurina*

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

Vol. 524: Permian floras of the Urals / S.V. Naugolnykh; Ed. by M.G. Leonov. — Moscow: GEOS, 2007. — 322 p.: il. (in cloth)

Permian floras of the Urals studied on the basis of the material from different localities of the South, Middle Cis-Urals, and southern part of the Pechora coal basin (Kozhim section) are characterized in the present monography. The main scope of the present work is characteristics of the palaeofloristic assemblages established, and description of the Permian plants studied by means of macromorphological and epidermal-cuticular methods. General stratigraphic and lithological information is given for all the localities studied. The palaeoecological interpretation of the described palaeofloristic assemblages is discussed as well as their significance for reconstruction of initial plant communities. Mixed Permian floras phenomenon and palaeophytogeographic context of the Permian vegetation evolution are considered for comprehensive understanding of plant migration mechanism and evolutionary trends which took place during Permian. Several different level syntaxa were established for the first time: The folowing new taxa are described: *Paracalamites tubicinus* Naug., sp. nov.; *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov.; *Permotheca bifurcata* Naug., sp. nov.; *Permotheca deodara* Naug., sp. nov.; *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov.; *Praephylladoderma leptoderma* Naug., gen. et sp. nov.; *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov. Some new combinations are proposed: *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naug., comb. nov., emend. nov.; *Permotheca fimbriata* (Zalessky) Naug., comb. nov.

© С.В. Наугольных, 2007
© Геологический институт РАН
© ГЕОС

В недавние годы в Юннингуане области Яньчжоу обрушился отвесный берег реки, и на глубине нескольких десятков чи в земле нашли целый лес ростков бамбука – несколько сотен, – сплевшиеся между собой корни превратились в камень. Там как раз был некий придворный, и он захватил с собой несколько веточек, говоря, что поднесет их государю. В Яньцзюнь не растут бамбуки, не знаю уж, к какому времени относятся эти, что обнаружили на глубине в несколько десятков чи. Не иначе как в глубокой древности земля тут, как говорится, «по нраву» была влажной и для бамбука пригодной. А на горе Цзиньхуашань, что в области Учжоу, есть каменная сосна, а также плоды сливы, корни тростника, рыбки и рачки, – все превратившееся в камень! Но все это в этой местности было всегда, ничего особенного. А вот то, что обнаружили глубоко в земле и чего ныне в тех местах нет, – это достойно удивления.

Шэнь Ко
«Записи бесед в Мэнси»

Введение

Последние десятилетия ознаменовались значительным повышением интереса стратиграфов и палеонтологов всего мира к изучению пермской системы, стандартизации ее ярусной шкалы и типизации стратиграфических границ.

В ходе работы нескольких международных исследовательских групп выяснилось, что наиболее хорошо обоснованы и не вызывают существенных возражений в плане соответствия стандартам и требованиям Международной Стратиграфической Комиссии ярусы нижнего отдела пермской системы – ассельский, сакмарский, артинский и кунгурский, которые были объединены в Приуральских отдел (Cisuralian) перми. Таким образом, с сохранением и подтверждением статуса этих ярусов был закреплен и приоритет российских исследований нижнего отдела пермской системы в целом.

Вместе с тем, сохраняются и некоторые проблемы, связанные с типизацией ярусных границ ассельского, сакмарского, артинского ярусов и, особенно, кунгурского яруса в стратотипическом регионе (Среднее и Южное Приуралье), а также с возможностями этих стратонов для межрегиональных корреляций (Котляр, 1997; и др.).

Синтез всех имеющихся данных по ассельской, сакмарской, артинской и кунгурской флорам (вместе с данными по гжельской, уфимской и казанской флорам) стратотипического региона (рис. 1), в соответствии с существующими палеофитогеографическими схемами входящего в состав Западной Ангариды, позволяет составить эталонную стратиграфическую последовательность типовых макрофлористических комплексов, которая окажет существенную помощь при межрегиональных корреляциях, а также для реконструкции филоценогенетических смен сообществ высших растений в пермском периоде. В работе также рассмотрена казанская флора Приуралья (флора медистых песчаников).

Основная цель настоящей работы заключается в характеристике комплексов растительных остатков (=флористических комплексов) Западной Ангариды в интервале от ассельского до кунгурского яруса включительно. Для полноты обзора приводятся сведения о верхнекаменноугольных (гжельских), уфимских и казанских флористических комплексах этого региона.

Для достижения основной цели работы были поставлены следующие конкретные задачи:

1) проанализировать все изученные местонахождения растительных остатков, их возраст, стратиграфическое положение и таксономический состав;

2) дать подробную характеристику выделяемых флористических комплексов;

3) предложить палеоэкологическую интерпретацию изученных флор, включая палеофитоценотическую ординацию, реконструкцию катениальных последовательностей и палеосукцессию;

4) рассмотреть палеофитогеографический фон эволюции растительности Западной Ангариды в

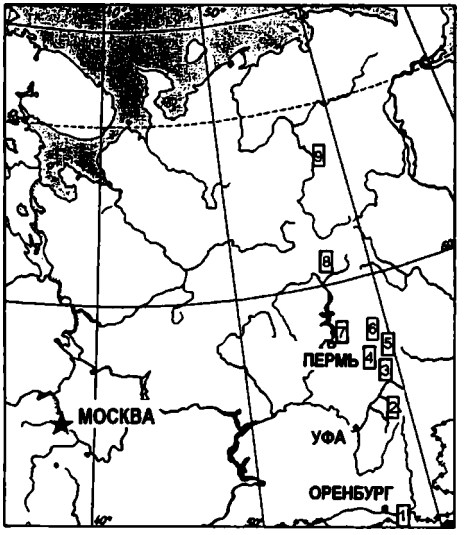


Рис. 1. Карта района исследований с положением основных изученных разрезов и местонахождений растительных остатков.

Местонахождения: 1 – Айдаралаш; 2 – группа местонахождений в бассейне рек Ай и Юрюзань, а также в среднем течении реки Уфы (Сим, Кропачево, Каратавлы, Чулпан, Месягутово-1, Месягутово-2, Мечетлино, Сабанаково, Яушево, Новый Бугалыш, Сарсы); 3 – группа местонахождений, располагающихся в окрестностях г. Красноуфимска (Арти-1, Арти-2, Криулино, Рахмангулово); 4 – группа местонахождений, располагающихся в среднем течении реки Сылвы (Суксунский район Пермской области, Чекарда-1, Чекарда-2, Сосновое-1, Сосновое-2, Юлаево); 5 – группа местонахождений, расположенных в верхнем течении реки Сылвы (Урма-1, Урма-2, Шайдуры, Шамары); 6 – местонахождения Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, бассейн реки Барды; 7 – местонахождения в нижнем течении рек Чусовой и Сылвы, а также располагающиеся по берегам Камы (Полазна, Чумкасский карьер, Чусовская стрелка, Сылва-1, Сылва-2); 8 – бассейн рек Вишеры и Колвы (местонахождения Неч, Урцево, Бутырки, Зельково, Низьва, Волим); 9 – группа местонахождений в бассейне реки Кожим (Кожим 1-5).

ранней перми и начале поздней перми. Особое внимание при таком рассмотрении должно быть уделено феномену смешанных флор и его интерпретации;

5) подробно описать растительные остатки ассельского, сакмарского, артинского и кунгурского возраста из стратотипического региона развития соответствующих отложений.

Исследования поддержаны грантом президента Российской Федерации МД-1703.2005.5 «Изучение эволюции наземной растительности на рубеже палеозоя и мезозоя», государственной программой научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5), а также научной программой 18 ОНЗ РАН "Эволюция биосферы" и грантами РФФИ № 07-05-07007; 06-04-48762а; 06-04-63135к; 05-05-65234.

Ископаемые растения были изучены с помощью современных методик (эпидермально-кутикулярный анализ с использованием световой, люминисцентной и электронно-сканирующей микроскопии), при этом для многих растений данные по их микроструктурному строению были получены впервые (*Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus*, кунгурские ангаропельтидиевые и др.). Впервые предложена палеофитоценотическая ординация раннепермской растительности Западной Ангариды. Выявлено кризисное изменение структуры растительных сообществ в пределах указанного региона на рубеже кунгурского и уфимского веков, скорее всего вызванное региональным экологическим кризисом.

Получены новые данные о морфологии, таксономии и систематике некоторых групп пермских высших растений. При изучении ископаемых растений был использован "whole-plant-concept", подход к растению, как к единому целому, что в ряде случаев позволило отойти от формальной, искусственной систематики к более естественному статусу описываемых родов и видов, в диагностику которых были включены данные по строению эпидермы и генеративных органов. Такой подход позволяет использовать описанные таксоны для более широких ботанических и палеоэкологических обобщений.

В работе принято традиционное для России расчленение пермской системы на два отдела (верхний и нижний) с ассельским, сакмарским, артинским и кунгурским ярусами нижнего отдела и уфимским, казанским и татарским ярусами верхнего отдела. При этом автор допускает возможность выделение надтатарских отложений Русской платформы (группа разрезов в черте г. Вязники, Владимирская область), залегающих под отложениями индского яруса (нижняя часть ветлужской серии), в качестве нового самостоятельного яруса, который был назван владимирским (Naugolnykh, 2005).

В монографию помимо новых данных вошли материалы, опубликованные автором ранее в статьях и коротких сообщениях, некоторые из которых были обнародованы без русского эквивалента. Эти материалы были существенно пере-

работаны и дополнены новыми сведениями и иллюстрациями. Авторство таксонов указано только для видов и родов, рассматриваемых в работе подробно. Диагнозы приведены только для новых таксонов, или тех таксонов, объем которых существенно переработан.

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность всем коллегам, принимавшим участие в обсуждении полученных результатов, прежде всего – сотрудникам Лаборатории палеофлористики Геологического института РАН М.А. Ахметьеву, А.Б. Герману, М.П. Долуденко, Т.М. Кодрул, О.П. Ярошенко. Очень важными были консультации по общегеологическим и стратиграфическим вопросам с сотрудниками Геологического института Н.М. Чумаковым и М.А. Жарковым, а также Б.И. Чувашовым (Институт геологии и геохимии Уральского отделения РАН). Многие из сложных таксономических и номенклатурных проблем обсуждались с палеоботаниками кафедры палеонтологии Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова – А.Л. Юриной и О.А. Орловой. Большую помощь в организации полевых исследований, а также в работе с музейными коллекциями оказали сотрудники геологического факультета Пермского государственного университета В.П. Ожгибесов, Р.А. Лядова и М.Н. Черемных. Автор приносит свою искреннюю и глубокую благодарность палеоботаникам Санкт-Петербурга – М.В. Ошурковой (ВСЕГЕИ), Н.С. Снигиревской (Ботанический институт РАН) и С.М. Снигиревскому (кафедра палеонтологии геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета) за поддержку на всех стадиях подготовки настоящей работы и ценные консультации. Важные замечания при обсуждении палеоэкологических и фитогеографических разделов были сделаны А.С. Раутианом и В.А. Красиловым (Палеонтологический институт РАН). Автор благодарит сотрудников Государственного Геологического музея им. В.И. Вернадского З.А. Бессуднову, М.Н. Кандинова, Г.Н. Курбатову, Л.В. Матюшина, И.Л. Сороку и И.А. Стародубцеву за предоставление возможности ознакомиться с коллекциями и архивными материалами, хранящимися в отделе фондов музея и отделе истории геологии. Мне также хочется поблагодарить зарубежных коллег, оказавших содействие в работе с палеоботаническими коллекциями за границей и поделившихся своим мнением о проблемах, обсуждавшихся в работе – А.М. Зиглера (A.M. Ziegler; University of Chicago, USA), П. Крэйна (P. Crane; Field Museum, Chicago, USA), Г. Керпа, М. Крингса и С. Лаусберг (H. Kerp, M. Krings, S. Lausberg; Forschungstelle fur Palaeobotanik, Munster Universität, Germany), Х.-И. Швайцера (H.-J. Sweitzer; Bonn Universität, Germany), Ж. Брутэна (J. Broutin; Université Paris VI; France), Л. Гравожель-Стамм (L. Grauvogel-Stamm; Université Louis-Pasteur, Strasbourg, France), Г.Ротвелла, Дж. Мэйпс и Р.Мэйпса (G. Rothwell, G. Mapes, R. Mapes; Athens University, Ohio, USA). Всем коллегам и друзьям, так или иначе способствовавшим написанию и завершению этой работы, автор искренне признателен.

Глава 1
История изучения

Ф.Ф. Вангенгейм фон Квален, Г.И. Фишер фон Вальдгейм, С.С. Куторга, А.Броньяр, Э.И. Эйхвальд

Изучение континентальных пермских отложений Приуралья началось в двадцатых годах XIX века, когда из районов, в которых строились первые медеплавильные и другие металлургические предприятия и организовывались горные промыслы, располагавшиеся, в основном, в Пермской и Оренбургской губерниях, стали доставлять в Москву и Санкт-Петербург ископаемые остатки растений и животных пермского возраста.

Начало этим исследованиям было положено Ф.Ф. Вангенгеймом фон Кваленном. Среди растительных остатков, собранных им лично, а также приобретенных на медных рудниках у рабочих, кроме растений уфимского и казанского возраста попадались и отдельные образцы из нижнепермских отложений (артинские и, возможно, кунгурские отложения бассейна реки Сылва, а также окаменелости из окресностей Артинского завода). Вангенгейм фон Квален опубликовал подробное описание разреза "медистых песчаников". Перу Вангенгейма фон Квалена принадлежит около шестидесяти публикаций, в том числе и подробное описание пермских отложений Оренбургской губернии.

Коллекции, собранные Вангенгеймом фон Кваленом, изучали три русских палеонтолога того времени – Г.И. Фишер фон Вальдгейм, С.С. Куторга и Э.И. Эйхвальд. Некоторые из образцов попали за границу и там стали предметом изучения и описания западными коллегами (A.Brongniart).

Краткие описания ископаемых растений из пермских отложений Приуралья были опубликованы в 1840 и 1847 гг. Г.И. Фишером фон Вальдгеймом (Fischer von Waldheim, 1840, 1847). К сожалению, в работе 1840 г. отсутствовали изображения, поэтому о том, какие именно образцы имел в виду Фишер фон Вальдгейм можно судить только по музейным и коллекционным этикеткам Фишера фон Вальдгейма, сохранившимся в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского (г. Москва), косвенным данным и свидетельствам других исследователей.

Несколько публикаций, посвященных пермским растениям Приуралья было подготовлено С.С. Куторгой (Kutorga, 1838, 1844). Несмотря на отсутствие точных привязок и схематичность изображений, некоторые из таксонов, впервые обнародованных Куторгой (*Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper) в дальнейшем вошли в широкую палеоботаническую и стратиграфическую практику.

В монографии, посвященной описанию геологии европейской части России и Урала (Murchison et al., 1845) Адольфом Броньяром были описаны некоторые из пермских растений, характерных, преимущественно, для медистых песчаников Приуралья. Эти формы, большинство из которых было отнесено Броньяром к новым видам (Brongniart, 1845), сравнивались им с близкими растениями из пермских отложений Европы, которые в то время относились к диасу или "безрудной" пенеенской системе.

Некоторые из образцов, собранных Вангенгеймом фон Кваленом, попали в Санкт-Петербург в Горную академию и там были описаны Э.И. Эйхвальдом в его эпохальном труде "Палеонтология России" (Эйхвальд, 1854, 1861). В части, посвященной ископаемым растениям позднего палеозоя, он отметил, что "уральская медистосланцевая почва" по своей палеонтологической характеристике напоминает пермские (отэнские) отложения Западной Европы (Lodeve).

В коллекции, описанной Эйхвальдом и хранящейся в настоящее время в монографическом отделе музея при кафедре исторической геологии геологического факультета Санкт-Петербургского университета, помимо фрагментарных образцов находится несколько экземпляров уникальной сохранности, собрать которые было возможным только при гигантском объеме горных работ, проводившихся в то время на медеплавильных заводах Приуралья. Из таких образ-

цов следует назвать прекрасные и исключительно полные экземпляры листьев *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, частично воспроизведенные и охарактеризованные в описательной части настоящей работы.

И.Ф. Шмальгаузен, М.Д. Залесский, Е.Ф. Чиркова

Следующий период в изучении пермских растений Западной Субангариды начинается с работ Ивана Федоровича Шмальгаузена (1849–1894).

И.Ф. Шмальгаузен родился в Петербурге, окончил Петербургский университет, где занимался ботаникой под руководством проф. А.Н. Бекетова. По свидетельству историков науки, в 1870–90-е годы Иван Федорович был самым крупным из отечественных ботаников, занимавшихся ископаемыми растениями (Базилевская и др., 1957).

Среди палеоботанических работ Шмальгаузена выделяются два крупных исследования, посвященных пермским растениям.

Первое из них – монография "Описание остатков растений артинских и пермских отложений", опубликованная в серии трудов Геологического комитета в Санкт-Петербурге (Шмальгаузен, 1887; Schmalhausen, 1887). В то время артинский ярус рассматривался как верхняя часть "пермокарбона", а собственно "пермскими" считались только красноцветные континентальные отложения восточной части Русской платформы и Приуралья. Монография была написана по материалам, собранным, в основном, Александром Антоновичем Штукенбергом, преимущественно из Пермской и Екатеринбургской губерний. В коллекцию вошли растительные остатки из артинского, кунгурского и уфимского ярусов (по современной стратиграфической номенклатуре). Кроме этих образцов, также были использованы сравнительно небольшие сборы А.П. Иванова и П.И. Кротова.

В этой работе были описаны предполагаемые остатки водорослей (на самом деле, следы ползания илоедов), а также многочисленные высшие растения (все названия ниже приведены так, как они опубликованы Шмальгаузеном, с небольшими изменениями в орфографии): членистостебельные *Calamites gigas* Brongn., *C. decoratus* Eichw., *C. kutorgae* Gein., *Sphenophyllum stoukenbergii* Schmalh., *Pecopteris unita* Brongn., *P. pinnatifida* Gein., *Sphenopteris emarginata* Schmalh., *S. lobata* Morris, *S. erosa* Morris, *S. bifida* Schmalh., *Callipteris obliqua* Goepp., *C. conferta* Brongn., *C. conferta* f. *sinuata* Schmalh. (=*C. goeppertii* (Morris) Eichw.), *C. conferta* f. *permiensis* Schmalh. (=*Odontopteris permiensis* Brongn.), *C. brongniartii* Weiss, *Desmia fistulosa* Eichw., *Lepidodendron* sp., *Knorria* sp. (последние две формы, скорее всего, являются остатками *Viatcheslavia* плохой сохранности – С.Н.), *Rhiptozamites goeppertii* Schmalh., *Cordaites lancifolius* Schmalh., *Poacordaites tenuifolius* Schmalh., *Dolerophyllum goeppertii* Saporta, *Baiera gigas* Schmalh., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Walchia filiciformis* Sternb., *W.* (?) *foliosa* Eichw., *Ullmannia biarmica* Eichw., *Ul. bronnii* Goepp., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Cordaixylon permicum* Mercklin, *Dadoxylon biarmicum* Kutorga, а также семена нескольких типов: *Cardiocarpus* sp. (=*Haidingeria cordata* Eichw.), *Cyclocarpus* sp. (*C. eiselianus* Gein.?), *Carpolithes* sp., *Rhynchogonium* sp. (=*Samaropsis* (?) *complanata* Naug. по современной номенклатуре: см. Наугольных, 1998з).

Из растительных остатков, описанных и изображенных Шмальгаузеном, следует особо отметить хорошо сохранившиеся облиственные побеги, отдельные листья и даже часть подземного столона с корнями, сохранившимися в прикреплении (Шмальгаузен, 1887, табл. II, 6) сфенофилла из группы *Sphenophyllum thonii* Mahr, отнесенного Шмальгаузеном к новому виду *S. stoukenbergii*; целый лист *Psygmophyllum cuneifolium* (там же, табл. III, 11) и листья *P. expansum*, представляющие собой разные стадии их развития, от ювенильных до хорошо развитых; гинкгоподобный лист *Baiera gigas*; петрифицированные побеги папоротников (скорее всего, осмундовых), а также прекрасно сохранившийся и очень представительный фрагмент облиственного побега *Cordaites lancifolius* из кунгурских отложений окрестностей г. Суксуна (Пермская обл.).

Помимо остатков растений, в этой работе был изображен фрагмент крыла насекомого (стрекозы ?), ошибочно определенного Шмальгаузеном как листья однодольных.

Из приведенных выше списков хорошо видно, что Шмальгаузен опирался в основном на опубликованные ранее описания Эйхвальда, а также определил на материале из своей коллекции некоторые западноевропейские таксоны (*Callipteris conferta*, *Ullmannia bronnii*), очевидно считая пермскую флору Приуралья родственной европейским флорам ротлигенда и цехштейна. Но Шмальгаузен отмечает и своеобразие описанных

им растений, которые включают в свой состав специфические членистостебельные (*Paracalamites decoratus*, *P. kutorgae*) и гинкговые (*Baiera gigas*), напоминающие мезозойские формы.

В другой, более ранней работе, посвященной позднепалеозойским флорам Ангариды и, частично, Субангариды (Печорский бассейн), возраст которых, по ошибке, был определен Шмальгаузеном как юрский (в коллекциях имелись и юрские растения), были описаны растения из Кузнецкого бассейна и предгорий Алтая, а также Печорского и Тунгусского бассейнов (Schmalhausen, 1879). В части, посвященной Печорскому бассейну, были описаны следующие растения (упоминаются только виды, без сомнений имеющие пермский возраст): *Phyllotheca striata* Schmalh., *Rhiptozamites goeppertii* Schmalh., *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh., а также папоротники, напоминающие стерильные листья *Prynadaeopteris* Radcz., и семена *Carpolithes*. Судя по всему, эти остатки происходили из верхнепермских отложений. Нижнепермские растения из Печорского бассейна Шмальгаузену еще не были известны.

Большое количество публикаций посвятил пермским (в том числе, и нижнепермским) растениям Приуралья и Русской платформы Михаил Дмитриевич Залесский. Самой полной из них по содержанию и блестящей по исполнению безусловно является "Пермская флора Уральских пределов Ангариды" (Залесский, 1927). Этот атлас включает в себя краткую характеристику и высококачественные изображения более 120 видов пермских птеридофитов и голосеменных, причем помимо макроморфологии для минерализованных побегов папоротников и древесин голосеменных приведены и микрофотографии шлифов, демонстрирующих детали анатомического строения этих растений (Залесский, 1927).

В 1920–1930-х годах Залесским был опубликован цикл работ, сфокусированных в основном на пермских флорах Приуралья (Залесский, 1914, 1918, 1925, 1930, 1931а, 1931б, 1932, 1936, 1937; Залесский, Чиркова, 1938, 1940; Zalessky, 1927, 1929a, 1929b, 1929c, 1929d, 1933, 1934a, 1934b, 1937a, 1937b, 1939). К сожалению, объем главы не позволяет сделать полный обзор этих работ. Ниже относительно подробно рассмотрены только наиболее важные из них.

В одной из работ, посвященных пермской флоре Печорского бассейна (Zalessky, 1934b) Залесский кроме верхнепермских растений, известных из этого региона уже со времен Шмальгаузена, также описал несколько форм, скорее всего происходивших из нижней перми (кожимрудницкая свита; верхняя часть кунгурского яруса) Кожимского разреза (*Pecopteris kojimensis* Zal., *P. borealis* Zal., *P. ripensis* Zal.).

В эти же годы Залесский начал изучение нижнепермских флор Среднего и Южного Приуралья (Zalessky, 1933, 1934a, 1937a, 1937b, 1939). Образцы из этого региона были собраны и предоставлены Залесскому для изучения Генрихом Тимофеевичем Мауэром, палеонтологом из Перми. В первых двух работах Залесский, сразу же оценив высокую степень своеобразия этих флор, описал новые виды *Bardia mauerii* Zal., *Dicranophyllum bardense* Zal., *Mauerites artinensis* Zal., *M. gracilis* Zal. (Zalessky, 1933), *Phyllotheca bardensis* Zal. (фертильный облиственный побег растения с листьями *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. – С.Н.), *P. peremensis* Zal., *P. macrostachya* Zal., *Angaridium bardense* Zal., *Gangamopteris seduschkensis* Zal. (предположительно, лист типа *Nephropsis* Zal. – С.Н.), *G. fimbriata* Zal. (лист *Sphenophyllum* с терминальной бахромчатостью), *Pecopteris kischertensis* Zal., *Dicranophyllum sylvense* Zal. (?=*Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper).

Позднее более подробное описание кунгурской флоры Приуралья Залесский опубликовал в двух больших статьях (Zalessky, 1937b, 1939), где он одновременно обосновал необходимость выделения нового – бардинского – яруса для терригинных отложений кунгурского яруса, представленного в типовых разрезах преимущественно эвапоритами (см. ниже Главу IV).

Вместе с Залесским над изучением раннепермских флор Приуралья и других палеозойских растений работала его соратница, а в последствии жена – Елена Федоровна Чиркова. Она неизменно сопровождала Михаила Дмитриевича в его полевых экскурсиях и экспедициях, а также была соавтором некоторых из крупных работ Залесского (Залесский, Чиркова, 1938). Ею был описан ряд растительных остатков из верхней части нижней перми (кунгурский ярус) и нижней части верхней перми (уфимский ярус) Западной Ангариды, которые оказались как интересными с сугубо палеоботанической точки зрения, так и важными в стратиграфическом отношении: *Sphenophyllum comiense* Tschirk., *Pecopteris zalesskyi* Tschirk., *Samaropsis vorcutana* Tschirk., *S. insignis* Tschirk. (Залесский, Чиркова, 1938), *Psygmophyllum incertum* Tschirk. (в: Zalessky, 1939, p. 351–352).

М.Ф. Нейбург

Следующий период в изучении нижнепермских флор Западной Ангариды связан с исследованиями Марии Фридриховны (Федоровны) Нейбург, опубликовавшей серию монографий, посвященных пермским (в том числе, и нижнепермским) растениям Печорского Приуралья (Нейбург, 1960а, 1960б, 1964, 1965).

В первой из этих работ М.Ф. Нейбург (1960а) подробно рассмотрела морфологию листостебельных мхов (Bryopsida или Musci) Ангариды, ранее практически неизучавшихся в этом регионе. До исследований Нейбург остатки мхов из перми Ангариды ошибочно определяли как побеги хвойных ("*Walchia*" *spinulifolia* Zalessky), плауновидных и т.п.

Из пермских отложений Печорского Приуралья, которые в настоящее время рассматриваются как кунгурские, Нейбург описала следующие таксоны листостебельных мхов: *Junjagia glottophylla* Neub., *Vorcutannularia plicata* Pogor., *Intia variabilis* Neub. (аячьягинская подсвита и нижняя часть рудницкой подсвиты [до пакета N] лекворкутской свиты). Из уфимского яруса этого же региона ею указаны находки *Vorcutannularia plicata* и *Intia variabilis* (Нейбург, 1960а). В этой же монографии Нейбург обнародовала новый порядок Protosphagnales, к которому и были отнесены некоторые из перечисленных выше форм (*Junjagia glottophylla*, *Vorcutannularia plicata*, а также более молодой вид *Protosphagnum nervatum*). *Intia variabilis*, широко встречающаяся в соликамском горизонте и его аналогах (описание экземпляров из стратотипических разрезов соликамского горизонта см. в описательной части настоящей работы), была отнесена к другому порядку – Bryales (так называемым зеленым мхам). Позднее выводы Нейбург были подтверждены и во многом дополнены Л.А. Фефиловой (1978).

Вторая монография была сфокусирована на описании плауновидных, а также своеобразных растений, в то время сближавшихся с гинкговыми (Нейбург, 1960б). Эта работа особенно важна, поскольку в ней впервые было приведено развернутое описание лепидофита *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., вида-индекса соликамских отложений. Кроме этого растения, в этой же работе были описаны *V. chejagensis* Neub., *V. orbicularis* Neub., *V.* (?) *triangulata* Neub., филлоиды *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., коры своеобразных лепидофитов *Tundrodendron petschorense* (Zal.) Neub. и *Paichoia tschernovii* Zal., гинкгофиты *Baiera compacta* Neub., *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh., *R. palmata* Zal., *R. laxa* Zal., а также кардиолепидиевые (ангаропельтидиевые по современной номенклатуре: Doweld, 2001) *Phylladoderma arberii* Zal. emend. Neub. Последние пять видов происходят исключительно из верхнепермских (казанских и татарских отложений Печорского Приуралья).

Темой специального исследования Нейбург стали пермские членистостебельные (Нейбург, 1964), среди которых описаны и многие нижнепермские виды, а также виды, встречающиеся в нижней части верхней перми (интинская свита Печорского Приуралья, уфимский ярус). Подробно были охарактеризованы следующие виды: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. similis* Zal., *P. laticostatus* Zal., *P. frigidus* Neub., *P. striatus* (Schmalh.) Zal., *Paracalamitina striata* Zal., *Annularia stellatoides* Neub., *A. subtilis* Neub., *A. longissima* Neub., *A. acutifolia* Neub., *A. parvula* Neub., *A. linearis* Neub., *A. compacta* Neub., *A. grata* Neub., *A. undulata* Neub., *A. oligophylla* Neub., *Annularia* spp., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., *A. syrjagensis* Neub., *Phyllotheca equisetoides* Schmalh., *P. striata* Schmalh., *Sciadisca petschorensis* Zal., *Tschernovia synensis* Zal., *T. striata* Neub., *T.* aff. *striata* Neub., *T. alterna* Neub. Кроме этих видов, также был изображен без описания очень интересный остаток, названный Нейбург *Stephanostachys borealis* Neub. nom. dub. [этот таксон был отмечен Нейбург как gen. et sp. nov., но по правилам МКБН он не был действительно обнародован – С.Н.]. Судя по тому, что этот остаток был помещен Нейбург на одну таблицу вместе с изображениями *Annulina neuburgiana*, очевидно Нейбург предполагала, что *S. borealis* является спороношением растения с листьями такого типа. Действительно, *S. borealis* имеет длинные ланцетовидные или даже линейные листья, собранные в мутовки, в которых листья срастаются основаниями, образуя воронку или листовое влагалище, что в целом очень напоминает листья *A. neuburgiana*. Сами спороношения располагались на междоузлиях побега (из которых на приведенной фотографии видны два), образуя, таким образом, фертильные зоны как у *Equisetinostachys* (см. описание *E. peremensis* (Zal.) Naug. в настоящей работе). Сходные с *S. borealis* спороношения, явно принадлежавшие *Annulina neuburgiana*, были описаны Залесским (1934а) как *Phyllotheca bardensis* Zal. из местонахождения Красная Глинка (кунгурский ярус Среднего Приуралья). Эти генеративные органы немного отли-

чаются от *S. borealis* меньшим количеством листьев в мутовке и более тонким побегом, однако в общем имеют аналогичное строение.

Завершающая работа этого цикла включает описания "кордаитовых" (о статусе и систематическом положении т.н. "Ангарских кордаитов" см. описательную часть настоящей работы), войновскиевых, а также семена и генеративные органы различных голосеменных (Нейбург, 1965). Эта монография вышла уже после смерти Нейбург и была значительно дополнена комментариями С.В. Мейена.

В монографии описаны листья "кордаитовой" морфологии, отнесенные к гондванскому роду *Noeggerathiopsis* Feistmantel: *N. ensiformis* Zal., *N. loriformis* Neub., *N. recta* Neub., *N. singularis* Neub.; кордаитоподобные листья *Xiphophyllum kulikii* Zal., чешуевидные листья *Crassinervia* spp., войновскиевые *Vojnovskya paradoxa* Neub., *V. chalmeriuensis* Neub., чешуевидные листья войновскиевых *Nephropsis integerrima* (Schmalh.) Zal., *N. rhomboidea* Neub. и близкие виды, семена *Samaropsis salamatica* Zal., *S. vorcutana* Tschirk., *S. stricta* Neub., *S. extensa* Neub., *S. triquetra* Zal., *Cornucarpus kojimensis* Neub., *Sylvella alata* Zal., *S. brevialata* Neub., *S. serotina* Neub., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. superus* Neub., семена ангаропельтидиевых *Nucicarpus piniformis* Neub., фруктификации, принадлежавшие тем же растениям – *Cardiolepis piniformis* Neub., и др.

Необходимо признать, что благодаря работам Нейбург представления палеоботаников о флорах верхней части нижней перми и нижней части верхней перми Печорского Приуралья очень существенно расширились, а по некоторым группам (членистостебельные, войновскиевые) вышли на качественно новый уровень.

С.В. Мейен, Л.А. Фефилова, С.К. Пухонто, В.П. Владимирович

Очень важным этапом в изучении нижнепермских флор Западной Ангариды явились работы Сергея Викторовича Мейена и целой группы исследователей, которых можно в той или иной степени считать его учениками.

Отличительной особенностью работ Мейена было его стремление рассматривать каждый конкретный растительный остаток или геологическое наблюдение в более широком научном контексте. Он всегда стремился использовать полученные данные для развития общих представлений об эволюции органического мира. В ходе проводимых работ как сугубо описательного, монографического плана, так и при подготовке обобщающих сводок, Мейен постоянно уточнял существующие стратиграфические схемы, представления о палеогеографических и палеоклиматических обстановках прошлого. Это же стремление увидеть место каждого ископаемого растения или флористического комплекса в общей картине представлений о данной геологической эпохе присуще другим палеоботаникам, относящим себя к школе Мейена.

Первые публикации Мейена, посвященные пермским растениям Ангариды, были как бы продолжением работ М.Ф. Нейбург (Мейен, 1962, 1963, 1964а, 1964б, 1964в, 1965). Они в основном были сфокусированы на морфологии и номенклатуре ангарских кордаитоподобных листьев. В небольшой заметке также была описана морфология спорангиофоров ангарского членистостебельного *Tchernovia*, изученного с помощью применения методики изготовления последовательных срезов (Мейен, 1964а). Этот цикл работ завершился публикацией прекрасной итоговой монографии, посвященной морфологии, эпидермальному строению, систематике и стратиграфическому значению кордаитоподобных листьев верхнего палеозоя всей Северной Евразии (Мейен, 1966). Эндемичные ангарские растения, по всей видимости близкие кониферофитам, были подробно описаны в другой работе Мейена (1969а). В эти же годы впервые были опубликованы данные об эпидермально-кутикулярном строении некоторых ангарских птеридоспермов (Мейен, 1969б; Мейен, Мигдисова, 1969).

В начале 1970-х годов появляются первые обобщающие работы Мейена, в которых были использованы новые данные по пермским растениям Приуралья (Мейен, 1970, 1971). В последней работе по-существу впервые было показано преемственное развитие пермских флор Приуралья и Русской платформы, то есть почти всей Западной Субангариды. Обобщающие работы подобного плана публиковались Мейеном и позднее (Мейен, 1980, 1984а). В это же время была опубликована большая статья Мейена, посвященная описанию членистостебельных из верхнепермской (дегалинской) флоры Кербо Тунгусского бассейна (Meyen, 1971), в которой попутно было рассмотрено систематическое положение родственных форм из перми Ангариды. Позднее была опубликована и русская версия этой работы (Мейен, 1990б).

Помимо работ описательного плана, данные по пермским растениям Ангариды (включая Субангарскую экотонную область) использовались Мейеном для решения вопросов, связанных с проведением палеофитогеографических границ и определения статуса и ранга выделяемых фитохорий (Chaloner, Meyen, 1973).

Новый этап в изучении позднепалеозойских, в том числе и пермских, флор Ангариды ознаменовался началом детальных исследований генеративных органов эндемичных ангарских голосеменных. Первая статья из этого цикла была опубликована Мейеном совместно с индийским коллегой Х.К. Магешвари (Maheshwari, Meyen, 1975). В последующие годы появились другие работы, в которых Мейен не только предложил новое понимание ранее установленных таксонов по фруктификациям ангарских голосеменных, но и приступил к созданию оригинальной терминологической системы для их описания (Мейен, 1982а, 1982б, 1983б). Позднее эти исследования вылились в новую систему голосеменных, предложенную, в основном, на анализе палеоботанического материала (Meyen, 1984, 1987; Мейен, 1987), которым незаслуженно пренебрегали некоторые систематики высших растений. Важной для понимания степени эндемизма и истоков ангарских флор является работа, в которой проведен детальный анализ лепидофитов карбона и перми Ангариды (Meyen, 1976). В этой работе помещены краткие замечания и о таких важных пермских субангарских родах как *Paikhoia* Zalessky, *Rhizodendrion* Zalessky, *Signacularia* Zalessky, *Tundrodendron* Neuburg, *Viatcheslavia* Zalessky. Русский перевод этой статьи также был позднее опубликован (Мейен, 1990а).

Несколько специальных статей Мейена посвящено новой интерпретации своеобразных голосеменных семейства Cardiolepidaceae (=Angaropeltidaceae Doweld), которые первоначально рассматривались как хвойные (Мейен, 1977), но впоследствии были перенесены в порядок Peltaspermales (Meyen, 1979a). Представители этих семейств были обнаружены и в нижнепермских отложениях Приуралья (см. "Описание растительных остатков" в настоящей работе).

Еще одной статьей, очень оригинальной по примененному в процессе ее подготовки морфологическому подходу, является работа с описанием *Rhaphidopteris praecursoria* S.Meyen (Meyen, 1979b). В ней по эпидермальным признакам-маркерам к одному виду были отнесены разнообразные фрагменты и почти целые вайи, которые при типологическом подходе безусловно должны были бы относиться к разным видам и даже родам.

Кроме интенсивных исследований голосеменных, Мейен, как уже отмечалось выше, уделял внимание морфологии и систематике споровых растений, также широко представленных в ангарских флорах: папоротникам (Мейен, 1983а) и членистостебельным (Мейен, Меньшикова, 1983).

Помимо изучения ангарских растений, Мейен дал несколько очень ценных замечаний о строении некоторых еврамерийских родов (*Trichopitys*, *Medullopteris*, *Autunia*, *Dicksonites*), имеющих ключевое значение для понимания морфологии и происхождения многих позднепалеозойских и мезозойских групп голосеменных (Meyen, 1984, 1988; Lemoigne, Meyen, 1986).

В 1982 году выходит одна из лучших и наиболее полных существующих к настоящему времени сводок по каменноугольным и пермским флорам Ангариды (Meyen, 1982). В этой работе были впервые рассмотрены эпидермально-кутикулярные признаки некоторых из субангарских нижнепермских растений (*Mauerites*).

Широчайший обзор как оригинального палеоботанического материала, так и обширных литературных данных позволил Мейену предложить концепцию фитоспрединга, или внеэкваториального персистирования основных групп высших растений. Кратко эту концепцию можно изложить следующим образом: все основные таксоны высших растений высокого ранга (порядки и классы) имеют экваториальное происхождение. Далее они мигрируют во внеэкваториальные области и там могут сохраняться довольно долго, уступая благоприятные для произрастания тропические и экваториальные регионы для вновь появляющихся таксонов (Мейен, 1984б, 1986). Концепция фитоспрединга нашла свое подтверждение и на материале из нижней перми Приуралья (Наугольных, 1997а, 2000).

Изучение пермских флор Западной Ангариды было продолжено учениками Мейена, из которых пермскими растениями Урала в той или иной степени занимались трое – Лидия Александровна Фефилова, Светлана Кирилловна Пухонто и Вера Петровна Владимирович.

Фефиловой были опубликованы три статьи (Фефилова, 1967, 1968, 1970) и итоговая монография (Фефилова, 1973) по пермским папоротникам севера Предуральского прогиба. Помимо многочисленных и разнообразных видов из

верхнепермских отложений этого региона, ею были описаны и следующие нижнепермские таксоны, а также таксоны, встречающиеся как в нижней, так и в верхней перми: *Asterotheca* (?) *kojimensis* (Zal.) Fef., *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. borealis* Zal., *P. helenaeana* Zal., *P. synica* Zal. В монографии, посвященной листостебельным мхам перми европейского севера России (Фефилова, 1978), помимо разнообразных верхнепермских форм были описаны два вида, изредка встречающиеся в верхней части кунгурского яруса в Печорском Приуралье, но в основном характерных для уфимских отложений этого региона: *Junjagia glottophylla* Neub. и *Intia variabilis* Neub. В коллективной монографии "Пермские отложения Новой Земли" Фефилова описала два флористических комплекса, нижний из которых имеет, с ее точки зрения, уфимский возраст, а верхний – раннеказанский (Фефилова, 1981б). Судя по таксономическому составу комплексов, Новая Земля также может рассматриваться как часть западного крыла Субангарского экотонного пояса.

В это же время вышла другая коллективная монография, посвященная корреляции разнофациальных разрезов верхней перми севера европейской части России, где, кроме верхнепермских макроморфологических комплексов, даны краткие замечания о кунгурских флорах (Фефилова, 1981а). К сожалению, в этой работе содержится много неточностей. Так, например, к гинкговым отнесены такие роды как *Psygmophyllum*, *Meristophyllum*, *Glossophyllum*, часть из которых по современным представлениям родственны порядку Peltaspermales s.l. (*Psygmophyllum*, *Glossophyllum*). *Meristophyllum* Zalessky, скорее всего, является старшим синонимом названия *Entsovia* S.Meyen и, таким образом, ближе к кониферофитам. К папоротникам ошибочно отнесен формальный род (морфотаксон) *Taeniopteris*. Типично позднекаменноугольный род *Callipteridium* почему-то назван мезозойским. *Phylladoderma*, несмотря на статью С.В. Мейена (Meyen, 1979), по-прежнему рассматривается как хвойное.

Вторая группа работ, как бы продолжающих исследования Мейена, принадлежит С.К. Пухонто. Эти работы также были, в основном, связаны с описанием верхнепермских (преимущественно казанских и татарских) флор Печорского бассейна, но в них были изображены и некоторые формы из лекворкутской свиты и ее аналогов, то есть позднекунгурского и раннеуфимского возраста (Пухонто, Фефилова, 1983; Полетаева, Пухонто, 1990; Пухонто, 1998).

Несколько особняком стоят в списке работ по пермским флорам Западной Субангариды и Ангариды публикации В.П. Владимирович (1981, 1982, 1984, 1985, 1986). К сожалению, описания, предложенные в депонированных Владимирович рукописях, по правилам МКБН не могут считаться действительно и эффективно обнародованными, за исключением видов *Pecopteris tchekardensis* [=*tzekardensis*] Vlad., *Calamites uralicus* Vlad., *Lepeophyllum sabanakovae* Vlad., *Slivkovia rigida* Vlad., *Samaropsis dombrovskae* Vlad., *Cordaicarpus gorskii* Vlad., описанных в работе 1986-го года. Тем не менее, Владимирович опубликовала многочисленные фотоизображения изучавшихся или определенных ею форм с относительно точной стратиграфической и географической привязкой. Владимирович (1986) была предложена последовательность пермских флористических комплексов, однако отсутствие серьезного обоснования этих комплексов вместе с неточными и неопределенными ссылками на конкретные местонахождения и разрезы, не позволяют считать эту попытку удачной. Безусловной заслугой Владимирович является обнародование первых таксономических списков по макрофлоре для ассельского и сакмарского ярусов разреза Айдаралаш (Южное Приуралье): *Walchia schneiderii* Zeiller, *W. piniformis* (Schloth.) Sternb., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Ernestiodendron* sp., *Odontopteris* sp., *Samaropsis* cf. *naumichensis* Zal.

В 1980–1990 годы прошлого столетия вышло еще несколько работ, в которых были описаны или кратко рассмотрены отдельные растения из перми Урала и Приуралья (Глухова, 1984а, 1984б, 1989 – листья кордаитовой морфологии; Игнатьев, 1983, 1986, 1988а, 1988б – семена и генеративные органы; Гоманьков, Мейен, 1979 – семеносный диск *Peltaspermum* sp.).

Глава 2
Материал и методика

Материал

Основная часть коллекций растительных остатков, изучение которых легло в основу настоящей работы, была собрана автором в период с 1997 по 2002 год во время полевых работ, проводимых практически ежегодно (коллекции ГИН 3773(11), 4846, 4856). Кроме этого, в качестве вспомогательного материала использовались образцы из коллекций С.В. Мейена (3737) и А.Г. Шарова (3773 без дополнительного номера). Некоторые образцы из этих коллекций были переданы автору для изучения А.В. Гоманьковым (экземпляры 3737/67 и 3737/204) и И.А. Игнатьевым (экземпляры 3737/109-1, 3737/168а-1, 3737/187-1). Образцы из разрезов Айдаралаш и Кондуровка были предоставлены автору А.А. Школиным (4856/1 – 4856/12); представительный фрагмент пикноксилической древесины *Dadoxylon* sp. (sp. nov.?) из отложений стерлитамакского горизонта сакмарского яруса был передан автору С.В. Николаевой (Палеонтологический нститут РАН). Помимо перечисленных выше материалов, в работе были использованы образцы из коллекции Э.И. Эйхвальда, хранящиеся на кафедре исторической геологии Санкт-Петербургского университета (СпбГУ 1/3479, 1/3476, 1/3373, 1/3477, 1/3372, 1/3479, 1/3435, 1/3441, 1/3448), предоставленные для изучения и фотографирования Г.М. Гатаулиной, а также образцы из собраний Ф.Ф. Вангенгейма фон Квалена (ГГМ-260, ГГМ-469, ГГМ-506, ГГМ-507) и Г.Т. Мауэра, хранящихся в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского. Отдельные образцы в разные годы были переданы автору для изучения П.А. Софроницким, В.Г. Новокшоновым, Д.Ю. Ваулевым, К.Б. Бушиным и Д.Н. Хохловым (г. Пермь). Всем коллегам, предоставившим свои материалы и способствовавшим написанию этой работы, автор приносит искреннюю благодарность.

Изученные коллекции хранятся в Геологическом институте РАН, монографическом отделе Палеонтологического музея РАН, Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского (г. Москва), Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева, Палеонтологическом музее при кафедре исторической геологии геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета, палеонтологическом музее Пермского государственного университета и Пермском краеведческом музее (г. Пермь). Очень важным и ценным был просмотр палеоботанических коллекций в Palaeobo-tanische Abteilung университета г. Мюнстер (Германия), Laboratoire de Plaleobotanique университета Paris VI (Франция), Field Museum (Чикаго, США).

Методика

Методы изучения макроморфологии

(1) При описании макроморфологии ископаемых растений внимание уделялось изучению как индивидуальной, так и внутривидовой изменчивости. При этом использовался метод монотопных выборок, предложенный С.В. Мейеном (1966), но до настоящего времени почти не применявшийся в палеоботанических исследованиях. Метод основан на массовых сборах растительных остатков из одного или нескольких близких местонахождений (в идеальном случае - из одного слоя), в результате которых листья или другие органы одного типа выстраиваются в ряды по плавному изменению какого-нибудь существенного признака. Иногда удается вычленить два-три важных в систематическом отношении признака, которые жестко скоррелированы между собой и изменяются синхронно. При наличии нескольких полных монотопных выборок листьев одного и того же типа, удается сформировать рефрен ("повторяющееся полиморфное множество" по терминологии С.В.Мейена), отражающий основные модусы изменчивости органов данного таксона. Характер рефрена кладется в основу видовой (или родовой) диагностики данного таксона.

(2) Особое внимание было уделено иллюстративным материалам. Все основные формы проявления важных в таксономическом плане признаков одного рефрена по возможности были даны в графическом виде и на фототаблицах. При подготовке рисунков был использован специальный условный графический язык: сплошная линия – ненарушенный, естественный край листа; прерывистая линия – предполагаемое положение края листа или естественных очертаний другого органа; пунктир – оборванный край листа или фруктификации; поле, покрытое точками – естественная поверхность растительного остатка). При необходимости вводились дополнительные условные обозначения, поясняемые специально. Рисунки дублировались фотографиями тех же объектов. Такой подход к иллюстративным материалам позволяет исключить их неверное восприятие и, как следствие, искаженное понимание морфологии описываемого таксона.

(3) При описании растительных остатков использовалась терминология, принятая в неонтологической систематике и морфологии растений. Термины, используемые узким кругом специалистов и не имеющие широкого применения не только за рубежом, но и в разных научных школах России, избегались.

Методы изучения микроструктуры

В настоящее время в мире сложились две основные школы изучения микроструктурных признаков ископаемых растений: европейская и американская. Работа европейских палеоботаников сфокусирована в основном на изучении кутикул, американские исследователи работают преимущественно с петрифицированным материалом из так называемых "угольных почек" (coal-ball material). Автор стремился объединить оба подхода и работать как с эпидермально-кутикулярными признаками, так и с анатомическим строением побегов, семян и т.д.

(1) Эпидермально-кутикулярный метод. Фрагменты углефицированных органов растений мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце, затем промывались последовательно раствором аммиака и дистилированной водой. При этом использовалась система фильтров для сохранения мелких фрагментов кутикулы. Затем полученные фрагменты кутикул либо заключались в постоянные препараты с глицерин-желатином для изучения под световым микроскопом, либо монтировались на предметные столики для изучения с помощью электронного сканирующего микрокопа. Большое внимание уделялось изучению кутикул обеих сторон листа, причем как с внутренней, так и с внешней стороны.

(2) Изучение петрификаций. В изученной коллекции присутствовали и петрифицированные остатки, то есть сохранившие внутреннее клеточное строение за счет проникновения в ткани растения минеральных веществ. Для исследования таких остатков использовались ориентрированные прозрачные шлифы, которые затем изучались под световым микроскопом. Некоторые из наиболее хорошо сохранившихся остатков (в основном, древесины) были изучены с помощью электронно-сканирующего микроскопа, что позволило выявить важные детали их строения.

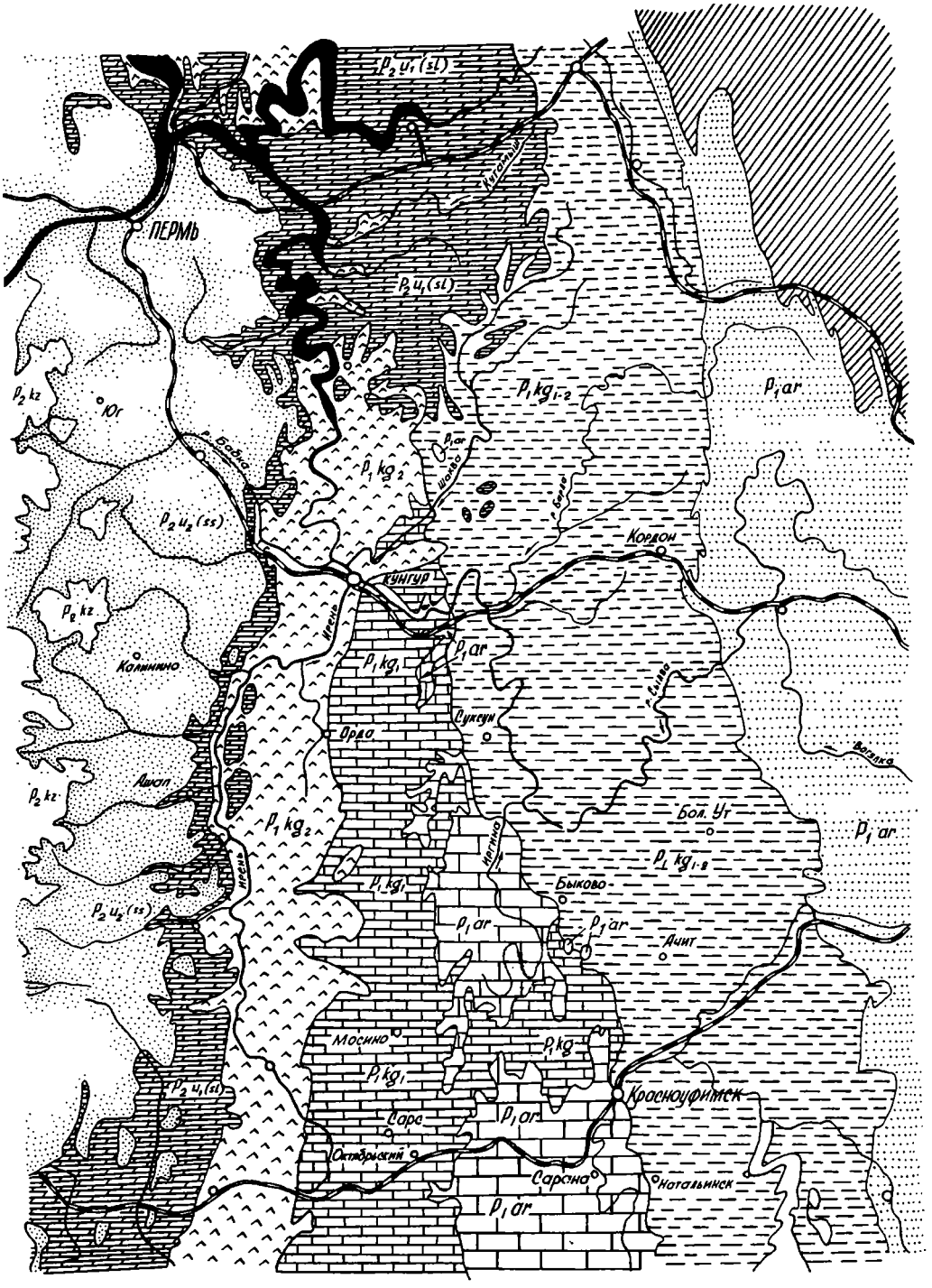
Глава 3
Стратиграфический обзор

Почти все описанные в настоящей работе растительные остатки происходят из стратотипического региона ярусов нижней и, отчасти, верхней перми (рис. 1–7), поэтому автор счел необходимым привести краткую информацию о положении типовых разрезов ассельского, сакмарского, артинского, кунгурского и уфимского ярусов, состоянии их изученности и проблемах межрегиональной корреляции. Важность изучения стратотипов ярусов перми, располагающихся в Приуралье и на Русской платформе, очевидна. Автор попытался сделать обзор стратотипов ассельского-уфимского ярусов включительно, опираясь как на свои данные, так и на ранее опубликованные работы других исследователей, приведя описание литологии, фаций, дав палеонтологическую характеристику этих стратотипов.

Ассельский ярус

Ассельский ярус впервые был установлен в качестве самостоятельного подразделения В.Е. Руженцевым (1936а, 1936б, 1954), который предложил это название для отложений "швагеринового горизонта", характеризующихся своеобразным комплексом морских беспозвоночных, прежде всего фузулинид и аммоноидей. В качестве стратотипического разреза яруса обычно рассматривают обнажение по р. Ассель (Южное Приуралье), как парастратотип – разрез по реке Айдаралаш, где был избран уровень, соответствующий точке глобального стратотипа границы ассельского яруса (Davydov et al., 1998). Представительные опорные разрезы пограничных гжельско-ассельских и сакмарских отложений располагаются в Среднем Приуралье: разрезы Холодный Лог, Губаха на р. Косьва и др. До работ Руженцева ассельские отложения входили в состав сакмарского яруса в качестве его нижнего подъяруса. Была сделана попытка выделения этих же отложений в качестве уральского яруса (Степанов, 1951), но она не получила признания.

Наиболее характерные формы морских беспозвоночных: появление и широкое распространение планктонных швагеринид *Schwagerina*, *Pseudoschwagerina*, *Paraschwagerina*, *Occidentoschwagerina*, *Zellia*, появление родов *Boultonia*, *Dutkevitchia*, *Pseudofusulina* s.s., *Globifusulina*, *Rugosochusenella*, *Nankinella*, *Wacringella*, *Thomsonella*, *Kwantoella*, *Praeparafusulina* (Алексеева и др., 1986), среди конодонтов сохраняются позднекаменноугольные (гжельские) реликты: *Gnathodus* (? al. *Streptognathodus*) *simplex* (Gunnel), *G. wabaunsensis* (Gunnel), *G. elongatus* (Gunnel), *Gondolella elegantula* Stauffer et Plummer; из конодонтов, наиболее характерных для собственно ассельского яруса следует отметить *Gnathodus conjunctus* (Barskov et al.) и *G. barskovii* Kozur (Мовшович, 1986), брахиоподы *Plicatifera neoplicatilis* (Step.), *Echinoconchus jakovlevii* (Step.), *E. postpunctatus* (Step.), *Marginifera juresanensis* (Tschern.), "*Rhynchonella*" *granum* Eichw., *Terebratuloidea triplicata* Kutorga, "*Spirifer*" *fritschi* Tschern., *Eliva lyra* (Kutorga), *Cryptocanthia trochilis* Eichw., *Orthotichia morganiana* Derby, *Teguliferа baschkirica* Karp., *Scacchinella gigantea* Schellw., *Kutorginella genuina* (Kutorga), *Muirwoodia kutorgae* (Tschern.), *Linoproductus simensis* (Tschern.), *Urushtenia pseudomedusa* (Tschern.), *Wellerella rudnevi* Fred., *Brachythyris quadriradiatus* (Vern.), *Notothyris nucleolus* Kut., в целом для ассельских отложений характерны представители родов *Elivia*, *Rugivestites*, *Urushtenia*, *Notothyris*, *Poikilosakos*, *Keyserlingina*, *Teguliferina*, *Scacchinella* (Лихарев, 1966; Калашников, 1986); пелециподы *Conocardium kolvae* Fred., *C. praepermicus* Fred. (Лихарев, 1966); четырехлучевые кораллы-ругозы *Tysanophyllum*, *Diphystrotion*, *Protowentzelella*, *Wentzelella*, а также формы, образующие массивные полипняки, относящиеся к родам *Protolonsdaleiastrea* и *Lonsdaleiastraea*, среди родов, представленных одиночными формами, для отложений ассельского яруса особенно типичны *Cyathocarinia*, *Cyathoxonia*, *Lophophyllidium*, *Sinophyllum*, *Verbeekiella*, реже отмечаются


ПЕРМЬ
Кугамыш
Юг
р. Бабка
Шаква
Кордон
Кунгур
Ирень
Калинино
Ордо
Суксун
Ашап
Иргина
Бол. Ут
Быково
Ачит
Мосино
Красноуфимск
Сарс
Октябрьский
Сарана
Натальинск
Вагалка

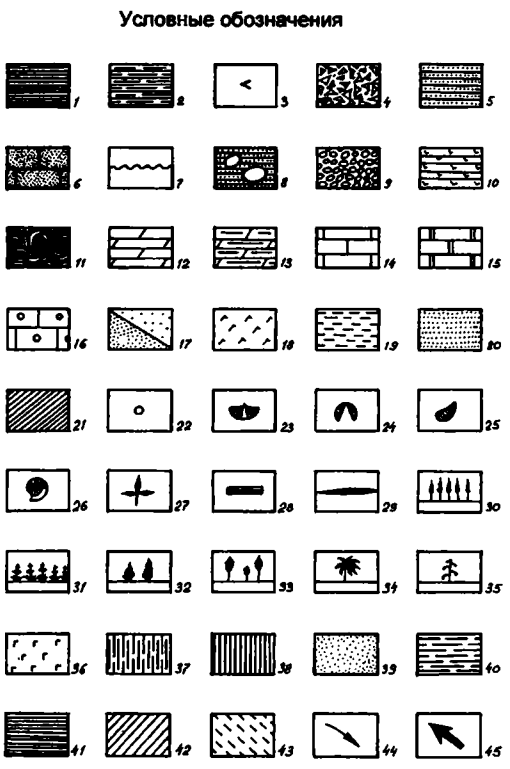


Рис. 2. Геологическая карта Среднего и Южного Приуралья (по В.Д. Наливкину, 1949, с изм.).

Условные обозначения к рис. 2, 3, 6, 12, 14-17, 21, 22.

1 – плотные аргиллиты, образующие плитчатую отдельность; 2 – глины и слабо консолидированные аргиллиты; 3 – уровни сбора растительных остатков (как макроостатков, так и дисперсных кутикул); 4 – брекчии; 5 – алевролиты; 6 – песчаники; 7 – поверхности размыва; 8 – конкреции в алевролитах; 9 – конгломераты; 10 – эвапориты (преимущественно гипсы и ангидриты); 11 – строматолиты (вверху – полусферические, внизу – волнистослоистые пластовые); 12 – мергели с большим количеством карбонатной составляющей (на рис. 2 этим символом показаны мергели соликамского горизонта уфимского яруса); 13 – мергели с большим количеством глинистой составляющей; 14 – известняки (на рис. 2 этим символом обозначены карбонатные отложения нижнекунгурского подъяруса и известняки артинского яруса, преимущественно рифогенного происхождения); 15 – доломиты; 16 – оолитовые известняки; 17 – символ для рис. 2; слабо консолидированные песчаники юговской свиты шешминского горизонта уфимского яруса (слева внизу) и белебеевской свиты (казанский ярус; справа вверху); 18 – символ для рис. 2; гипсы и ангидриты кунгурского яруса; 19 – символ для рис. 2; песчано-глинистые отложения кунгурского яруса; 20 – символ для рис. 2; преимущественно терригенные отложения артинского яруса; 21 – символ для рис. 2; доартинские отложения; 22 – фораминиферы; 23 – брахиоподы; 24 – двустворчатые моллюски с раковинами, сохранившимися в прижизненном положении с сочлененными створками; 25 – отдельные створки раковин двустворчатых моллюсков; 26 – головоногие моллюски (преимущественно, аммоноидеи); 27 макроостатки высших растений; 28 – крупные фрагменты окаменелой древесины; 29 – прослои углей и углистых песчаников; 30 – монодоминантные сообщества плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis* Zal.; 31 – водные и полуводные сообщества членистостебельных *Paracalamites* spp.; 32 – ксерофильные сообщества хвойных семейства Walchiaceae; 33 – представители порядка Vojnovskyales; 34 – мезофильные сообщества папоротников порядка Marattiales и пельтаспермовых птеридоспермов порядка Peltaspermales (преимущественно каллиптерид); 35 – представители рода *Psygmophyllum*; 36 – сульфатные осадки; 37 – символ для рис. 21; бореальная растительность (растительность ангарского типа); 38 – символ для рис. 21; растительность субангарского типа (ксерофильная растительность, близкая своим обликом современой средиземноморской); 39 – символ для рис. 21; еврамерийская растительность; 40 – символ для рис. 21; ксерофильная растительность с *Supaia*; 41 – символ для рис. 21; катазиатская растительность; 42 – символ для рис. 21; нотальная растительность (растительность гондванского типа); 43 – символ для рис. 22; ангарская растительность (вместе с Субангаридой); 44 – символ для рис. 22; направление миграций катазиатских элементов (гигантоптериды, *Lobatannularia* и др.); 45 – символ для рис. 22; направление миграций гондванских элементов («глоссоптериды», представители порядка Dictyopteridales McLoughlin).

Caninophyllum с крупными субцилиндрическими кораллитами (Симакова, 1986); мшанки *Fenestella cyclotriangulata* Sch.-Nest., *F. subvirgosa* Sch.-Nest., *F. minus* Sch.-Nest., *Acanthocladia ischimbaica* Sch.-Nest., а также представители родов *Timanodictya*, *Timanotrypa*, *Hexagonella* (Морозова, 1986); гидроидные *Palaeoplysina laminaeformis* Kutorga (Лихарев, 1966); среди аммоноидей наиболее типичны роды *Juresanites*, *Svetlanoceras*, *Protopopanoceras*, *Prostacheoceras*, *Neoglaphirites*, *Tabantalites*, в типовых разрезах по рекам Айдаралаш и Ассель встречаются виды *Neopronorites rotundus* (Maxim.), *Neoaganides rectilobatus* Ruzh., *Glaphirites angustilobatus* Ruzh., *Aristoceras appressum* Ruzh. (Богословская, 1986); из морских остракод наиболее характерны *Cypridella nasuta* Gleb., *C. nalivkini* Gleb., *C. schichanica* Guss., *Entomoconchus convexus* Guss., *Elpezoe orbiculata* Kotsch., *E. explanata* Guss., *Cypridina ovata* Guss., *Entomozoe tumefacta* Guss. (Гусева, 1986).

Растительные остатки ассельского возраста, изученные в настоящей работе, помимо стратотипического разреза Айдаралаш происходят из разреза Ахуново. Ахуновская свита содержит остатки фузулинид *Pseudofusulina uralica* var. *firma* Scham., *P. lutuginiformis* Raus., *P. sulcata* Raus., *Schwagerina constans* var. *fixa* Raus. et Scherb.,

брахиопод *Leiorhynchus ripheicus* Step., *Martinia juresanensis* Step., аммоноидей *Neopronorites rotundus* Max., *Artinskia nalivkini* Ruzh., *Agathiceras uralicum* Karp., *Eoasianites trapezoidalis* Max., *Glaphirites rarus* Max., *Prostacheoceras juresanensis* Max. (Степанов и др., 1966).

Изученные флористические комплексы из гжельского и ассельского ярусов Приуралья обладают существенным сходством с ассельским флористическим комплексом Донбасса и отэнскими флористическими комплексами Западной и Центральной Европы. В Донбассе ассельский возраст имеет картамышская свита, охарактеризованная растительными остатками, а также ее возрастные аналоги – луганская свита и, возможно, верхняя часть араукаритовой свиты. Картамышская и подстилающая ее араукаритовая свиты представлены разными фациями и, поэтому, высока вероятность диахронности литологической границы между ними. Таким образом, нижняя часть картамышской и верхняя часть араукаритовой свиты могут быть одновозрастными, что подтверждается и находками растительных остатков в них, имеющий очень сходный таксономический состав с флорами нижнего ротлигенда (отэна) Европы. Из наиболее характерных видов самой нижней части пермских отложений в Донбассе следует назвать каламостахиевые *Calamites gigas* Brongn., бовманитовые *Sphenophyllum oblongifolium* Ung., каллиптериды *Autunia* (*Callipteris*) *conferta* (Brongn.) Kerp, *Raminervia mariopteroides* Bojarina, *Dichophyllum* spp., растение неопределенной систематической принадлежности, предположительно, цикадофит *Taeniopteris multinervis* Weiss, хвойные *Walchia piniformis* Schloth., (Лихарев, 1966; Щеголев, 1961; Боярина, Щеголев, 1989; Bojarina, 1994).

Сакмарский ярус

Ярус был установлен В.Е. Руженцевым (1936а, 1936б) как стратиграфическое подразделение, включающее весь комплекс карбонатных пород от подошвы "швагеринового горизонта" до артинского яруса. В качестве стратотипа был использован разрез на реке Сакмаре (Южное Приуралье). Однако термин "сакмарские отложения" или "сакмарский пояс" был введен в стратиграфическую практику А.П. Карпинским значительно раньше (Карпинский, 1874). К сакмарским отложениям он отнес, в частности, карбонатную толщу, обнажающуюся у станции Кондуровка, где также имеются выходы ассельских и артинских отложений и где в настоящее время предлагается избрать точку глобального стратотипа границы сакмарского яруса (Schiappa, Snyder, 1998). Из этого разреза происходят и описанные в настоящей работе остатки *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov. Сейчас к сакмарскому ярусу относится только верхняя часть толщи, первоначально рассматривавшейся как сакмарский ярус; нижняя часть ее выделена в качестве самостоятельного ассельского яруса, который прочно вошел в мировую стратиграфическую литературу. В связи с некоторой неопределенностью номенклатурной ситуации вокруг названия "сакмарский ярус", высказывалось предложение заменить его на "кондуровский ярус" (Лихарев, 1966), которое, однако, не нашло поддержки.

Наиболее характерные формы морских беспозвоночных: фузулиниды рода *Rugofusulina*, вымирание *Daiksina*, *Quasifusulina* и планктонных швагериниды (из последних в качестве реликтов сохраняются *Parazellia* и *Paraschwagerina*), доминируют *Pseudofusulina* s.s. (Алексеева и др., 1986); конодонты *Gondolella* (? al. *Mesogondolella*) *pisselli* Clark et Behken, *Diplognathodus sakmarensis* Kozur et Movsh., в средней части яруса появляется *Sweetognathus merrilli* Kozur (Мовшович, 1986); наиболее широко распространены брахиоподы родов *Chaoiella*, *Cancrinella*, *Ovatia*, *Marginifera*, *Paeckelmanella* (Калашников, 1986); кораллы – очень характерны органогенные постройки из "призматических" колониальных кораллов, образующих массивные полипняки; среди них доминируют *Thysanophyllum*, реже встречаются другие роды, но с тем же планом строения – *Kleopatrina*, *Protowentzelella*, *Stylastraea*; присутствуют колониальные ругозы с ветвистыми и кустистыми колониями *Tschussovskenia* (Симакова, 1986); мшанки родов *Bashkirella*, *Permofenestella*, *Metelipora*, *Coscinotrypa* (Морозова, 1986); для комплекса аммоноидей раннесакмарского возраста характерно появление *Synartinskia*, *Medlicottia*, *Thalassoceras*, *Metalegoceras*, *Uraloceras*, *Synuraloceras*, доживание и вымирание к концу раннесакмарского времени *Juresanites*, *Tabantalites*, *Boesites*, *Daixites*, *Prothalassoceras*, *Somonolites*; для позднесакмарского комплекса типичны виды *Thalassoceras multifidum* Ruzh., *Metalegoceras gerassimovi* Ruzh., *Uraloceras limatulum* Ruzh., *Propopanoceras lahuseni* (Karp.) (Богословская, 1986).

Из разреза Сим, в котором автором были собраны растительные остатки, известны следующие виды сакмарских аммоноидей: *Uraloceras simense*

Ruzh., *Propopanoceras simense* Ruzh., *Neopronorites tenuis* (Karp.) (Богословская, 1986). Из кондуровской свиты бассейна реки Сакмары известны *Preshumardites sakmare* Ruzh., *Paragastrioceras sintasense* Ruzh. (Богословская, 1986). Остатки описанного автором *Sakmarospermum uralicum* происходят приблизительно с этого же уровня.

Артинский ярус

Артинский ярус был установлен А.П. Карпинским (1874) на основе изучения терригенных и карбонатно-терригенных отложений в районе г. Красноуфимск (поселок Арти, левобережье р. Уфы и комплекс обнажений у г. Красноуфимск). Подробные описания этого разреза были опубликованы позднее в целом ряде работ (Кротов, 1888; Наливкин, 1949; Чувашов, Дюпина, 1973).

Наиболее характерные формы морских беспозвоночных: фузулиниды – появление рода *Parafusulina*, эпибола рода *Eoparafusulina*, появившегося ранее, в сакмарском ярусе (Алексеева и др., 1986), конодонты *Gnathodus* (=? *Streptognathodus*) *artinskiensis* Kozur et Movsch., *G. simplex* (Gunnel), *G. elongatus* (Gunnel), в верхней части яруса увеличивается количество представителей рода *Sweetognatus*, для верхней части саргинского горизонта характерны *Neostreptognathodus pequopensis* Behnken, *N. ruzhencevi* Kozur, *Gondolella bisselli* Clark et Behnken, *Neostreptognathodus tschuvaschovi* Kozur, *N. transitus* Kozur, *N. clarki* Kozur, *Sweetognathus bogoslovskajae* Kozur, *Merrilina oertlii* Kozur, для саранинского горизонта характерны *Neostreptognathodus pequopensis* Behnken, *N. pnevii* Kozur et Movsch., *N. pseudoclinei* Kozur et Movsch., *Merrilina oertlii* Kozur, *Stepanovites alienus* Kozur et Movsch. (Мовшович, 1986), рыбы – эласмобранхии *Helicoprion bessonovi* Karp., *Parahelicoprion clercii* Karp., ругозы – колониальные четырехлучевые кораллы с массивными колониями, столь характерные для рифогенных и органогенных известняков сакмарского яруса Урала, почти полностью исчезают, но часто встречаются мелкие одиночные четырехлучевые кораллы *Ufimia*, *Hexalasma*, *Soshkineophyllum* и некоторые другие роды, сохранившиеся с начала пермского периода (Симакова, 1986), аммоноидеи – для нижней части яруса характерны роды *Aktubinskia*, *Artioceras*, *Daraelites*, *Neoshumardites*, *Kargalites*, *Almites*, из наиболее типичных для нижнеартинского подъяруса видов отмечаются *Metalegoceras rotundus* Ruzh., *Paragastrioceras artolobatum* Ruzh., *P. plicatum* Ruzh., *P. tchernovi* Ruzh., *Popanoceras sintasense* Ruzh., *Neopronorites skvortzovi* (Tchern.), *Aktubinskia notabilis* (Ruzh.), *Artioceras rhipacum* Ruzh., *Medlicottia intermedia* Ruzh., *Agathiceras uralicum* (Karp.), *Neoshumardites triceps* Ruzh., *Thalassoceras gemmellaroi* Karp. и др., для верхней части яруса характерно присутствие *Propinacoceras*, *Waagenina*, *Neocrimites*, разнообразные *Uraloceras* [*U. suessi* (Karp., *U. vietum* Ruzh., *U. fedorowi* (Karp.), *U. involutum* (Voin) и др.] и *Paragastrioceras* [*P. jossae* (Vern.), *P. nodulatum* Ruzh., *P. karpinskyi* (Fred.), *P. ilovaiskyi* Ruzh., *P. ellipsoidale* (Fred.), *P. tectum* Ruzh.] (Руженцев, 1936а, 1936б; и др.), морские остракоды – для нижнего подъяруса наиболее характерны *Sulcoindivisia juresanensis* Kotsch., *Perprimitia convexa* Guss., *P. brevirostris* Schneider, *Bairdia burzevskaensis* Kotsch., *Healdia arcuata* Coryell et Osorio, *Healdia bucera* Guss. и др., для верхнего подъяруса характерны *Microcheilinella artiensis* Guss., *Bairdia magna* Kotsch., Healdianella longa Guss., *H. strobilata* Guss. и др. (Гусева, 1986); мшанки *Permoheloclema*, *Pseudounitrypa*, *Synocladia*, *Ascoporella* (Морозова, 1986), среди брахиопод наиболее распространены роды *Uraloproductus*, *Chonetina*, *Megousia*, *Dyoros*, поливергентная радиация родов *Spiriferella*, *Sowerbina*, *Jakolevia*, *Lissochonetes* (Калашников, 1986)

Растительные остатки артинского возраста в Приуралье нередко встречаются совместно с остатками морских беспозвоночных, в частности, аммоноидей (см. ниже описание ориктоценозов, сгруппированных в III-й тип), что, с одной стороны, позволяет надежно датировать их возраст, а с другой – дает возможность дать дополнительную палеоботаническую характеристику артинскому ярусу в его типовых разрезах.

Кунгурский ярус

История выделения и изучения кунгурского яруса, установленного в 1890 г. А.А. Штукенбергом, весьма полно излагается во многих публикациях (см., например, Мазарович, Фениксова, 1949; Степанов, 1951; Чувашов, 1997), поэтому ниже помещен фактический материал, связанный с литологической представленностью и палеонтологической характеристикой типовых разрезов кунгурского яруса (рис. 3, 4).

Начать следует с описания разреза, а точнее целого комплекса обнажений у г. Кунгура (рис. 4, А–К), который в настоящее время принято считать стратотипом кунгурского яруса.

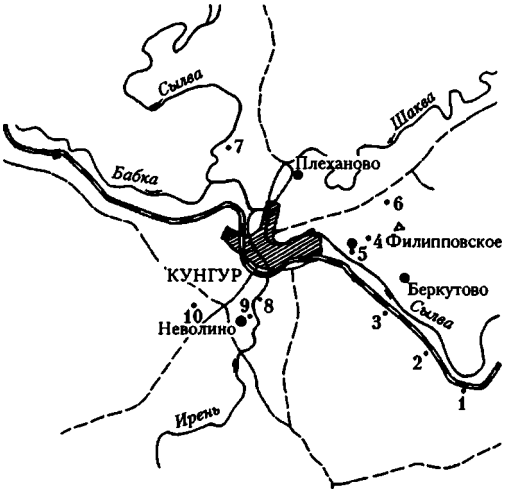


Рис. 3. Географическое расположение основных разрезов, составляющих стратотипический комплекс обнажений у г. Кунгура.
1 – Камаи, 2 – Чикали, 3 – Сухая Речка, 4 – Гамов Лог, 5 – Филипповское, 6 – Ледяная Пещера, 7 – Подкаменная, 8 – Новая Деревня, 9 – Неволино (=Турбаза), 10 – Романов Лог.

В указанном районе, как это часто случается в стратиграфической практике, отсутствует единый разрез, включавший бы в себя как контакт между артинскими и кунгурскими, так и кунгурскими и уфимскими отложениями. Вместе с тем, работы многих поколений геологов и стратиграфов, изучавших отложения этого интервала в окрестностях г. Кунгура, позволили достоверно скоррелировать отдельные обнажения и построить сводный разрез.

Верхняя часть артинского яруса представлена двумя основными фациями – рифоидной (сылвенская свита: водорослево-мшанковые биогермы, "рифы" с очень богатой фауной морских беспозвоночных) и фацией межрифовых осадков (камайская и шуртанская свиты, представленные, в основном, плитчатыми известняками и мергелями). Из шуртанской свиты (уровень 1, рис. 4, B–C) известны морские беспозвоночные: брахиоподы, криноидеи, остракоды *Paraparchites humerosus* Ulr. et Bass., *P.* cf. *grozdilovae* Mand., *Healdia enervis* Mart., *Healdinella* aff. *cuneola* (J. et K.), *Kirkbya* sp. и др. (Софроницкий и др., 1974; Золотова и др., 1986). С этого же уровня определены конодонты *Neostreptognathodus pnevi* Kozur et Movsch., *N. pseudoclinei* Kozur et Movsch., *Stepanovites alienus* Kozur et Movsch. (Мовшович, 1986).

В сылвенской свите, в самой верхней части органогенных рифоидных известняков (уровень 2 на рис. 4, B) известны "мелкие" фораминиферы *Geinitzina pussila* Grozd., *Nodosaria ninae* Grozd., *N. uralica* Grozd., *N. telum* var. *minima* Schest., *N. parva* Lip., *Hemigordius longus* Grozd., *H. permicus* Grozd., *H. chikalensis* Grozd., *H. harlroni* Cushman et Waters; мшанки *Fenestella retiformis* (Schloth.), *Polypora* cf. *kulikovi* Trizna; остракоды *Bairdia* cf. *frequensis* Guss., *Actuaria secunda* Kotsch. (Софроницкий и др., 1974; Золотова и др., 1986).

На верхнеартинские отложения ложатся породы филипповской свиты, относящейся уже к филипповскому горизонту кунгурского яруса. Контакт между артинскими и кунгурскими отложениями обнажен очень плохо и наблюдается только в карьере по левому берегу р. Сылвы ниже по течению от ст. Чикали и в обнажении Гамов Лог (рис. 4, E, D). Филипповская свита довольно монотонна по литологическому составу. Она сложена, в основном, доломитами и известняками и подразделяется на несколько пачек: петропавловскую, устькаменскую, михинскую и ольховскую, причем последняя обнажена в единственном разрезе Сухая Речка (рис. 4, C). В основании филипповской свиты залегает слой характерного оолитового известняка. В средней части свиты (устькаменская пачка) располагается горизонт волнистослоистых доломитов с характерной кавернозной поверхностью наслоения.

Не менее, чем на пяти уровнях в филипповской свите встречаются остатки морских беспозвоночных, которые в некоторых случаях даже образуют массовые скопления.

С уровня 4 (рис. 4) филипповской свиты известны брахиоподы, мшанки, бивальвии, остракоды *Paraparchites gramatschovae* Kotsch., *Bairdia dissortis* Kotsch., *Cavellina permiana* Kotsch. и др. Перечисленные виды могут рассматриваться как диагносцирующие и для всего кунгурского яруса (Софроницкий и др., 1974). В обнажении Гамов Лог (рис. 4, D) с уровня 5 известны морские беспозвоночные, включая остракод *Perpimitia accepta* Kotsch., *Cavellina longa* Kotsch., *C. lepida* Kotsch., *Healdianella perpasta* Kotsch., *Bairdia dissortis* Kotsch. et Zol. (Софроницкий и др., 1974) и мшанок (*Dyscritella nikiforovae* Trizna, *Alternifenestella kungurensis* Stuck.) (Софроницкий, Ожгибесов, 1991). В стратотипе филипповской свиты, располагающемся в карьере у с. Филипповское, к сожалению, не обнажен ни контакт со свитами артинского яруса, ни граница между филипповской и иренской свитой.

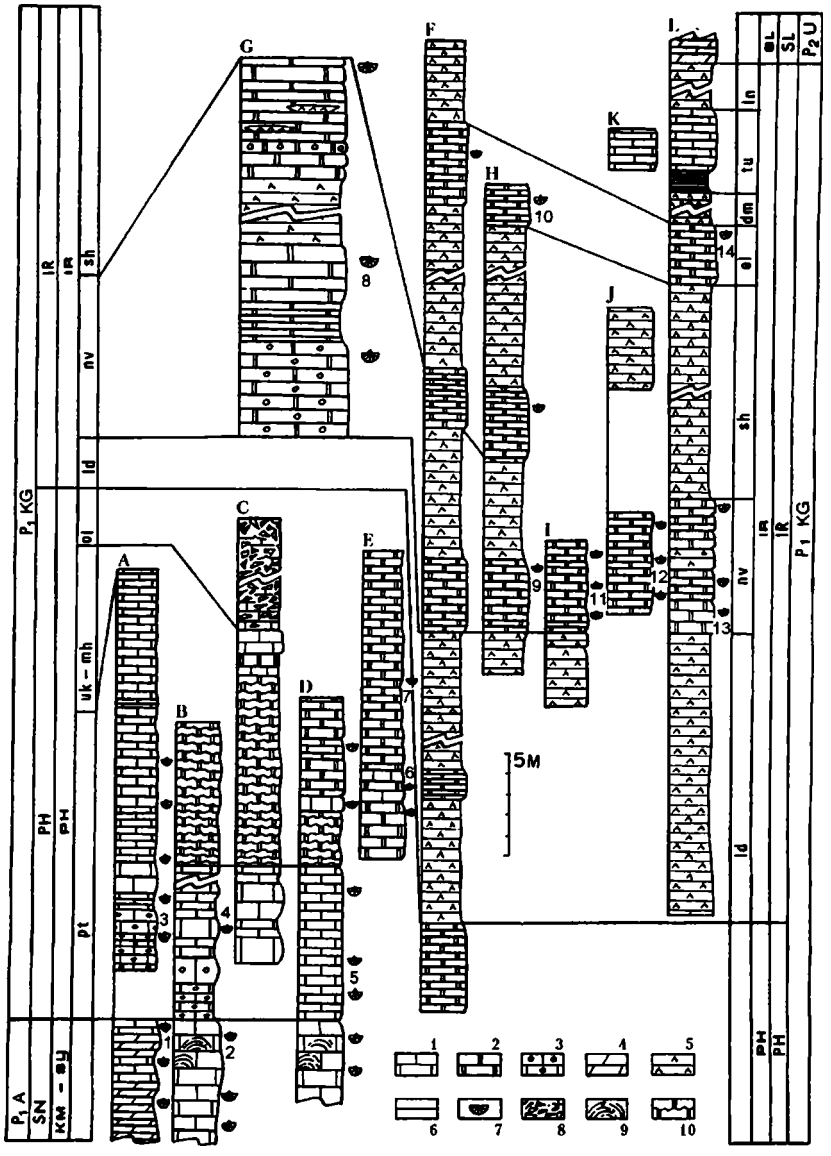


Рис. 4. Кунгурский ярус. Строение стратотипа. Стратиграфические колонки обнажений кунгурского яруса в черте г. Кунгура (A-K) и обнажение Трамплин (L). Географическое расположение разрезов показано на рис. 2. A – Камаи, B – Чикали, C – Сухая Речка, D – Гамов Лог, E – Филипповское, F – Ледяная Пещера, G – детальное строение неволинской пачки в разрезе Ледяная Пещера, H – Подкаменная, I – Новая Деревня, J – Неволино (= Турбаза), K – Романов Лог, L – Трамплин.

Стратиграфические обозначения: km – камайская свита, sy – сылвенская свита, sn – саранинский горизонт, ph – филипповский горизонт/свита, pt – петропавловская пачка, uk – устькаменская пачка, mh – михинская пачка, ol – ольховская пачка, ir – иренский горизонт/свита, ld – ледянопещерская пачка, nv – неволинская пачка, sh – шалашинская пачка, el – елкинская пачка, dm – демидковская пачка, tu – тюйская пачка, ln – лунежская пачка, sl – соликамский горизонт/свита.

Литологические обозначения: 1 – известняки, 2 – доломиты, 3 – оолитовые известняки, 4 – мергели, 5 – гипсы и ангидриты, 6 – аргиллиты, 7 – уровни с остатками морских беспозвоночных, 8 – брекчии, 9 – органогенные постройки, 10 – доломиты волнистослоистые, кавернозные.

С уровня 6 (рис. 4, E) известны многочисленные "мелкие" фораминиферы *Globivalvulina orbiculata* Zol., *Frondicularia* cf. *schurekovi* Grozd. et Leb., *Geinitzina* cf. *pussila* Grozd., *Syzrania* sp, бивальвии *Schizodus rossicus* Vern., *Pleurophorus costatus* (Brown.), *Janeia biarmica* (Vern.), брахиоподы, мшанки и остракоды *Paraparchites grosdilovae* Mand., *P. valosus* Kotsch., *Microcoeloenella consueta* Kotsch., *Cavellina ellipticalis* Hamilton, *C. longa* Kotsch., *C. permiana* Kotsch., *Healdianella* aff. *cuneola* (Jones et Kirk.), *Healdia enervis* Mart., *Schneideria* (?) *perparva* Kotsch., *Bairdia delucida* Kotsch., *B. devexa* Guss., *Acratia fillippovskaensis* Kotsch., *Monoceratina kungurica* Mart. (Софроницкий и др., 1974; Гусева, 1986; Золотова и др., 1986). Двустворки *Schizodus rossicus* Vern. встречаются в этом обнажении и выше, на уровне 7. Из филипповской свиты разреза Сухая Речка (см. рис. 4, C) известны остатки аммоноидей *Paragastrioceras kungurense* Mirsk. (в протологе, очевидно по ошибке, указан иренский возраст этой находки). Богатый комплекс "мелких" фораминифер был установлен (Золотова, Барышников, 1980; Золотова и др., 1986) по материалам из скважин в филипповском горизонте у с. Адищево: *Globivalvulina apiciformis* Zol., *G. sossipatrovae* Barysh., *G. bulloides* f. *minima* Zol., *Hemigordius bipartitus* Zol., *Dentalina* sp., *Nodosaria pseudoincelebrata* Sossip., *N. aequiampula* Zol., *N.* (?) *megacephala* Zol., *N. pugioidea* Zol. et Igon., *N. pugioidea* f. *simulata* Zol., *Geinitzina* f. *rara* Zol., *Frondicularia multicamerata* Zol., *F. multicamerata* f. *nova* Zol., *F. exterta* Zol. В нижней части филипповского горизонта сохраняются реликты байгеджинского (терминальная часть артинского яруса) комплекса фузулинид: *Parafusulina jenkinsi* и *P. solidissima* (Davydov et al., 1997).

Единственным разрезом в черте г. Кунгура, включающим границу между филипповской и иренской свитами, совпадающую с границей между подъярусами кунгурского яруса, является разрез Ледяная Пещера (рис. 4, F). Этот разрез является лучшим в комплексе обнажсний стратотипа; он хорошо обнажен и легко доступен. Именно ледянопещерский разрез часто имеют в виду, когда говорят о body-стратотипе кунгурского яруса. Не менее важно и то, что он располагается в непосредственной близости от Кунгурской Ледяной пещеры, объявленной геологическим памятником всемирного значения (Лапо и др., 1997) и, поэтому, попадает под природоохранные мероприятия, что гарантирует его сохранность для будущих исследований. Это обстоятельство особенно важно в связи с тем, что многие из классических обнажений, изучавшихся в начале и середине двадцатого века, сейчас находятся в черте города, подверглись полной или частичной застройке и недоступны для проведения повторного изучения.

Разрез Ледяная Пещера начинается с небольшой пачки доломитов филипповской свиты, видимая мощность которой составляет около пяти метров. Эти доломиты очевидно являются фациальным аналогом ольховской пачки разреза Сухая Речка (рис. 4, C).

Выше залегают довольно пестрые по составу, но с доминирующими в разрезе эвапоритами, отложения иренской свиты. Мощность почти всех пачек, которые будут кратко охарактеризованы ниже, показана на рис. 4. Мощность тех пачек, объем которых на рисунке в целях оптимизации изображения был сокращен, приведен в тексте. Поскольку почти во всех случаях, когда сравнивались разрезы скважин и обнажений, выяснялось, что гипсы обнажений соответствуют ангидритам в скважинах, было решено и гипсы, и ангидриты на схеме показывать одним значком (рис. 4). Тем не менее, при описании разрезов, в тех случаях, когда гипс и ангидрит уверенно распознаются в полевых условиях, они упоминаются раздельно.

Ледянопещерская пачка. Эта пачка представлена, в основном, ангидритом характерного голубоватого оттенка с редкими прослоями белого гипса и серого доломита. Общая мощность пачки составляет чуть более тридцати метров. Именно в этой пачке располагается Ледяная пещера, образовавшаяся в результате действия суффозионных процессов.

Неволинская пачка. Эта пачка сложена доломитами с мощным слоем белого гипса в средней части. Детальное литологическое строение этой пачки показано на рис. 4, G. По меньшей мере на трех уровнях в неволинской пачке присутствуют остатки морских беспозвоночных, из которых доминируют брахиоподы. Судя по тому, что раковины брахиопод в доломитах замещены гипсом, сами неволинские доломиты также являются вторичными и, скорее всего, первоначально представляли собой известняки. Таксономический состав неволинской фауны: "мелкие" фораминиферы *Palaeotextularia angusta* Zol., *Tetrataxis prima* Zol., *Glomospira* (?) *multiplanata* Zol., *Globivalvulina uncinata* Zol., *Nodosaria ampula* Zol. и др., остракоды *Paraparchites burkemis* (Mart.), *P.* cf. *humerosus* Ul. et Bass., *P. tumorosus*

Guss., *Bairdia* aff. *delucida* Kotsch.; бивальвии *Pleurophorus krotowi* Bogosl., *Lima krotowi* (Stuck.), *Lithophaga consobrina* (Eichw.), *Netschajewia globosa* (Netsch.), *Streblochondria pussila* (Schloth.), *Bakewellia antiqua* (Muenst.) и др., брахиоподы *Marginifera nudus* Ger., *M. uralica* Tschern. var. *polasnensis* Ger., *Chaoiella gruenwaldti* (Krot.), *Phricodothyris lineata* (Mart.), *Cleiothyridina rossica* (Waag.) и др. (Софроницкий и др., 1974; Золотова и др., 1986).

Шалашинская пачка. Сложена белым или серовато-белым массивным или неяснослоистым гипсом. Мощность пачки составляет 16–17 м.

Елкинская пачка. Представлена серыми доломитами. В нижней части пачки залегают оолитовые доломиты. В верхней части пачки доломиты становятся пелитоморфными и содержат остатки брахиопод и остракод *Bairdia indefinita* Guss., *B. rostriformis* Guss. (Гусева, 1986). Из елкинской пачки с. Адищево (материал из скважин) определены "мелкие" фораминиферы *Nodosaria sexangulata* Zol., *Geinitzina kungurica* f. *adichevensis* Zol., *Geinitzina* sp., *Langella minima* Barysh., *L. obdita* Barysh., *L. ovalis* Barysh., *L. seminula* f. *tenuiminuta* Zol., *Biparietata ampula* Zol. (Золотова и др., 1986).

Демидковская пачка венчает Ледянопещерский разрез. Эта пачка сложена белым гипсом. Более молодые пермские отложения, включая тюйскую и лунежскую пачки иренской свиты в черте г. Кунгура неизвестны или очень плохо обнажены.

Аналогичная последовательность пород иренской свиты наблюдается у д. Подкаменная (рис. 4, H). Разрез располагается в цокольной террасе р. Сылва, на ее правом берегу в 9 км ниже по течению от устья р. Ирени рядом с д. Подкаменная. С уровня 9 (неволинская пачка, рис. 4, H) определены остатки морских беспозвоночных: бивальвии *Parallelodon lacordiaria* (Kon.), гастроподы *Stroparollus permianus* King; мшанки *Polypora biarmica* Keys., *P. bifurcata* Keys., брахиоподы *Dictyoclostus genuinus* (Kut.), *Horridonia pseudotimanica* (Ger.), *H. timanica* (Stuck.), *H. borealis* (Haught.), цефалоподы ?"*Nautilus*" *planotergatus* M'Coy. Последний вид в настоящее время (см. Шиманский, 1967) относится к роду *Epidomatoceras*, характерному для нижнего карбона. Судя по тому, что многие геологи и стратиграфы (см., например, Краснопольский, 1889), занимавшиеся пермскими отложениями Урала и Приуралья, ошибочно определяли как "*N.*" cf. *planotergatus* остатки наутилоидей *Discitoceras krotovi* Krugl. и *Domatoceras fredericksi* Krugl. из артинского и кунгурского ярусов (Круглов, 1926, 1928), определение "*N.*" *planotergatus* в данном случае может являться ошибочным. На присутствие в иренских (скорее всего, неволинских) отложениях разреза у д. Подкаменной остатков *Discitoceras krotovi* Krugl. указывает М.В. Круглов (1926, 1928).

Еще один интересный разрез (рис. 4, I), также входящий в комплекс обнажений стратотипа, располагается у с. Новая Деревня (терраса правого берега р. Ирени в 9 км выше ее устья). Этот разрез был детально описан Е.Я. Москалевой (см. в: Софроницкий и др., 1974); на рис. 4, I дана лишь генерализованная колонка. На уровне 11 в доломитах найдены "мелкие" фораминиферы *Ammodiscus semiconstrictus* var. *regularis* (Waters), *Glomospira asymmetrica* Zol., *G. pusilla minima* Barysh., *G.* (?) *pseudopusilla* Barysh., *Hemigordius longus kungurensis* Zol., *H. ammodisciformis* Zol., *Nodosaria circumita* Zol., *Langella seminula* Zol., *L. elliptica* Zol., *Tetrataxis prima* Zol., *Geinitzina minima* Raus. и др., брахиоподы *Derbyia timanica* Ger. var. *uralica* Ger., *Waagenoconcha humboldti* (d'Orb.), *Stenoscisma neocrumena* (Tschern.), *Spiriferella salteri* Tschern. и др., в глинистых разностях обнаружены фораминиферы *Pseudofusulina kungurensis* Schtek. (Софроницкий и др., 1974; Золотова, Барышников, 1980; Золотова и др., 1986).

У с. Неволино (рис. 4, J) в стратотипе неволинской пачки (уровень 12), помимо многочисленных брахиопод известны фузулиниды *Pseudofusulina romanovi* Schtek. (Софроницкий и др., 1974).

Представительные разрезы иренской свиты кунгурского яруса и соликамской свиты уфимского яруса обнажены по берегам южной части Камского водохранилища, севернее г. Перми. Лучшие из них располагаются у г. Добрянка, в окрестностях ст. Пальники (обнажения Трамплин и Чумкасский карьер), в устье р. Чусовой (обнажение Чусовская Стрелка) и у с. Хохловка, недалеко от архитектурно-этнографического музея "Хохловка".

Последовательность отложений в этих разрезах одна и та же, но только у г. Добрянка обнажена самая верхняя (добрянская) пачка соликамского горизонта, содержащая остатки морских беспозвоночных, включая брахиопод и остракод *Bairdia kamaensis* Guss., *B. dobrjankaensis* Guss., *B. plebeia* Reuss., *B. prorecta* Guss., *B. scutellata* Guss., *B. keltmanensis* Mand., *B. cuneiformis* Guss., *B. placida* Guss. (Гусева, 1986).

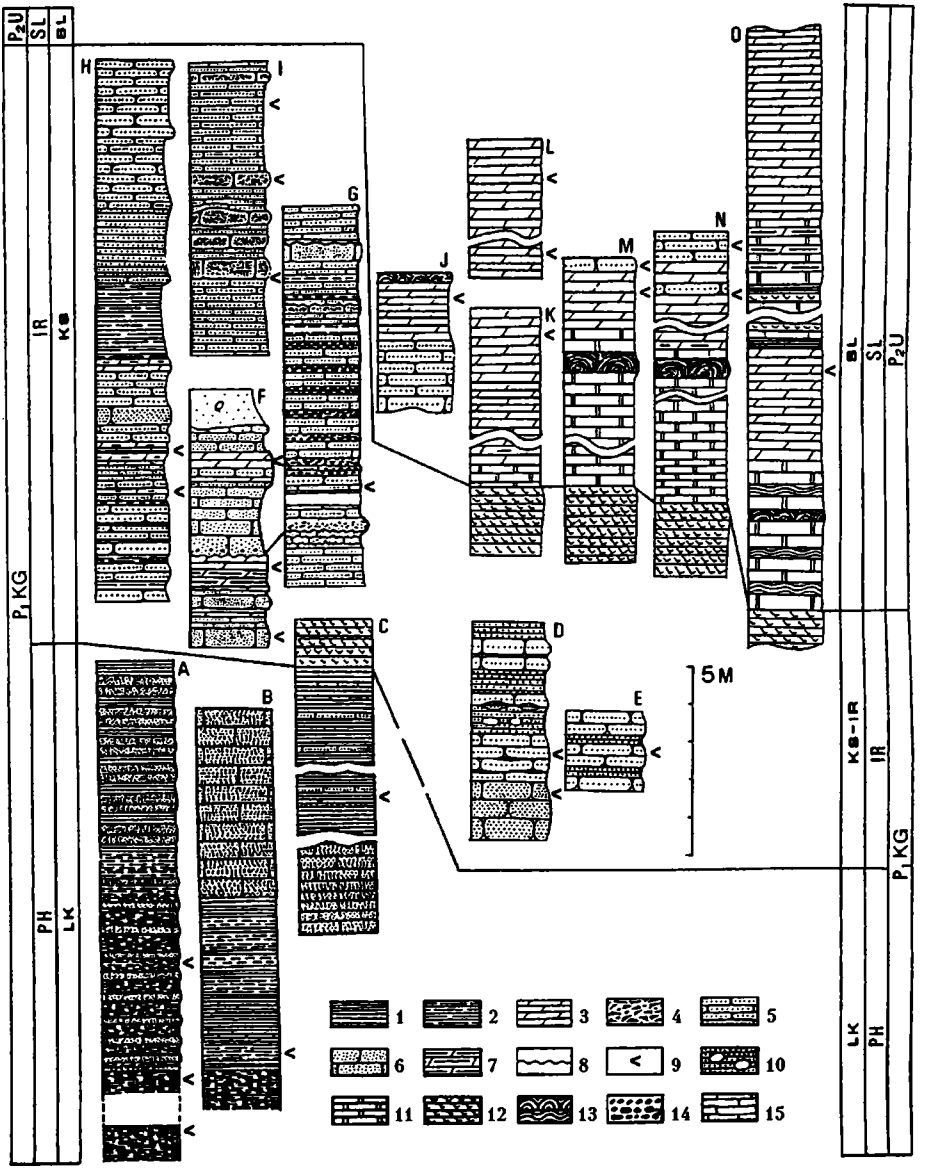


Рис. 5. Основные разрезы кунгурского и уфимского ярусов в терригенных и карбонатных фациях. Стратотипический регион, Среднее Приуралье.

A – Красная Глинка, B – Крутая Катушка, C – Матвеево, D – Быково, E – Ачит, F – Чекарда-1, G – Чекарда-2, H – Юлаево, I – Сосновое-1, J – Успенка, K – Хохловка, L – Полазна, M – Сылва-1 и Сылва-2, комбинированная колонка двух разрезов, N – Алебастрово, O – Чумкасский карьер. Стратиграфические обозначения: lk – лекская свита, ph – филипповский горизонт, ks – кошелевская свита, ir – иренский горизонт/свита, kg – кунгурский ярус, sl – соликамский горизонт/свита, u – уфимский ярус.

Литологические обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – алевропелиты, 3 – плитчатые мергели, 4 – брекчии, 5 – алевролиты и тонкозернистые песчаники, 6 – крупнозернистые песчаники, как правило, массивные, 7 – мергели с большим количеством глинистой фракции, 8 – поверхности размыва, 9 – уровни с растительными остатками, 10 – карбонатные конкреции в песчаниках и алевролитах, 11 – доломиты, 12 – эвапориты (преимущественно, гипсы и ангидриты), 13 – строматолиты разных типов, 14 – конгломераты, 15 – известняки.

Колонка одного из лучших разрезов кунгурско-уфимских отложений указанного района – обнажения Трамплин – показана на рис. 5, L. Из неволинской пачки с уровня 13 (рис. 4, L) известен богатый фаунистический комплекс, включающий фораминифер (как "мелких", так и фузулинид), строматопорат, остракод, криноидей, мшанок, двустворчатых моллюсков, гастропод, цефалопод (наутилоидей) и брахиопод. Наиболее типичные таксоны: "мелкие" фораминиферы *Ammovertella parainversa* Raus. et Scherh., *Glomospira asymmetrica* Zol., *G. parapusilliformis* Barysh., *Hemigordius asymmetrica* Zol., *Tetrataxis prima* Zol., *T. secunda* Zol. et Igon., *Globivalvulina ovoidea* Zol., *G. inciata* Zol., *Biparietata ampula* Zol., *Geinitzina minima* Raus., *G. cornutuapercionis* Zol., *Nodosaria polasnensis* Zol. et Sossip., *N. pugioidea* f. *simulata* Zol. и др., фузулиниды *Pseudofusulina kungurensis* Schtek., *P. romanovi* Schtek. и др., мшанки *Fenestella artiensis* Stuck., *Polypora biarmica* Keys., *P. martis* Fisch., *P. porosa* Eichw., *Rhombotrypella* cf. *arbuscula* Eichw., *R. fervida* Trizna, бивальвии *Allorisma kungurensis* Stuck., *Astartella permocarbonica* (Tschern.) и др., брахиоподы *Derbyia grandis* Waag., *D. timanica* Ger. var. *uralica* Ger., *Chonetinella flemengi* (Norw. et Prat.), *Marginifera nudus* Ger., *M. romanovii* Ger., *M. uralica* var. *polasnaeana* Ger., *M. uralica* var. *kungurensis* Ger., *Horridonia pseudotimanica* Ger., *H. borealis* (Haught.)(Софроницкий и др., 1974).

Вышележащая шалашихинская пачка представлена голубоватыми ангидритами. Ее мощность колеблется от десяти до двадцати метров.

В следующей пачке (елкинской), сложенной пелитоморфными доломитами с оолитовыми и/или органогенными разностями, также известны разнообразные морские беспозвоночные: "мелкие" фораминиферы *Dentalina clava* Zol., *Frondicularia clava* Zol., *Nodosaria simulata* Zol., *Padangia* (?) *elliptica* Zol. и др., остракоды *Paraparchites humerosus* Ulr. et Bass., *Polycope perminuta* (Kellett), *P. ornata* Kotsch., *Cavellina ellipticalis* Hamilton, *Healdia enervis* Mart., *Healdianella* aff. *cuneola* (J. et K.), *Microcheilinella kungurica* Guss., *M. rectangulata* Guss., *Bairdia composita* Guss., *B. extensa* Guss., *B. frequens* Guss., *B. indefinita* Guss., *B. irenica* Guss., *B. subparallela* Morey, *Acratia magna* Delo, *A. similaris* Morey, *A. brevicaudata* Guss., *Basslerella firma* Kellett. Kotsch. (Софроницкий и др., 1974; Золотова и др., 1986). Встречены остатки инволютных раковин наутилоидей, которые в литературе обычно цитируются как "*Nautilus*" sp. (Софроницкий и др., 1974).

Демидковская пачка, мощность которой составляет около 20 м, представлена белыми и серыми гипсами с прослоями ангидритов, доломитов и аргиллитов. Выше залегает тюйская пачка, включающая в свой состав три основных литологических типа: 1) очень тонкослоистые плитчатые известняки и доломиты (фация "бумажных" плитняков или плитняков-"ватман"), 2) более массивные, часто кавернозные известняки с включениями битума и сепиолита (так называемая фация "водорослевых" известняков; в действительности, достоверные остатки водорослей в пачке не обнаружены) и 3) углистые темноокрашенные аргиллиты. Последние очень перспективны на предмет поиска крупномерных растительных остатков. Венчается разрез кунгурских отложений в обнажении Трамплин лунежской пачкой, сложенной белыми гипсами с прослоями доломитов. Мощность пачки лунежских гипсов составляет 60–70 м.

Выше по разрезу начинается соликамская свита, в нижней части сложенная строматолитовыми доломитами (очевидно, с вторичной доломитизацией). Строматолиты представлены несколькими типами, среди которых наиболее распространен тип очень крупных строматолитов характерной полушаровидной формы (см. рис. 10, 11). Слои со строматолитами очень выдержаны по простиранию и образуют важный маркирующий уровень в соликамском горизонте Приуралья. Строматолитовые доломиты выше постепенно переходят в плитчатые мергели и известняки. В мергелях, начиная приблизительно с двадцати метров над кровлей иренской свиты, повсеместно встречаются остатки древовидного лепидофита *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub. (см. главу "Флористические комплексы...").

Далее необходимо остановится на характеристике разрезов, также входящих в стратотипический регион, но располагающихся восточнее стратотипа и представленных терригенными фациями (рис. 5).

В Приуралье, к востоку от бассейна, в котором накапливались эвапориты, в кунгурский век раннепермской эпохи располагалась предгорная зона, которая в виде неширокой полосы тянулась вдоль морского побережья от Южного до Приполярного Урала. В этой зоне накапливались отложения рек, спускавшихся с западного склона Палеоурала, и молассовые толщи.

Кроме аллювиальных и пролювиальных осадков, представленных, как правило, песчаниками, гравелитами и конгломератами, здесь формиро-

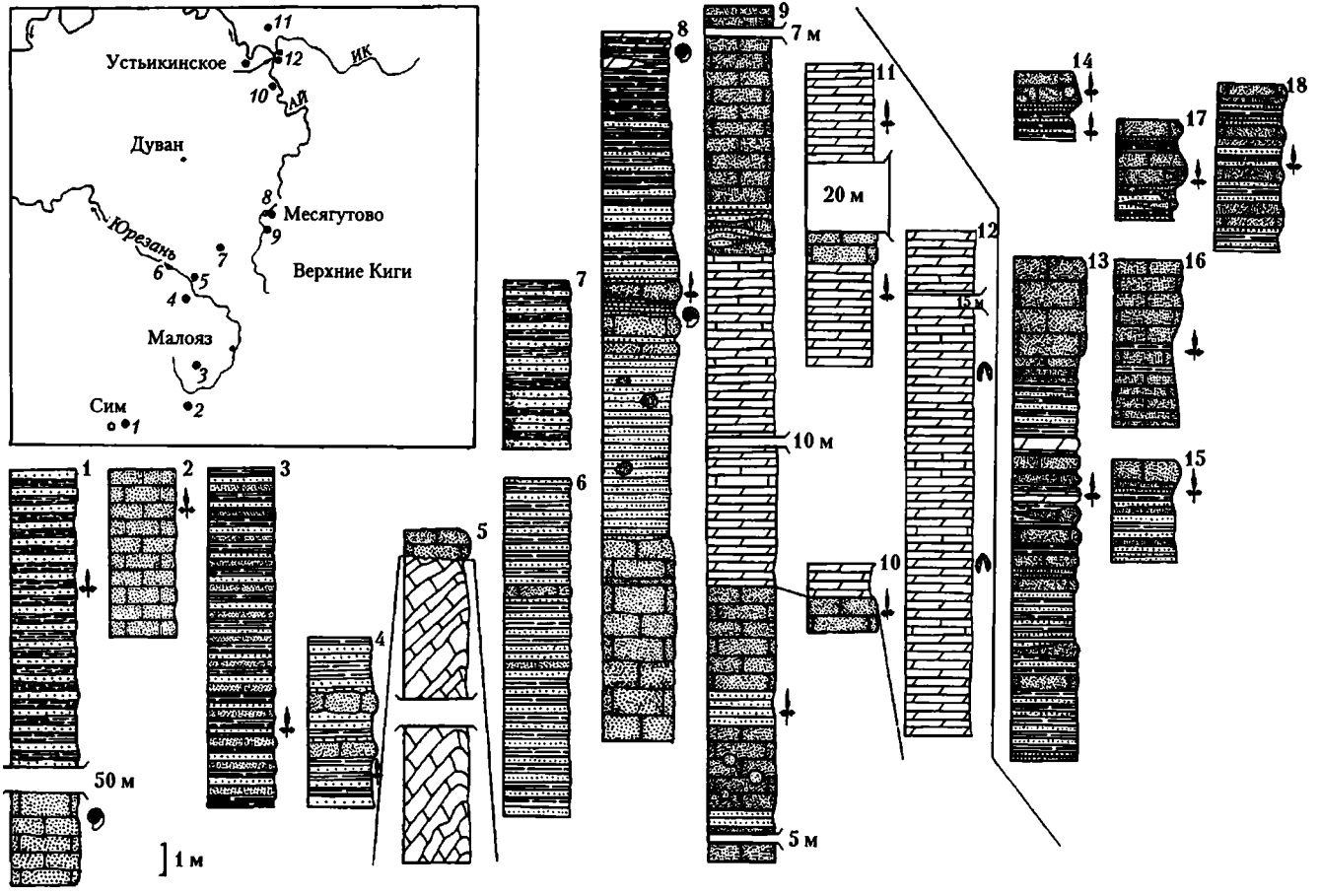


Рис. 6. Изученные разрезы сакмарского (1–2), артинского (3–12) и кунгурского (13–18) ярусов в Южном Приуралье (Башкирия): 1 – Сим, 2 – Кропачево, 3 – Новые Каратавлы, 4 – Чулпан, 5 – Ахуново, 6 – Мечетлино, 7 – Шардали, 8 – Месягутово-1, 9 – Месягутово-2, 10 – Сабанаково, 11 – Яушево, 12 – Большое Устьикинское, 13 – Новый Бугалыш, 14 – Криулино, 15 – Сарсы, 16 – точка № 15, 17 – Рахмангулово, 18 – Александровское. Условные обозначения см. на рис. 1 и 3. Длина масштабной линейки – 1 м.

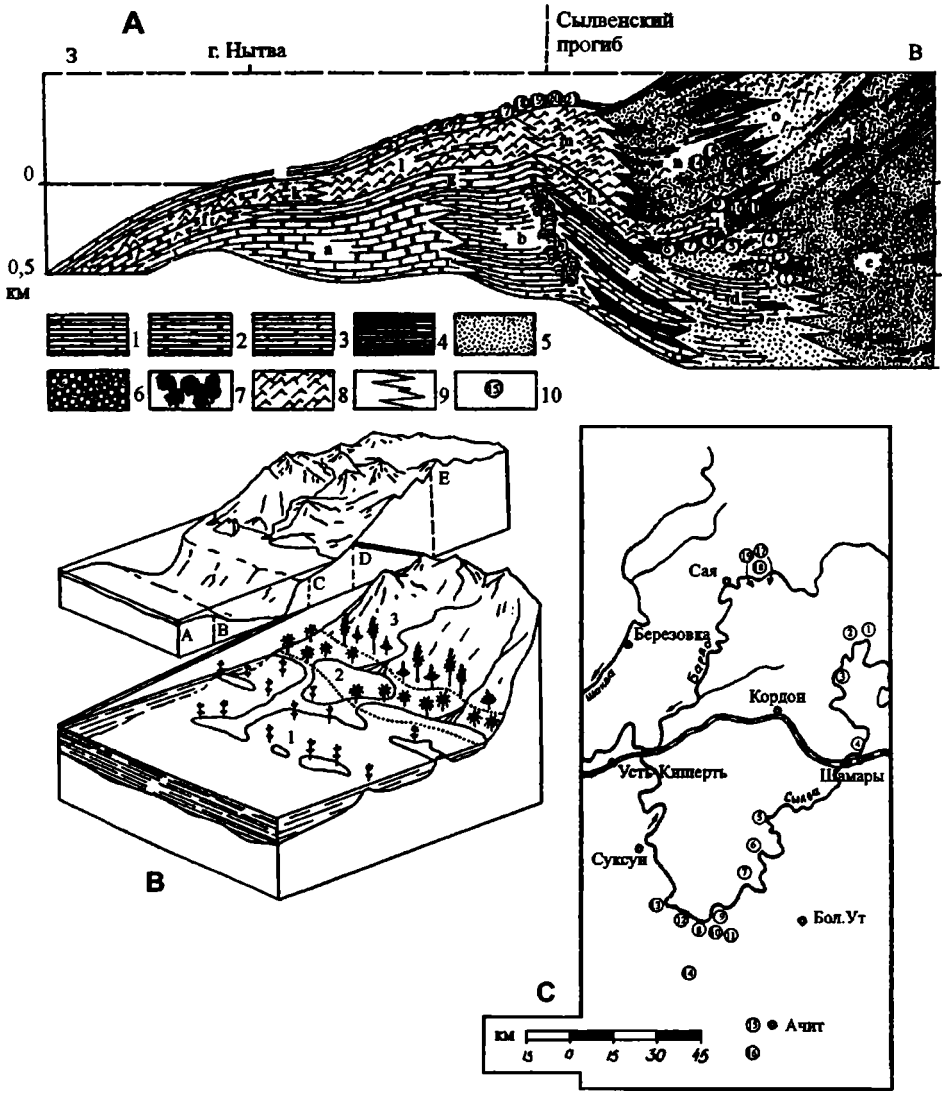


Рис. 7. Фациальная приуроченность некоторых из изученных местонахождений растительных остатков (свитное деление и распределение фаций по свитам дано по П.А. Софроницкому и В.П. Золотовой, 1988) (А); ландшафтные зоны западного склона Палеоурала и примыкающего к нему бассейна в ранней перми (по Б.И. Чувашову и др., 1990), а также ландшафтная приуроченность зон развития раннепермской растительности в этом регионе (В) и географическое положение местонахождений растительных остатков в верхнем течении р. Сылва (С).

Местонахождения (А): 1 – Урма-1, 2 – Урма-2, 3 – Шайдуры, 4 – Шамары, 5 – Кушкаяк, 6 – Ачит, 7 – Быково, 8 – Александровское, 9 – Матвеево, 10 – Красная Глинка, 11 – Крутая Катушка, 12 – Чекарда-1, 13 – Чекарда-2, 14 – Сосновое-1, 15 – Сосновое-2, 16 – Юлаево, 17 – Полазна, 18 – Хохловка, 19 – Чумкасский карьер, 20 – Сылва-1, 21 – Сылва-2.

1 – известняки, 2 – доломиты, 3 – мергели, 4 – аргиллиты, 5 – песчаники, 6 – конгломераты, 7 – органогенные постройки, 8 – эвапориты (гипсы и ангидриты), 9 – фациальные границы, 10 – положение и номера местонахождений (см. список выше).

Свиты: a, b – камайская и иргинская (нерасчлененные); c – шуртанская; d, e – урминская; f-h – филипповская; i, j – карнауховская и лекская (нерасчлененные); k-m – иренская; n, o – поповская и кошелевская (нерасчлененные); p – соликамская.

Местонахождения (С): 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.

вались лагунные и озерные отложения, отличающиеся горизонтальной, как правило, очень тонкой слоистостью. Гидродинамический режим этих водоемов и водотоков (как временных, так и постоянных) ритмично менялся, очевидно, в связи с количеством выпадавших осадков и климатической (фенологической или естественной) сезонностью, что отразилось и в изменении вещественного состава формировавшихся отложений.

Свитное деление кунгурских отложений, сформировавшихся в этой предгорной зоне и представленных терригенными фациями, является предметом постоянных дискуссий и не может считаться общепринятым. Это связано, с одной стороны, со значительной фациальной пестротой этих отложений, определявшейся палеогеографической ситуацией, и, с другой стороны, запутанностью номенклатурных вопросов. Многие свиты, выделявшиеся авторитетными стратиграфами ранее (крыловская, сабанаковская, каранаевская и др.) уже не соответствуют современным требованиям, выдвигаемым к литостратиграфическим подразделениям (Стратиграфическая классификация, 1980; Стратиграфический кодекс, 1992). Вместе с тем, названия этих стратонов обладают приоритетом. Составление детальной схемы соотношения терригенных свит кунгурского возраста в Среднем Приуралье с точным указанием их стратотипов, является важной и нетривиальной задачей для будущих исследований.

По установившейся традиции (см. Тихвинская и др., 1967; Чувашов, Дюпина, 1973) я отношу все разрезы терригенных отложений Среднего Приуралья, имеющие раннекунгурский (филипповский) возраст, к лекской свите, а позднекунгурские (иренские) – к кошелевской свите (рис. 5). Литологически эти свиты очень сходны, но лекская содержит большее количество аргиллитов; породы этой свиты, как правило, серые, голубовато-серые, иногда темноокрашенные, реже – желтовато-серые. В кошелевской свите доминируют известковистые песчаники характерного желтого цвета. В виде прослоев в кошелевской свите встречаются аргиллиты (иногда углистые) и плитчатые мергели. Последние литологически очень сходны с мергелями и плитчатыми известняками вышележащей соликамской свиты.

Терригенные отложения кунгура содержат огромное количество остатков растений и наземных беспозвоночных (главным образом, насекомых). Очень перспективными могут оказаться поиски тетрапод. Наиболее характерны для кунгурских отложений членистостебельные *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *P. stenophylloides* Zal., *P. scyphulifera* Zal., *Paracalamitina* spp., *Equisetina magnivaginata* Zal., *Sachyogyrus multifarius* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., плауновидные *Sadovnikovia belemnoides* Naug., папоротники *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Pecopteris uralica* Zal., *P. helenaeana* Zal., *P. tchekardensis* Vlad., *P. suksunensis* Zal., *Sphenopteris pennaticisa* Zal., птеридоспермы *Alternopsis stricta* Naug., *Biarmopteris pulchra* Zal., *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Bardia mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *B. insignis* Zal., *Mauerites confertus* Zal., гинкговые s.l. *Kerpia macroloba* Naug., порядок Vojnovskyales или так называемые "ангарские кордаиты" (семейства Vojnovskyaceae и Rufloriaceae sensu S.Meyen): *Angophyllites ordinatus* Gluch., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *R. unica* Gluch., *R.* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluch., *R.* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluch., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatus* (Zal.) Doweld et Naug., *S. pterocerus* (Naug.) Doweld et Naug., *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., дикранофилловые *Entsovia kungurica* S.Meyen, *E. inornata* Gluch., хвойные *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Bardospermum rigidum* S.Meyen, изолированные семена *Samaropsis triquetra* Zal., *S. macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. danilovii* Suchov, *S. dombrovskae* Vlad., *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombr., *S. salamatica* Zal., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *Carpolithes globosus* Such., *C. gigantheus* Dombr., *Sylvella alata* Zal., *Bardocarpus aliger* Zal., *Craspedosperma bardaeanum* Zal. Подробная характеристика флористических комплексов, выделяемых автором на кунгурском интервале в Приуралье, приведена ниже в главе "Пермские флористические комплексы..."

Кунгурские палинокомплексы в стратотипическом регионе изучались, в основном, Г.В. Дюпиной (1988, Чувашов, Дюпина, 1973 и др.) и И.З. Фаддеевой (1986, 1990). Резюмируя данные этих палинологов, а также собственные наблюдения автора (рис. 8, 9), можно сказать что отличительной особенностью кунгурских палинокомплексов

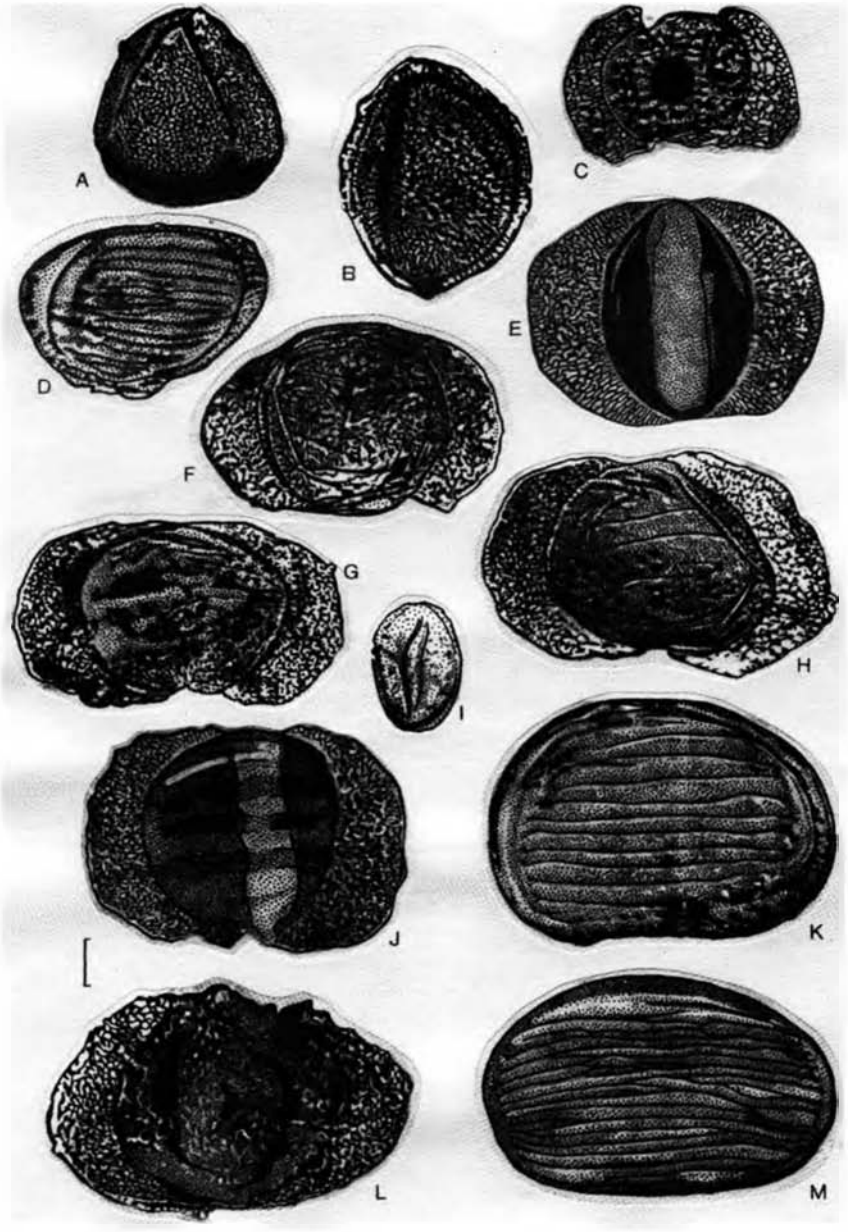


Рис. 8. Палиноморфы, наиболее характерные для кунгурского яруса стратотипического региона.
A – *Apiculatisporis* sp.; B – *Iunetella* cf. *subtriangulata* Koloda (также есть сходство с морфологически близкими родами *Subsucculifer*, *Sverdrupollenites* и *Reticulatina*) – пыльца хвойных *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (= "*Walchia*" *appressa* Zal.); C – *Platysaccus* sp., дисаккатное пыльцевое зерно; D – *Vittatina subsaccata* Samoil., E – *Falcisporites* sp.; F, G – *Protohaploxypinus samoilovichi* (Jans.) Hart, H – *Striatopodocarpites* sp., I – *Cycadopites* (*Entylissa*) *caperatus* (Lub.) Hart; J – *Protohaploxypinus chaloneri* Clarke; K – *Ventralvittatina vittifer* (Luber) Koloda; L – *Piceapollenites* sp.; M – *Ventralvittatina vittifer* (Luber) Koloda. Все изображенные экземпляры происходят из местонахождения Чекарда-1, слой 10; кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Увеличение: x 600.

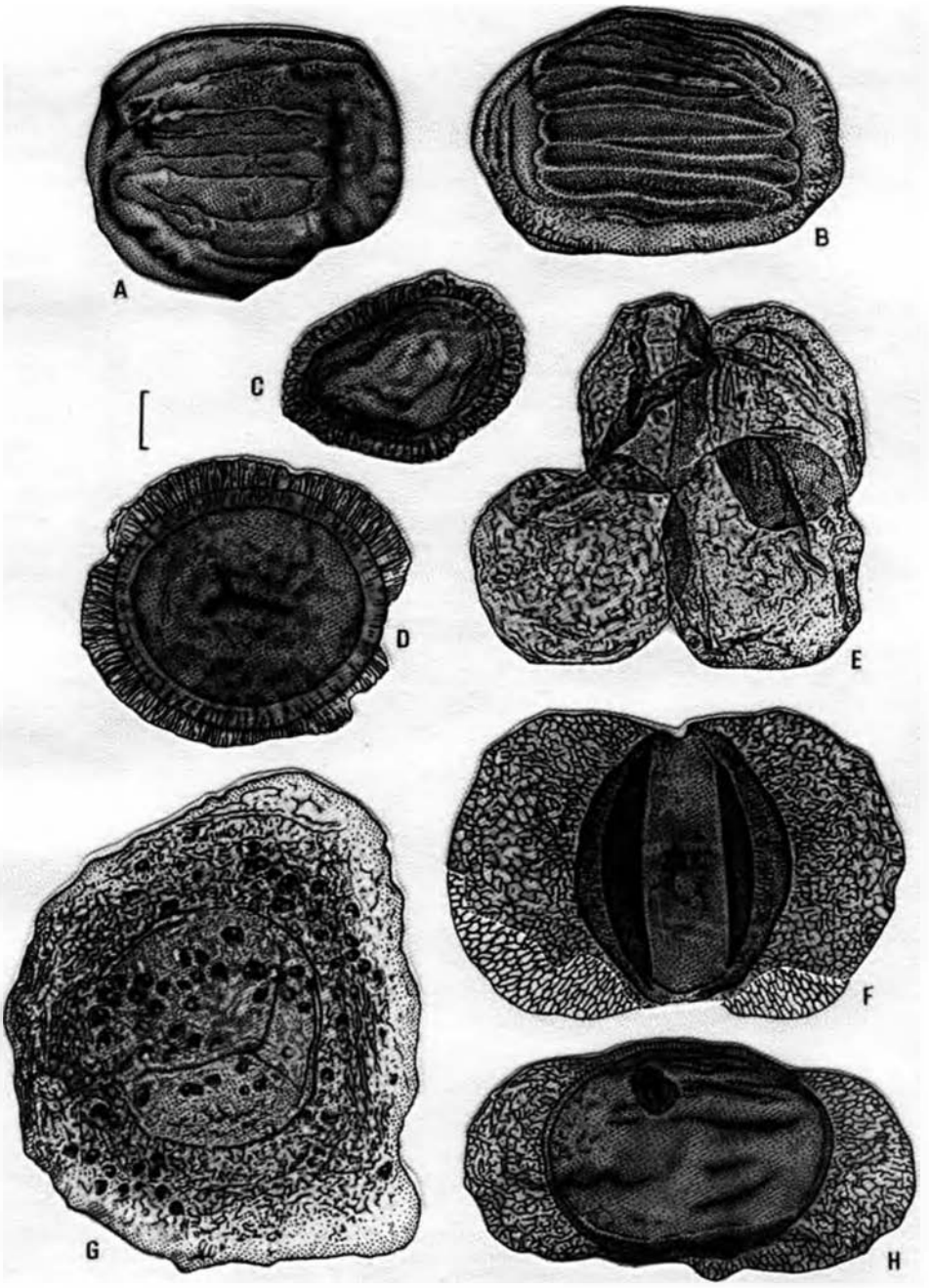


Рис. 9. Палиноморфы, наиболее характерные для кунгурского яруса стратотипического региона.
A, B – *Vittatina* spp.; C – *Cordaitina* sp.; D, G – предполагаемые споры плауновидных; E – *Cyclogranisporites* sp.; F – *Falcisporites* sp.; H – *Piceapollenites* sp. Все изображенные экземпляры происходят из местонахождения Чекарда-1, слой 10; кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Увеличение: x 600.

является большое количество стриатной пыльцы, представленной, в основном, виттатинами и близкими формами (*Vittatina*, *Ventralvittatina*, *Weylandites*) и протодисаккатными формами (*Protohaploxypinus*, *Striatopodocarpites*). Значительно реже встречается моносаккатная пыльца типа *Vesicaspora* и *Florinites* и безмешковая анасулькатная: *Cycadopites* (*Entylissa*) *caperatus* (Lub.) Hart и близкие виды. Споровая часть палиноспектров довольно разнообразна, но не многочисленна. Чаще всего встречаются *Apiculatisporis*, *Cyclogranisporites* и *Calamospora*.

Соликамский (нижнеуфимский) палинокомплекс очень резко отличается от кунгурского. В нем доминируют споры *Densoisporites polaznaensis* Naug. et Zavial. (Naugolnykh, Zavialova, 2004; Zavialova, Naugolnykh, 2004). Вне всякого сомнения, эти споры принадлежали лепидофиту *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. Очень важно отметить то, что и соликамские, и кунгурские спорово-пыльцевые комплексы приурочены к одинаковым фациям, литологически представленным, как правило, плитчатыми мергелями и песчаниками, поэтому столь резкая смена палинокомплексов на рубеже кунгурского и уфимского ярусов в стратотипическом регионе была обусловлена не столько изменением палеогеографической обстановки, сколько реальным событием в развитии самой растительности.

Из ряда местонахождений иренского возраста, приуроченных к терригенным фациям кунгура (кошелевская свита и ее аналоги), в Красноуфимском районе Свердловской области (бассейн р. Уфа) известны аммоноидеи *Uraloceras alekense* Bogosl. (д. Александровка), *U. sofronitzkyi* Bogosl. (д. Подгорная: Богословская, 1986). Вместе с ними очень часто встречаются раковины прямых "наутилоидей" (Pseudorthoceratoidea ?). В местонахождении Александровка вместе с гониатитами автором был обнаружен пигидий проэтоидного трилобита.

Из карбонатных отложений кунгурского яруса (основание кошелевской свиты, иренский горизонт), обнажающихся у с. Алегазово (Башкирия, Мечетлинский район) описаны конодонты *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel), *Neostreptagnathodus pequopensis* Behnken, *N. pnevi* Kozur et Movsch. (Мовшович, 1986). Кроме этого, для филипповского горизонта было отмечено наличие видов *N.* aff. *ruzhencevi* и *N.* sp. n. 2 (Chuvashov, Chernykh, 1998).

Литологическим маркером границы между подъярусами кунгура в стратотипической местности является ледянопещерская пачка гипсов иренской свиты, которая наблюдается даже в существенно терригенных разрезах, например, в бассейне реки Барда у с. Матвеево и в других местах (Чувашов, Дюпина, 1973).

Необходимо отметить, что скепсис в отношении признания кунгурских отложений Среднего Приуралья в качестве яруса общей стратиграфической шкалы в последние годы значительно уменьшился. В настоящее время отложения типового кунгура охарактеризованы всеми ортостратиграфическими группами организмов, включая такие важные в этом отношении группы как фузулиниды, аммоноидеи и конодонты. Данные по спорам, пыльце и макромерным растительным остаткам успешно используются для межрегиональной корреляции кунгурского яруса. Но следует привлечь еще большее внимание к изучению стратотипа кунгурского яруса, стратиграфический потенциал которого далеко не исчерпан.

В настоящее время предлагается использовать в качестве стратотипа кунгурского яруса разрез Мечетлино (Южное Приуралье: Чувашов и др., 2002).

Уфимский ярус

Уфимский ярус был установлен А.В. Нечаевым (1915), который отнес к нему всю красноцветную континентальную толщу (т.н. уфимскую свиту) между лагунными сульфатно-карбонатными отложениями кунгурского яруса и морскими карбонатными отложениями казанского яруса, т.е. отложения, которые по современной стратиграфической номенклатуре относятся к шешминскому горизонту. Позднее к уфимскому ярусу также были отнесены и преимущественно карбонатные отложения соликамской свиты и ее возрастных аналогов, относящихся к соликамскому горизонту.

Уфимский ярус до сих пор не имеет законно избранного стратотипа и точки глобального стратотипа границы. Автором было высказано предложение использовать в качестве GSSP уровень между иренским горизонтом кунгура и соликамским горизонтом уфимского яруса в серии обнажений, располагающихся в нижнем течении рек Сылва и Чусовая в Пермском Приуралье. В качестве исключительно важного опорного разреза следует рассматривать обнажение у д. Тюлькино, располагающееся в Соликамской депрессии.

В настоящей работе автор подробно рассматривает только соликамский горизонт уфимского яруса. В типовых разрезах и скважинах в Среднем Приуралье мощность горизонта составляет 100–300 м. Соликамские отложения в основном представлены характерными плитчатыми мергелями и известняками (так называемыми "соликамскими плитняками"). Локально развиты прослои доломитов (в более глубоких участках бассейна) со специфическими пластовыми, столбчатыми и полусферическими строматолитами (рис. 10, 11), и маломощные прослои песчаников. В нижней части горизонта встречаются прослои гипса и ангидрита (на широте г. Добрянка и г. Полазна) или галита и сильвинита (на широте г. Березники и Соликамск). Подробные данные о литологии и зональной стратиграфии соликамских отложений опубликованы в последние годы В.В. Силантьевым (1996, Silantjev, 1998).

Для соликамского горизонта наиболее характерны следующие таксоны морских беспозвоночных: мелкие фораминиферы *Globivalvulina*, *Saccamina*, *Trochammina*, *Cornuspira* (см. подробный список: Силантьев, 1996, с. 37; Богов, Игонин, 1998), брахиоподы *Lingula* sp., *Linoproductus koninskianus* (Keys.), *Cancrinella cancrinii* (Vern.), *C.* cf. *cancrinii* (Vern.), *C. cancriniformis* (Tschern.), *Cancrinella* sp., *Megousia* cf. *kuliki* (Fred.), *Phricodothyris asiatica* Chao, *P. rostrata* (Kutorga), *Cleiothyridina pectinifera* (Sow.) (Кованько и др., 1939; Силантьев, 1996), пресно-

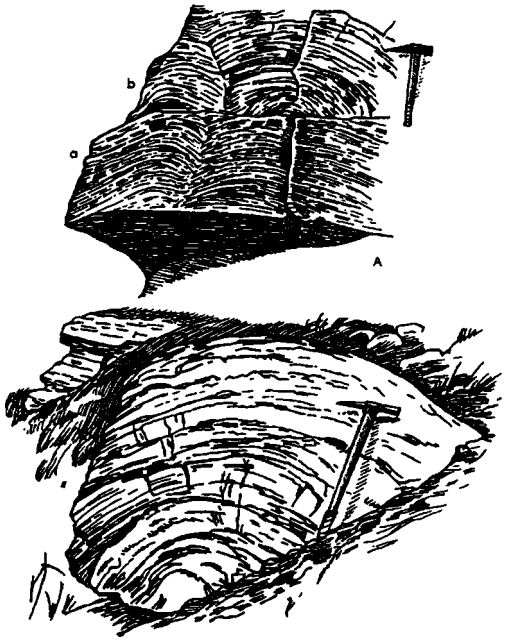


Рис. 10. Строматолитовые биогермы из нижней части соликамской свиты. Крупные полусферические строматолиты.

Для А отмечены две генерации строматолитов разного типа (a – волнистослоистые пластовые, b – полусферические). Соликамская свита, соликамский горизонт, уфимский ярус. Разрез Алебастрово, правый берег р. Сылва, Пермская обл. Полевые зарисовки. Для масштаба изображен геологический молоток.

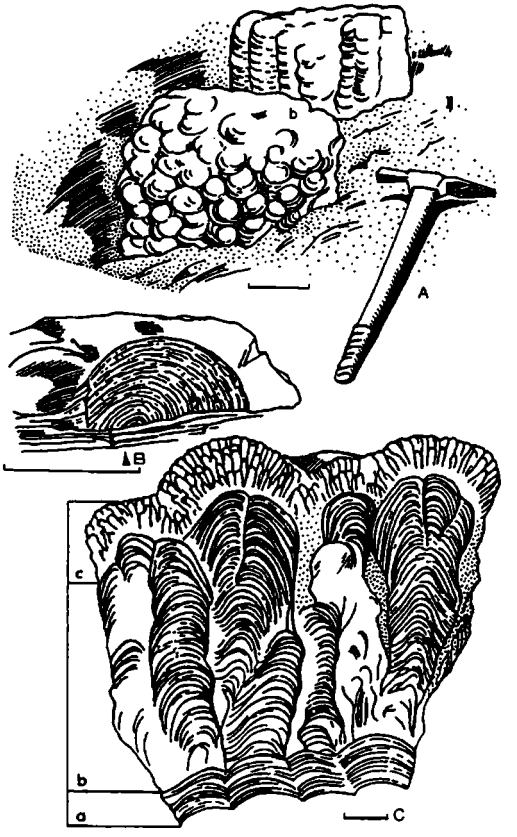


Рис. 11. Строматолитовые биогермы из нижней части соликамской свиты.

А – столбчатые строматолиты, справа вверху – вид сбоку, слева внизу – вид сверху, в горизонтальной плоскости; В – крупные полусферические строматолиты; С – столбчатые строматолиты, образующие три генерации: a – волнистослоистый пластовый строматолит, b – собственно столбчатый строматолит, c – микростолбчатый строматолит. Соликамская свита, соликамский горизонт, уфимский ярус. Разрез Алебастрово (А, С) и Чумкасский карьер (В). Полевые зарисовки. Длина масштабной линейки – 10 см (А), 50 см (В), 1 см (С).

водные остракоды: *Sinusuella pergraphica* Mand., *Darwinula abunda* Mand., *D. procera* Mand., *D. parphenovae* Bel., *D. lancetiformis* Kash. (Кашеварова, Молостовская, 1986); морские пелециподы *Schizodus rotundatus* (Brown), *S. rossicus* Vern., *Schizodus* sp., *Pseudomonotis* cf. *speluncaria* (Schloth.), *Nuculana* sp., *Netschajewia* sp., *Myonia* sp., *Astartella* sp., *Streblochondria sericea* (Vern.), *Aviculopecten mutabiliformis* Kotsch., *Netschajewia tschernyschewi* Lich., из добрянской пачки (самая верхняя часть соликамского горизонта, обнажающаяся у г. Добрянка, Пермская обл.) известны *Liebea* sp., *Pseudobakewellia ceratophagaeformis* Noin., *P. antiquaeformis* Noin., *Sanguinolites bicarinatus* (Keys.), *Permophorus simplex* (Keys.), *Solemya normalis* (Howse) (Софроницкий, Ожгибесов, 1991), неморские пелециподы *Anthraconaia voinovae* Kanev, *A. angusta* Kanev, *Palaeomutela grata* Kanev, *P. starobogatovii* Kanev, *Abiella kolvae* Kanev, *Mrasiella trapezoidalis* (Krotov), *Anthraconauta decliva* Kanev (Канев, 1986; подробный список с указанием зональных форм см. в: Силантьев, 1996), гастроподы *Goniasma* sp., рыбы *Acropholis silantievi* Esin, *Grygorichthys murchisoni* (Fischer), *Acropholis* sp., *Kasanichtys petschorensis* Esin, *Platysomus* cf. *striatus* Agassiz, *Palaeostrugia* cf. *rhombifera* (Eichwald), *Acrolepis* cf. *sedgwiki* Agassiz, *Wardichthys frauducentus* Esin, *Plegmolepis* sp., *Elonichthys* sp., ?*Kargalichthys* sp., *Acentrophorus* sp. (Есин, Машин, 1996), насекомые *Arctotypus elongatus* G. Zal., *A. magnificus* G. Zal., *Petrotypus multivenosus* G. Zal., *Meganeura* (?) *vischerae* G.Zal. (Залесский, 1950; и др.).

Глава 4
Изученные местонахождения, их таксономический состав и возраст

Краткая литологическая характеристика и стратиграфические колонки многих из местонахождений, цитированных в настоящей работе, а также их точная географическая привязка и положение в сводном разрезе опубликованы в монографии автора: Наугольных, 1998з (Урма-1, Урма-2, Шайдуры, Шамары, Кушкаяк, Ачит, Быково, Александровское, Матвеево, Красная Глинка, Крутая Катушка, Чекарда-1, Чекарда-2, Сосновое-1, Сосновое-2, Юлаево, Полазна, Хохловка, Чумкасский карьер, Сылва-1, Сылва-2; см. здесь рис. 3–12). Ниже этот список дополнен новыми местонахождениями. Большая часть из них была изучена лично автором (Сим, Кропачево, Каратавлы, Чулпан, Мечетлино, Месягутово-1, Месягутово-2, Сабанаково, Яушево, Новый Бугалыш, Сарсы, Криулино, Рахмангулово, Саламатский Лог, Кожим-1, Кожим-2, Кожим-3, Кожим-4, Кожим-5), однако также приведены данные В.П. Владимирович (1981, 1985, 1986) о других местонахождениях (Арти-1, Арти-2, Неч, Урцево, Бутырки, Зельково, Низьва, Волим), коллекции из которых также были просмотрены и частично переопределены автором.

Фации

Распределение местонахождений Урма-1, Урма-2, Шайдуры, Шамары, Кушкаяк, Ачит, Быково, Алксандровское, Матвеево, Красная Глинка, Крутая Катушка, Чекарда-1, Чекарда-2, Сосновое-1, Сосновое-2, Юлаево, Полазна, Хохловка, Чумкасский карьер, Сылва-1, Сылва-2 по фациям показано на схеме, опубликованной ранее (Наугольных, 1998з, рис. 8; см. здесь рис. 7, А). Послойное описание и фациальная интерпретация разрезов нижней перми Южного и Среднего Приуралья были предметом специального рассмотрения в работах Б.И. Чувашова с соавторами (Чувашов, Дюпина, 1973, Чувашов и др., 1990). Обзорная работа, увязывающая фации перми центральных районов Пангеи с широким палеогеографическим контекстом была опубликована М.А. Жарковым и Н.М. Чумаковым (2001).

Отложения гжельского, ассельского и, частично, сакмарского ярусов разрезов Айдаралаш и Кондуровка рассматриваются как флишоидные.

Белокатайская свита (иргинский горизонт, нижнеартинский подъярус) представлена грубозернистыми песчаниками с прослоями конгломератов и подчиненными пачками аргиллитов и алевролитов. Эти отложения могут быть интерпретированы как молассовые.

Отложения урминской свиты (саргинский горизонт, верхнеартинский подъярус) накопились в относительно глубоководных условиях (фации темных аргиллитов с карбонатными конкрециями, в которых нередко встречаются скопления раковин аммоноидей и наутилоидей, а также фрагментарные растительные остатки). Некоторые песчанистые пачки в пределах свиты (зеленоватые и желтоватые полимиктовые песчаники с обильным растительным детритом и многочисленными побегами *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. и *P. frigidus* Neub., нередко захороненными в гипавтохтоном состоянии), образовались в более мелководных условиях (разрезы Урма-1, Урма-2, Шайдуры (слой 8), Шамары). Очевидно, условия образования урминских отложений менялись в связи с геодинамическим режимом поднятия Урала.

К фациям подводных дистальных частей шлейфов пролювиальных выносов принадлежат местонахождения с остатками растений анатомической сохранности (Шайдуры, слой 6).

Отложения мысовской свиты (саранинский горизонт, нижнекунгурский (?) подъярус представляют собой мелководные прибрежноморские фации.

Лекская свита (филипповский горизонт, нижнекунгурский подъярус) и кошелевская свита (иренский горизонт, верхнекунгурский подъярус) включают отложения предгорной зоны, объединяющие озерные и лагунные фации (аргиллиты, алевроли-

ты и мергели с очень тонкой слоистостью, образующие плитчатую отдельность) с редкими прослоями песчаников с косой слоистостью, имеющих флювиальное (русловое?) происхождение. В песчаниках доминируют остатки членистостебельных *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. и *P. frigidus* Neub. В тонкозернистых фациях состав доминирующих элементов среди высших растений меняется от местонахождения к местонахождению, что, очевидно, было связано с миграцией звеньев катены (см. ниже главу "Палеоэкологическая интерпретация изученных флор").

Соликамская свита (соликамский горизонт, нижнеуфимский подъярус) сложена плитчатыми мергелями лагунного происхождения, со слепками кристаллов гипса и каменной соли, встречающимися в нижней части свиты. Эти отложения сформировались после исчезновения кунгурского эвапоритового бассейна. В верхней части свиты присутствуют прослои с морской фауной (добрянская пачка), маркирующие кратковременную «позднесоликамскую трансгрессию».

Вышележащая юговская свита (шешминский горизонт, верхнеуфимский подъярус) представлена переслаиванием песчаников и аргиллитов континентального происхождения. Песчаники часто несут косую слоистость, что указывает на их аллювиальную природу. На поверхностях наслоения встречаются волноприбойные знаки и береговые полосы скопления растительного детрита. В пределах свиты выделяются (снизу вверх) три пачки – левшинская, молотовская и осинская (Бабков, 1937; комментарии см. в: Наугольных, 2002б). В левшинской пачке доминируют песчаники охристого или желтоватого оттенка с редкими прослоями гипсов, в молотовской пачке особенно хорошо развиты медистые песчаники с косой слоистостью и подчиненными прослоями темно-коричневых («шоколадных») аргиллитов. В основании пачки располагается слой конгломератов, также с признаками медного оруденения. Осинская пачка сложена плотными коричневыми аргиллитами с маломощными прослоями карбонатов, небольшими жеодами кальцита и редкими гнездами медной руды. Отложения осинской пачки к юго-западу от г. Пермь перекрываются красноцветными отложениями белебеевской (=белебейской) свиты.

Соотношение фаций, стратиграфических подразделений и основных биотических и геодинамических событий показано на рис. 13.

Послойное описание и фациальная интерпретация Кожимского разреза были предметом самого пристального внимания и подробного изучения на протяжении многих лет. Результаты проведенных исследований отражены в цикле публикаций начиная с первоначального описания этого разреза А.П. Ротаем (1946), уточненного и дополненного в последующих работах (Чувашов и др., 1995; Биота..., 1998; Копорулин и др., 2000; Малышева и др., 2001).

Выделяемые автором флористические комплексы Кожимского разреза приурочены к косьинской свите (нижнекосьинский флористический комплекс; алевролитовая подсвита косьинской свиты, сакмарский ярус, слой 541; верхнекосьинский флористический комплекс; песчаниковая подвита косьинской свиты, артинский ярус, слои 514, 509, 507; рис. 12), чернореченской и кожимской свитам (чернореченско-кожимский флористический комплекс; саранинский горизонт, (?) кунгурский ярус, слои 412, 414, 438, 447, 478), кожимрудницкой свите (кожимрудницкий флористический комплекс; кунгурский ярус, слои 329, 330, 338), интинской свите (южно-интинский флористический комплекс; уфимский ярус, слои 103, 96, 94, 72, 71, 13). Отложения косьинской и чернореченской свит обычно рассматриваются как флишоидные, кожимской свиты – как морские, кожимрудницкой – как переходные, в которых присутствуют отложения прибрежно-морского мелководья, а также фации опресненных лагун, пляжей и баров, русловые и дельтовые отложения (Копорулин и др., 2000), интинской свиты – как континентальные.

В пределах Кожимского разреза автором были выделены пять основных типов фитоориктоценозов: (1) гипавтохтонные ориктоценозы с доминированием членистостебельных *Paracalamites frigidus*; (2) автохтонные ориктоценозы с корневыми остатками *Radicites* sp.; (3) ориктоценозы с доминирующими листьями "ангарских кордаитов" *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Lepeophyllum* sp.; (4) ориктоценозы с многочисленными семенами, фрагментами древесины и другими растительными остатками, имеющими относительно большую механическую устойчивость (слой 445), (5) гипавтохтонные ориктоценозы с доминированием *Paracalamitina striata* (Schmalhausen) Zalessky emend. Naug. (Naugolnykh, 2002b). Ориктоценозы первого типа приурочены к песчаниковым прослоям слоев 326–318 кожимрудницкой свиты и отражают мелководные прибрежные экотопы, населенные гидро- и гигрофильными растительными ассоциациями с доминированием членистостебельных *Paracalamites*

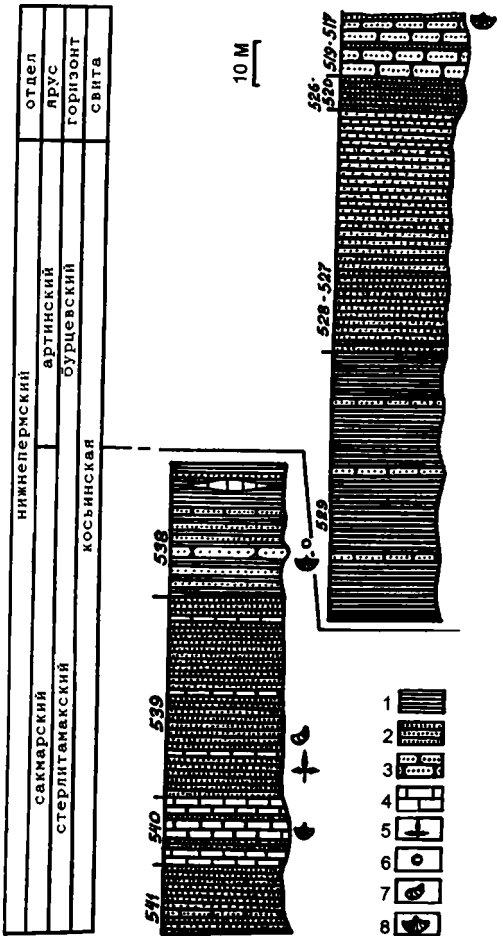


Рис. 12. Изученные разрезы сакмарского яруса на р. Кожим.

1 – аргиллиты, 2 – алевролиты, 3 – песчаники, 4 – известняки, 5 – растительные остатки, 6 – фораминиферы, 7 – пелециподы, 8 – брахиоподы. Номера слоев даны по А.П. Ротаю (см.: Чувашов и др., 1995). Длина масштабной линейки – 10 м.

frigidus с небольшим участием *Paracalamites decoratus*. Ориктоценозы второго типа соответствуют фациям заболачивания и связаны с незрелыми гидроморфными почвенными профилями (например, слой 334 кожимрудницкой свиты). Ориктоценозы третьего типа приурочены к прослоям сидеритовых конкреций в слоях 326–318 кожимрудницкой свиты и нередко образуют "листовые кровли" Сходные ориктоценозы с доминированием *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen встречаются в отложениях интинской свиты. Ориктоценозы четвертого типа явно формировались в более динамичных условиях, чем ориктоценозы первого-третьего типов, скорее всего, в условиях переноса растительного материала вдоль береговой полосы в зоне прибоя. Ориктоценозы пятого типа с доминированием *Paracalamitina striata* приурочены к фациям спокойных озер или опресненных лагун.

Тип и характер наблюдаемых фитоориктоценозов в пределах Кожимского разреза закономерно меняется от косьинской свиты к интинской свите. При этом уменьшается количество аллохтонных элементов в фитоориктоценозах. Фитоориктоценозы гипавтохтонного и автохтонного типа характерны исключительно для кожимрудницкой и интинской свит.

Список местонахождений (поскольку географические координаты местонахождений были установлены по картам, GPS координаты местонахождений могут несколько отличаться от приводимых ниже):

Среднее и Южное Приуралье

Ассельский ярус, холодноложский горизонт

1. АЙДАРАЛАШ (Lat 50.00', Long 58.00'), флишоидные песчаники, алевролиты и известняки. Флора: *Calamites* sp., *Tylodendron* sp., *Walchia piniformis* (Schloth.) Sternb., *Ernestiodendron* sp., *Radicites* sp. (sp. nov.?)

Сакмарский ярус, стерлитамакский (?) горизонт

2. СИМ (Lat 55.00', Long 57.30'), флишоидные песчаники и аргиллиты. Флора: *Paracalamites* sp., *Cordaites* (?) sp., *Permotheca disparis* (Zal.) Naug., *Lopadiangium* sp., *Carpolithes* sp.

3. КРОПАЧЕВО (Lat 55.05', Long 57.35'), флишоидные песчаники и аргиллиты. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal.

4. КАРАТАВЛЫ (Lat 55.10', Long 57.40'), флишоидные песчаники и аргиллиты. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal.

5. ЧУЛПАН (Lat 55.20', Long 57.50'), песчаники и сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites* sp.

6. КОНДУРОВКА (Lat 51.00', Long 56.20'), известковистые песчаники. Флора: *Sakmarospermum uralicum* Naug., *Cordaicarpus* sp.

Артинский ярус, саргинский горизонт, верхняя часть габдрашитовской свиты

7. МЕЧЕТЛИНО (Lat 55.30', Long 58.00'), песчаники и сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites exillicostatus* Vlad.

8. МЕСЯГУТОВО-1 (Lat 55.45', Long 58.05'), песчаники и сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr.

9. МЕСЯГУТОВО-2 (Lat 55.40', Long 58.05'), песчаники и сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Wess, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr.

Кунгурский ярус, филипповский горизонт, сабанаковская свита

10. САБАНАКОВО (Lat 56.00', Long 58.00'), песчаники, глинистые сланцы и плитчатые известняки, предположительно прибрежно-морского или лагунного генезиса. Флора: *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Lepeophyllum sabanakovae* Vlad., *Rufloria* sp., *Carpolithes* sp.

11. ЯУШЕВО (Lat 56.10', Long 58.00'), песчаники, глинистые сланцы и плитчатые известняки, предположительно прибрежно-морского генезиса. Флора: *Paracalamites* sp., *Viatscheslaviophyllum* (?) sp., *Pecopteris* sp., *Rufloria* sp., *Samaropsis* ex gr. *danilovii* Suchov.

12. НОВЫЙ БУГАЛЫШ (Lat 56.20', Long 57.50'), песчаники, глинистые сланцы и плитчатые известняки, предположительно прибрежно-морского генезиса. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *P.* sp., *Pecopteris uralica* Zal., *P. kischertensis* Zal., *P. anthriscifolia* Goepp., *Pecopteris* sp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Rufloria* aff. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* cf. *rhomboidea* Neub., *Sylvella alata* Zal., *Samaropsis* sp. 1, *Samaropsis* sp. 2, *Samaropsis* sp. 3, *Carpolithes* sp.

13. АРТИ-1 (верхняя, кунгурская часть разреза) (Lat 56.30', Long 57.45'), песчаники и глинистые сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *Pecopteris* sp.

14. АРТИ-2 (верхняя, кунгурская часть разреза) (Lat 56.30', Long 57.45'), песчаники и глинистые сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *Pecopteris kischertensis* Zal., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis rhomboidea* Neub., *N. semiorbicularis* Neub., *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Mauerites* sp., *Xiphophyllum kulikii* Zal., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh.

15. САРСЫ (=ЕМАНДЕЛЬКА), (Lat 56.10', Longitude 58.00'), песчаники и глинистые сланцы, флишоидные. Флора: *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neub.

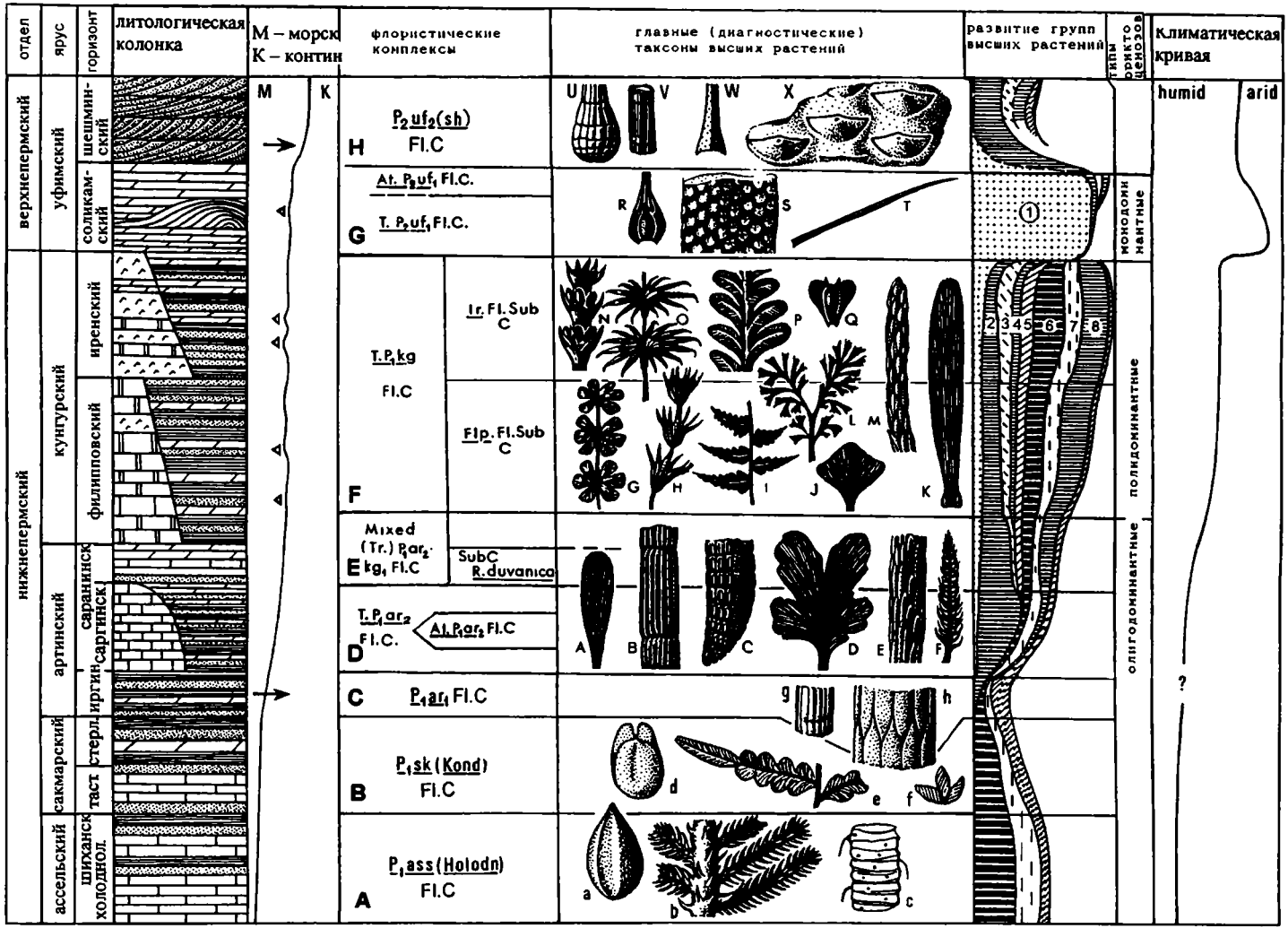
16. КРИУЛИНО (Lat 56.30', Long 57.30'), песчаники и глинистые сланцы, прибрежноморские и/или континентальные. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *P.* sp., *Paracalamitina* sp., *Pecopteris uralica* Zal., *P. kischertensis* Zal., *P. anthriscifolia* Goepp., *Pecopteris* sp., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Rufloria* aff. *recta* (Neub.) S.Meyen, *R.* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* cf. *rhomboidea* Schmalh., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* cf. *uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp.

17. РАХМАНГУЛОВО (Lat 56.31', Long 57.29'), песчаники и глинистые сланцы, прибрежноморские и/или континентальные. Флора: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *P.* sp., *Paracalamitina* sp., *Pecopteris* cf. *kischertensis* Zal., *P. anthriscifolia* Goepp., *Thamnopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Kerpia* sp., *Rufloria* sp., *Cordaicarpus* sp., *Carpolithes* sp.

18. САЛАМАТСКИЙ ЛОГ (=КИШЕРТЬ), (Lat 57.30', Long 58.20'), песчаники с пропластками плитчатых аргиллитов, континентальные. Флора: *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Bardia mauerii* Zal., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* (?) *salamatensis* (Zal.) Vlad., *Samaropsis salamatica* Zal., *S. triquetra* Zal.

Северный Урал

Кунгурский ярус, иренский горизонт, свитное деление не унифицировано


отдел
ярус
горизонт
литологическая колонка
М – морск
К – контин
флористические комплексы
главные (диагностические) таксоны высших растений
развитие групп высших растений
типы рикто ценозов
Климатическая кривая
humid
arid
верхнепермский
нижнепермский
уфимский
кунгурский
артинский
сакмарский
ассельский
шешминский
соликамский
иренский
филипповский
саранинск
саргинск
иргин
стерл.
таст
шиханск
холоднол.
M
K
H
P_2uf_2(sh)
Fl.C
G
At. P_2uf_1 Fl.C.
T. P_2uf_1 Fl.C.
F
T.P_1kg
Fl.C
Ir. Fl.Sub C
Flp. Fl.Sub C
E
Mixed (Tr.) P_1ar_2 kg$_1$ Fl.C
SubC R.duvanica
D
T.P_1ar_2 Fl.C.
At.P_1ar_2 Fl.C
C
P_1ar_1 Fl.C
B
P_1sk (Kond)
Fl.C
A
P_1ass (Holodn)
Fl.C
U
V
W
X
R
S
T
N
O
P
Q
L
M
G
H
I
J
K
A
B
C
D
E
F
g
h
d
e
f
a
b
c
1
2
3
4
5
6
7
8
монодоминантные
полидоминантные
олигодоминантные
?

⇐ **Рис. 13.** Среднее и Южное Приуралье. Календарь геологических событий ранней и начала поздней перми.
Таксоны высших растений: a – *Trigonocarpus* sp.; b – *Walchia* spp.; c – *Radicites* sp. (sp. nov.); d – *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov.; e – *Odontopteris* sp.; f – *Permotheca* sp.; g – *Paracalamites* spp.; h – *Calamites gigas* Brongn.; A – *Rufloria duvanica* Vlad.; B – *Paracalamites frigidus* Neub.; C – *P. decoratus* (Eichw.) Zal.; D – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper; E – *Tylodendron speciosum* Weiss; F – *Walchia* cf. *hypnoides* Florin; G – *Sphenophyllum biarmicum* Zal.; H – *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug.; I – *Pecopteris* spp.; J – *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch.; K – *Rufloria* (*Alatorufloria*) spp.; L – *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper; M – *Walchia appressa* Zal.; N – *Sachyogyrus multifarius* Zal.; O – *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub.; P – *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) spp.; Q – *Samaropsis triquetra* Zal.; R, S, T – *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. (R – спорофилл; S – кора; T – филлоид); U – *Paracalamites* aff. *decoratus* (? sp. nov.); V – *P.* ex gr. *frigidus* (sp. nov.); W, X – *Signacularia* sp. nov. (W – филлоид; X – кора). Подробные объяснения см. в тексте.

19. "НЕЧ" (="КОЛВА-1"), (Lat 63.10', Long 56.45'), песчаники, прибрежноморские, литоральные (?). Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *Pecopteris kischertensis* Zal., *P. uralica* Zal., *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Sylvella alata* Zal., *Samaropsis* sp.

20. "УРЦЕВО" (=КОЛВА-2), (Lat 63.00', Long 56.50'), песчаники, прибрежноморские, литоральные (?). Флора: *Paracalamites* sp., *Equisetina* (?) sp., *Pecopteris synica* Zal., *P. kischertensis* Zal., *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites singularis* (Zal.) S.Meyen, *Crassinervia borealis* Zal., *Xiphophyllum kulikii* Zal., *Zamiopteris* sp., *Nephropsis semiorbicularis* Neub., *N.* cf. *rhomboidea* Neub., *Slivkovia rigida* Vlad., *Entsovia rarisulcata* S.Meyen, *Samaropsis comiana* Zal., *Sylvella alata* Zal.

21. "БУТЫРКИ" (="КОЛВА-3"), (Lat 63.50', Long 56.40'), песчаники, прибрежноморские, литоральные (?). Флора: *Cordaites* sp., *Crassinervia borealis* Neub.

22. "ЗЕЛЬКОВО" (="КОЛВА-4"), (Lat 63.45', Long 56.35'), песчаники, прибрежноморские. Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *Rufloria* sp.

23. "НИЗЬВА" (="КОЛВА-5"), (Lat 63.40', Long 56.30'), песчаники, прибрежноморские. Флора: *Sphenophyllum biarmicum* Zal., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug.

Уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита

24. "ВОЛИМ" (="ЯЗЬВА-1"), (Lat 65.00', Long 57.00'), глинистые сланцы и аргиллиты, литоральные. Флора: *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., *Paracalamites frigidus* Neub.

Печорское Приуралье (Кожимский разрез)

Сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт, косьинская свита, нижнекосьинская ("аргиллитовая") подсвита (рис. 12).

25. "КОЖИМ-1" (Lat 66.20', Long 58.30'), аргиллиты с подчиненными прослоями песчаников, флишоидные. Флора: *Paracalamites* sp. A, *P.* ex gr. *laticostatus* Zal., *Calamites* sp., *Pecopteris* aff. *denticulata – cristata* Brongn., *Pecopteris* aff. *alata* Brongn., *Pecopteris* aff. *ripensis* Zal., *Flabellofolium* (?) sp., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Cordaicarpus* sp. A, *Cordaicarpus* (?) sp.B, *Carpolithes* sp.

Артинский ярус, иргинский и/или саргинский горизонт, косьинская свита, верхнекосьинская ("песчаниковая") подсвита

26. "КОЖИМ-2" (Lat 66.30', Long 58.10'), песчаники и аргиллиты, с редкими прослоями известняков, флишоидные и сублиторальные. Флора: *Paracalamites* sp. C, *Paracalamites* sp. D, *Paracalamites* ex gr. *similis* Zal., *Pecopteris* sp. D, *Sphenopteris* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *R.* (*A.*) cf. *ensiformis* (Neub.) S.Meyen, ?*Biarmobaiera uralensis* Zal., *Cordaites* sp. A, *Cordaites* (?) sp. B, *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* sp. A, *Samaropsis* sp. B, *Cordaicarpus* sp. C, *Cordaicarpus* sp. D, *Cordaicarpus* sp. E.

Артинский ярус, саргинский горизонт, чернореченская свита

27. "КОЖИМ-3" (Lat 66.35', Long 58.00'), песчаники и аргиллиты флишоидного генезиса. Флора: *Paracalamites* sp. E, *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp. B, *R.* (*A.*) ex gr. *recta* (Neub.) S.Meyen, ? *R.*(*A.*) sp., *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zal., *Cordaites* (?) sp.

Кунгурский ярус, филипповский (?) и иренский горизонты, кожимрудницкая свита (до слоя 338)

28. "КОЖИМ-4" (Lat 56.36', Long 57.50'), песчаники, Флора: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamitina* cf. *striata* (Schmalh.) Zal., *Pecopteris* (*Asterotheca* ?) *kojimensis* Zal., *P.* cf. *borealis* Zal., *Zamiopteris* sp., *Cordaites* (?) sp. D, *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cardiocarpus* aff. *cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., *Sylvella* (?) sp.

Уфимский ярус, соликамский горизонт, интинская свита

29. "КОЖИМ-5" (Lat 56.37', Long 57.45'), песчаники с послоями углей, континентальные, плитчатые аргиллиты и известняки озерного генезиса. Флора: *Paracalamites* sp. *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal., *Phyllotheca striata* Schmalh, *Tschernovia striata* Neub., *T. alterna* Neub., *Sciadisca* sp., *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, *Prynadaeopteris* (?) sp., *Todites lobulatus* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) sp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis vorcutana* Tschirk.

Глава 5
Флористические комплексы, их распространение во времени и пространстве

Ниже дана таксономическая характеристика изученных пермских флористических комплексов (рис. 13), а также приведены списки местонахождений растительных остатков, относимых к каждому из комплексов. В тех случаях, когда помимо собственных данных автор использовал работы других палеоботаников, даны дополнительные ссылки на эти источники.

Под флористическим комплексом автор понимает совокупность видов относительно постоянного таксономического состава, распространенных в пределах одного региона, которая приурочена к конкретному стратиграфическому уровню или стратону. Различные флористические комплексы никогда не совпадают одновременно и по географическому положению, и по вертикальному распространению (по приуроченности к стратиграфическому уровню). В одинаковых фациях различные флористические комплексы всегда будут иметь существенно разный видовой состав (Наугольных, 1998з, с. 15).

Такое определение термина «флористический комплекс» вполне согласуется с традиционным использованием термина «комплекс» (фаунистический или флористический комплекс; Палеонтологический словарь, 1965, с. 203).

Д.Л. Степанов (1958) одним из первых уделивший значительное внимание последовательному использованию терминов в палеонтологии и биостратиграфии, по поводу термина «комплекс» дает следующее замечание: «...В дальнейшем изложении совокупность ископаемых остатков представителей животного мира и следов их жизнедеятельности встреченных в тех или других отложениях, мы будем обозначать как «фаунистический комплекс» (Степанов, 1958, с. 21). Близкого понимания термина «комплекс» применительно как к ископаемым растениям, так животным, придерживается Б.Т. Янин (1990), который считает, что этот термин должен рассматриваться как нейтральный. Введенный в 1970 г. Г.Бегером (Boeger, 1970) термин «комплекс ископаемых» имеет практически то же содержание: «В качестве нейтрального названия, которое означает только качественную и количественную характеристику группы составляющих компонентов (т.е. ископаемых организмов – С.Н.), я бы хотел предложить термин «комплекс ископаемых»; цит. по Янину, 1990, с. 48).

Иногда делаются попытки придать нейтральным или общим терминам, таким как «флористический комплекс» или «фаунистический комплекс» некий более специальный смысл. Во многих изданиях, цитированных выше (см. также Международный стратиграфический справочник, 2002) звучит предостережение от таких действий. При необходимости следует прибегать к специальным стратиграфическим терминам (зона, биогоризонт) или фитоценологическим-экологическим терминам (ассоциация, фитоценоз), в зависимости от контекста изложения.

Среднее и Южное Приуралье

Гжельский надкомплекс

Поскольку характеризуемый ниже оренбургский флористический комплекс обладает большим сходством с другими флорами из верхнего карбона Западной и Центральной Европы, а также Донбасса и Северного Кавказа и, вместе с тем, существенно отличается от более молодых флористических комплексов, автор решил поместить его в особый, гжельский флористический надкомплекс, что подчеркивает специфичность верхнекаменноугольных флор Еврамерики и Западной Субангариды.

Оренбургский флористический комплекс. Таксономический состав: *Walchia* spp., *Cardiocarpus* sp. A, *Cardiocarpus* sp. B, *Trigonocarpus* sp. A, *Trigonocarpus* sp. B, *Cornucarpus* sp., *Peltaspermum goniacantus* Naug., sp. nov., *Calamites* sp., *Dadoxylon* sp., *Carpolithes* sp. Местонахождение: Айдаралаш, слой 17/2.

Ассельско-сакмарский надкомплекс

Комплекс А (=Холодиоложский флористический комплекс). Таксономический состав: *Cordaicarpus sp., Carpolithes sp., Cardiocarpus* (?) sp. C, *Radicites* sp., *Tylodendron* sp., *Walchia* sp.; дополнительные данные (Владимирович, 1986): *Walchia schneiderii* Zeill., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Samaropsis* cf. *naumichensis* Zal. Местонахождение: Айдаралаш, слой 21.

Комплекс В (=Кондуровский флористический комплекс). Таксономический состав: *Paracalamites* cf. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Cordaicarpus sp., Carpolithes sp., Permotheca* sp.; дополнительные данные (Владимирович, 1986): *Walchia piniformis* (Schloth.) Sternb., *Odontopteris* (?) sp., *Ernestiodendron* sp. Местонахождения: Актасты, Белтушка, Большой Ик (скважина 20), Каратавлы, Кондуровка, Кропачево, Сим, Чулпан.

Артинско-кунгурский надкомплекс

Комплекс С (=Нижнеартинский флористический комплекс). Таксономический состав: *Paracalamites spp., Pecopteris spp., Rufloria Praerufloria sp., Lepeophyllum sp., Cordaicarpus sp., Carpolithes sp.*; дополнительные данные: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (Владимирович, 1981); *Calamites gigas* Brongn., "*Cordaites lancifolius*" Schmalh. (Горский, 1977). Местонахождения: Ут (Бисерть), Нижний Белокатай

Комплекс D (=Верхнеартинский флористический комплекс). Таксономический состав: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr. Местонахождения: Урма-1, Урма-2, Шайдуры, Шамары, Кушкаяк, Мечетлино, Месягутово-1, Месягутово-2.

Комплекс Е (=Переходный (смешанный) верхнеартинско-нижнекунгурский флористический комплекс). Таксономический состав: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Schmalh., *Pecopteris leptophylla* Bunb., *P. crenulata* Brongn., *Sphenopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. duvanica* Vlad., *Tylodendron speciosum* Weiss. Местонахождения: Березовка, Красный Луг, Молебка, Сабанаково, Яушево.

Комплекс F (=Кунгурский или бардинский флористический комплекс). Таксономический состав: *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Viatscheslaviophyllum* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. comb. nov., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *P. biarmica* Zal., *P. stenophylloides* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. helenaeana* Zal., *P. tchekardensis* Vlad. (этот вид очень близок виду *P. leptophylla* Bunb.), *P. suksunensis* Zal., *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *R.* aff. *helenaeanum* (Zal.) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Zamiopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Flabellofolium* sp., *Bardia mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *Kerpia macroloba* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*A.*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatum* (Zal.) Doweld et Naug., *S. pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., *Vojnovskya* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* Zal., *W. bardaeana* Zal., *Bardella splendida* Zal. emend. Naug. emend. nov., *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *S. danilovii* Suchov, *S.* ex gr. *erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombr., *S. macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. dombrovskae* Vlad., *S.* (?) *extensa* Neub., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *C.* ex gr. *chalmerianus* Dombr. vel *parvus* Dombr. Местонахождения: Александровское, Арти-1, Арти-2, Ачит, Бутырки, Быково, Зельково, Красная Глинка, Криулино, Крутая Катушка, Матвеево, Неч, Низьва, Новый Бугалыш, Рахмангулово, Саламатский Лог (=Кишерть), Сарсы (=Еманделька), Сосновое-1, Сосновое-2, Урцево, Чекарда-1, Чекарда-2, Юлаево.

Уфимский надкомплекс

Комплекс G (=Полазиеиский комплекс; объединенные типичный и атипичный соликамские флористические комплексы, выделенные ранее: Наугольных, 1998з). Таксономический состав: *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub.,

Viatscheslaviophyllum vorcutense Neub., *Intia* cf. *variabilis* Neub., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Phyllotheca* sp. Местонахождения: Алебастрово, Волим, Полазна, Сылва-1 (нижняя часть разреза), Сылва-2 (нижняя часть разреза), Хохловка, Чумкасский карьер, Чусовская стрелка.

Комплекс Н (=Юговский флористический комплекс; объединяет местонахождения растительных остатков шешминского возраста). Таксономический состав: *Pecopteris* sp., *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neub., *P.* aff. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Signacularia* (?) sp., *Viatscheslaviophyllum* cf. *kamiense* Esaulova, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Permotheca* cf. *disparis* (Zal.) Naug. Местонахождения: Вышка (Мотовилиха), Левшино, Мулянка, Сылва-1 (верхняя часть разреза), Сылва-2 (верхняя часть разреза).

Комплекс I (Флористический комплекс медистых песчаников; выделяется условно). Объединяет местонахождения растительных остатов преимущественно казанского возраста, а также ряд местонахождений предположительно позднеуфимского возраста; список местонахождений см. в статьях: Наугольных, 2001б; 2002б). Таксономический состав: *Paracalamites* sp., *Phyllotheca* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Sphenophyllum stouckembergii* Schmalhausen, *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, *Sphenopteris* sp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *C.* aff. *olgae* Naug., *Gracilopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Shimper, *Peltaspermum qualenii* Naugolnykh, *Tylodendron speciosum* Weiss, *Pseudovoltzia* sp., *Walchianthus* sp., *Kerpia belebeica* Naug., *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen, *Araucarites kutorgae* Geinitz, *Dadoxylon* spp.

Печорское Приуралье (Кожимский разрез)

Нижнекосьинский флористический комплекс. Таксономический состав: *Paracalamites* sp.A, *P.* ex gr. *laticostatus* Zal., *Calamites* sp., *Pecopteris* aff. *denticulata – cristata* Brongn., *Pecopteris* aff. *alata* Brongn., *Pecopteris* aff. *ripensis* Zal., *Flabellofolium* (?) sp., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Cordaicarpus* sp. A, *Cordaicarpus* (?) sp. B, *Carpolithes* sp. Местонахождение: Кожим-1.

Верхиекосьинский флористический комплекс. Таксономический состав: *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp., ?*Biarmobaiera uralensis* Zal., *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Cordaites* spp., *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp. Местонахождение: Кожим-2.

Чернореченско-кожимский флористический комплекс. Таксономический состав: *Paracalamites* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) ex gr. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Cordaites* sp., *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zal. Местонахождение: Кожим 3.

Кожимрудницкий флористический комплекс. Таксономический состав: *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamitina* cf. *striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Pecopteris* (*Asterotheca* ?) *kojimensis* Zal., *P.* cf. *borealis* Zal., *Zamiopteris* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus* aff. *cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* spp., *Sylvella* (?) sp. Местонахождение: Кожим-4.

Южно-нитиисский флористический комплекс. Таксономический состав: *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, *Prynadaeopteris* (?) sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis vorcutana* Tschirk. Местонахождение: Кожим-5.

* * *

Флора оренбургского комплекса представлена, в основном, таксонами еврамерийского облика, из которых следует отметить хвойные семейства Walchiaceae, определенные в открытой номенклатуре как *Walchia* spp., но существенно напоминающие такие европейские виды, как *Walchia hypnoides* и *W. speciosa*. Кроме них в комплексе присутствуют минерализованные побеги *Calamites* sp., явно принадлежавшие древовидным формам, а также семена *Trigonocarpus* sp., *Cornucarpus* sp. Отличительной чертой оренбургского флористического комплекса служит присутствие пельтаспермовых *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov., которые, наряду с недавно описанными пельтатными щитками *Peltaspermum* sp. из стефанских отложений Германии (Lausberg, Kerp, 2000; Kerp et al., 2001) являются древнейшей находкой подобного рода.

В холодноложском флористическом комплексе (комплексе А), имеющем ассельский возраст,

также доминируют еврамерийские хвойные, отнесенные В.П. Владимирович (1986) к видам *Walchia schneiderii* и *W.* cf. *parvifolia*. Здесь же найдены остатки корневых систем высших растений, отнесенные к *Radicites* sp. (Naugolnykh, 2000a), но по ряду специфических признаков (наличие хорошо выраженной поперечной морщинистости и многочисленным основаниям корневых волосков) заслуживающих выделения в особый вид этого рода.

Кондуровский флористический комплекс (комплекс B), местонахождения которого приурочены к отложениям сакмарского яруса, также содержит остатки еврамерийских растений – тригонокарповых птеридоспермов *Odontopteris* sp., напоминающих *Odontopteris lingulata* (Goeppert) Schimper и хвойных *Walchia piniformis* (Владимирович, 1986). Здесь же обнаружены мужские фруктификации, отнесенные к роду *Permotheca* Zalessky (Naugolnykh, 2001b), характерному для субангарских пельтаспермовых. Главным отличием кондуровского флористического комплекса служит присутствие семян, отнесенных к новым роду и виду *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov. Такие же семена, но несколько меньших размеров были обнаружены в отложениях сакмарского яруса на р. Кожим (см. ниже характеристику нижнекосьинского флористического коплекса).

В нижнеартинском флористическом комплексе (комплексе C) в массовом количестве появляются таксоны, характерные для вышележащих отложений – *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *Calamites gigas* Brongn. (этот вид известен в Европе в отложениях стефана и ротлигенда, но в Приуралье начинает встречаться только с иргинского горизонта; Горский, 1977). Здесь же отмечено присутствие листьев "*Cordaites lancifolius*" Schmalhausen (Горский, 1977). В нижнеартинском флористическом комплексе отсутствуют вальхиевые хвойные еврамерийского облика, характерные для оренбургского и холодноложского комплексов и изредка встречающиеся в кондуровском флористическом комплексе. С другой стороны, здесь нет многих таксонов высших растений, характерных для верхнеартинского, переходного артинско-кунгурского флористического и кунгурского флористических комплексов, например *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Tylodendron speciosum* Weiss, *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalhausen, каллиптерид *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp. субангарского облика.

Комплекс D (верхнеартинский флористический комплекс) в целом напоминает более молодой кунгурский флористический комплекс, но отличается значительно меньшим таксономическим разнообразием. Для комплекса характерны виды *Paracalamites decoratus, P. frigidus, Psygmophyllum expansum, Tylodendron speciosum, Cardiocarpus cordatus, "Carpolithes" gigantheus, Rufloria duvanica*. Изредка встречаются фрагменты сложноперистых листьев каллиптерид *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp.

Для комплекса E (переходного артинско-кунгурского флористического комплекса) характерно наличие папоротников *Pecopteris leptophylla* Bunbury и *P. crenulata* Brongn., не встречающихся в Среднем и Южном Приуралье в других флористических комплексах. В целом, в комплексе есть практически все виды верхнеартинского флористического комплекса, за исключением *Rufloria duvanica*. Из кунгурских видов здесь присутствуют листья *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen.

Комплекс F (кунгурский флористический комплекс) отличается весьма высоким таксономическим разнообразием. Здесь присутствуют многочисленные споровые растения, из которых часто встречаются остатки черновиевых, представленных облиственными побегами *Phyllotheca campanularis* Zalessky, emend. Naug., *P. stenophylloides* Zalessky и спороношениями *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naug., comb. nov., *Equisetinostachys* sp. Несколько реже встречаются побеги *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. и принадлежавшие им спороношения *"Phyllotheca" bardensis* Zalessky (Zalessky, 1934a). Очень характерны для кунгурского флористического комплекса бовманитовые *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky. Из плауновидных в комплексе присутствует единственный вид *Sadovnikovia belemnoides* Naug. Очевидно этому же растению принадлежали филлоиды, встречающиеся в тех же местонахождениях в изолированном состоянии и определявшиеся как *Viatscheslaviophyllum* sp. Среди папоротников кунгурского флористического комплекса чаще всего встречаются мараттиевые *Ptychocarpus distichus* Naug. и стерильные листья *Pecopteris uralica* Zalessky, скорее всего, принадлежавшие этому же виду. Второй вид мараттиевых папоротников из кунгурского флористического комплекса *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld встречается несколько реже. Из видов, установленных на стерильных листьях, следует отметить *Pecopteris*

tchekardensis Vlad. и *P. helenaeana* Zalessky. *P. tchekardensis* встречается исключительно в кунгурском комплексе. *P. helenaeana* поднимается по разрезу вплоть до казанского яруса (Владимирович, 1986). Для кунгурского флористического комплекса характерны птеридоспермы, очень многочисленные и разнообразные в кунгурских отложениях. К тригонокарповым птеридоспермам был отнесен вид *Demetrocarpus limbatus* Naug., установленный по изолированным семенам (Наугольных, 1997а). Особенно характерны для кунгурского комплекса пельтаспермовые птеридоспермы видов *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *artipinnatum* (Zalessky) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., "прегинкгофиты" *Biarmopteris pulchra* Zalessky, *Alternopsis stricta* Naug. В комплексе много псигмофиллоидов, включающих характерный только для кунгура род *Bardia* Zalessky. Несколько реже встречаются листья гинкгофитов *Kerpia macroloba* Naug. и ассоциирующие с ними фруктификации, близкие по морфологии мезозойскому роду *Karkenia* Archangelsky. Из «ангарских кордаитов» (порядок Vojnovskyales) в кунгурском флористическом комплексе много листьев, распределяемых по видам *Rufloria derzavinii*, *R. recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluchova, *R. meyenii* Gluchova, чешуевидных брактей *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova, генеративных органов *Gaussia imbricata* Naug., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus spicatus* Naug., *Scirostrobus ornatus* (Zalessky) Doweld et Naug., *S. pterocerus* (Naug.) Doweld et Naug. Вместе с птеридоспермами в кунгурском флористическом комплексе высокий процент от всего разнообразия высших растений приходится на хвойные, которые, очевидно, продолжают линию развития вальхиевых от позднекаменноугольных и раннепермских *Walchia piniformis, W. speciosa, W. parvifolia, W. schneideri* к кунгурским *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* (этот вид установлен на облиственных побегах, также принадлежавших *Kungurodendron sharovii*), *W. bardaeana* Zalessky. Несколько особняком в этой группе растений стоят кунгурские *Bardospermum rigidum* S.Meyen и *Bardella splendida* Zalessky, также, возможно, являющиеся разными органами одного и того же растения. В кунгурском флористическом комплексе много семян голосеменных, из которых для комплекса наиболее типичны *Bardocarpus aliger* Zalessky, *Samaropsis triquetra* Zalessky, *S.* (?) *complanata* Naug., *S. macroptera* Naug., *S. patula* Suchov, *Cordaicarpus uralicus* Dombr.

Таксономический состав комплекса G (объединенных типичного и атипичного соликамских флористических комплексов, выделявшихся ранее) очень значительно отличается от всех более древних комплексов. В нем доминируют плауновидные *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, относящиеся к семейству Pleuromeiaceae (Наугольных, 2001в; и др.). То, что это растение принадлежит Pleuromeiaceae подтверждается не только морфологией листовых подушек и спорофиллов, но и морфологией и ультраструктурой каватных микроспор, принадлежавших вячеславиям (Naugolnykh, Zavialova, 2004). Кроме вячеславий в тех же фитоориктоценозах встречаются остатки листостебельных мхов *Intia* cf. *variabilis* Neub. и исключительно редкие листья *Rufloria derzavinii*.

Вышележащий комплекс H (юговский флористический комплекс), имеющий шешминский возраст, существенно отличается от соликамского большим количеством остатков членистостебельных *Paracalamites* ex gr. *frigidus* и *P.* aff. *decoratus*, морфологически отличающихся от типичных *P. frigidus* и *P. decoratus*. Кроме них, в левшинской пачке юговской свиты был обнаружен остаток плауновидного, напоминающего род *Signacularia* Zalessky и нуждающийся в дальнейшем изучении.

Комплекс I (флористический комплекс мелистых песчаников) включает в свой состав следующие виды: членистостебельные *Paracalamites* spp., *Phyllotheca* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Sphenophyllum stouckembergii* Schmalhausen, папоротники *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, *Sphenopteris* sp., птеридоспермы *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *C.* aff. *olgae* Naug., *Gracilopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Shimper, *Peltaspermum qualenii* Naug. (кистевидные собрания пельтоидов, предположительно, принадлежавшие пельтаспермовому птеридосперму с листьями *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii*), хвойные *Tylodendron speciosum* Weiss, облиственные побеги, сходные с побегами *Pseudovoltzia*, мужские стробилы коniферофитов *Walchianthus* sp., гинкгофиты *Kerpia belebeica* Naug. и *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen, изолированные семена нескольких типов, древесины коniферофитов *Araucarites kutorgae* Geinitz.

Наиболее древний (сакмарский) комплекс из выделяемых автором флористических комплек-

сов Кожимского разреза – нижнекосьинский флористический комплекс – включает в свой состав доминирующие членистостебельные *Paracalamites* sp. A с очень специфической морфологией – мелкими и тонкими побегами с очень тонкой продольной ребристостью и длинными междоузлиями, а также *Paracalamites* ex gr. *laticostatus* Zalessky. В комплексе также присутствуют папоротники *Pecopteris* aff. *alata* Brongn., *P.* aff. *denticulata* Brongn., «ангарские кордаиты» *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Swed.) S.Meyen, чешуевидные листья *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz. а также семена *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov.

Таксономический состав более молодого (артинского по возрасту) верхнекосьинского флористического комплекса не включает ни одного вида из характерных для нижнекосьинского флористического комплекса, что позволяет использовать виды *Paracalamites* sp. A, *P.* ex gr. *laticostatus*, *Pecopteris* aff. *alata*, *P.* aff. *denticulata*, *Rufloria* aff. *tajmyrica*, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium*, *Sakmarospermum uralicum* как диагносцирующие для нижнекосьинского комплекса. В верхнекосьинском флористическом комплексе присутствуют папоротники *Sphenopteris* sp., листья гинкгофитов (?) *Biarmobaiera uralensis* Zalessky, листья «ангарских кордаитов» *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Cordaites* sp., семена *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp., членистостебельные *Paracalamites* sp.

Чернореченско-кожимский флористический комплекс обладает существенной преемственностью с верхнекосьинским флористическим комплексом. Здесь также присутствуют листья *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp. и побеги членистостебельных *Paracalamites* sp. нескольких типов. Отличительной чертой этого комплекса служит присутствие семян *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zalessky.

Кожимрудницкий флористический комплекс, имеющий, судя по некоторым общим таксонам с кунгурским флористическим комплексом кунгурский возраст, довольно разнообразен по своему таксономическому составу. Здесь, помимо встречающихся ниже по разрезу семян *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp. присутствуют членистостебельные *Paracalamites frigidus*, *P. decoratus*, *Paracalamitina* cf. *striata*, папоротники *Pecopteris kojimensis* Zalessky, *P.* cf. *borealis* Zalessky, птеридоспермы (?) *Zamiopteris* sp., «ангарские кордаиты» *Rufloria* cf. *recta*, семена *Samaropsis* (?) *complanata*, *Cardiocarpus* aff. *cordatus*, *Sylvella* (?) sp. Доминируют в комплексе *Rufloria* cf. *recta*, однако в некоторых слоях преобладают остатки паракаламитов, формирующие гипавтохтонные ориктоценозы. Поскольку виды рода *Sylvella* встречаются в Приуралье только в интервале от кунгурского до казанского яруса включительно, вид *Cardiocarpus cordatus* характерен только для артинского и кунгурского ярусов, а вид *Samaropsis* (?) *complanata* – только для кунгурских отложений стратотипической местности, можно сделать заключение о кунгурском возрасте кожимрудницкого флористического комплекса.

Южно-интинский флористический комплекс существенно отличается от кожимрудницкого. Здесь доминируют листья «ангарских кордаитов» *Rufloria* aff. *derzavinii* с ассоциирующими семенами *Samaropsis vorcutana* Tschirk. и чешуевидными брактеями *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) sp., *Lepeophyllum* sp. (последние две формы образуют непрерывный ряд изменчивости, связанный листьями переходной морфологией от *Nephropsis* к *Lepeophyllum*), а также членистостебельными *Paracalamitina striata* (Schmalhausen) Zalessky emend. Naug. (Naugolnykh, 2002b). Кроме них, для комплекса характерны мараттиевые папоротники *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, осмундовые папоротники *Todites lobulatus* Naug. (Naugolnykh, 2002a), а также предположительно глейхениевые папоротники *Prynadaeopteris* (?) sp.

По ряду общих таксонов выделяемые комплексы были объединены в надкомплексы. Оренбургский флористический комплекс, не имеющий аналогов в Приуралье, был включен в отдельный Гжельский надкомплекс (диагносцирующий вид *Peltaspermum goniacanthus*); холодноложский, кондуровский и нижнекосьинский флористические комплексы были объединены в ассельско-сакмарский флористический надкомплекс (диагносцирующие виды *Sakmarospermum uralicum*, *Walchia parvifolia*, *W. schneideri*, *W. piniformis*); нижнеартинский, верхнеартинский, переходный артинско-кунгурский, кунгурский, верхнекосьинский, чернореченско-кожимский, кожимрудницкий флористические комплексы были объединены в артинско-кунгурский флористический надкомплекс (диагносцирующие виды *Paracalamites decoratus*, *Peltaspermum retensorium*, *Psygmophyllum expansum*, *Samaropsis complanata* и др.); соликамский, шешминский и интинский флористические комплексы объединены в уфимский надкомплекс (диагносцирующие виды *Viatcheslavia vorcutensis*, *Intia* cf. *variabilis*, *Samaropsis vorcutana*, *Paracalamitina striata*).

Присутствие диагносцирующих видов необязательно для каждого флористического комплекса, включаемого в данный надкомплекс, но наличие их в какой-либо ископаемой флоре данного региона (Западная Ангарида) свидетельствует в пользу отнесения этой флоры к соответствующему флористическому надкомплексу.

Межрегиональные корреляции стандартных ярусов нижней перми по палеоботаническим данным

Начать обзор имеющихся данных по межрегиональным корреляциям стандартных ярусов нижней перми, основанным на палеоботаническом материале, следует с пограничных отложений верхнего карбона (гжельский ярус) и нижней перми (ассельский ярус). Граница между гжельским и ассельским ярусами утверждена в качестве мирового эталона (GSSP) Международной Комиссией по стратиграфии. В качестве уровня границы избрана подошва зон Bosbytauella bosbytauensis-Ikella robusta (фораминиферы), Schumardites (генозона по аммоноидеям), Schumardites confessus-Emilites plummeri (аммоноидеи); Streptognathodus (генозона по конодонтам), Streptognathodus longilatus (конодонты) (Чувашов и др., 2002). К сожалению, в значительной части разрезов пограничных отложений карбона и перми в Западной Европе (Еврамерийская фитохория) и Сибири (центральные районы Ангариды) этот стратиграфический интервал представлен континентальными терригенными отложениями, нередко угленосными, и данные по морским организмам мало что могут дать для определения границы между каменноугольной и пермской системами в этих отложениях.

Обнаружение относительно богатых комплексов растительных остатков в гжельских и ассельских отложениях разреза Айдаралаш (Владимирович, 1986), избранного стратотипическим для границы ассельского яруса, а также новые данные по флорам этого интервала, полученным автором, позволяют сопоставить гжельские отложения разреза Айдаралаш со стефанскими отложениями Западной Европы, где, как и в Айдаралаше, присутствуют вальхиевые хвойные (*Walchia* spp., *W. speciosa* Florin [=*Culmitzchia speciosa* (Florin) Clement-Westerhof]; Lausberg, Kerp, 2000, etc; обзор литературы по еврамерийским хвойным семейства Walchiaceae см. в описательной части работы). Надо отметить, что именно из стефанских отложений Германии (местонахождения Альзенц и Оберхаузен) недавно были описаны семеносные диски *Peltaspermum* sp. (Lausberg, Kerp, 2000; Kerp et al., 2001), сходные с семеносными дисками *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov., происходящими из отложений гжельского яруса разреза Айдаралаш и подробно описанными в настоящей работе. Айдаралашские пельтоиды также первоначально были определены как *Peltaspermum* sp. (Naugolnykh, 2001b).

Ассельские отложения в этом случае можно сопоставить с нижним ротлигендом или отэном (Autunian) Западной Европы, где также присутствуют виды *Walchia schneideri* Zeiller и *W. parvifolia* Florin [=*Culmitzchia parvifolia* (Florin) Kerp et Clement-Westerhof], известные из ассельских отложений разреза Айдаралаш.

К сожалению, общих коррелятивов между гжельским и ассельским ярусами стратотипического региона и предположительно пограничными отложениями карбона и перми в Ангариде пока нет. Сама граница между каменноугольными и пермскими отложениями в Ангариде проводится в очень большой мере условно в основании промежуточной свиты Кузбасса и ее аналогов в других районах Ангариды (Мейен, 1992).

Значительно лучше обстоит дело с межрегиональными корреляциями сакмарского яруса (по палеоботаническим данным). С одной стороны, в отложениях этого яруса в Приуралье встречены еврамерийские таксоны (*Walchia piniformis* Sternberg, *Odontopteris* (?) sp. [cf. *Odontopteris lingulata* (Goeppert) Schimper]), позволяющие сопоставить типовые разрезы сакмарского яруса с отложениями европейского отэна. С другой стороны, в разрезах Кондуровка (слой 12) и Сим автором были обнаружены семена, отнесенные к новым роду и виду *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov., описанные в настоящей работе. Идентичные семена были найдены в нижнекосьинской подсвите косьинской свиты Кожимского разреза, также имеющей сакмарский возраст. Сакмарский возраст нижнекосьинской (алевролитовой) подсвиты подтвержден данными по морским беспозвоночным (Чувашов и др., 1995). В нижнекосьинской флоре есть типично ангарские таксоны – руфлории с узким клиновидно оттянутым основанием без окрыления, определенные автором как *Rufloria* (*Praerufloria*) aff. *tajmyrica* (Schwed.) S.Meyen и чешуевидные листья *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., возможно, принадлежавшие тем же растениям. Эти виды известны из промежуточной свиты Кузбасса и ее

аналогов в других районах Ангариды (*R. tajmyrica, L. acutifolium*; Meyen, 1982), дунайской свиты Южного Приморья (*L. acutifolium*), что указывает на сакмарский возраст по меньшей мере средней части промежуточной свиты (серии) Кузбасса и дунайской свиты Приморья.

Ситуация с межрегиональными корреляциями артинского яруса стратотипической местности несколько сложнее, поскольку среди форм высших растений, непосредственно связывающих артинскую флору с центрально-ангарскими флорами, видов с узким вертикальным распространением очень немного. Косвенным образом на артинский возраст верхней части промежуточной свиты Кузбасса указывает присутствие в ней примитивных руфлорий подрода *Praerufloria* Gluchova, которые здесь, также как и в Приуралье, не поднимаются выше по разрезу, сменясь более продвинутыми руфлориями подрода *Alatorufloria* Gluchova. Из артинского яруса Приуралья описана *Rufloria duvanica* Vlad. (Владимирович, 1981), также относящаяся к подроду *Praerufloria*.

В плане корреляций артинской флоры с западно-европейскими флорами, надо сказать, что здесь общих таксонов тоже очень мало. В тех флорах, которые известны из близких по возрасту отложений верхней части европейского нижнего ротлигенда (Remy, Remy, 1978), помимо типично еврамерийских растений есть и некоторые виды, близкие видам высших растений из артинских отложений Приуралья. Из них следует назвать листья, определенные В.Реми и Р.Реми как "*Sphenopteris* cf. *interrupte-pinnata*" Kutorga, очень напоминающие широко-лопастные листья *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper с гофрированной листовой пластинкой, несколько отличающиеся от листьев более молодых (кунгурских, уфимских и казанских) представителей этого вида; листья *Lepeophyllum*, сходные с артинско-кунгурским видом *L. sabanakovae* Vlad. (Владимирович, 1986; Наугольных, 1998з); листья птеридофиллов *Sphenopteris kukukiana* Gothan et Nagalhard, очень сходные с листьями "*Callipteris*" *levidensis* Zalessky; а также фрагменты листьев "*Callipteris*" cf. *nicklesii* Zeiller, практически идентичные отдельным сегментам листьев субангарских *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper. Виды *Psygmophyllum expansum, P. cuneifolium, Lepeophyllum sabanakovae, "Callipteris" levidensis* начинают встречаться в Приуралье только с верхнеартинского подъяруса, поэтому, если сходство листьев из европейского верхнего ротлигенда (ротлигенд 2) и артинского яруса Приуралья не вызвано конвергенцией, отложения верхнего ротлигенда можно считать артинскими (верхнеартинскими?).

Наиболее надежные палеоботанические данные по межрегиональным кореляциям имеются для кунгурского яруса стратотипической местности. По целому ряду общих таксонов кунгурская флора уверенно сопоставляется с ишановской свитой Кузбасса (Глухова, 1989; Наугольных, 1993). Из наиболее важных для корреляции видов следует указать *Rufloria papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Sparsistomites simplex* Gluchova, *Samaropsis triquetra* Zalessky (ишановские семена этого типа были первоначально описаны как *S. triquetraformis* Suchov), *Samaropsis danilovii* Suchov, *S. tuberculata* Dombr., *S. subpatula* Suchov, *Carpolithes globosus* Suchov. Среди «ангарских кордаитов» кунгурского яруса Приуралья есть виды, позволяющие сопоставлять типовой кунгур и с более удаленными регионами центральной Ангариды. Так, например, в кунгурском ярусе Приуралья известен вид *Rufloria* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluchova, встречающийся также в пеляткинской свите Тунгусского бассейна; впервые из кунгурского яруса Приуралья автором был определен, изображен и описан (на основе изучения как макроморфологии, так и микроструктуры кутикул) лист *R. (Tomentophylla) lanata* Gluchova (Наугольных, 1998з, с. 122, рис. 74, А; рис. 75; табл. XXX, 1–8), первоначально установленный в нижнепермских отложениях Оленекского поднятия (Глухова, 1989).

Некоторые из кунгурских видов высших растений были определены из нижней части кожимрудницкой свиты Кожимского разреза (см. характеристику выделяемых флористических комплексов), из которых в первую очередь следует назвать *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh. (этот вид также встречается в артинском ярусе, но никогда не отмечался для отложений, *моложе* кунгурских) и *Sylvella* sp. (род *Sylvella* встречается вплоть до казанского яруса, но никогда не отмечался для отложений *древнее* кунгурских). Кроме этих таксонов в кожимрудницкой свите присутствуют листья папоротников *Pecopteris* cf. *borealis* Zal., ничем не отличающиеся от кунгурских листьев, предварительно определенных в открытой номенклатуре как *Pecopteris* sp. SVN-4 (Naugol-nykh, 1995, Fig. 3, G), а также листья *Cardioneura* (al. *Neuropteris*?) sp., сходные с листьями, описанными из кунгурского яруса как *Neuropteris* sp. SVN-1 (Наугольных, 1997а, рис. 1, *р*; рис. 2, *г, д*). По этим

признакам по меньшей мере нижнюю часть кожимрудницкой свиты (до слоя 338 включительно; в нем были найдены семена кунгурского облика) можно считать кунгурской по возрасту.

На российском Дальнем Востоке, в Приморье, в отложениях веснянской свиты присутствует целый ряд таксонов, позволяющих сопоставлять эту свиту с кунгурским ярусом стратотипической местности. Здесь известны листья "ангарских кордаитов" *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. ensiformis* (Neub.) S.Meyen, чешуевидные листья (брактеи) *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., а также генеративные органы *Gaussia*, сходные с кунгурскими *Gaussia imbricata* Naug. Здесь же встречаются такие типично кунгурские виды, как *Xiphophyllum kulikii* Zalessky и *Samaropsis triquetra,* последний вид определен со знаком <ex gr.> (Бураго, 1982).

Существуют и некоторые возможности для сопоставления кунгурского яруса стратотипической местности с синхронными отложениями в Западной Европе. Из отложений верхнего ротлигенда Испании, отнесенных к саксону (Saxonian), были описаны остатки *Annulina* sp., *Entsovia* sp., *Prynadaeopteris anthriscifolia* (Goepert) Radcz. (Broutin, 1986). Оставляя определение последнего вида под вопросом, все же следует отметить, что листья. определенные как *Annulina* sp. и *Entsovia* sp. из испанского саксона (флора Гвадалканал) действительно очень близки соответствующим ангарским таксонам и, в частности, кунгурским видам *Entsovia kungurica* S.Meyen и *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. (последний вид также встречается в уфимских и казанских отложениях Ангариды).

Сравнительно недавно в Западной Европе была найдена еще одна флора саксонского возраста, включающая в свой состав как элементы, характерные для ротлигенда, так и некоторые верхнепермские таксоны, известные из европейского цехштейна (Mädler, 1992). Эта флора, найденная в местонахождении Лит, расположенного вблизи г. Эльмсхорн, земля Шлезвиг-Гольштейн, помимо типичных еврамерийских растений ротлигенда (*Walchia*, *Ernestiodendron*), и цехштейна (*Ullmannia bronnii* Goeppert, *Ul. frumentaria* (Schlotheim) Goeppert, *Quadrocladus solmsii* (Gothan et Nagalhard) Schweitzer) включает и некоторые остатки, сходные с растениями из кунгурской флоры Приуралья, например, пельтоиды, ошибочно определеные Мэдлером как синангии папоротника *Asterotheca* sp., с многочисленными (более 10) радиальными секторами, а также семена *Cardiocarpus* sp., идентичные кунгурским представителям *Cardiocarpus corda-tus* (Eichw.) Schmalh. Пельтоиды из Лита очень похожи на семеносные диски кунгурского *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, а семена *Cardiocarpus* sp неотличимы от *Cardiocarpus cordatus* (можно сравнить, например, Mädler, 1992, Taf. 1, Fig. 8 и Наугольных, 1998з, рис. 85, F, I; Mädler, 1992, Taf. 1, Fig. 3 и Наугольных, 1998з, рис. 53, E, рис. 54, F, Табл. XI, 1, 6, 9). С одной стороны, промежуточное положение флоры Лит по таксономическому составу между ротлигендом и цехштейном, а с другой стороны, присутствие в ней кунгурских элементов, также подтверждают кунгурский возраст по меньшей мере части европейского саксона.

В нижней части уфимских отложений Приуралья есть хороший реперный уровень с массовым появлением остатков плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., позволяющий уверенно коррелировать соликамский горизонт стратотипической местности с пакетом М воркутской серии Печорского бассейна и его возрастными аналогами в Центральной Ангариде (Пухонто, 1996, 1998; и др.). Вышележащая интинская свита, также имеющая уфимский возраст, содержит остатки семян *Samaropsis vorcutana* Tschirk., морфологически очень близкие семенам *S. prokopievskiensis* Suchov из кемеровской свиты Кузбасса (Бетехтина и др., 1988). В интинской свите также встречаются прослои с многочисленными остатками *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug. (Naugolnykh, 2002b). Остатки *Paracalamitina striata* известны из решетниковской свиты Приморья (Бураго, 1983), залегающей над веснянской свитой, имеющей кунгурский возраст (см. выше). Таким образом, по макрофлористическим данным удается сопоставить уфимский ярус стратотипической местности с верхней частью лекворкутской свиты (начиная с пакета М), а также интинской свитой Печорского Приуралья, кемеровской свитой Кузбасса и решетниковской свитой Приморья.

Схема сопоставления по палеоботаническим данным стандартных ярусов нижней перми Приуралья с синхронными отложениями других регионов приведена ниже (табл. 1).

Таблица 1. Сопоставление нижнепермских отложений по палеоботаническим данным.

Западная Европа (формации)	Приуралье (ярусы)	Печорский бассейн (свиты)	Кузнецкий бассейн (свиты)	Приморье (свиты)
Саксон ♣	Уфимский ♣	Интинская, Кожимрудницкая (верхняя часть) ♣	Кемеровская ♣	Решетниковская ♣
	Кунгурский ♣	Кожимрудницкая (нижняя часть) Кожимская (верхняя часть) ♣	Ишановская ♣	Веснянская ♣
Верхний ротлигенд ♣	Артинский ♣	Кожимская (нижняя часть), Чернореченская, Верхнекосьинская (песчаниковая подсвита) ♣	Промежуточная ♣	
Нижний ротлигенд ♣	Сакмарский ♣	Нижнекосьинская (алевролитовая подсвита) ♣		Дунайская ♣
	Ассельский ♣	Лосиноостровская		
Стефан ♣	Гжельский ♣			

Глава 6
Палеоэкологическая интерпретация изученных флор

Палеофитоценология

При анализе конкретных ориктоценозов с последующей реконструкцией ценотической организации первичных фитоценозов автор придерживался следующего плана, определяемого характером объектов (фация, ориктоценоз, палиноморфы или макроостатки высших растений) и аспектом исследований (фациальный, фитогеографический, флористический, ценотический).

Первый этап: изучение вмещающих отложений (всей толщи – при гомогенности отложений, циклита или ритма – в циклических или ритмичных толщах), конкретной фации (с установлением палеоландшафтной приуроченности), ориктоценоза (тип и степень сохранности остатков, мерономическая принадлежность, процентное соотношение таксонов, разнообразие систематического состава).

Второй этап: определение авто-, гипавто- и аллохтонных элементов в ориктоценозе, реконструкция катениальной последовательности, синузиальной и консорционной структуры первоначальных сообществ (ассоциаций). Анализ таксонов-маркеров (морфолого-функциональные особенности, репродуктивная биология, формы роста и жизненные формы).

Третий этап: классификационный. Свертка разнообразия изученных сообществ, ординация и описание палеосинтаксонов, создание их иерархической системы.

Червертый этап: анализ динамики развития сообществ во времени; история палеосинтаксонов (фитоценогенетические закономерности). Оценка прогностичности установленных закономерностей. Реконструкция палеосукцессии.

* * *

Все разнообразие тафономических обстановок и взаимоотношений между тафоценозами/ориктоценозами и первичными фитоценозами при образовании захоронений остатков наземных растений можно свести к шести основным вариантам (схема 1; см. также: Наугольных, 1992б). Эти варианты обусловлены частной палеогеографической ситуацией: типом ландшафта – характером местности с произрастающей на ней растительностью (градиентом высотности, относительной приподнятостью над уровнем водоема, в котором происходит накопление осадка и образуется танатоценоз), и, как следствие, типом катены (см. ниже). Частная палеогеографическая ситуация формируется за счет общей динамики водоема и режима тектонического развития района. Палеогеографической обстановкой отчасти контролируется и литологический тип осадка в местонахождении.

Фитоценозы, с той или иной степенью полноты отраженные в тафоценозах и образующие единую катену, могут быть формально разделены на водные-полуводные (гидрофильные, схема 1, a), рипарийные или прибрежные (гигро- и мезофильные, схема 1, b) и субплакорные (мезо- и ксерофильные, схема 1, c). Первые населены гидро- и гигрофитами, вторые гигро- и мезофитами, третьи – преимущественно, ксерофитами. Если в качестве стартового для дальнейших рассуждений условия считать, что остатки растений из всех вышеназванных сообществ или групп сообществ обладают в среднем близкими тафономическими потенциалами (способностью сохраняться в ископаемом состоянии), то представленность того или иного сообщества в тафоценозах-ориктоценозах должна прямо зависеть от того, насколько близко расположено сообщество к месту захоронения остатков (при условно одинаковой или близкой плотности произрастания).

В первом из предложенных к рассмотрению случаев (схема 1, I) на пологом побережье последовательно располагаются все три типа сообществ. В этом случае доминировать в тафоценозе должны растения фитоценоза (a) – гидрофиты, гигрофиты и гелофиты. Очень вероятны автохтонные остатки in situ – укорененные побеги растений, нередко проросшие и начавшие вегетировать в момент образования захоронения. В меньшей степени должны быть представлены

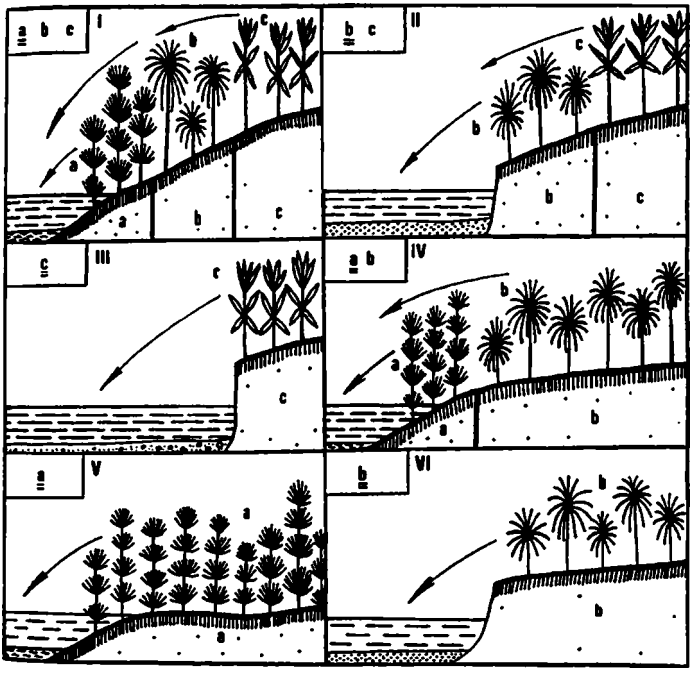


Схема 1. Взаимоотношение типов фитооориктоценозов/тафоценозов и типов катениальных последовательностей палеофитоценозов.

Пояснения см. в тексте.

растения фитоценоза (b); остатки растений из фитоценоза (c) редки и аллохтонны.

Во втором случае (схема 1, II) первое звено катены – водное сообщество (a) – отсутствует, так как нет необходимых для него условий пологого подтопленного берега. В более грубозернистом, чем в варианте I, осадке формируется тафоценоз с доминирующими мезофитами (b) и с имеющими подчиненное значение остатками растений ксерофильного сообщества (c).

В третьем случае (схема 1, III) из катены выпадает еще один элемент – сообщество (b). В грубозернистых осадках встречаются исключительно остатки растений фитоценоза (c), причем представлены они в основном фрагментами стволов, ветвей, семенами с плотными покровами, т.е. остатками, имеющими значительную механическую устойчивость.

Четвертый вариант (схема 1, IV) соответствует ситуации, когда в значимой окрестности формирующегося тафоценоза отсутствует возвышенная часть суши с ксерофильным сообществом. Этот вариант в своих главных чертах напоминает первый (схема 1, I) и должен отличаться от него большим количеством остатков растений из мезофильного сообщества (b) и полным отсутствием заведомых ксерофитов.

Пятый вариант (схема 1, V) характеризует заболоченную низменность или очень пологий полузатопленный берег водоема, полностью занятый сообществом (как правило, монодоминантным) гидрофитов и/или гигрофитов (a). В образующемся тафоценозе обильны субавтохтонные и инситные остатки растений фитоценоза (a).

Шестой вариант (схема 1, VI) с единственным развитым мезофильным сообществом (b) логически возможен, но в действительности встречается редко в силу общей неустойчивости ландшафтной обстановки подобного рода, переходящей либо в пятый (V), либо в третий (III) варианты.

Используя внутреннюю логику предложенной выше схемы, основываясь на 1) анализе количественных соотношений и 2) характере сохранности растительных остатков в ориктоценозах, 3) палеоэкологической интерпретации таксонов-маркеров, а также руководствуясь 4) литологическим типом вмещающих пород, можно восстановить типы исходных растительных сообществ и их катениальные последовательности. Некоторые трудности в анализе количественных соотношений таксонов в ориктоценозах могут быть вызваны следующим фактором: вид, бывший немногочисленным в фитоценозе (a) и в пропорциональном количестве попадающий в тафоце-

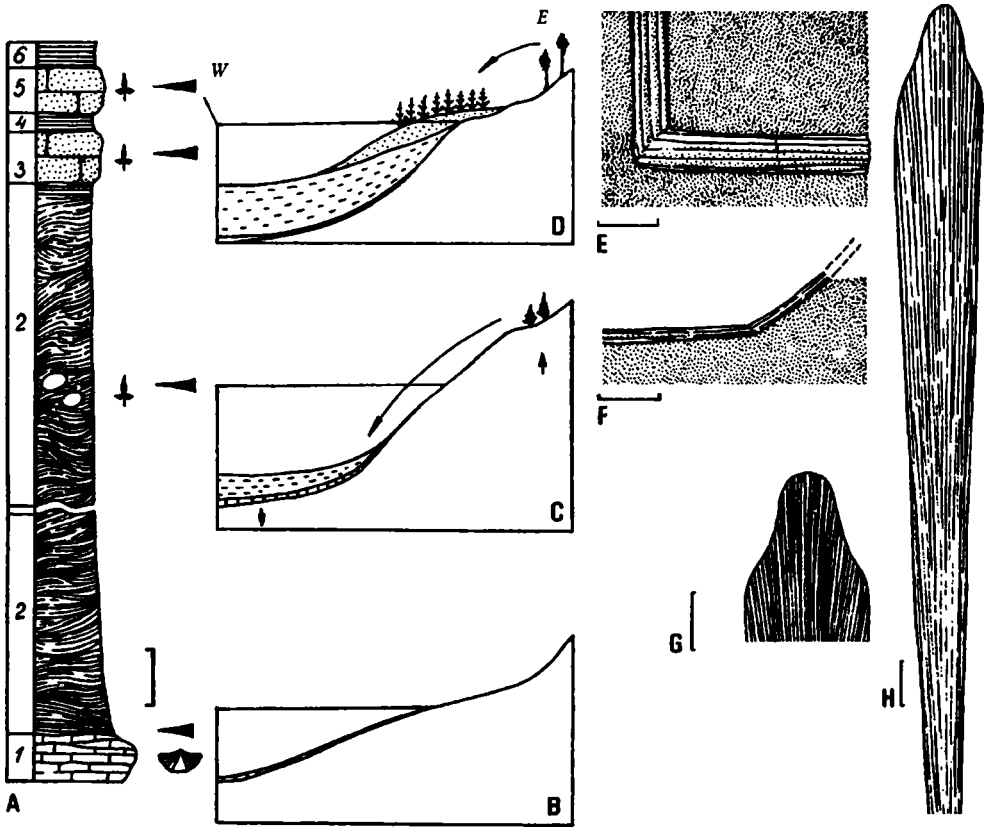


Рис. 14. Разрез Урма-1. Фитооориктоценозы второго типа (слои 3 и 5) и третьего типа (слой 2).

A – стратиграфическая колонка разреза Урма-1, артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, урминская свита; B–D – палеогеографическая интерпретация фациальной природы слоев 1, 2, 3 и 5; E, F – автохтонные остатки членистостебельных *Paracalamites frigidus* Neub. из слоя 3 (фация "табачных" песчаников); G, H – целый лист *Rufloria* (*Praerufloria*) sp. (cf. *duvanica* Vlad.) с лопастевидно оттянутой верхушкой, слой 3. Полевые зарисовки (E–H). Длина масштабной линейки – 1 м (A), 1 см (E–H).

ноз, может быть интерпретирован как представитель сообщества (b) или даже (c). Во избежание таких ошибок необходимо сопоставлять несколько разных по типу образования и соотношения с первичными фитоценозами ориктоценозов. Спорный элемент при таком анализе будет исключен из чуждого ему сообщества. Следует также добавить, что при анализе фитоориктоценозов требуется массовый материал по различным органам растений, поскольку легкий перенос ветром некоторых органов (например, семян, снабженных крылаткой) может ввести исследователя в заблуждение.

Предложенная схема соотношений тафоценозов и палеофитоценозов может быть сопоставлена с дробной классификацией ориктоценозов, предложенной Г.П. Радченко (1964). Варианту I могут условно соответствовать гипсополитопные (терминология Г.П. Радченко) ориктоценозы, II – аллополитопные, III – телеполитопные, IV – плезиополитопные, V – автохтонные монотопные. VI тип в классификации Радченко отсутствует. Новизна схемы, предлагаемой автором, по сравнению с классификацией Радченко, заключается в постулировании более или менее четкого соответствия типа тафоценоза длине конкретной катениальной цепочки.

Автором были изучены ориктоценозы растительных остатков из ряда ассельских, сакмарских, артинских, кунгурских и уфимских разрезов Приуралья (см. главу 5). Несмотря на отно-

сительно близкие таксономические спектры, эти ориктоценозы существенно различаются по доминирующим элементам и фациальной приуроченности. По составу доминирующих элементов легко вычленяются четыре типа ориктоценозов: 1 – ориктоценозы с доминирующими членистостебельными *Phyllotheca – Paracalamites* (в тонкозернистых отложениях чаще встречаются *Phyllotheca* и *Paracalamitina*, в более грубозернистых – *Paracalamites*), 2 – птеридоспермами *Psygmophyllum*, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) и мезофильными папоротниками, 3 – "хвойные" ориктоценозы с доминирующими вальхиевыми *Kungurodendron*, *Bardospermum* и близкими родами, 4 – "ангарскими кордаитами" *Rufloria*, *Angophyllites*, *Lepeophyllum*, *Entsovia*.

Представляется возможным, используя экологическую интерпретацию некоторых из изученных таксонов, отождествить эти типы ориктоценозов с элементами рассмотренной выше схемы. Ориктоценозы 1-го типа соответствуют I, IV и V вариантам идеальной схемы, 2-го типа – II и VI вариантам, 3-го типа – III варианту, 4-го типа – II варианту и переходным ситуациям между I, II и III.

Учитывая это заключение, автор вычленил гидро- и гигрофильные (водные-полуводные) и мезофильно-ксерофильные (рипарийно-субплакорные) элементы исходных сообществ, образующих единую катениальную систему. Палеофитоценологические таблицы с типификацией и описаниями палеофитоценозов ранней перми и начала поздней перми Приуралья выполнены с учетом этого разделения (отдельно для водных-полуводных и рипарийно-субплакорных сообществ).

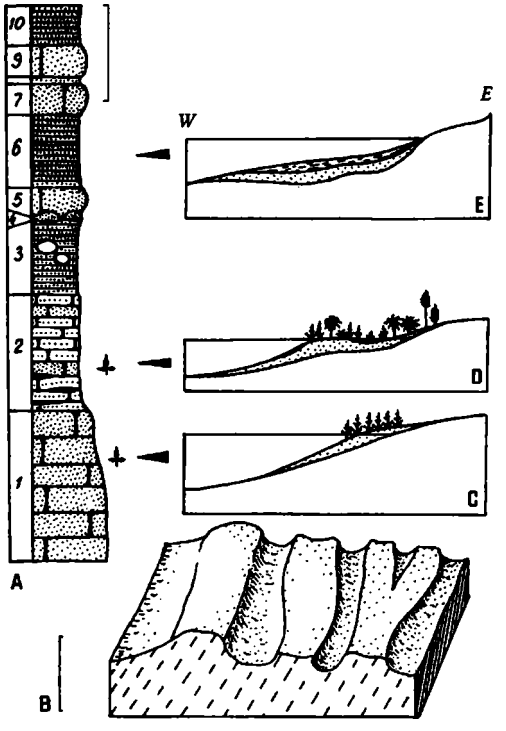


Рис. 15. Разрез Быково. Фитоориктоценозы второго типа (слой 1) и четвертого типа (слой 2).

А – стратиграфическая колонка разреза Быково, кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита; В – волноприбойные знаки из слоя 1; С–Е – палеогеографическая интерпретация фациальной природы слоев 1, 2 и 6. Длина масштабной линейки – 1 м (А), 20 см (В).

Основные типы фитоориктоценозов из изученных местонахождений

Среди изученных фитоориктоценозов уверенно выделяются несколько основных типов, определяемых, с одной стороны, своеобразием таксономического состава, а с другой стороны – фациальной приуроченностью (рис. 14–17).

Тип I. Первый тип фитоориктоценозов характерен для отложений гжельского, ассельского и сакмарского ярусов Приуралья. Он связан с флишоидными фациями, образовавшимися в условиях подводного накопления терригенных отложений на глубинах от нескольких десятков до сотен метров с последующим оползанием формировавшихся осадков под собственной тяжестью на еще большую глубину по относительно крутому склону троговой котловины, располагавшейся в осевой части Предуральского краевого прогиба. В литологическом плане эти отложения представлены грубозернистыми плохо отсортированными песчаниками, иногда гравелитами. В некоторых случаях (разрез Айдаралаш) в песчаниках встречаются карбонатные конкреции эллиптической формы длиной до 10–15 см и 5–10 см в поперечнике. В этих отложениях найдены многочисленные раковины цефалопод, преимущественно, гониатитов и прямых "наутилоидей" (Pseudorthocerathoidea?), а также конодонты и фораминиферы. Вместе с макромерными растительными остатками встречаются споры и пыльца (Dunn, 1998).

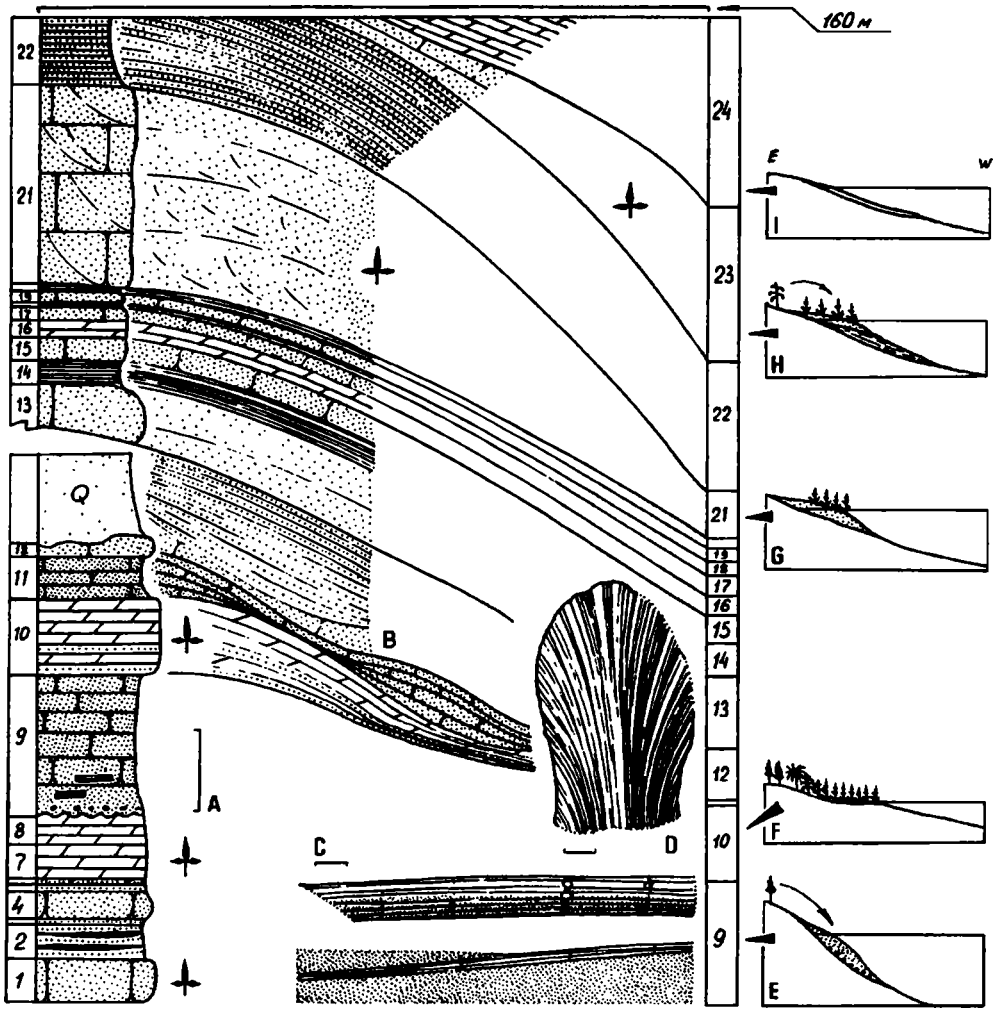


Рис. 16. Разрез Чекарда-1. Фитоориктоценозы первого типа (слой 9; нетипичный случай), второго типа (слои 1, 21), четвертого типа (слои 7, 10), пятого типа (слой 23).

A – стратиграфическая колонка разреза Чекарда-1, кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита; B – верхняя часть разреза, надстроенная после изучения западной части обнажения по отдельным выходам пород; слои падают на северо-запад под углом 20–30°; показано выклинивание слоев 11, 13 и 21 к западу, а также линзовидный характер слоя 23; C – *Paracalamites* sp. с сохранившимися веточными рубцами происходит из слоя 21, побег располагается косо к плоскости напластования; D – отдельная лопасть сложного листа *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, оторванная от основной части листовой пластинки до захоронения; слой 23. Полевые зарисовки (C, D). E–I – палеогеографическая интерпретация фациальной природы слоев 9, 10, 21, 23 и 24. Длина масштабной линейки – 1 м (A, B), 1 см (C, D).

Растительные остатки представлены древесинами, реже – облиственными побегами, семенами и генеративными органами как споровых, так и голосеменых растений, то есть теми частями растений, которые имеют большую механическую прочность и устойчивы к длительному переносу. В таксономическом отношении здесь доминируют остатки вальхиевых хвойных, а

также семена и генеративные органы голосеменных (преимущественно, тригонокарповых и пельтаспермовых птеридоспермов).

Все растительные остатки, встречающиеся в фитооориктоценозах I-го типа, безусловно, являются аллохтонными и характеризуют, в основном, растительность горных склонов Палеоурала, поскольку околоводная растительность в условиях постоянного и интенсивного сноса обломочного материала с горного сооружения непосредственно в примыкавший к нему морской бассейн, не могла в должной степени развиться.

Наиболее типичные местонахождения с фитооориктоценозами первого типа: Айдаралаш (гжельский и ассельский ярусы), Кондуровка (сакмарский ярус), Кожим-1 (сакмарский ярус).

Тип II. Второй тип фитооориктоценозов приурочен к фациям желтоватых или зеленоватых "табачных" песчаников, встречающихся в интервале от артинского до кунгурского яруса. Эти песчаники, как правило, толстослоистые или неяснослоистые, полимиктовые, иногда – с косой слоистостью, без сомнения образовались из осадков, накопившихся в условиях мелководья, скорее всего, в приустьевых зонах стекавших с Палеоурала рек. В "табачных" песчаниках никогда не встречаются остатки морских беспозвоночных, но часто наблюдаются волноприбойные знаки. В некоторых случаях наблюдались береговые валики, образованные растительным детритом.

В таксономическом отношении фитооориктоценозы второго типа представлены почти исключительно членистостебельными рода *Paracalamites* Zalessky: *P. decoratus* (Eicwald) Zalessky, *P. striatus* (Schmalhausen) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *P. kutorgae* (Geinitz) Zalessky, из которых доминируют *P. decoratus* и *P. frigidus*. Остатки паракаламитов в фитооориктоценозах второго типа нередко встречаются укорененными, в автохтонном состоянии и при этом часто образуют моновидовые захоронения (см., например, Наугольных, 1998г, табл. I, 6; гипавтохтонное скопление побегов *Paracalamites frigidus*, Среднее Приуралье, разрез Черная Гора, р. Сылва, Свердловская обл.; 1998з, рис. 17, D; укорененный побег *P. decoratus*, местонахождение Чекарда-1, слой 1).

Второй тип фитооориктоценозов в генетическом аспекте практически идентичен выделяемым М.В. Ошурковой (1974) фитооориктоценозам стеблей членистостебельных из каменноугольных отложений Карагандинского угольного бассейна, также интерпретируемых как автохтонные. Эти фитооориктоценозы соответствуют прибрежно-водному типу растительности с господством членистостебельных, произраставших по берегам мелководных зарастающих и периодически мелевших озер и лагун (Ошуркова, 1987). В одной из последующих работ (Oshurkova, 1996) Ошуркова отметила, что фитооориктоценозы с паравтохтонными остатками членистостебельных характерны как для каменноугольных отложений Еврамерики, так и Ангариды (Oshurkova, 1996, Pl. V). Сходные автохтонные фитооориктоценозы с доминированием членистостебельных *Calamites* Brongniart из верхнекаменноугольных отложений Донбасса были отнесены

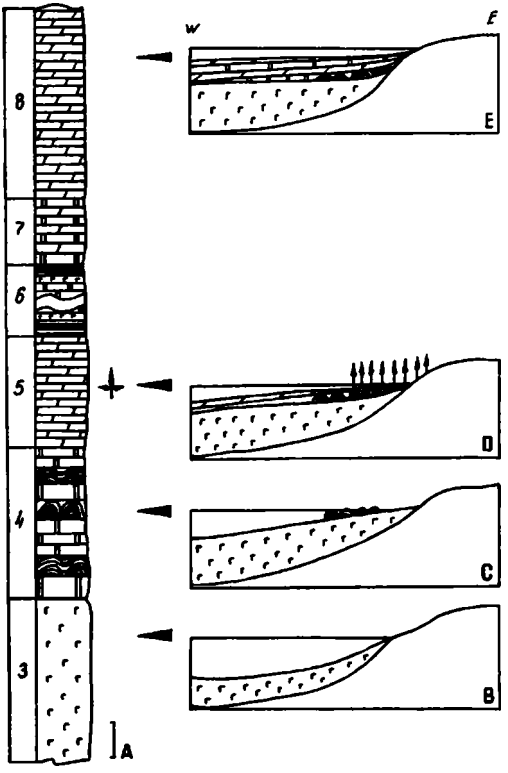


Рис. 17. Разрез Чумкасский карьер. Фитооориктоценозы шестого типа.

A – Стратиграфическая колонка разреза Чумкасский карьер; кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, иренская свита (слой 3); уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, соликамская свита (слои 4–8); B–E – палеогеографическая интерпретация фациальной природы слоев 3, 4, 5, и 8. Длина масштабной линейки – 1 м (A).

А.К. Щеголевым к «пойменно-болотной растительной формации» (Щеголев, 1991), а также были использованы О.П. Фисуненко как основание для реконструкций «ландшафтов А», населенных монотаксонными ассоциациями гидрофильных растений – каламитов (Фисуненко, 1979, 1987; Фисуненко, Снигиревская, 1981). При этом Фисуненко справедливо отмечает, что «аридизация климата существенным образом не сказалась на развитии ландшафта А в связи с тем, что гигрофильные каламиты, будучи жителями распресненных морских побережий и других пресноводных водоемов, на протяжении позднего карбона и первой половины перми еще не испытывают последствий аридизации, наиболее полно проявившейся в пределах плакорных местообитаний» (Фисуненко, 1987, с. 98–99).

Самыми представительными местонахождениями, охарактеризованными фитооториктоценозами второго типа, являются: Урма-1 (слои 3 и 5), Урма-2 (слои 2 и 4), Шайдуры (слой 8), относящиеся к артинскому ярусу, верхнеартинскому подъярусу, саргинскому горизонту, урминской свите, а также местонахождения Чекарда-1, слой 1, Быково, слой 1 (кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита).

Тип III. Фитооториктоценозы третьего типа приурочены к конкрециям из плотного афанитового известняка, как правило, темно-серого цвета, иногда с буроватым оттенком. Конкреции образуют скопления, реже прослои и горизонты в черных аргиллитах с признаками относительно глубоководного образования. В конкрециях помимо растительных остатков встречаются многочисленные раковины гониатитов, реже – раковины наутилоидей (например, *Metacoceras piszovi* Kruglov). В одной конкреции, как правило, находится или одна крупная раковина гониатита, иногда до 15–20 см в диаметре (*Paragastrioceras jossae* (Vern.), *Medlicottia orbygnyana* (Vern.), *Artinskia artiensis* (Gruen.) и др.), или множество мелких ювенильных раковин, иногда не более 2 мм в диаметре, что указывает на внезапность гибели этих животных в условиях очень быстрого захоронения. В некоторых случаях в основании толщи темных аргиллитов наблюдаются брекчированные прослои, а в самих аргиллитах – текстуры оползания.

Растительные остатки представлены древесинами *Dadoxylon* spp., "*Coenoxylon*" cf. *scottii* Zalessky, побегами хвойных *Walchia bardaeana* Zalessky, *Walchia* sp., *Tylodendron* sp., листьями пельтаспермовых птеридоспермов *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp. и мараттиевых папоротников *Ptychocarpus* sp., *Pecopteris uralica* Zalessky, а также генеративными органами и семенами, и имеют анатомическую сохранность. Судя по тому, что подавляющее большинство растительных остатков сохраняется в виде фрагментов, все они испытали перенос и попали в захоронение в шлейфах пролювиальных выносов, дистальные части которых попадали в подводные склоновые флишоидные отложения Предуральского краевого прогиба. Фитооториктоценозы третьего типа безусловно являются аллохтонными и характеризуют мезо-ксерофильную растительность горных склонов Палеоурала, образованную, преимущественно, вальхиевыми хвойными.

Типичные местонахождения с фитооториктоценозами третьего типа: Урма-1, слой 2, Шайдуры, слой 6, Черная Гора, Шамары (артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, урминская свита).

Тип IV. Фитооториктоценозы четвертого типа приурочены к очень тонкослоистым известковистым аргиллитам с подчиненными прослоями алевролитов и мергелей, нередко образующими плитчатую отдельность. Помимо растительных остатков здесь часто попадаются остатки насекомых, в некоторых случаях образующие массовые скопления в зоне волноприбойных полос из растительного детрита и относительно небольших растительных остатков.

Вмещающие отложения имеют озерный или лагунный генезис, при котором осадконакопление происходило в очень спокойных условиях. В случае частичного заболачивания берегов озера во вмещающих отложениях происходило образование углистых прослоев (например, Быково, слой 2). В отложениях, сформировавшихся в зоне, удаленной от побережья в центральной части лагуны или озера, растительных остатков встречается меньше, все они имеют следы переноса. Ближе к берегу, там, где попадаются береговые полосы из растительного детрита (см., например, Наугольных, 1998з, табл. XVII, 1), остатков растений значительно больше. Здесь встречаются автохтонные остатки членистостебельных, прежде всего, филлотек *Phyllotheca campanularis* Zalessky emend. Naug., нередко с корневыми системами, сохранившимися *in situ* (Наугольных, 1998з, табл. IV, 3, 5; рис. 17, I). Здесь же попадаются, правда, несколько реже, гипавтохтонные остатки *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naug. (Zalessky, 1937b, fig. 7). Филлотеки и кли-

нолистники явно образовывали водное-полуводное сообщество и произрастали непосредственно вблизи или даже на месте формировавшихся танатоценозов.

Остатки растений других таксономических групп, прежде всего, птеридоспермы (*Psygmophyllum* Schimper, *Rhachiphyllum* Kerp), хвойные (*Kungurodendron* S.Meyen, *Bardospermum* S.Meyen, *Bardella* Zalessky, *Walchia* Sternberg) и так называемые "ангарские кордаиты" (порядок Vojnovskyales; *Vojnovskya* Neuburg, *Gaussia* Neuburg, *Scirostrobus* Doweld et Naug., *Suchoviella* Ignatiev et Meyen, *Bardocarpus* Zalessky, *Rufloria* S.Meyen, *Nephropsis* Zalessky), а также мараттиевые папоротники *Ptychocarpus* Weiss, *Corsinopteris* Doweld представлены в фитооориктоценозах четвертого типа преимущественно фрагментами листьев, реже частей побегов с листьями, сохранившимися в прикреплении, а также семенами и генеративными органами. Фрагментарность остатков указывает на аллохтонность остатков и на их перенос к месту захоронения с более возвышенных частей суши. Эти растения, очевидно, образовывали мезо-ксерофильные ассоциации, произраставшие на некотором удалении от бассейна, в котором происходило осадконакопление. Изменение процента участия каждой из указанных выше групп от местонахождения к местонахождению свидетельствует в пользу того, что таксоцены материнских растений несколько различались.

Наиболее типичные местонахождения с фитооориктоценозами четвертого типа: Быково, слой 2; Матвеево; Красная Глинка; Крутая Катушка (кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита); Чекарда-1, слои 7 и 10; Чекарда-2; Юлаево (кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита).

Тип V. К этому типу отнесены фитооориктоценозы промежуточного типа, объединяющие признаки фитооориктоценозов третьего и четвертого типов. Пятый тип представлен захоронениями, приуроченными к тонко- и среднезернистым песчаникам, где на фоне доминирующих гипавтохтонных остатков паракаламитов присутствуют аллохтонные остатки листьев псигмофиллоидов (преимущественно, *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper), очевидно, населявших ближайшее к околоводным сообществам звено катены, а также листья каллиптерид, представленных фрагментами перьев последнего порядка. В фитооориктоценозах пятого типа также встречаются отдельные листья «ангарских кордаитов» (*Rufloria*, чешуевидные брактеи *Sulcinephropsis*), редкие фрагменты побегов хвойных и семена.

В генетическом плане этот тип фитооориктоценозов близок выделяемой М.В. Ошурковой (1967) "десятой групе захоронений" из верхнекаменноугольных отложений Карагандинского угольного бассейна.

Самые типичные местонахождения с фитооориктоценозами пятого типа: Месягутово-1, Месягутово-2 (артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, габдрашитовская свита), Рахмангулово (кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, саранинский горизонт, мысовская свита); Ачит, Криулино, Александровское (кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита).

Тип VI. Фитооориктоценозы шестого типа представлены монодоминантными захоронениями с доминированием плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, представленных гипавтохтонными захоронениями из больших скоплений стволов, их отдельных фрагментов, коры, филлоидов и спорофиллов. Встречаются также мегаспоры, а в палиноспектрах из этих отложений доминируют микроспоры *Densoisporites polaznaensis* Naug. et Zavial. (Naugolnykh, Zavialova, 2004) с зачаточной каватной полостью между нэкзиной и сэкзиной, делающей их сходными с микроспорами триасовых плевромейевых (Ярошенко, 1985).

Фитооориктоценозы шестого типа приурочены, в основном, к плитчатым мергелям соликамской свиты, имеющим лагунное происхождение. Аналогичные фитооориктоценозы отмечены в известняках морского генезиса (р. Вишера; коллекция П.А. Софроницкого, Пермский Государственный университет) и в песчаниках с косой слоистостью предположительно аллювиального происхождения (р. Чусовая, п. Ляды: Шомысов, 1949). Очевидно фитооориктоценозы шестого типа связаны с фациально неоднородными отложениями, в основном лагунными, но также прибрежно-морскими и аллювиальными.

Помимо остатков *V. vorcutensis* в тех же фитооориктоценозах присутствуют листостебельные мхи *Intia* cf. *variabilis*, исключительно редкие побеги членистостебельных *Paracalamites* sp. и *Phyllotheca* sp., а также листья "ангарских кордаитов" Изредка встречаются прослои с большим количеством солоноватоводных пелеципод, отдельные крылья крупных стрекоз *Arctotypus* длиной до сорока сантиметров. В качестве инди-

каторов климатических условий следует упомянуть попадающиеся в соликамской свите маломощные прослои гипсов, доломиты с желваковыми, волнистослоистыми и полусферическими строматолитами и глиптоморфозы по кристаллам каменной соли и отпечатки кристаллов гипса.

Типичные местонахождения, включающие фитооориктоценозы шестого типа: Хохловка, Полазна, Чумкасский карьер (уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, соликамская свита).

Тип VII. Последний из рассматриваемых типов фитооориктоценозов в генетическом аспекте очень близок второму типу фитооориктоценозов и также представляет собой захоронения с доминирующими остатками членистостебельных, предварительно определяемых в открытой номенклатуре как *Paracalamites* ex gr. *frigidus* и *P.* aff. *decoratus*. Литологически вмещающие отложения представляют собой желтые среднезернистые песчаники полимиктового состава, иногда с разностями зеленоватого и серо-оранжевого оттенка. Песчаники иногда включают отпечатки кристаллов гипса. Наблюдаются элементы косой слоистости и волноприбойные знаки, указывающие на крайне мелководные условия осадконакопления в зоне береговой миграции знаков ряби.

Не исключено, что разнообразие членистостебельных в этих ориктоценозах не исчерпывается упомянутыми выше формами, а также включает новые виды, описание которых по всем правилам ботанической номенклатуры – дело будущего. В этих же фитооориктоценозах встречаются фрагменты крупных, до 10 см в диаметре и больше, побегов каламостахиевых *Calamites gigas* Brongniart, пикноксилические древесины *Dadoxylon* sp. и редкие листья «ангарских кордаитов» (войновскиевых) и хвойных. Остатки членистостебельных имеют гипавтохтонный характер, иногда образуя скопления из нескольких индивидов. Остатки голосеменных явно аллохтонны.

Наиболее типичные местонахождения этого типа фитооориктоценозов: Сылва-1, Сылва-2 (верхняя часть слоя 3: Наугольных, 1998з, рис. 7), Алебастрово (уфимский ярус, верхнеуфимский подъярус, шешминский горизонт).

В пределах Кожимского разреза автором были выделены пять основных типов фитооориктоценозов: (1) гипавтохтонные ориктоценозы с доминированием членистостебельных *Paracalamites frigidus*; (2) автохтонные ориктоценозы с корневыми остатками *Radicites* sp.; (3) ориктоценозы с доминирующими листьями "ангарских кордаитов" *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Lepeophyllum* sp.; (4) ориктоценозы с многочисленными семенами, фрагментами древесины и другими растительными остатками, имеющими относительно большую механическую устойчивость (слой 445), (5) гипавтохтонные ориктоценозы с доминированием *Paracalamitina striata* (Schmalhausen) Zalessky emend. Naug. Ориктоценозы первого типа приурочены к песчаниковым прослоям слоев 326–318 кожимрудницкой свиты и отражают мелководные прибрежные экотопы, населенные гидро- и гигрофильными растительными ассоциациями с доминированием членистостебельных *Paracalamites frigidus* с небольшим участием *Paracalamites decoratus*. Ориктоценозы второго типа соответствуют фациям заболачивания и связаны с незрелыми гидроморфными почвенными профилями (например, слой 334 кожимрудницкой свиты). Ориктоценозы третьего типа приурочены к прослоям сидеритовых конкреций в слоях 326–318 кожимрудницкой свиты и нередко образуют "листовые кровли". Сходные ориктоценозы с доминированием *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen встречаются в отложениях интинской свиты. Ориктоценозы четвертого типа явно формировались в более динамичных условиях, чем ориктоценозы первого-третьего типов, скорее всего, в условиях переноса растительного материала вдоль береговой полосы в зоне прибоя. Ориктоценозы пятого типа с доминированием *Paracalamitina striata* приурочены к фациям спокойных озер или опресненных лагун.

Тип и характер наблюдаемых фитооориктоценозов в пределах Кожимского разреза закономерно меняется от косьинской свиты к интинской свите. При этом уменьшается количество аллохтонных элементов в фитооориктоценозах. Фитооориктоценозы гипавтохтонного и автохтонного типа характерны исключительно для кожимрудницкой и интинской свит.

Синтаксономия палеофитоценозов ранней перми Приуралья

Алгоритм и процедура определения структуры растительности геологического прошлого или так называемых фитоценотических реконструкций были рассмотрены С.В. Мейеном (1988). В этой же работе приводится библиография работ, посвященных этому вопросу. Кратко резюмируя

выводы, эту процедуру можно изложить в следующем виде.

В первую очередь определяется доля участия таксонов в изучаемом фитоориктоценозе. При этом обязательно одновременно с непосредственным учетом численности остатков каждого вида, надо определять и тафономические особенности их захоронения: характер сохранности и фрагментарности, фациальную приуроченность (см. выше). Для итоговой реконструкции должны привлекаться в качестве косвенных аналогий данные по уже реконструированным сообществам и их современным аналогам.

Основными проблемами, как указывает Мейен, при таком подходе являются: 1) определение отношения численности остатков по таксонам в фитоориктоценозах к таковым в реально существовавших в геологическом прошлом сообществах. К этой проблеме вплотную примыкает и определение доминантного таксона или таксонов. 2) Определение гетерогенных элементов разных исходных сообществ в фитоориктоценозах. В качестве вспомогательного метода для решения этих проблем рекомендуется использовать сопоставление палинологических данных и данных по макрофлористическим остаткам.

Вывод о невозможности восстановления растительности с детальностью, позволяющей определить ее положение в современных геоботанических классификациях, автору кажется спорным. Более того, представляется, что сейчас назрела необходимость создания собственной унифицированной номенклатуры для описания ископаемых растительных сообществ. Эта необходимость диктуется не только собственной проблематикой палеоботаники и неонтологической фитоценологии (привнесение в последнюю палеонтологического историзма может существенно изменить и ее содержательную часть), но и чисто практическими требованиями таких прикладных наук, как стратиграфия. В.А. Красилов, например, отмечает (Красилов и др., 1985, с. 52): "Выделение и классификация сообществ – одна из главных задач экостратиграфии, при решении которой невозможно обойтись без номенклатуры и определенных правил описания. В описании очевидно следует указывать типовое местонахождение, фациальную приуроченность остатков, предполагаемые современные аналоги". Те же требования к описаниям современных синтаксонов предъявляют и фитоценологи (Barkman et al., 1986).

Разноранговые иерархические классификации фитоценозов современных геоботанических школ, располагающих достаточно развитой понятийной системой, четкими определениями основных понятий (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978; Миркин, 1985, 1989; Миркин и др., 1989) позволяют использовать для ископаемых растительных сообществ ту же формализованную иерархическую систему, вне зависимости от полноты, с которой эти сообщества восстановлены.

Прежде чем перейти к изложению методики применения синтаксономических приемов в палеоботанике и результатам синтаксономического анализа раннепермских и уфимских палеофитоценозов Приуралья, проведенного автором, необходимо кратко остановиться на основных теоретических и методологических постулатах современной фитоценологии (по: Westhoff, Maarel, 1973; Миркину и др., 1985; К.О. Короткову, устное сообщение на школе по классификации фитоценозов методом Браун-Бланке, 1990 г., г. Черноголовка).

1. Экологические амплитуды видов в природе есть функции их генофондов, абиотических условий и биотического окружения. В каждой конкретной обстановке может существовать определенный, как правило, довольно узкий набор коадаптированных видов (биоценоз). Довольно дискретную часть биоценоза составляет фитоценоз. Фитоценоз – определяющая, находящаяся в основании всех трофических пирамид часть биоценоза, преобразующая световую энергию и минеральные вещества в высокомолекулярные органические соединения.

2. Для создания адекватной системы растительности достаточно признаков самой растительности. Растения исчерпывающе характеризуют место произрастания и среду.

3. Состав растительности проявляет себя в синтаксономических признаках. Такими признаками являются как сами таксоны, так и их распределение по группам (предпочтение отдается экологическим группировкам). Учитываются и присутствие, и отсутствие вида, обилие, жизненные формы, фертильность и так далее.

4. Все виды и все синтаксономические признаки учитываются и имеют равный вес. Верификация веса признаков производится после создания системы конкретной растительности.

5. Объектом классификации является индивидуальный фитоценоз, который определяется характерной группой диагносцирующих видов. Учитывается не только таксономическая представленность диагносцирующих видов, но и их качественные и количественные характеристики.

Сама синтаксономическая процедура обычно подразделяется на три этапа: А – аналитический, В – систематический и С – синтаксономический. А – непосредственное знакомство с флорой района (региона), второе название этапа – флористический. В – типический выбор визуально гомогенных участков и их полное непредвзятое описание. Результаты заносятся в таблицу, описания сходных участков объединяются в блоки описаний – фитоценомы. С – этап соподчинения выделенных синтаксонов, их распределение в существующей системе с указанием их ранга.

При составлении таблиц в палеофитоценологической практике возможен учет литературных данных. При полевых работах собираются все растительные остатки, представленные в ориктоценозе с сохранением пропорции (или статистическом учете) в распределении органических остатков по таксонам. При составлении палеосинтаксономических описаний важной частью работы является выделение гетерогенных элементов исходных сообществ по признакам автохтонности-аллохтонности, экологическим маркерам, тафономическим наблюдениям, с использованием типологических экстраполяций с уже имеющимися реконструкциями близких палеофитоценозов. Последующие стандартные синтаксономические операции с естественными, гомогенными элементами сообществ проводятся отдельно.

Продромус палеофитоценозов ранней перми Приуралья

Рипарийно-субплакорные сообщества

Класс Incertae

Порядок *Walchialia* Naugolnykh, ord. nov.

Союз *Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii* Naugolnykh, all. nov.

Ассоциация *Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium*, Naugolnykh. ass. nov.

Водные и полуводные сообщества

Класс *Phyllotheco-Paracalamitea* Naugolnykh, cl. nov.

Порядок *Phyllotheco-Paracalamitialia* Naugolnykh, ord. nov.

Союз *Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis* Naugolnykh, all. nov.

Ассоциация *Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis* Naugolnykh, ass. nov.

Диагностические ключи классов палеофитоценозов ранней перми Приуралья

Рипарийно-субплакорные сообщества

Класс Incertae *(Classis nov. ?)*

Диагностические виды: *Walchia* spp., *Rufloria* spp.

Порядок *Walchialia* Naugolnykh, ord. nov.

Диагностические виды: *Walchia* sp., *Kungurodendron* sp., *Rufloria* sp., *Crassinervia* sp., *Nephropsis* sp., *Lepeophyllum* sp., *Cordaicladus* sp.

Союз *Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii* Naugolnykh, all. nov.

Диагностические виды: *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rufloria recta* (Neub.) S.Meyen, *R. derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *Sylvella alata* Zal., *Bardocarpus aliger* Zal., *Cyparissidium* (al. *Walchia*) *appressum* (Zal.) S.Meyen, *Kungurodendron sharovii* S.Meyen

Ассоциация *Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium*, Naugolnykh. ass. nov.

Диагностические виды: *Pecopteris suksunensis* Zal., *P. tchekardensis* Vlad., *P. uralica* Zal., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Kerpia macroloba* Naug., *Taxodiella* (al. *Walchia*) *bardaeana* (Zal.) S.Meyen, *Biarmopteris pulchra* Zal., *Alternopsis stricta* Naug.

Водные и полуводные сообщества

Класс *Phyllotheco-Paracalamitea* Naugolnykh, cl. nov.

Порядок *Phyllotheco-Paracalamitialia* Naugolnykh, ord. nov.

Диагностические виды: *Paracalamites* sp., *Phyllotheca* sp., *Sphenophyllum* sp.

Союз *Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis* Naugolnykh, all. nov.

Диагностические виды: *Equisetinostachys* sp., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug.

Ассоциация *Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis* Naugolnykh, ass. nov.

Диагностические виды: *Paracalamitina* sp., *Equisetina magnivaginata* Zal., *Phyllotheca biarmica* Zal., *P. campanularis* Zal. emend. Naug., *P. stenophylloides* Zal., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Sphenophyllum biarmicum* Zal.

Характеристика палеосинтаксонов

Рипарийно-субплакорные сообщества

Порядок *Walchialia* Naugolnykh, ord. nov.

Союз *Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii* Naugolnykh, all. nov.

Ассоциация *Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium,* Naugolnykh. ass. nov.

Номенклатурный тип: местонахождение Чекарда-1, слой 10.

Палеофитоценозы рипарийно-субплакорной растительности, образованные преимущественно мезо- и ксерофитами. Наиболее часто встречающимися таксонами являются *Psygmophyllum expansum*, *Rufloria derzavinii*, *R. recta*, *Peltaspermum retensorium*. Первые три вида скорее всего образовывали древесный ярус растительности, возможно совместно с вальхиевыми (*Kungurodendron*). На древовидность по-меньшей мере некоторых из субангарских раннепермских хвойных указывают находки стволов *Tylodendron speciosum* Weiss, достигающие 10 см в диаметре. Кустарниковый синузий был образован каллиптеридами *Peltaspermum retensorium* и *Rhachiphyllum artipinnatum*, а также мараттиевыми папоротниками *Ptychocarpus distichus* Naug.

Флористически ассоциация *Peltaspermum retensorium-Psygmophyllum cuneifolium* соответствует типичному кунгурскому (бардинскому) флористическому комплексу. Условно к ней могут быть также отнесены сообщества переходного позднеартинско-раннекунгурского типа (местонахождения Молебка, Березовка и др.).

Водные и полуводные сообщества

Класс *Phyllotheco-Paracalamitea* Naugolnykh, cl. nov.

Порядок *Phyllotheco-Paracalamitialia* Naugolnykh, ord. nov.

Сообщества, произраставшие в прибрежной и мелководной части лагун, озер, рек, болот и временных водотоков. Эдификаторы сообществ – паракаламиты различных видов (в местонахождениях со стволами паракаламитов обычно ассоциируют облиственные побеги, в формальной систематике относящиеся к роду *Phyllotheca*).

Союз *Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis* Naugolnykh, all. nov.

Ассоциация *Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis* Naugolnykh, ass. nov.

Номенклатурный тип: местонахождение Чекарда-1, слой 7.

Водные и полуводные сообщества, произраставшие на западном склоне Урала в ранней перми. Синтаксон представлен как эндемичными видами (*Equisetina magnivaginata* Zal., *Phyllotheca biarmica* Zal., *P. campanularis* Zal. emend. Naug., *P. stenophylloides* Zal., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Sphenophyllum biarmicum* Zal.), так и широко распространенными (*Paracalamites frigidus* Neub., *Paracalamites* sp.), причем последние обычно доминируют. Растения, входившие в эту ассоциацию, произрастали, судя по тафономическим особенностям их нахождения, в полупогруженном состоянии. При этом паракаламиты и паракаламитины поднимались над поверхностью воды доволно высоко (судя по ширине побегов и стволов этих растений они могли превышать высоту в два-три метра), а мелкие филлотеки и сфенофиллы с тонкими гибкими побегами были погружены в воду почти полностью. Только самые развитые побеги, снабженные модифицированными листьями, цепляясь за основания стволов паракаламитов, приподнимались над поверхностью водоема.

Материал, вошедший в этот раздел в сокращенном виде был опубликован автором ранее. Текст, предлагаемый ниже, существенно переработан и обновлен, за счет включения новых сведений об экологии рассматриваемых растений. Поскольку некоторые из сделанных мною выводов о положении материнских растений в том или ином катениальном звене вызвали критические замечания, ниже также приведены дополнительные обоснования сделанных выводов.

* * *

Одним из особенно важных понятий, имеющих ключевое значение для реконструкции ископаемых растительных сообществ, является понятие катены (Красилов, 1972а). Катена – последовательность растительных группировок (ассоциаций), сменяющих друг друга по мере удаления от бассейна или водотока по мере изменения градиента высотности. В современной геоботанической литературе катены также называются сменно-доминантными комплексами. Ассоциация – звено катены, растительное сообщество или относительно гомогенная пространственная отдельность растительности низшего ранга. Почва – результат биогенного выветривания и взаимодействия растительности с субстратом. Палеопочва – ископаемая почва.

Основные методы восстановления катениальных последовательностей следующие.

Визуальные методы. Эти методы применимы в исключительных случаях: когда мы имеем инситные или гипавтохтонные местонахождения растительных остатков и можем непосредственно в разрезе наблюдать изменение характера флористических комплексов или типов палеопочв по латерали.

Аналитические методы. Из аналитических методов наиболее важными представляются следующие. 1. Определение соотношения и характера сохранности остатков растений различной таксономической принадлежности. 2. Распределение остатков растений по фациям, а также использование литологических признаков-маркеров обстановок осадконакопления. В качестве примера можно сказать, что укорененные, инситные остатки членистостебельных в нижнепермских отложениях Приуралья приурочены, как правило, к песчаникам с элементами косой слоистости, что указывает на произрастание этих растений в мелководной прибрежной части водоема, в зоне миграции знаков ряби (Осадочные породы..., 1990). Остатки вячеславий в уфимских отложениях Приуралья встречаются в различных фациях – от прибрежноморских до континентальных, что говорит в пользу эврибионтности этого растения. 3. Важным элементом аналитических методов реконструкции катениальных последовательностей является анализ морфологических и анатомических особенностей растений. Существуют экологически важные признаки-маркеры, которые действуют практически безотказно. Так, например, наличие воздушных корней-пневматофоров указывает на то, что растение произрастало в гиперувлажненной среде. Развитие шипов, редукция листьев и преобразование ветвей в мясистые листоподобные органы, приспособленные для запасания воды, говорит об аридных условиях, о существовании растения в условиях стресса при недостатке влаги. Толстые кутикулы, многочисленные папиллы и три-

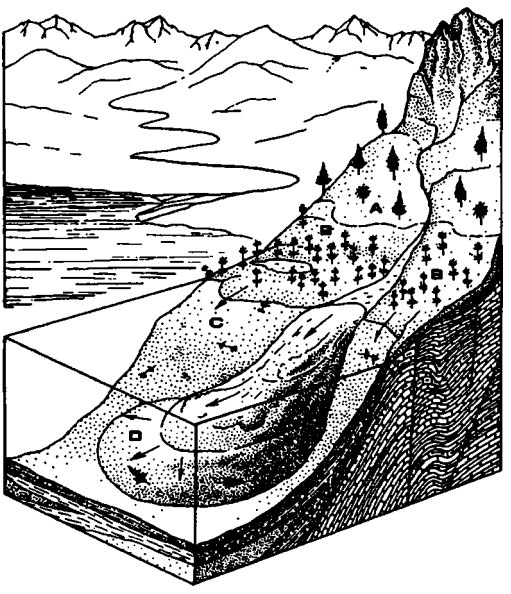


Рис. 18. Катена артинской растительности.
A – ксерофитное сообщество с доминирующими хвойными; B – гигрофильное сообщество с доминирующими членистостебельными; C – наиболее широко распространенные артинские фитооориктоценозы с доминирующими членистостебельными *Paracalamites decoratus* – *Paracalamites* spp.; D – фитооориктоценозы атипичного верхнеартинского флористического комплекса с большой долей участия вальхиевых хвойных.

хомы, глубоко погруженные устьица могут рассматриваться как ксероморфные признаки. Однако необходимо подчеркнуть, что все перечисленные аналитические методы должны рассматриваться в комплексе, поскольку в некоторых случаях один и тот же признак может вызываться разными причинами. Ксероморфные признаки, например, могут присутствовать у растений, испытывающих физиологическую сухость, которая не обязательно прямо коррелируется с атмосферными условиями (Busche et al., 1978; Kerp, 1990).

При анализе известных катениальных последовательностей в пределах Западной Ангариды (Урал и Приуралье) и соседних регионов (рис. 18, 19, 20) в интервале от начала пермского периода до начала триаса выявляются два события, которые маркируются редукцией катениальных цепей и образованием своеобразных монодоминантных сообществ лепидофитов. Наличие этих эпизодов видимо было связано с экосистемными кризисами (в раннеуфимское время – региональным, в раннетриасовую эпоху – глобальным) в истории растительности и наземных биот в целом.

Экологические кризисы в позднепалеозойской – раннемезозойской истории Ангарской растительности

Как хорошо известно экологам и биоценологам, растительные сообщества наиболее адекватно реагируют на изменения окружающей среды. Это утверждение справедливо и для растительности геологического прошлого. Существует обширная литература, посвященная выявлению и интерпретации палеосукцессионных смен (термин "палеосукцессия" используется по В.А. Красилову, 1972б) ископаемых растительных сообществ. Однако в подавляющем большинстве случаев анализировались те ситуации, когда смена ископаемых флор и типов растительности происходила постепенно, без резких перестроек внезапного или "катастрофического" характера (см., например, Retallack, 1977, 1999; Scott, 1977, 1979; Phillips, DiMichele, 1981; Mapes, Mapes, 1989; Van Amerom, Pagnier, 1990; Pfefferkorn et al., 2000; обзор см. в: LePage, Pfefferkorn, 2000). Иными словами, в поле зрения палеоботаников не попадали те случаи, когда фундаментальные изменения ценотической организации растительности происходили довольно быстро в масштабах геологического времени. Исключением, пожалуй, может служить переход от мезофита к кайнофиту, изученный и освященный в литературе очень подробно; в меньшей степени охарактеризован переход от палеофита к мезофиту (обзор литературы см. в: Семихатов, Чумаков, 2004).

Важность исследований именно таких кризисных ситуаций в истории древней растительности очевидна. Она связана в первую очередь с необходимостью верного осмысления современной экологической обстановки и определения правильной стратегии человечества при взаимодействии с окружающим миром.

Почти полное отсутствие работ по экологическим кризисам, имевшими место в истории древней растительности, объясняется трудностью идентификации кризисных ситуаций на ископаемом материале. Симптоматика экологических кризисов, сформулированная на основе изучения сообществ тетрапод (Каландадзе, Раутиан, 1993) и насекомых (Жерихин, 1987) до настоящего времени оставалась в своем роде единственной и не имела аналогов в палеоботанической фитоценологии.

Ниже сделана первая попытка проанализировать три интервала в истории растительности Ангарской фитогеографической области, связанных со значительным и резким обеднением видового состава и появлением очень специфических (кризисных и посткризисных) сообществ с доминирующими лепидофитами (рис. 19, 20).

Первый интервал приходится на границу девона и карбона и пространственно ограничен центральными и некоторыми периферическими районами Ангариды (Кузнецкий, Тунгусский, Горловский угольные бассейны, Минусинская впадина, Монголия, Норильский бассейн). Второй соответствует границе между ранней и поздней пермью и приурочен к районам Приуралья (Западная Ангарида). Третий связан с временной окрестностью границы пермь/триас на Русской платформе. Раннекаменноугольный центральноангарский кризис анализировался, в основном, по литературным данным. Раннеуфимский и раннетриасовый кризисы были изучены как по литературным данным, так и по материалам автора.

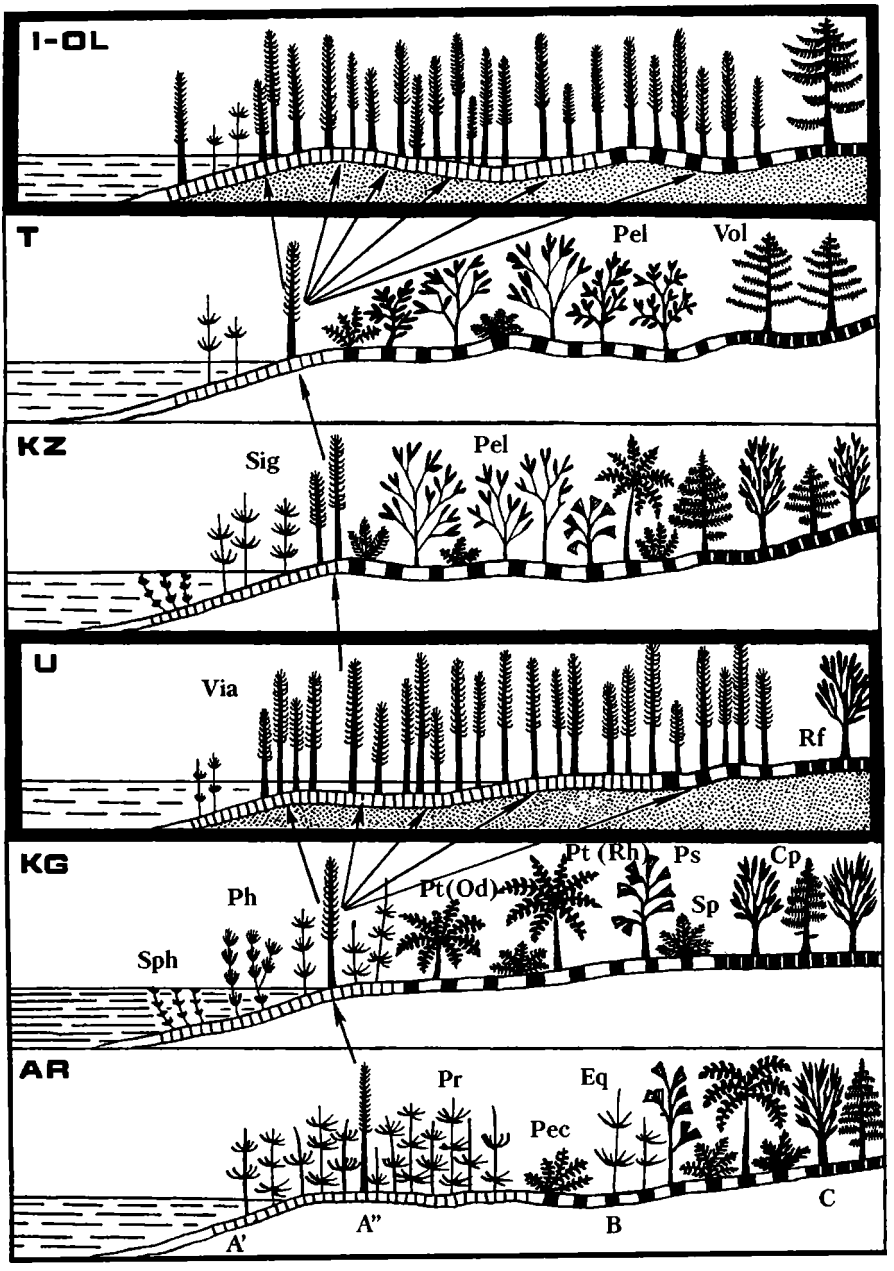


Рис. 19. Палеосукцессия. Эволюция катениальных последовательностей растительности Приуралья и Русской платформы от артинского до оленекского века.

A' – гидрофильное сообщество; A" – гигрофильное сообщество; B – мезофильное сообщество; C – ксерофильное сообщество. Растения: Sph – *Sphenophyllum*; Ph – *Phyllotheca*; Pr – *Paracalamites* и *Paracalamitina*; Eq – *Equisetina*; Pt (Od) – *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug.; Pt (Rh) – *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp; Sp – *Sphenopteris* (*Eusphenopteris*); Ps – *Psygmophyllum*; Cp – *Walchia appressa* Zal. – *Kungurodendron sharovii* S.Meyen; Rf – *Rufloria*; Via – *Viatcheslavia*; Pel – птеридоспермы порядка Peltaspermales; Sig – *Signacularia*; Pec – *Pecopteris*; Vol – хвойные порядка Voltziales.

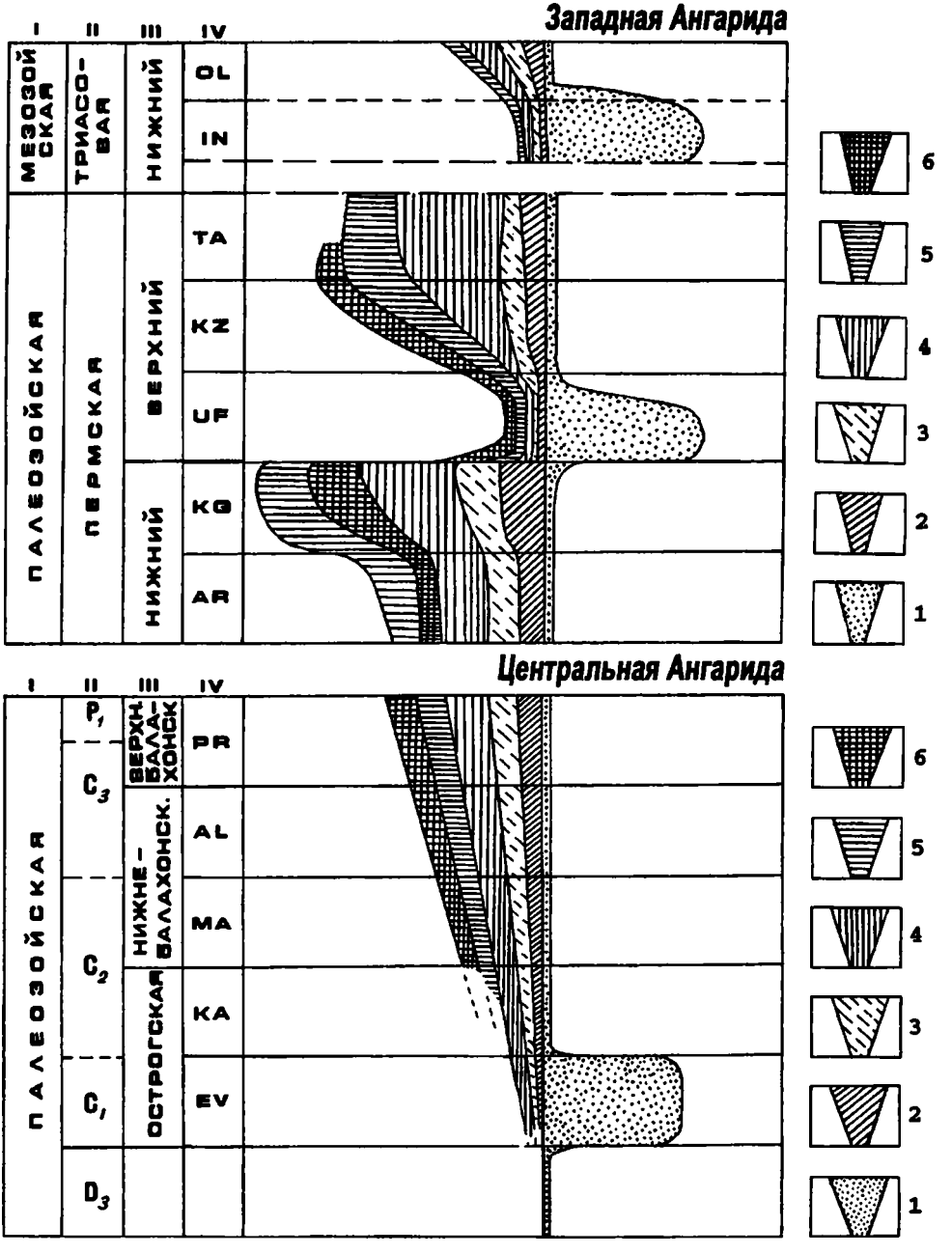


Рис. 20. Экологические кризисы в истории Ангарской растительности.
1 – плауновидные; 2 – членистостебельные; 3 – папоротники; 4 – птеридоспермы; 5 – гинкговые, дикранофилловые, хвойные; 6 – войновскиевые.

Предыстория. Раннекаменноугольный экологический кризис в Центральной Ангариде

Самый древний из регистрируемых в настоящее время экологических кризисов в истории ангарской растительности относится к рубежу девона и карбона. Его интерпретация далеко не однозначна. Детали подготовительной фазы этого кризиса неизвестны, поскольку позднедевонская предыстория каменноугольных флор Центральной Ангариды пока еще плохо изучена.

Парадоксальная фаза экологического кризиса – его разгар – очевидно приходилась на конец раннего – начало среднего карбона (острогский флористический комплекс и его аналоги). На этом интервале наблюдается исключительно низкое видовое разнообразие, ярко контрастирующее с таксономическим разнообразием выше и ниже по разрезу. Видовой состав комплексов лепидофитов незначительно меняется от местонахождения к местонахождению, но в целом представлен несколькими наиболее широко распространеннымн видами: *Tomiodendron ostrogianum* (Zal.) S.Meyen, *T. kemeroviense* (Chachl.) Radcz., *Angarodendron obrutschevii* Zal. Кроме них изредка встречаются прапапоротники *Chacassopteris* и птеридоспермы *Cardiopteridium* [Бетехтина и др., 1988]. Выше по разрезу растительные комплексы постепенно начинают обогащаться новыми элементами: появляются черновиевые со стерильными облиственными побегами типа *Phyllotheca* (так называемые филлотеки "ангарского облика"), бовманитовые *Sphenophyllum* (ангарские виды рода), птеридоспермы *Neuropteris*, *Angaropteridium*, *Angaridium*, «ангарские кордаиты» *Rufloria* (*Praerufloria*) и многие другие (Meyen, 1982).

К сожалению достоверных и достаточно подробных данных о фациальной приуроченности флористических комплексов и фитоценотической структуре посткризисных каменноугольных флор Центральной Ангариды еще нет. Существующие данные ограничены, в основном, анализом общих ландшафтных условий этого региона в широких временных рамках (Бетехтина, Горелова, 1978; Сивчиков, 2001). Однако исходя из высокого таксономического разнообразия средне-верхнекаменноугольных флор этого региона можно предположить, что разнообразие поткризисных каменноугольных сообществ Ангариды было довольно велико. Водные и полуводные сообщества состояли из членистостебельных (*Sphenophyllum*, *Annularia*, *Paracalamites*, *Phyllotheca*), мезофильные – из птеридоспермов (*Neuropteris*, *Angaropteridium*) и, возможно, некоторых папоротников, мезо- и ксерофильные – из "Ангарских кордаитов", т.е. войновскиевых (*Vojnovskya*, *Gaussia*, *Rufloria* и нескольких близких родов. Произрастание по меньшей мере части «ангарских кордаитов» в относительно сухих условиях предполагала М.Ф. Нейбург: «...Перелом в развитии этой группы... связан с резким изменением условий обитания на границе отложения осадков I и II свит, вызваным значительными поднятиями соседних участков суши. Многие типы [«*Noeggerathiopsis*» – С.Н.] при этом вымерли, другие переселялись на новые места, ...на возвышенные, более сухие участки" (Нейбург, 1948, с. 212, 213). Не исключено, что войновскиевые могли произрастать и в более широких экологических условиях.

Раннеуфимский (соликамский) экологический кризис в Приуралье (Западная Субангарида)

Наиболее полно охарактеризован кризисный интервал в эволюции растительности Западной Ангариды в границах первой половины пермского периода, приходящийся на первую половину уфимского века (соликамское время).

На протяжении приблизительно последней четверти артинского века и, особенно, в кунгурский век на большей части Среднего и Южного Приуралья существовала своеобразная флора, включавшая в свой состав довольно много эндемичных таксонов.

Верхнеартинские местонахождения растительных остатков в этом регионе, представлены преимущественно остатками членистостебельных *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. kutorgae* (Geinitz) Zalessky и *P. frigidus* Neub. Кроме них, часто встречаются древесины голосеменных *Dadoxylon* sp., скорее всего, принадлежавших "ангарским кордаитам", т.е. войновскиевым. Кроме этого, в некоторых наиболее богатых ориктоценозах встречены остатки папоротников *Pecopteris* cf. *uralica* Zal., фрагменты

стволов древовидных папоротников с рубцами от опавших ваий, побеги хвойных, относящихся к семейству Walchiaceae и древесины вальхиевых *Coenodendron* cf. *scottii* Zal.

В некоторых из местонахождений присутствуют птеридоспермы *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper и *Rhachiphyllum* (vel *Callipteris*) sp. Доминируют почти во всех местонахождениях остатки паракаламитов. Исключение составляют несколько разрезов, относящихся к нижней части верхнеартинского подъяруса, где в глубоководных отложениях в конкрециях с остатками гониатитов чаще встречаютс аллохтонные древесины голосеменных *Dadoxylon* sp.)

В позднеартинское время в Приуралье явно преобладали водные и полуводные сообщества гигро- и гидрофитов *Paracalamites frigidus – P. decoratus*. Более возвышенные местообитания были заселены мезофильными и, отчасти, мезо- и ксерофильными сообществами птеридоспермов с подчиненным участием папоротников, хвойных и войновскиевых.

Далее, в начале кунгурского века в Приуралье сформировалась бардинская флора. В филипповском горизонте кунгурского яруса таксономическое разнообразие остатков растений в ориктоценозах значительно выше по сравнению с артинскими местонахождениями, Появляются такие бардинские роды, как *Sadovnikovia* Naug., *Kerpia* Naug., *Bardia* Zal., *Kungurodendron* S.Meyen и др. Иренские фитоориктоценозы еще более разнообразны и включают в свой состав, в общей сложности, до двухсот видов высших растений.

Кунгурские ориктоценозы существенно различаются между собой доминирующими элементами. Сравнительный анализ типов ориктоценозов вместе с данными по их фациальной приуроченности позволяет установить с некоторой генерализацией типы исходных сообществ, В водных и полуводных палеофитоценозах преобладали паракаламиты и мелколистные филлотеки: *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., в качестве субдоминирующих для этой ассоциации видов выступали бовманитовые *Sphenophyllum biarmicum* Zal. – *Bowmanites biarmensis* Naug. В мезофильных сообществах доминировали пельтаспермовые *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp и псигмофиллоиды *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper. Элементами–ассекаторами этой растительной ассоциации были мараттиевые папоротники *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld и *Ptychocarpus distichus* Naug. В субплакорных условиях или, во всяком случае, в более сухих и удаленных от водоемов экотопах, произрастали ксерофиты, представленные, преимущественно, вальхиевыми хвойными *Kungurodendron* S.Meyen, *Walchia* Schimper. Реже в этом же сообществе присутствовали хвойные *Bardospermum rigidum* S. Meyen (=*Bardella splendida* Zalessky), а также войновскиевые, таксоцен которых был, по видимому, шире, чем у хвойных. Это следует из более широкого распространения в ангарских флорах родов *Rufloria, Lepeophyllum, Crassinervia* вместе с сопутствующими фруктификациями, а также из отсутствия фациальной избирательности во встречаемости остатков этих растений.

Указанные типы сообществ кунгурской растительности располагались закономерно по радиенту влажности, сменяя друг друга по мере удаления от бассейна. Естественно, имела место и мозаичность растительного покрова, обусловленная наличием водотоков и сложностью береговой линии с лагунами и заливами с нарушенной соленостью.

Таким образом, на протяжении артинского и кунгурского веков происходило постепенное развитие растительности, представленной в начале относительно бедными в таксономическом отношении сообществами гидро-, гигрофитов и ксерофитов артинского времени и, затем, трансформировавшуюся в богатейший бардинский флористический комплекс. Этот филоценогенетический процесс сопровождался активным видообразованием как среди птеридофитов, так и среди голосеменных.

На рубеже кунгурского и уфимского веков (стратиграфически соответствующем границе между отделами пермской системы традиционной стратиграфической шкалы) фитоценотическая ситуация изменилась коренным образом. Бардинская растительность вымирает, а ее место занимает "вячеславиевая" флора (Наугольных, 1992в).

Ориктоценозы этого интервала (соликамский горизонт уфимского яруса) представляют собой монодоминантные захоронения плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis* Zal, emend. Neub. Иногда в тех же местонахождениях встречаются остатки листостебельных мхов. Характерно то, что фитоориктоценозы с доминирующими вячеславиями встречены в различных фациях, от отложений лагун с отпечатками кристаллов гипса и каменной соли, до аллювиальных отложений, представленных песчаниками с волноприбойными знаками и элементами косой слоистости (Наугольных,

2001в). Это указывает на то, что катениальная последовательность в уфимской растительности редуцировалась до одного звена, населенного вячеславиями, образовывавшими древесный ярус и служившими эдификаторами растительности этого времени. В качестве видов-ассекаторов можно рассматривать листостебельные мхи *Intia* cf. *variabilis* Neub., встречающиеся не во всех местонахождениях с остатками вячеславий.

Только в начале шешминского времени (вторая половина уфимского века) видовое разнообразие высших растений в пределах данного региона стало восстанавливаться, а катениальная организация растительности усложняться (Naugolnykh, 2000b; Наугольных, 2004б). Часть таксонов возвращается из рефугиумов (псигмофиллоиды, каллиптериды), причем многие из них – с морфологическими (и, возможно, экологическими) инновациями.

Кризисность экологической ситуации в соликамское время отражают не только растительные сообщества. В большинстве изученных разрезов в этом интервале появляются мощные прослои строматолитов, маркирующие резкое изменения климата, отразившееся в изменении режима температуры и солености палеобассейна, располагавшегося в Приуралье.

Экологический кризис на рубеже перми и триаса – Западная Ангарида

Третья из анализируемых ситуаций приурочена к границе перми и триаса и географически была проявлена довольно широко – от Западной Ангариды до севера Катазиатской фитохории. Было высказано предложение рассматривать этот регион в качестве Евразийской аридной провинции (Wang, 1985, 1996a, 1996b). Некоторые признаки заставляют предположить, что сходные кризисные явления происходили на этом интервале в Центральной Ангариде.

Палеофитоценозы второй половины перми (за исключением соликамского времени) при первом приближении обнаруживают между собой много общего, что позволило объединить шешминскую, казанскую и раннетатарскую (уржумскую) флоры в единый филладодермовый флористический суперкомплекс (Есаулова, 1998а). Это вполне закономерно, поскольку шешминские-уржумские флоры этого региона были тесно связаны флорогенетически. Многие растения татариновой флоры были филогенетическими преемниками казанских таксонов. Так, очевидна филогенетическая связь казанских пельтаспермовых *Rhachiphyllum wangenheimii* (Fischer) Naug. с ассоциирующими пельтоидами *Peltaspermum qualenii* Naug. (Наугольных, 2002б) и татарских пельтаспермовых с простыми ланцетовидными листьями типа *Tatarina* S.Meyen – *Pursongia* Zal. (Гоманьков, Мейен, 1986; Naugolnykh, 2001a).

Общий характер ценотической организации и казанской, и раннетатарской растительности, видимо, был очень близким. Водные и полуводные сообщества были населены черновиевыми и (преимущественно, в казанской флоре) бовманитовыми, мезофильные сообщества – птеридоспермами (семейства Angaropeltidaceae и Pelaspermaceae) и более редкими папоротниками (в казанском веке представителями родов *Asterotheca*, *Acitheca*, *Todites*, *Oligocarpia* (Фефилова, 1973; Есаулова, 1996б); в татарском веке – "*Dvinopteridium*" *edemskii* Zsl., *Fefilopteris pilosa* Gom. и др. (Гоманьков, Мейен, 1986). Ксерофильные сообщества включали в свой состав хвойные (казанский век – *Pseudovoltzia*, *Ullmannia*, татарский век – *Quadrocladus*, *Geinitzia*: Meyen, 1997).

Отложения татарского и владимирского ярусов перекрываются литологически сходными толщами нижнего триаса (ветлужская серия, рыбинский горизонт), содержащими остатки *Pleuromeia rossica* Neub. Нижнетриасовая флора Русской платформы очень существенно отличается от татарской флоры этого региона своим исключительно бедным составом. На резкое обеднение родового разнообразия пельтаспермовых (порядок Peltaspermales) в этом интервале указывают, например, результаты математического анализа (Марков, Наугольных, 1998). Ветлужская растительность, как и соликамская, состояла из единственного катениального звена, представленного одной ассоциацией с безусловным доминированием *Pleuromeia rossica* Neub. Это, как и в предыдущих двух случаях, рассмотренных выше, монодоминантные сообщества с доминирующими изоэтовыми плауновидными (порядок Isoetales). Стратиграфически выше в Приуралье плевромейевая флора сменяется все более и более богатыми флористическими комплексами, включающими в свой состав многочисленные и разнообразные членистостебельные, папоротники, пельтаспермовые птеридоспермы и хвойные (Добрускина, 1980, 1982). Очень сходная картина наблюдается и в других районах Евразийской аридной провинции (Wang, 1993; Grauvogel-Stamm, 1999).

Вышеизложенные факты и представления об эволюции растительности начала карбона в Ан-

гариде и перми – начале триаса в Субангариде, сложившиеся к настоящему времени, автор попытался сопоставить с симптоматикой экологических кризисов, разработанной при изучении динамики развития наземных тетрапод и насекомых (Каландадзе, Раутиан, 1993; Жерихин, 1987). Из этих же работ заимствована используемая терминология и формулировка симптомов экологических кризисов.

Оказалось, что многие симптомы являются общими как для кризисов в истории сообществ наземных тетрапод и насекомых, так и растительных сообществ, Перечень тех симптомов, которые распознаются на палеоботаническом материале особенно уверенно, с краткими пояснениями приводится ниже.

Сокращения: D/C – раннекаменноугольный центральноангарский кризис; P_1/P_2 – соликамский западноангарский кризис; P/T – позднепермский-раннетриасовый ангарский кризис. В скобках после названия симптома или группы симптомов дается индексация, приводимая в работе Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1993).

Подготовительная фаза (1)

Возрастание темпа таксонообразования (1.1)

D/C – детальная предыстория кризисной ситуации неизвестна; P_1/P_2 – темпы видообразования ускоряются: в кунгурском веке в Приуралье появляется большое количество короткоживущих видов и родов (например, роды *Corynophyllites*, *Bardia*, *Kungurodendron*, *Bardospermum* и др.); P/T – та же ситуация: появляется много новых короткоживущих таксонов низкого ранга (например, роды *Fasciostomia*, *Fefilopteris*, *Peltaspermopsis*, *Tatarina*, *Doliostomia*, *Sachinia*, *Dvinostrobus* и др.).

Относительный континуум биоты всех стран, подверженных кризису (1.5).

D/C – детальная предыстория кризисной ситуации неизвестна; P_1/P_2 – почти во всей Западной Субангариде в кунгурском веке существовала довольно однотипная флора "бардинского" типа (на севере ограничена Печорским бассейном, где известна лекворкутская флора с многочисленными бардинскими элементами, на юге – Южным Приуральем), Некоторые бардинские растения встречаются в Казахстане и Средней Азии (Сарытайпан: Сикстель и др., 1975; Прибалхашье: Сальменова, 1978, 1979). P/T – так называемая "татариновая" флора, распространена по всей Западной Ангариде; некоторые из наиболее типичных таксонов этой флоры (*Tatarina*, *Phylladoderma* (*Aequistomia*), *Quadrocladus*) встречаются вдоль южной периферии Ангариды (Северный Китай: Wang, Wang, 1986).

Временная окрестность экологического кризиса (2)

Вымирание большого числа прежде широко распространенных таксонов (2.1)

D/C – вымирание типичных позднедевонских растений (большая часть Primofilices, прогимноспермов и др); этих растений в острогском флористическом комплексе уже нет; P_1/P_2 – вымирают все наиболее типичные бардинские таксоны (членистостебельные *Corynophyllites*, птеридоспермы *Alternopsis*, *Bardia*, хвойные *Kungurodendron*, *Bardospermum* и др.); P/T – та же ситуация: вымирают все наиболее специфичные виды и роды татариновой флоры (папортники *Fefilopteris*, лепидофиты *Fasciostomia*, птеридоспермы *Peltaspermopsis*, *Tatarina*, *Doliostomia*, хвойные *Sachinia*, *Dvinostrobus* и др.).

Появление таксонов, регулярно попадающих в палеонтологическую летопись только во временной окрестности кризиса (2.2.3)

D/C – появление своеобразных лепидофитов острогского типа (*Tomiodendron*, *Angarodendron*; P_1/P_2 – появление лепидофитов *Viatcheslavia vorcutensis*; P/T – появление плауновидных *Pleuromeia rossica*.

Архаизация биоты в разгар кризиса (2.5)

D/C – ?; P_1/P_2 – формируется сообщество с доминирующими древовидными лепидофитами; разнообразнейшая кунгурская биота насекомых сменяется однообразным комплексом с гигантскими стрекозами меганевридами (*Arctotypus*); сообщества такого типа в целом были гораздо более характерными для каменноугольного периода, чем для середины перми; P/T аналогичная ситуация: кроме лепидофитов, в местонахождениях доминируют остатки относительно архаичных тетрапод – лабиринтодонтов.

Смена экологических доминантов, выражающаяся в переходе ряда таксонов из категории редких и редчайших в категорию регулярно попадающих в палеонтологическую летопись и наоборот (2.6)

D/C – ?; P_1/P_2 – в кунгурском ярусе Приуралья плауновидные исключительно редки (Наугольных, 1994), а в соликамском горизонте уфимского яруса становятся доминирующими. Та же самая ситуация наблюдается с распространением листо-

стебельных мхов: в кунгурском ярусе в пределах региона нет ни одной достоверно зарегистрированной находки листостебельных мхов, а в соликамском горизонте уфимского яруса представители бриофитов встречаются очень часто и представлены, как правило, довольно крупными и развитыми формами; P/T – тот же самый эффект, что и на рубеже ранней и поздней перми: в татариновой флоре плауновидные исключительно редки и представлены редкими находками филлоидов *Ffasciostomia delicata* Gom. и декортицированными стволами и фрагментами коры (Арефьев, Наугольных, 1998, табл. II, фиг. 6). Во флоре раннего триаса лепидофиты становятся доминирующей группой.

Пороговое реагирование. Резкая смена таксономического состава биоты и состава жизненных форм доминирующих типов сообществ за сравнительно короткий интервал геологического времени (2.7).

D/C – резкая смена; P_1/P_2 – резкая смена; P/T – резкая смена.

Разгар экологического кризиса – парадоксальная фаза (3)

Резкое падение разнообразия биоты (3.3)

Во всех отмеченных случаях таксономическое разнообразие растительных сообществ падает очень резко от многих десятков и даже сотен видов до двух-трех видов.

Некоторое понижение темпа вымирания (вымирать больше нечему !), резкое понижение темпа таксонообразования, понижение напряженности факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения (3.1–3.2, 3.4)

Эти симптомы связаны скорее с интерпретацией, нежели с реальной фактологической картиной. Тем не менее, судя по косвенным признакам, все они были свойственны всем анализируемым интервалам.

Разрушение прежней структуры сообществ (3.5)

Во всех трех случаях, сложные катениальные последовательности сообществ предкризисных интервалов сменились примитивными одновеньевыми катенами, характерными для пионерных сообществ.

Утрата соответствия филогенетической и экологической специализации ряда таксонов (3.6)

D/C – ?, P_1/P_2 – ориентированный на мезофильные и ксерофильные условия призрастания род *Rufloria* S.Meyen встречается в субавтохтонном состоянии (правда, исключительно редко) в гидро- и гигрофильных растительных ассоциациях и в соотвествующих фациях; P/T – это же явление, связанное с изменением соответствия экологической и филогенетической специализации, отмечается для раннетриасовых хвойных, остатки которых изредка встречаются в одних ориктоценозах с плевромейями [Добрускина, 1982].

Повышение экологической валентности неспециализированных эврибионтных форм (3.8)

D/C – повышение экологической валентности лепидофитов острогского комплекса; P_1/P_2 – повышение экологической валентности *Viatcheslavia* (субавтохтонные остатки этого плауновидного встречены в различных по генезису фациях – лагунных и русловых); P/T – аналогичная картина наблюдается в фациальной приуроченности остатков *Pleuromeia*.

Выпадение из палеонтологической летописи таксонов, сохраняющихся в ходе кризиса без существенных изменений (3.9)

D/C – в онодоминантных ориктоценозах с острогскими лепидофитами отсутствуют папоротники (Primofilices), встречающиеся выше по разрезу [Бетехтина и др., 1988] и широко распространенные в верхнедевонских отложениях этого региона; P_1/P_2 – в монодоминантных ориктоценозах с *Viatcheslavia* очень редки или полностью отсутствуют представители родов *Paracalamites*, *Psygmophyllum*, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*), хвойные семейства Walchiaceae, в то время как эти таксоны широко распространены стратиграфически выше и ниже кризисного интервала; P/T – в монодоминантных ориктоценозах с *Pleuromeia* отсутствуют пельтаспермовые птеридоспермы и исключительно редки хвойные, часто встречающиеся ниже и выше кризисного интервала.

Завершение экологического кризиса (драматическая и успокоительная фазы, 4)

Резкое повышение темпа таксонообразования, опережающего также ускорившийся темп вымирания (4.2)

Отчетливо фиксируется во всех трех анализируемых ситуациях: D/C появление и развитие многих таксонов "птеридоспермового" флористического комплекса в Центральной Ангариде; P_1/P_2 – появление и бурное развитие таксонов шешминского флористического комплекса в Западной Субангариде; P/T – формирование и ши-

рокое распространение флоры *Scytophyllum* (Добрускина, 1982).

Наиболее важным из полученных результатов является выявление поразительного сходства симтомов локальных экологических кризисов в развитии некоторых флор геологического прошлого и симптомов, выявленных на основе изучения глобальных экологических кризисов в истории континентальных биот. Значительные различия во временных и пространственных масштабах кризисов оказались во многом несущественными: большая часть симптомов остается постоянной.

Особое внимание обращает на себя общность жизненных форм и близкое родство таксонов, становившихся безусловными доминантами в кризисных условиях. Это может объясняться высокой физиологической толерантностью и отсутствием узкой специализации у этих форм.

Наиболее вероятными причинами описанных выше экологических кризисов в истории ангарской растительности были флуктуации климата, изменение физико-географический условий, в первую очередь изменение градиента влажности. Кризисы приходятся на интервалы, в течение которых гумидные или семиаридные условия менялись на более аридные, что в некоторых случаях отражалось и на седиментогенезе.

Глава 7
Палеофитогеография перми. Концепция смешанных флор

Основная часть настоящей главы посвящена палеофитогеографическому положению приуральских флор ранней и начала поздней перми. Но проблема эта должна рассматриваться в более широком контексте: в рамках фитогеографического районирования растительности Земного шара в пермском периоде в целом.

На рис. 21–23 показано расположение некоторых пермских флор ассельско-сакмарского, артинско-кунгурского и казанско-раннетатарского возраста. Характер смешения фитогеографически разнородных элементов в разных флорах показан крапом (см. легенду к рисункам). На традиционных фитогеографических картах перми многие из этих флор не учитывались, поскольку подробные сведения о их таксономическом составе появились лишь в последние годы. Некоторые из этих флор имеют решающее значение для правильного понимания фитогеографических особенностей пермского периода.

Ниже приведены сведения о наиболее важных пермских флорах смешанного таксономического состава.

Евразия

Гвадалканал (Урбана и др.). Одной из наиболее полно охарактеризованных смешанных флор раннепермского (предположительно, кунгурского) возраста является флора Иберийского полуострова (Испания), известная из нескольких местонахождений. В палеоботанической литературе последних лет ее обычно цитируют как "флору Гвадалканала" Самое таксономически богатое местонахождение растительных остатков гвадалканалской флоры – Урбана. Флора Гвадалканала описана в большом цикле публикаций проф. Ж.Брутэна, опубликовавшего крупную монографию, объединяющую характеристику как макроостатков растений, так и пыльцы и спор из Гвадалканала (Broutin, 1974, 1977, 1985, 1986). Главные выводы, которые сделал Брутэн: (1) при большом количестве верхнекаменноугольных (стефанских) и нижнепермских (отэнских) элементов, среди макроостатков растений Гвадалканала не обнаружены представители родов *Alethopteris* и *Odontopteris*; (2) отмечено присутствие редко встречающихся в Гвадалканалской флоре каменноугольных птеридоспермов родов *Callipteridium*, *Neuropteris* и *Linopteris*; (3) во флоре присутствует значительное количество хвойных семейства Walchiaceae: *Walchia* (=*Lebahia*), *Ernestiodendron* и *Feysia*, а также мезоксерофитных пельтаспермовых птеридоспермов – каллиптерид; (4) для флоры характерны многочисленные гинкгофиты *Ginkgoites* sp., *Ginkgophytopsis* aff. *kidstonii* (Seward) Hoeg, *Ginkgophyllum boureaui* Broutin, *Psygmophyllum* spp., *Pelourdea* sp., *Rhipidopsis baetica* Broutin (=*Baiera baetica* Broutin), *Rhipidopsis* spp.; (5) В Гвадалканалской флоре отмечается присутствие мигрантов из Катазиатской области – *Protoblechnum wongii*, *Psygmophyllum multipartitum*, *Fascipteris* cf. *robusta*, *Lobatannularia* spp.; (6) отмечается присутствие ангарских элементов *Prynadaeopteris anthriscifolia* (Goepp.) Radcz., *Koretrophyllites crassinervis* Broutin (эндемичный гвадалканалский вид ангарского рода), *Annulina* sp., *Entsovia* sp., *Rhipidopsis* cf. *ginkgoides* Schmalh. Одновременно с анализом комплексов макроостатков растений Брутэн указал на гетерогенность споро-пыльцевых комплексов флоры Гвадалканала: исключительно редкую встречаемость спор, принадлежащих формальным родам *Punctatisporites*, *Lycospora* и *Thymnospora*; присутствие в большом количестве пыльцы, типичной для европейского ротлигенда (роды *Potonieisporites*, *Protohaploxypinus*, *Gardenasporites*); присутствие в спорово-пыльцевых комплексах ангарских, гондванских и катазиатских элементов.

Пена-Сагра. Помимо гвадалканалской флоры на Иберийском полуострове известно еще одно очень необычное местонахождение растительных остатков – Пена Сагра (Pena Sagra), располагающееся в северо-восточной Испании, в Кантабрийских горах. В этом местонахождении найдены вайи *Supaia*, практически неотличимые от типичных северо-американских представителей этого рода

АССЕЛЬСКИЙ-САКМАРСКИЙ

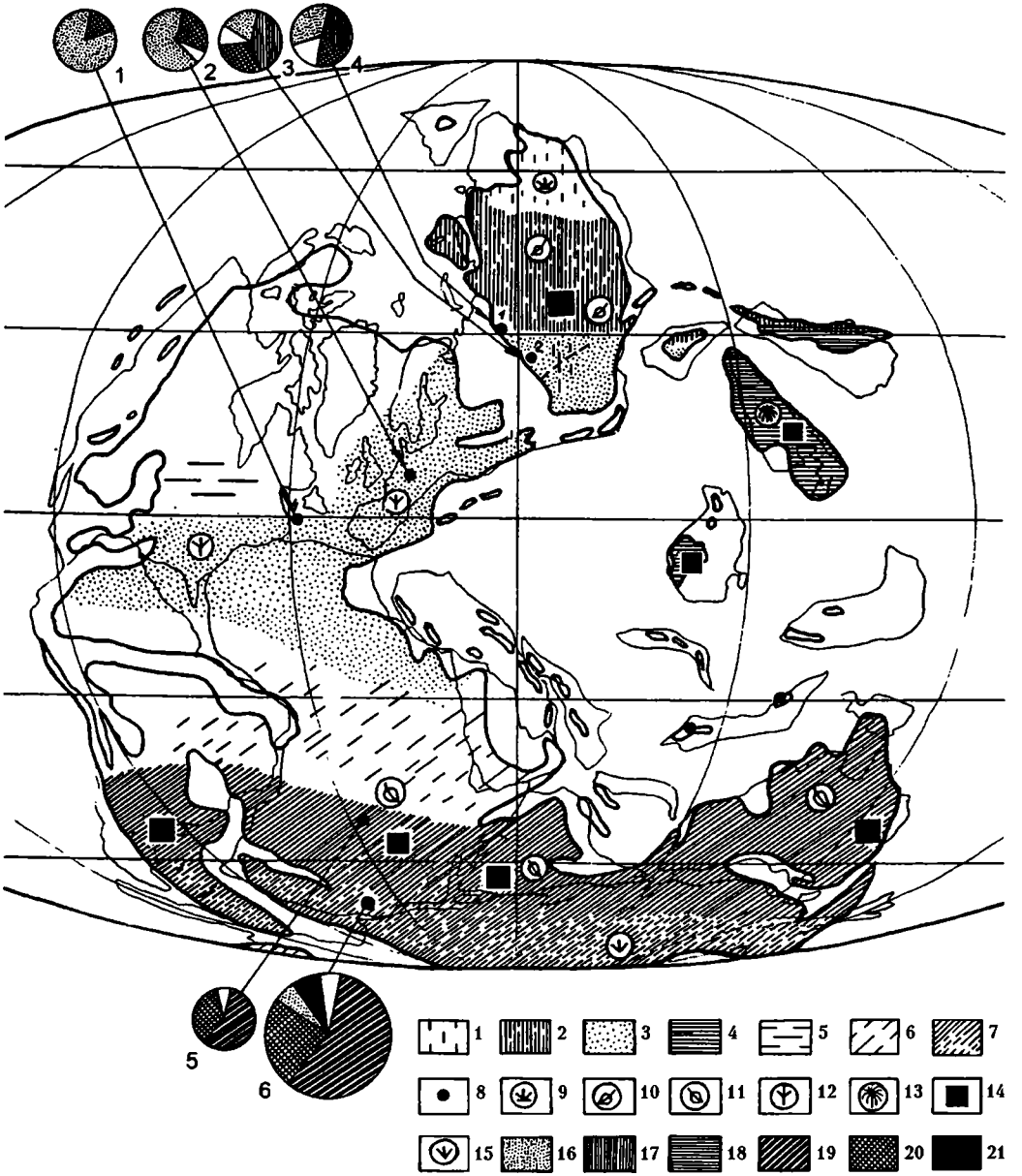


Рис. 21. Палеофитогеография ассельского и сакмарского веков. Флоры (на рис. 21–23 показаны круговыми диаграммами): 1 – Prince Edward Island (Ziegler et al., 2002); 2 – Alsenz (Lausberg, Kerp, 2000); 3 – Южный Урал; 4 – нижнекосьинская флора; 5 – Lukuga (Hoeg, Bose, 1960); 6 – Transvaal (Plumstead, 1973).

Условные обозначения к рис. 21–23:

1–7 – картируемые биомы: 1 – обедненная бореальная растительность тундрового или лесотундрового типа, 2 – типично-ангарская листопадная растительность (пермский аналог современных бореальных лисов, «тайга»), 3 – тропическо-

Рис. 21 (окончание)

экваториальные засушливые зоны, растительность средиземноморского типа, 4 – экваториальная и тропическая вечнозеленая растительность, сходная с современными дождевыми лесами, 5 – ксерофильная растительность бессточных котловин, 6 – зона смешения растительности средиземноморского типа (еврамерийский тип флор) и растительности южного умеренного и холодно-умеренного биома (гондванский тип флор), 7 – нотальная листопадная растительность с доминированием глоссоптерид, 8 – географическое положение местонахождений ископаемых флор. Жизненные формы высших растений и типы ландшафтов (9–13, 15): 9 – хамефиты и гемикриптофиты, кустарники, тундра и лесотундра; 10 – фанерофиты, древовидные листопадные формы северного полушария (войновскиевые); 11 – фанерофиты, древовидные листопадные формы южного полушария («глоссоптериды»); 12 – ксерофиты, представленные фанерофитами и хамефитами; аридные ландшафты, колонизированные пельтаспермовыми птеридоспермами и хвойными; 13 – приэкваториальные дождевые леса; 14 – зоны углеобразования; 15 – хамефиты и гемикриптофиты; предполагаемая тундровая зона южного полушария (нотальная область, Гондвана). Круговые диаграммы (16–21); роды – фитогеографические маркеры: 16 – еврамерийские; 17 – ангарские; 18 – катазиатские; 19 – гондванские; 20 – космополитные; 21 – эндемичные. Расположение континентов на рис. 21–23 дано по А.Зиглеру (Ziegler et al., 1998). Размер круговых диаграмм соответствует таксономическому разнообразию флор на родовом уровне: I – 1–5; II – 6–19; III – 20–39; IV – 40–60.

(Gand et al., 1997). Возраст местонахождения определяется как артинско-кунгурский.

Хазро. Самое известное из южно-европейских местонахождений смешанных флор – Хазро в Турции, где присутствуют еврамерийские, гондванские и катазиатские элементы (Wagner, 1962; Archangelsky, Wagner, 1983). Флора Хазро включает в свой состав катазиатские виды *Bicoemplectopteris hallei* Asama, *Fascipteris hallei* (Kawasaki) Gu et Zhi, *Pseudomariopteris hallei* (Stockmans et Mathieu) Wagner, *Cladophlebis tenuicostata* (Halle) Archangelsky et Wagner, *Pecopteris* (*Asterotheca*?) *calcarata* Gu et Zhi, *Dizeugotheca* sp., *Sphenophyllum* cf. *koboense* Kobatake, *Lobatannularia heianensis* (Kodara) Kawasaki. Как еврамерийско-катазиатские элементы могут рассматриваться пекоптериды *Pecopteris nitida* Wagner и *P. pirae* Wagner. Во флоре довольно много гондванских элементов: *Glossopteris anatolica* Archangelsky et Wagner [до работы (Archangelsky, Wagner, 1983) этот вид был определен как *Glossopteris* cf. *stricta* Bunbury], а также простоперистые вайи *Botrychiopsis* sp. Листья *G. anatolica* довольно обычны во флоре Хазро, встречаются в угленосных фациях, но никогда не доминируют. Возраст флоры Хазро по фораминиферм (Fontaine et al., 1980) определяется как джульфинский, т.е. татарский по общей стратиграфической шкале.

Унайзах. Смешанная флора с доминирующими еврамерийскими, а также присутствующими катазиатскими и гондванскими элементами была описана из центральной части Саудовской Аравии (местонахождение Унайзах – Unayzah). Возраст местонахождения первоначально определялся как раннепермский (El-Khayal et al., 1980), но позднее был уточнен и сейчас считается позднепермским. Флора содержит следующие таксоны: *Annularia mucronata* Shenk, *Lobatannularia* cf. *heianensis* Kodaira, *Pecopteris phegopteroides* Feistmantel, *P.* cf. *wongii* Halle, *Gemellitheca saudica* Wagner, Hill, El-Khayal, *Qasimia schyfsmae* (Lemoigne) Hill, Wagner et El-Khayal, *Cladophlebis* aff. *roylei* Arber, *Fascipteris hallei* (Kawasaki) Lee et al., *Taeniopteris* sp., *Marattiopsis* sp.(=? *Qasimia schyfsmae*), *Gangamopteris* sp. (это растение было ошибочно определено И.Лемуанем как *Zamiopteris* (?) sp.), *Dadoxylon* spp., *Cordaites* sp. (Lemoigne, 1981; El-Khayal, Wagner, 1983; Hill et al., 1985; Wagner et al., 1985).

Хариф. Одним из самых ярких событий последних десятилетий было открытие смешанной флоры Хариф (Ghariff) в Омане, на Аравийском полуострове (Broutin et al., 1995). Возраст флоры по подстилающим и перекрывающим слоям с морской фауной определяется как кубергандинский (уфимский). Из слоев с макромерными растительными остатками были выделены споры и пыльца, включающие в свой состав споры *Laevigatosporites vulgaris*, *Leiotriletes* spp., *Retusotriletes* cf. *simplex*, *Calamospora* sp., *Verrucosisporites* sp., *Cyclogranisporites arenosus*, *Polypodiisporites* cf. *mutabilis*, *Cristatisporites* sp., *Brazilea* sp., одномешковую пыльцу *Florinites pellucidus*, *F. eremus*, *Potonieisporites novicus*, *Playfordiaspora crenulata*, *Scheuringipollenites ovatus*, неребристую (небороздчатую, лишенную тэний) двумешковую пыльцу *Vitreisporites pallidus*, *Vesicaspora schemeli*, *Falcisporites* sp., *Gardenasporites* sp., *Cedripites priscus*, *Platysaccus* sp., ребристую двумешковую пыльцу *Protohaploxypinus amplus*, *P. dvinensis*, *P. hartii*, *P. limpidus*, *P. microcorpus*, *P. pennulatus*, *P. perfecta*, *Lunatisporites* cf. *pellucidus*, *Lueckisporites singhii*, *L. virkkiae*, *Corisaccites alutas*, *Striatoabieites multistriatus*, *S. richteri*, *Striatopodocarpites cancellatus*, *S. fusus*, *Gutullapollenites neohannonicus*, *Weylandites lucifer*. В палиноспектре доминирует пыльца *Protohaploxipinus*, сходная с *P. microcorpus* – видом, характерным для перми Гондваны и отмечаемом в разрезе Соляного Кряжа (Salt Range, Пакистан).

Среди макроостатков растений во флоре Хариф присутствуют гондванские элементы *Glos-*

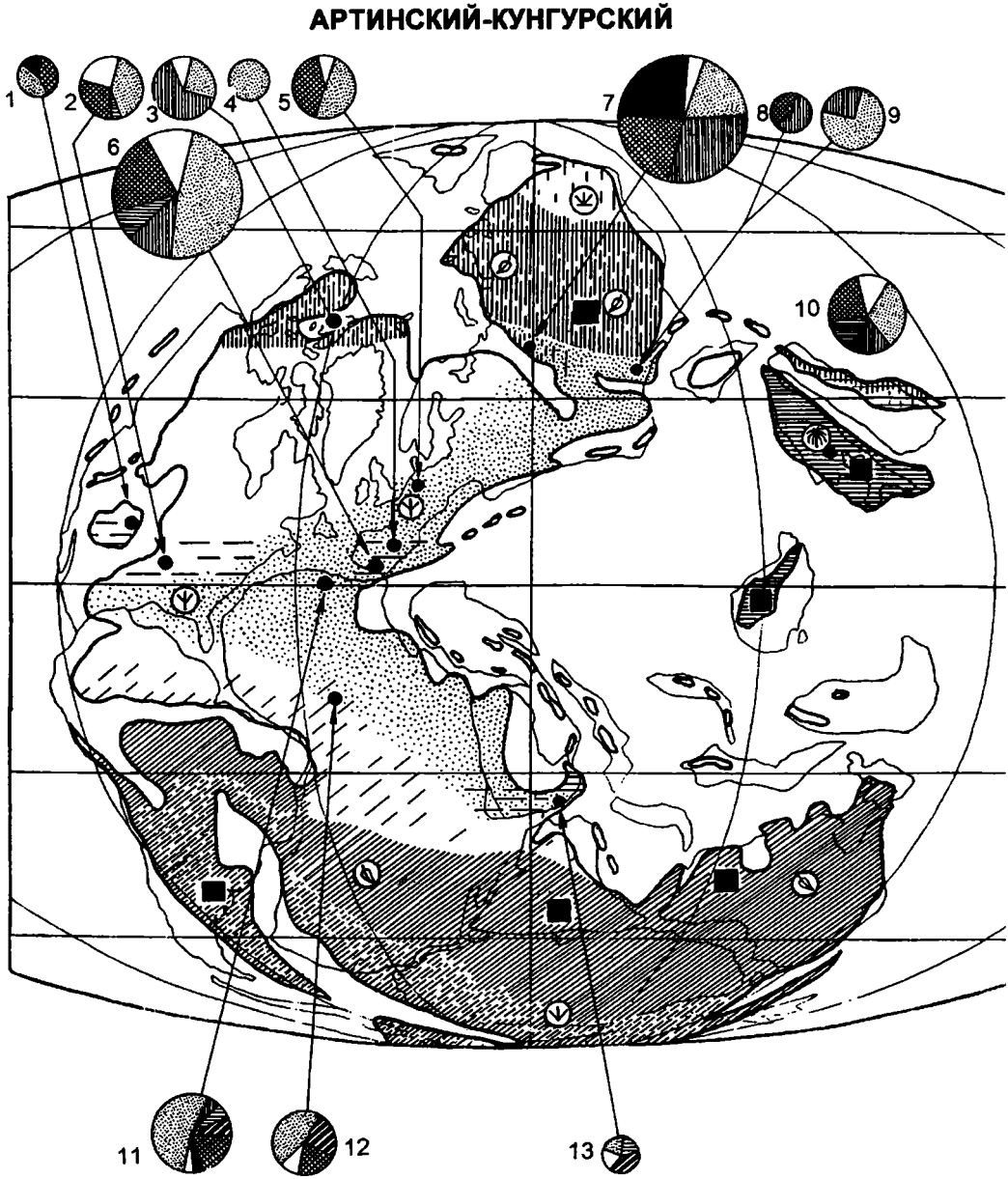


Рис. 22. Палеофитогеография артинского и кунгурского веков. Флоры: 1 – Hermit (Read, Mamay, 1964); 2 – Clear Fork (Read, Mamay, 1964); 3 – Axel Herber Island (LePage et al., 2003); 4 – Pena Sagra (Gand et al., 1997); 5 – Elmshorn (Mädler, 1992); 6 – Guadalcanal (Broutin, 1974, 1977, 1985, 1986); 7 – флора кунгурского яруса Среднего Приуралья (Наугольных, 1998); 8 – кызылкиинская флора (Сальменова, 1978, 1979); 9 – кармызская флора (Салменова, 1978, 1979); 10 – Taiyuan (Wang, 1996a); 11 – Tiddas (Broutin et al., 1987); 12 – Niger (Broutin et al., 1990); 13 – Ghariff (Broutin et al., 1995).

Условные обозначения см. на рис. 21

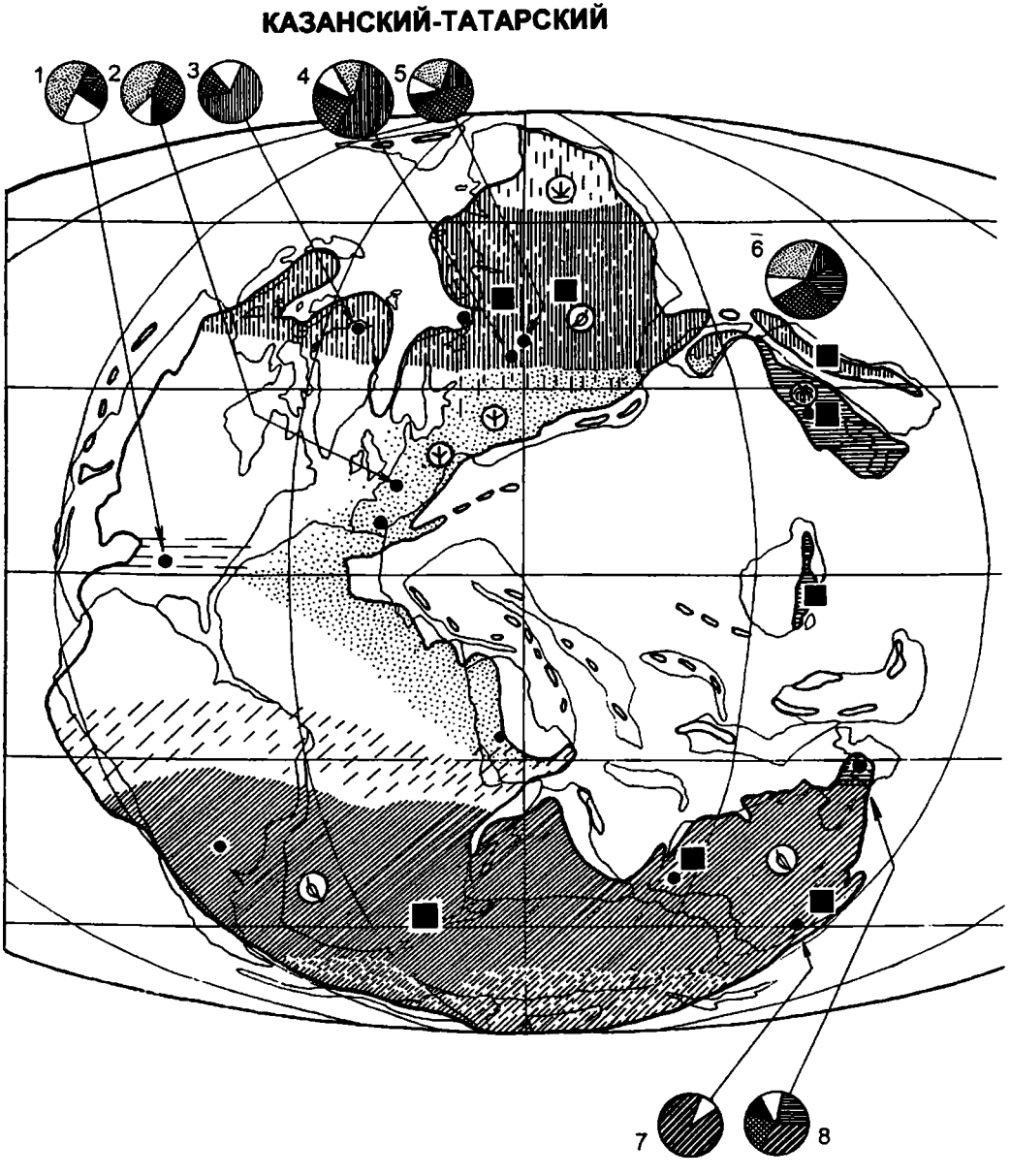


Рис. 23. Палеофитогеография казанского и татарского веков. Флоры: 1 – Pease River (DiMichele et al., 2001); 2 – Zechstein (Weigelt, 1928, 1930, Daber, 1960; Schweitzer, 1960, 1963, 1968; Haubold, Schaumberg, 1985; и др.); 3 – Midtkap (Wagner et al., 1999, 2002); 4 – Тарловка (Тефанова, 1971; Владимирович, 1986; Есаулова, 1986); 5 – Белебей (Наугольных, 2002б); 6 – Shiquanfeng (Wang, 1986); 7 – Sydney (Retallack, 1980); 8 – Irian Jaia (Rigby, 1996).
Условные обозначения см. на рис. 21

sopteris cf. *occidentalis* White, *Glossopteris* spp., женские фруктификации типа *Arberia*, еврамерийские хвойные *Otovicia* (al. *Walchia*) *hypnoides* (Brongn.) Kerp et al., каламостахиевые *Calamites gigas* Brongn., гинкгофиты *Baieroxylon implexum* (Zimmermann) Greguss, а также катазиатские цикадофиты *Tingia* aff. *hamaguchii* (Broutin et al., 1995; Berthelin et al., 2003).

Сары-Тайпан. В Средней Азии располагается одно очень интересное местонахождение растительных остатков кунгурского возраста – Сары-Тайпан. Сарытайпанскую флору трудно считать смешанной, поскольку она включает в свой состав исключительно ангарские растения с очень незначительной примесью эндемиков. Таксономический состав флоры: *Vojnovskya stankevichii* Sixtel, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., *Lepeophyllum* sp., *Crassinervia* spp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Phyllotheca* sp., *Walchia* sp., *Samaropsis karamasarensis* Sixtel (= *S. rectialata* Neub.). Кроме перечисленных выше таксонов, но значительно реже, встречаются фрагменты древесин с септированной сердцевиной, семена *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Demetrocarpus* sp. (Сикстель и др., 1975; собственные определения автора по коллекциям Н.Н. Каландадзе, хранящимся в Геологическом музее им. Вернадского и Геологическом институте РАН, г. Москва).

Интерес, который вызывает к себе эта флора, в первую очередь определяется тем, что она довольно удалена от региона с развитием типично ангарской растительности (Сибирь), но, вместе с тем, имеет отчетливо ангарский облик. Это может указывать на существенно более сложный характер границы между фитохориями в этом регионе, чем это было принято считать ранее (Meyen, 1982; Мейен, 1992).

Иран и Афганистан. Типичная смешанная флора с доминированием катазиатских элементов характеризует местонахождение Га'ара в западном Иране (Ga'ara; Ctyroky, 1973). Возраст местонахождения определяется как позднепермский. В состав флоры входят *Lobatannularia heianensis* (Kodaira) Kawasaki, *Plagiozamites oblongifolius* Halle, *Pecopteris* sp., *Taeniopteris* sp., *Protoblechnum* sp. В песчаных прослоях той же формации встречены декортицированные стволы еврамерийских лепидофитов, определеныые как *Sigillaria* sp. (предположительно, *Subsigillaria*, форма сохранности *Syringiodendron*). Тафономическая избирательность, с которой распределены в разрезе катазиатские и еврамерийские элементы, указывает на то, что первоначально они входили в разные растительные ассоциации – околоводную с лепидофитами и характерную для более возвышенных частей побережья ассоциацию с катазиатскими элементами. Из располагающихся в том же регионе местонахождений Афганистана С.В. Мейен определял еврамерийские (*Pecopteris* еврамерийсколго облика), катазиатские (*Lobatannularia*) и ангарские (*Phylladoderma*) элементы (Мейен, 1981). Общий таксономический список верхнепермской флоры Афганистана: *Lobatannularia* sp., *Pecopteris* sp., *Taeniopteris* sp., *Pursongia* sp., *Phylladoderma* sp., *Cordaites* sp., *Walchia* sp. (Meyen, 2002).

Тибет и Кашмир. Совершенно неожиданным было обнаружение смешанных раннепермских гондвано-катазиатских флор на Тибете и в Кашмире (Li et al., 1985; Li, 1986; Li et al. 1991; Li, Wu, 1996; и др.). Долгое время считалось общепризнанным, что Индия и остальная часть Евразийского континента в позднем палеозое были разделены, что и обуславливало столь большой контраст между пермскими флорами Индии и Китая. Однако открытие смешанных катазиатско-гондванских флор в Кашмире и на Тибете указывает на то, что уже в раннепермскую эпоху существовали широкие возможности для миграционных обменов между индийской (гондванской) флорой и флорами Катазии. Список таксонов, установленных по макроостаткам растений включает следующие катазиатские элементы: *Sphenophyllum thonii* var. *minor*, *S. thonii* var. *archangelskyi*, *S. thonii* var. *waltoni*, *Rajahia mamalensis*, *Pecopteris mamalensis*, *Lobatannularia ensifolia*, *L. sinensis* var. *curvifolia*, *L. lingulata*, а также гондванские элементы: *Trizygia speciosa*, *Gangamopteris kashmirensis*, *Glossopteris communis*, *G. cordatifolia*, *G. dingriensis*, *G. intermittens*, *G. longicaulis*, *G. hishatbaghensis*, *G. taeniopteroides*, *Ginkgophyllum* (al. *Psygmophyllum* sensu Arber) *haydenii*, *G. sahnii* (Singh et al., 1982; Pant et al., 1984; Li, Rigby, Wu, 1991; Chandra, Keqin, 1997).

Таиланд (Фетчабун). В Таиланде помимо типично катазиатских флористических комплексов с гигантоптеридами (Asama et al., 1968) известна флора (Phetchabun; Kon'no, 1963, 1966; Asama, 1966), включающая в свой состав как катазиатские, так и гондванские элементы. Общий список таксонов флоры Фетчабун, имеющей возраст от кунгурского до казанского: *Bowmanites* sp., *Sphenophyllum trapaefolium* Stockmans et Mathieu, *S. phetchabunensis* Asama, *Alethopteris thailandica* Kon'no, *Glossopteris* cf. *angustifolia*

Brongn., *Palaeovittaria parvifolia* Kon'no, *Taeniopteris hallei* Kawasaki, *T.* cf. *serrulata* Kawasaki, *T. thailandica* Asama, *T. konnoi* Asama, *T. nystroemii* Halle, *T. hallei* Kawasaki, *T. iwaii* Asama, *Taeniopteris* sp., *Cordaites principalis* (Germar) Gein., *Poacordaites phetchabunensis* Kon'no, *P. linearis* Grand'Eury, *Pecopteris* sp., *Protoblechnum wongii* Halle, *Psygmophyllum komalarjunii* Asama, *Psygmophyllum* (?) sp., *Samaropsis* sp. (Bunopas, 1981).

Дальний Восток (Приморье). Весьма своеобразные смешанные флоры, содержащие в своем составе ангарские (*Rufloria*, *Vojnovskya*, *Zamiopteris*, *Comia*, *Psygmophyllum*, *Gaussia*, *Nephropsis*: Зимина, 1967, 1969), катазиатские (листья членистостебельных типа *Lobatannularia*, а также *Taeniopteris*, близкие катазиатским видам рода), гондванские (*Glossopteris*, *Gangamopteris*) элементы, известны из верхов нижней и верхей перми Дальнего Востока (Зимина, 1977).

Африка

Марокко 1. Следующей смешанной флорой, располагающейся к юго-востоку от Гвадалканала является раннепермская (также, скорее всего, кунгурская) флора Центрального Марокко (El Vartiti et al., 1986; Aassoumi, 1994). В этой флоре наряду с богатым комплексом типично еврамерийских растений присутствуют катазиатские, ангарские и гондванские элементы. Еврамерийские таксоны: *Annularia* spp., *Asterophyllites* cf. *dumasii* Zeiller, *Calamites* cf. *cistii* Brongn., *C. gigas* Brongn., *C. suckowii* Brongn., *Pecopteris* cf. *aspidioides* Sternberg, *P.* cf. *densifolia* Goepp., *Sphenopteris germanica* Weiss, *Callipteridium marginatum* Aassoumi, *Neuropteris* sp., *Odontopteris gimmii* Remy, *Taeniopteris abnormis* Gutbier, *Taeniopteris* spp., *Peltaspermum* sp., *Lodevia nicklesii* (Zeiller) Haubold et Kerp, *Rhachiphyllum schenkii* (Heyer) Haubold et Kerp, *Rhachiphyllum* sp., *Dichophyllum* cf. *flabellifera* Haubold et Kerp, *Autunia* (al. *Callipteris*) *conferta* (Sternb.) Kerp, *Ginkgophyllum* spp., *Sphenobaiera digitata* Florin, *Sphenobaiera* sp., *Cordaites* cf. *angulosostriatus* Grand'Eury, *C.* cf. *principalis* Germar, *Cordaites* sp., *Poacordaites* sp., *Walchia piniformis* Sternb., *Ernestiodendron filiciforme* (Sternb.) Florin, *Otovicia* (al. *Walchia*) *hypnoides* (Brongn.) Kerp et al., *Culmitzscia parvifolia* (Florin) Clement-Westerhof, *C. speciosa* (Florin) Clement-Westerhof, *C. laxifolia* (Florin) Clement-Westerhof, *Feysia minutifolia* Broutin et Kerp, *Cordaicarpus* sp., *Gomphostrobus bifidus* (Gein.) Zeiller et Potonie, *Dicranophyllum* spp. Катазиатские таксоны: *Annularia* cf. *hunanensis* Gu et Zhi, *Pecopteris* cf. *chihliensis* Stockmans et Mathieu, *P.* cf. *lativenosa* Halle, *Sphenopteris* cf. *pseudogermanica* Halle, *Protoblechnum* cf. *wongii* Halle. Гондванские таксоны: *Glossopteris communis* Feistmantel, *Gangamopteris* sp. Ангарские таксоны: *Mostotchkia* sp.

Сходство флоры Центрального Марокко и Гвадалканала очевидно. Разница заключается лишь в большем количестве ангарских элементов во флоре Гвадалканала и в присутствии листьев *Glossopteris communis* во флоре Центрального Марокко. Вместе с тем, марокканская флора имеет несколько более древний – ассельский или сакмарский возраст.

Марокко 2 (Демнат). В Марокко известна еще одна нижнепермская флора из района Демнат (Demnate, Высокий Атлас). Эта флора типично еврамерийская и содержит в своем составе виды, характерные для позднекаменноугольных (стефанских) флор Европы, представленные, в основном, гидрофильными элементами, а также более ксерофитные виды, типичные для европейского отэна (Doubinger, Roy-Dias, 1986). Общий состав флоры: *Pecopteris densifolia* (Goepp.) Zeiller, *P. affinis* Brongn., *P. polypodioides* (Sternb.) Doubinger, *Asterophyllites longifoilus* (Sternb.) Brongn., *Calamites cistii* Brongn., *Annularia stellata* (Schloth.) Brongn., *Sphenophyllum* cf. *oblongifoium* Germar et Kaulfus, *Odontopteris dufrenoyi* (Brongn.) Zeiller, *O.* cf. *brardii* Brongn., *O. subcrenulata* (Rost), *Aulacopteris* sp. (побег одонтоптероидного птеридосперма), *Dichophyllum flabelliferum* (Weiss) Haubold et Kerp, *Autunia conferta* (Sternb.) Kerp, *Walchia piniformis* Sternb., *Culmitzschia* (*Lebachia*) *speciosa* (Florin) Clement-Westerhof, *C. laxifolia* (Florin) Clement-Westerhof, *Otovicia hypnoides* (Brongn.) Kerp et al., *Walchia* (? *Ernestiodendron*) cf. *germanica* Florin, *Walchianthus* sp., *Samaropsis* sp., *Dicranophyllum* cf. *gallicum* Grand'Eury (Doubinger, Roy-Dias, 1986; список составлен с учетом изменившейся номенклатуры названий растений).

Нигер (Арлит). Пермская смешанная флора Нигера, известная из местонахождения Арлит (Arlit; Rouvre, 1988) содержит следующие виды: *Autunia* (al. *Callipteris*) *conferta*, *Walchia piniformis*, кордаиты еврамерийского облика *Pachycordaites lingulatus* Grand'Eury, *Dorycordaites* sp., *Artisia* sp., семена *Samaropsis surange* Lele, *S. emarginatus* Surange et Lele, *Cordaicarpus* cf. *ovatus* Lele, *C. furcatus* Surange et Lele, *Nucellangium* sp., *Cornucarpus acutus* Lindley et Hutton, *Samarospermum* sp., *Mucrospermum ovatum* Rouvre, *Phyllocarpus bi-*

fidus Rouvre, *Pedicellocarpus elongatus* Rouvre. Таксономический список содержит как типично еврамерийские, так и гондванские формы.

Новая Гвинея

Одна из наиболее интересных и хорошо документированных смешанных флор описана из западной части Новой Гвинеи (Irian Jaya; Jongmans, 1940; Rigby, 1996). Флора включает в свой состав как гондванские, так и катазиатские элементы, причем остатки индекс-таксонов *Glossopteris* и *Gigantonoclea* иногда даже соседствуют на одних и тех же образцах. Общий список флоры: *Trizygia speciosa*, *Pecopteris* spp., *Ptychocarpus* sp., *Cladophlebis* sp., *Fascipteris aidunae* Rigby, *Glossopteris irianii* Rigby, *Glossopteris* sp., *Vertebraria indica*, *Gigantonoclea irianii* Rigby, *Koraua hartonoi* Rigby.

Гренландия (Мидткап)

Помимо перечисленных выше смешанных флор, следует назвать еще две экзотические флоры, включающие в свой состав элементы, нетипичные, как считалось ранее, для частей света, в которых они были обнаружены. Первая из них – флора Мидткап (Midtkap; Wagner et al., 1982) происходит из верхнепермских отложений северо-восточной Гренландии и содержит типично ангарский флористический комплекс. Первоначально опубликованный таксономический список включал следующие таксоны: *Rhipidopsis* spp., *Pecopteris* (? *Asterotheca*) *helenaeana* Zalessky, *Prynadaeopteris venusta* Radczenko, *Sphenophyllum* cf. *biarmicum* Zalessky (скорее всего, это определение было сделано ошибочно, по небольшому фрагментарному экземпляру *Rhipidopsis*), *Cordaites* cf. *sylovaensis* (Neuburg) S.Meyen, *Bardella* sp. (Wagner et al., 1982). Однако, после дополнительных сборов и ревизии старых определений, этот список был исправлен и значительно дополнен. В последующих публикациях (Wagner et al., 1999; 2002) предложен новый список таксонов флоры Мидткап: *Viatscheslaviophyllum* sp., *Signacularia* (?) sp., *Prynadaeopteris anthriscifolia* (Goepp.) Radczenko, *Pecopteris* sp. nov., *Rhipidopsis panii* Chow, *R. ginkgoides* Schmalh., *Pursongia* sp., *Cordaites candalepensis* (Zalessky) Radczenko, *Lepeophyllum adzvense* Neuburg, *Sphenophyllum* cf. *verticillatum* (Schlotheim). Кроме этого, в том же местонахождении встречены крупные фрагменты окаменелой древесины.

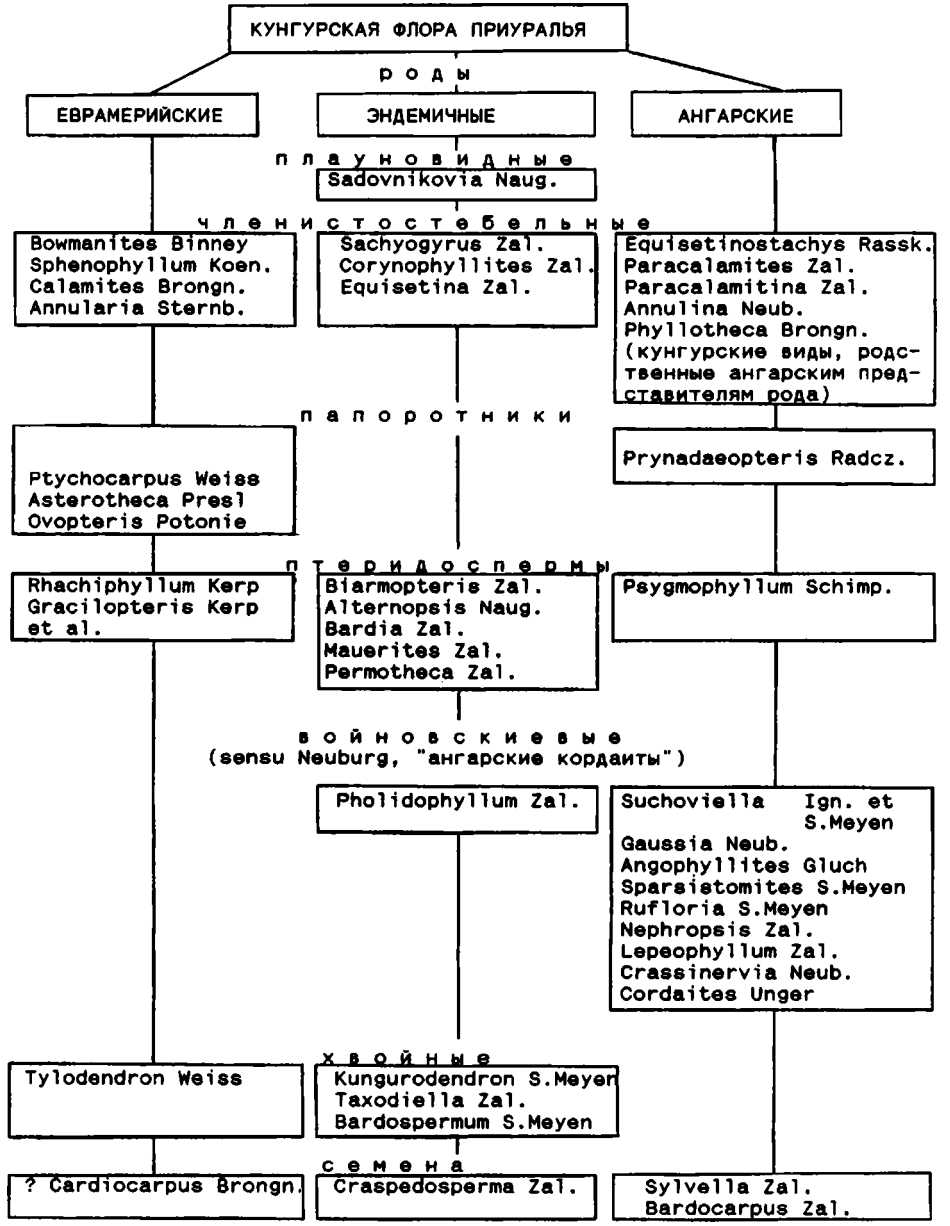
Северная Америка (Маунт-Долл)

Вторая флора с ангарскими элементами была кратко охарактеризована на материале из конгломератов Mount Dall (Аляска). Флористический комплекс содержит *Pecopteris arborescens* Schloth., *P. hemitelioides* Brongn., *P. unita* Brongn., циклоптероидные перышки (? *Cyclopteris*, *Angaropteridium*, *Cardioneura* spp.), *Zamiopteris* sp. (Mamay, Reed, 1984). К сожалению, сведения об этой флоре, возможно, сочетающей еврамерийские и ангарские элементы, пока еще очень отрывочны.

После обзора основных смешанных пермских флор, необходимо остановиться на приуральских флорах нижней перми и особенно подробно рассмотреть кунгурскую флору Среднего и Южного Приуралья (табл. 2). В состав этой флоры входят компоненты, являющиеся, с одной стороны, мигрантами из экваториального пояса (каламостахиевые, бовманитовые, мараттиевые папоротники, редкие невроптериды), а с другой – автохтонно развивавшиеся в Приуралье группы высших растений, некоторые из которых мигрировали позднее в центральные районы Ангариды (псигмофиллоиды), а другие оставались на всем протяжении своего существования эндемичными для западной окраины Ангариды. Кроме этого, в составе кунгурской флоры имеется ряд таксонов, мигрировавших в Приуралье из Ангариды (войновскиевые) и космополитичные таксоны, в основном представленные формальными родами (*Sphenopteris*, *Pecopteris* etc).

Легко заметить, что многие крупные таксоны растений, представленные в кунгурской флоре Приуралья, группируются в общности, объединяемые одним и тем же фитогеографическим статусом. Так, например, все известные к настоящему времени представители мараттиевых папоротников из кунгурского яруса Приуралья принадлежат родам, в основном характерным для экваториальных флор Еврамерийской фитохории. Войновскиевые представлены почти исключительно ангарскими родами. Кунгурские членистостебельные включают в свой состав и эндемичные, и ангарские, и еврамерийские роды; при более детальном рассмотрении выясняется, что каламостахиевые из кунгурского яруса Приуралья (*Calamites gigas* Brongn., *Annularia* spp.) – мигранты из экваториальных флор, а черновиевые (*Equisetinostachys*, *Paracalamitina*, *Annulina* и приуральские представители родов *Paracalamites* и *Phyllotheca*) являются типично ангарскими таксонами.

Таблица 2. Распределение основных родов высших растений кунгурской флоры Среднего Приуралья в соответствии с их фитогеографическим статусом. Подробные объяснения см. в тексте



Необходимо подчеркнуть, что перечисленные группы обладали существенно разными экологическими амплитудами. Черновиевые явно были гигро- и гидрофитами, войновскиевые и хвойные произрастали преимущественно на возвышенных участках побережья и т.д. Очевидно, они принадлежали различным исходным растительным ассоциациям и только в виде смешанных, гетерогенных танатоценозов оказались погребенными в одних и тех же местонахождениях. При этом очень часто оказывается, что относительное обилие этих групп, обладавших хорошо обособленными таксоценами (черновиевые, возможно маратгиевые, хвойные семейства Walchiaceae), меняется довольно в широких пределах от местонахождения к местонахождению, что может указывать на различную удаленность исходных ассоциаций от формировавшихся танатоценозов.

Очевидно, что при образовании смешанных флор миграционные процессы и встройка чуждых элементов-мигрантов в новые для них растительные сообщества была облегчена тем, что растения-мигранты либо занимали еще свободные ниши, либо реализовывали экологические лицензии за счет физиологических преимуществ. Это очень важно для общего объяснения феномена смешанных флор, поскольку трудно допустить простое механистическое смешение гетерогенных компонентов в одних и тех же растительных ассоциациях. Само проникновение, катистемия новых таксонов в неаутентичную им растительность указывает, с одной стороны, на экологическую природу мигрантов (они были ценотолерантами или ценофобами) и, с другой стороны, на степень организации сообществ, в которые происходило внедрение (они были далеки от климаксного состояния).

Глава 8
Описание растительных остатков

Гжельский флористический надкомплекс

Cordaicarpus sp.A.
Рис. 24, B

Описание. Семена этого типа округло-цилиндрические или овальные, с закругленным основанием и апексом, оттянутым в виде острого клювика. Внутреннее "ядро", очевидно, соответствует внешней поверхности склеротесты. Ядро сверху покрыто более рыхлой органической тканью, слегка деформированной и, вероятно, соответствующей сарктотесте, т.е. мягким внешним покровам интегумента. Линейные размеры семян гжельского надкомплекса здесь и ниже показаны на рисунках.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Cordaicarpus sp.B
Рис. 24, D

Описание. Эти семена напоминают *Cordaicarpus* sp. A присутствием двух различных зон (внутреннего "ядра" и более рыхлой внешней зоны). Внутренняя зона может соответствовать нуцеллюсу вместе с самыми нижними из интегументальных покровов (эндотестой и склеротестой). Внешняя зона в этом случае является экзотестой. Различия между этими морфотипами заключается в общих очертаниях семени. *Cordaicarpus* sp. B значительно больше и имеет вогнутое основание. На одном экземпляре (рис. 24, D) хорошо заметно уплотнение тканей в базальной части семени, которое должно соответствовать расположению проводящего пучка в халазе.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Trigonocarpus sp.A
Рис. 24, A, J

Описание. Довольно своеобразные семена с отчетливо трехслойным строением. Внутренняя зона (см. рис. 24, J, справа) очевидно соответствовала нуцеллюсу. Нуцеллюс несет продольные ребра, корреспондирующиеся с проводящими пучками, располагавшимися в более внешней зоне, которую можно интерпретировать как эндотеста интегумента (на рис. 24, J показана крапом). Далее располагается очень тонкий слой, вероятно являющийся склеротестой. Этот слой отделяет эндотесту от экзотесты. Экзотеста представлена рыхлыми органическими тканями, показанными на рис. 24, J косой штриховкой.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Trigonocarpus sp.B
Рис. 24, C, H

Описание. Семена коротко-веретеновидных очертаний, несущие три грубых продольных ребра и покрытые тонкой продольной штриховкой. На одном из экземпляров (рис. 24, C) удалось установить наличие двух слоев, но дать им интерпретацию затруднительно.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Carpolithes sp.
Рис. 24, I

Описание. Этот морфотип в имеющейся коллекции представлен единственным образцом, расколотым вдоль продольной оси. Семя имеет яйцевидные очертания и отчетливо двухслойное строение. Внешний, более плотный покров соответствует интегументу, внутренняя часть семени – нуцеллюсу. В нуцеллюсе видна некая органическая масса, располагающаяся в нижней части семени. Она, скорее всего, может соответствовать сильно деформированной мегаспоровой мембране с тканями гаметофита. В средней части предполагаемого гаметофита заметно вытянутое образование с несколькими (тремя ?) продольными складками. Возможно, это эмбрион с зародышевыми лисками. Очень сходные структуры были описаны как зародыши в семенах хвойных семейства Walchiaceae (Mapes et al., 1989).

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

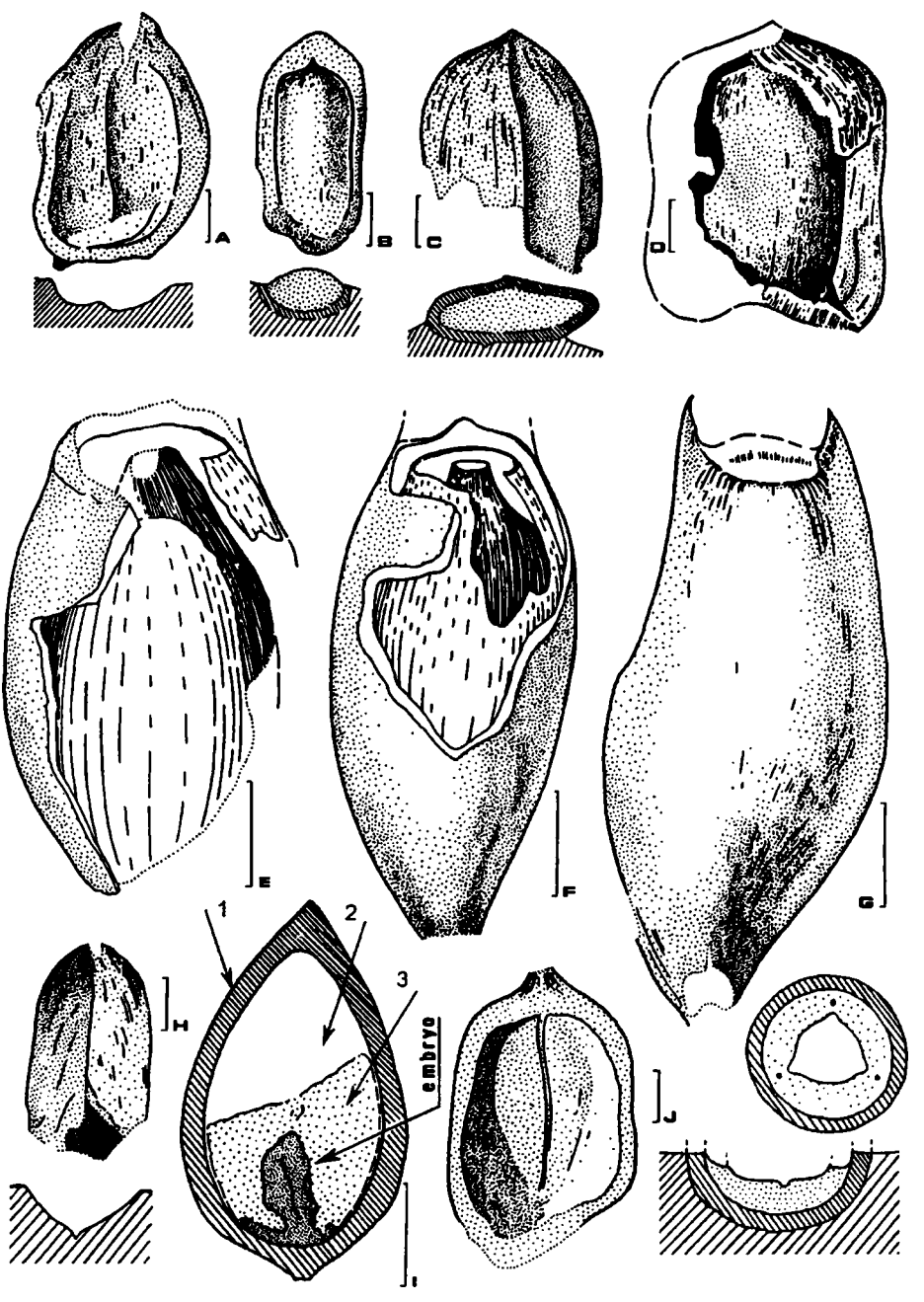


Рис. 24. Семена из гжельского яруса разреза Айдаралаш.

A, J – *Trigonocarpus* sp. A; B – *Cordaicarpus* sp. A; C,H – *Trigonocarpus* sp. B,; D – *Cordaicarpus* sp. B; E–G – "*Cornucarpus*" sp. (F – интерпретация внутреннего строения); I – *Carpolithes* sp. Все изображенные экземпляры происходят из одной конкреции, экз. 4856/1. Местонахождение Айдаралаш, слой 17/2 (зона Daixina bosbytauensis – D. robusta). Гжельский ярус, верхнегжельский подъярус. Длина масштабной линейки – 1 мм.

"*Cornucarpus*" sp.
Рис. 24, E-G; табл. IV

Описание. Определить даже в открытой номенклатуре эти семена весьма затруднительно. Этот морфотип несколько напоминает семена, описанные как *Cornucarpus kojimensis* Neub. (Нейбург, 1965). Семена имеют удлиненно-овальные очертания, оттянутое основание и отчетливо двурогую верхушку (рис. 24, G). Один из имеющихся экземпляров (рис. 24, E) слегка поврежден косым сколом, что позволило изучить его внутреннее строение. Самая внутренняя из наблюдаемых оболочек (на рис. 24, E, F показана густой продольной штриховкой) интерпретируется как мегаспоровая мембрана. Более внешняя (показана разреженной продольной штриховкой) соотвествует внешней поверхности нуцеллюса. Самая верхняя из оболочек является интегументом. Поверхность интегумента была изучена под сканирующим электронным микроскопом (табл. IV). Она представляет собой мембрану со своеобразным бугорковым рельефом. В базальной части семени (табл. IV, 1,3,5) бугорки округлые и изометричные; в приверхушечной части – удлиненно-овальные (табл. IV, 2,4,6). В нескольких местах заметно двуслойное строение этой мембраны (табл. IV, 2,5). Семена с характерной бугорчатостью склеротесты были описаны автором (Наугольных, 1997б) как *Cordaicarpus* sp. SVN-1 из уминской свиты (саргинский горизонт, артинский ярус) Среднего Приуралья. Возможно оба морфотипа семян принадлежали родственным растениям.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Dadoxylon sp.
Рис. 26, 27, табл. I

Описание. Небольшой фрагмент побега голосеменного растения (предположительно, кордаита или хвойного) длиной 20 мм и шириной 9 мм. Поскольку побег минерализован, удалось изучить его анатомическое строение. Вторичная ксилема состоит из трахеид и паренхимных тканей сердцевинных лучей. Трахеиды несут круглые окаймленные поры араукариоидного типа, располагающиеся на радиальных стенках. Диаметр пор вместе с окаймлением в среднем составляет 8 мкм, диаметр отверстия – 2 мкм. Окаймление у пор широкое с концентрическими ребрами и бороздками между ними, образующими характерный рельеф. Ребра соединяются коротками анастомозами. На одной из пор в отверстии виден торус, примкнувший к стенке поры и закрывший отверстие. Крассулы отсутствуют.

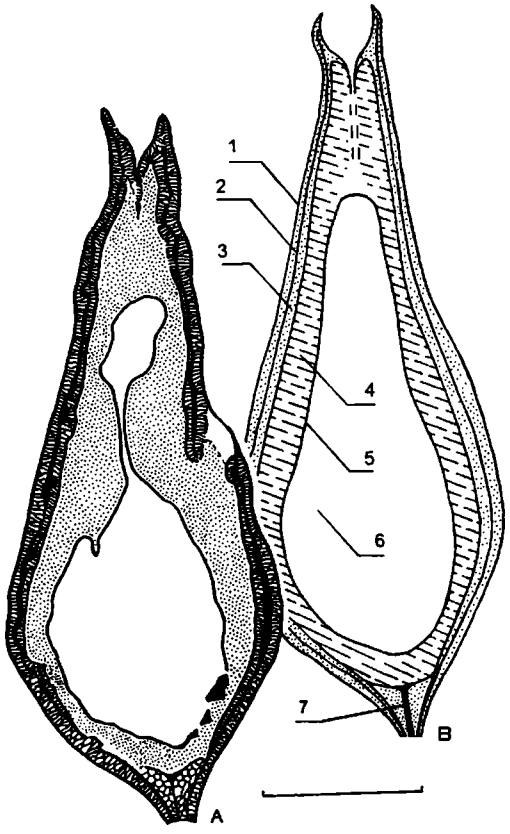


Рис. 25. *Cordaicarpus* sp., анатомическое строение. Экз. 4856/2.

A – строение остатка, наблюдаемое в шлифе; B – его интерпретация; 1 – саркотеста, 2 – склеротеста, 3 – эндотеста, 4 – нуцеллус (?), 5 – мегаспоровая мембрана, 7 – халазальные проводящие ткани. Местонахождение Айдаралаш, слой 21 (зона Sphaeroschwagerina vulgaris – S. fusiformis). Ассельский ярус, нижнеассельский подъярус, холодноложский горизонт. Длина масштабной линейки – 1 мм.

Сердцевинные лучи относительно редкие, однорядные, гетероцеллюлярные, веретеновидные в поперечном сечении. Лучи, как правило, состоят из двух вертикальных слоев клеток. Реже встречаются лучи из одного или трех слоев клеток. В единственном случае наблюдался луч высотой более чем в пять клеток. Стенки клеток в лучах более тонкие, чем стенки трахеид. Трахеи-

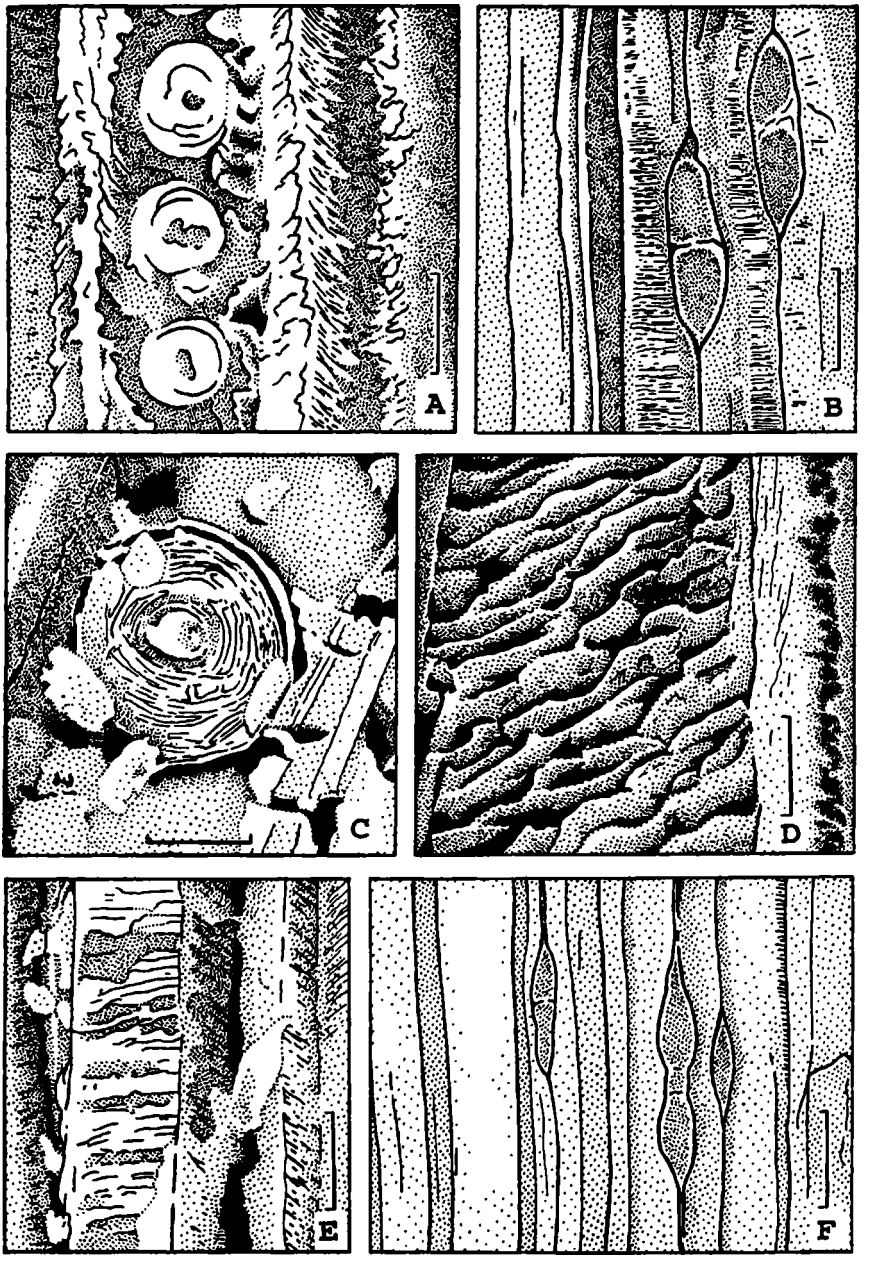


Рис. 26. *Dadoxylon* sp. Строение петрифицированной древесины под электронно-сканирующим микроскопом. Экз. 4856/10. Рисунки по фотографиям (см. также табл. I). Длина масштабной линейки: 4 мкм (C, D), 10 мкм (A, E), 20 мкм (B), 40 мкм (F). Местонахождение Айдаралаш, слой 17/2 (зона Daixina bosbytauensis-D. robusta), гжельский ярус, верхнегжельский подъярус.

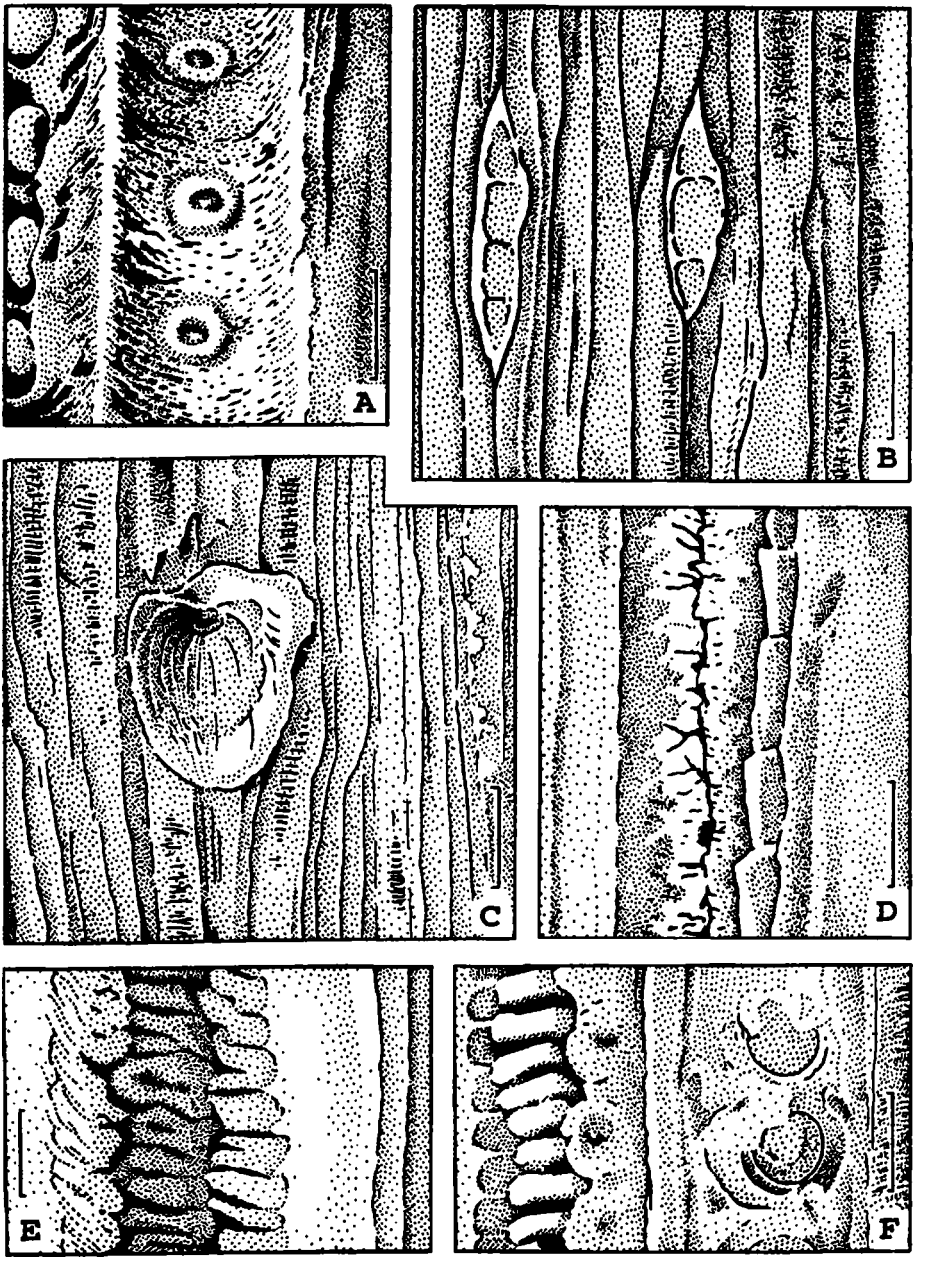


Рис. 27. *Dadoxylon* sp. Строение петрифицированной древесины под электронно-сканирующим микроскопом. Экз. 4856/10. Рисунки по фотографиям. Длина масштабной линейки: 10 мкм (A, D, E, F), 40 мкм (B, C). Местонахождение Айдаралаш, слой 17/2 (зона Daixina bosbytauensis-D. robusta), гжельский ярус, верхегжельский подъярус.

ды полигональные в поперечном сечении, их диаметр составляет от 9 до 15 мкм. Стенки трахеид несут хорошо развитые лестничные утолщения. Центральная часть побега не сохранилась, поэтому установить строение первичных тканей не удалось.

Замечания. Для ангарских позднепалеозойских древесин анатомической сохранности используется несколько родов (*Mesopitys*, *Coenoxylon*, *Dadoxylon*, *Araucarioxylon* и др.), из которых чаще других цитируются *Dadoxylon* Endlicher 1847 и *Araucarioxylon* Kraus 1870. Синонимия этих двух родов предполагается уже давно (Vogellehner, 1964; Stewart, 1983). Обычно для палеозойских древесин используется название *Dadoxylon*, а для аналогичных мезозойских – *Araucarioxylon*. При этом типовой вид *A. carbonaceum* (Witham) Kraus описан из каменноугольных отложений Англии (Schimper, 1870; Witham, 1833). Несмотря на то, что сходные с описанными выше древесины из перми Ангариды определялись и как *Araucarioxylon*, и как *Araucarites* sp. (Коссовская и др., 1996), я предпочел название *Dadoxylon*, обладающее приоритетом.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Peltaspermum goniacanthus Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 28, А, табл. II, 1

Название вида – от lat. goniacanthus – граненый, ребристый.

Голотип. ГИН 4856/4; Айдаралаш, слой 17/2.

Diagnosis. Seed bearing (ovulate) discs with six radial sectors. Each sector bears longitudanally orientated seed scar. Disc margin has six lobes corresponding to radial sectors. Disc size is 5 x 4 mm.

Описание. Почти полностью сохранившийся женский генеративный орган в виде радиально-симметричного семеносного щитка (пельтоида) округло-овальных очертаний. Щиток виден с адаксиальной стороны. Размер щитка – 5 х 4 мм. Края пельтоида рассечены на шесть лопастей, в основном имеющих субтреугольную форму, но иногда более или менее закругленных (лопасть справа внизу по положению на рис. 28, А). Адаксиальная поверхность щитка рассечена радиальными ребрами на шесть секторов. Каждому сектору соответствует лопасть края щитка. Максимальная ширина каждой лопасти составляет 1,2 мм. Четыре лопасти из шести сохранились полностью; от оставшихся двух наблюдаются только проксимальные части. В центре щитка располагается небольшое коническое возвышение, очевидно, соответствующее ножке пельтоида. Каждая из лопастей несет овальный семенной рубец, занимающий значительную часть поверхности лопасти. Рубцы имеют округлые или субромбические очертания. Судя по очертаниям рубцов, частично повторяющим контуры прикреплявшихся к ним семян, последние были близки семенам типа *Cordaicarpus*, лишенным крылатки, описанным из этого же местонахождения (Naugolnykh, 1999, Fig. 1, B, D; см. здесь рис. 24, B, D).

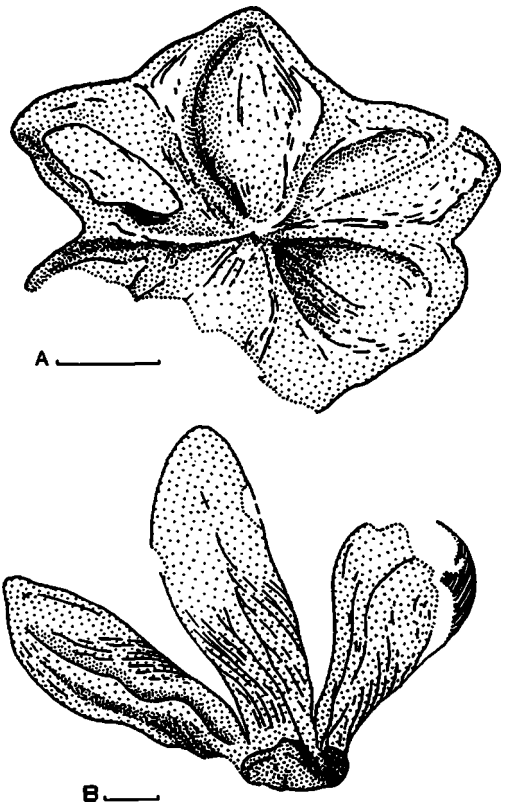


Рис. 28. Строение генеративных органов пельтаспермовых из гжельского (А) и сакмарского (В) ярусов Южного Приуралья. А – *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov., голотип 4856/4; В – *Permotheca* sp., экз. 4856/14. Местонахождения: А – Айдаралаш, слой 17/2 (зона Daixina bosbytauensis – D. robusta), гжельский ярус, верхнегжельский подъярус; В – Сим, слой 2, сакмарский ярус. Длина масштабной линейки – 1 мм.

Сравнение. От всех других видов рода отличается очень небольшим числом радиальных секторов и, соответственно, небольшим количеством прикреплявшихся к ним семян.

Замечания. До последнего времени самой древней находкой настоящих пельтаспермовых с радиально-симметричными семеносными дисками считался вид *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, характерный для кунгурского и, возможно, верхов артинского яруса Среднего и Южного Приуралья. Однако листья каллиптерид, очень сходные с вайями *P. retensorium*, широко распространены и в значительно более древних отложениях северного полушария – нижнем ротлигенде Европы и Северной Америки, имеющих ассельско-сакмарский возраст. Как считалось ранее, с листьями каллиптерид здесь ассоциируют женские фруктификации *Autunia millеriensis* Krasser (Kerp, 1982, 1988). Однако вместе с каллиптеридами как в европейских нижнепермских флористических комплексах (Doubinger, 1956; и др.), так и в аналогичных по таксономическому составу комплексах в Северной Африке (Aassoumi, 1994) и Средней Азии (Т.А. Быковская, 1988 и личное сообщение) встречаются и настоящие пельтоиды, организованные в виде радиально-симметричных семеносных дисков, неотличимых от настояших *Peltaspermum*. Поскольку стерильные листья каллиптерид типа *Autunia* (al. *Callipteris*) *conferta* и других близких видов изредка встречаются и в верхнекаменноугольных отложениях Северной Америки (Dunkard formation) и Европы, находка пельтоида *Peltaspermum goniacanthus* в заведомо гжельских отложениях Приуралья косвенно подтверждает отнесение стерильных листьев каллиптерид из верхов карбона северного полушария к пельтаспермовым и, одновременно, отодвигает начало палеонтологически документированной летописи пельтаспермовых – высоко организованных в эволюционном отношении птеридоспермов – в самый конец позднекаменноугольной эпохи.

Материал. Голотип.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 17/2.

Мужской генеративиый орган птеридосперма

Рис. 29, А

Описание. Фрагмент субцилиндрической слегка уплощенной фертильной оси, немного перетянутой в 2 мм выше ее основания. Длина фрагмента – 7 мм, максимальная ширина – 1,7 мм. Вдоль оси к ее левому (по положению на рисунке) краю прикрепляются спорангии. Судя по взаимному наложению некоторых спорангиев, они могли располагаться в два ряда. Спорангии эллиптической формы или булавовидные, прикрепляются к оси всем основанием, иногда имеющим небольшой пережим. Верхушки спорангиев округлые, могут быть слегка приостренными. Спорангии, расположенные в средней части фруктификации, прикрепляются к оси почти перпендикулярно. В верхней части фруктификации они немного наклонены в направлении верхушки оси и прикрепляются под углом 50°. Нижняя часть оси лишена спорангиев и образует ножку длиной 2 мм. Максимальная длина спорангиев – 1,7 мм; минимальная – 0,4 мм при ширине 0,5 и 0,1 мм соответственно. Размер спорангиев закономерно уменьшается в направлении верхушки фруктификации. Правый край фертильной оси разрушен, поэтому установить, располагались ли на нем спорангии, не представляется возможным.

Сравнение и замечания. Существует некоторое сходство в общей архитектуре строения фертильного побега описанной выше фруктификации и мужских генеративных органов *Goldenbergia* Halle 1933 из верхнего карбона Саарбрюкена (Германия; Halle, 1933), продуцировавших пыльцу *Monoletes*, предположительно принадлежавших медуллозовым (= тригонокарповым) птеридоспермам (Millay, Taylor, 1979, p. 340, fig. 13, D; Stidd, 1981a, p. 86, fig. 8, D). Из фруктификаций *Goldenbergia* выводился предковый тип андрофоров цикадовых (Stidd, 1981a, 1981b). Основное отличие между *Goldenbergia* и характеризуемым репродуктивным органом заключается в том, что у описанной формы спорангии расположены на фертильной оси индивидуально, а у *Goldenbergia* они образуют более или менее выраженные синангии при единичных случаях независимого расположения отдельных спорангиев на оси. Еще более значительное сходство наблюдается между нашим экземпляром и гипотетической неспециализированной фруктификаций медуллозового со свободно располагающимися на фертильной оси спорангиями, предложенной Б.Стиддом (Stidd, 1981a, p. 86, fig. 8, A).

Местонахождение: Айдаралаш, слой 17/2.

Ассельско-Сакмарский флористический надкомплекс

Род *Sakmarospermum* Naugolnykh, gen. nov.

Название рода – от р. Сакмары и sperma (древнегреч.) – семя.

Типовой вид. *Sakmarospermum uralicum* Naugolnykh, sp. nov., сакмарский ярус Приуралья.

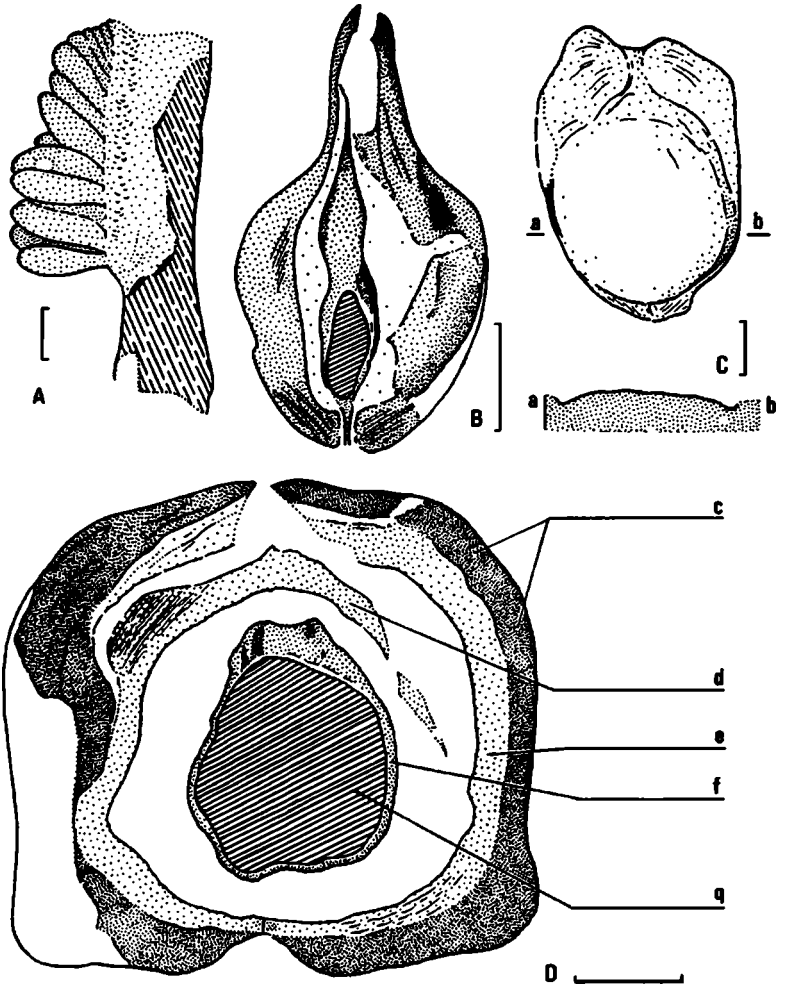


Рис. 29. Мужская фруктификация птеридосперма (A) и семена из гжельского (A, B, D) и сакмарского (C) ярусов Южного Приуралья. A – экз. 4856/1, B – экз. 4856/8, C – *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov, голотип 4856/12, внизу показан характер рельефа поверхности остатка по линии a–b; D – экз. 4856/1: c – внешний интегумент (экзотеста), d – склеротеста (?), e – внутренний интегумент (эндотеста), f – нуцеллюс, g – женский гаметофит с эмбриональными тканями (?). A, B, D – Айдаралаш, слой 16/1 (A, B) и 17/2 (D); C – р. Сакмара, местонахождение Кондуровка. Сакмарский ярус, верхнесакмарский подъярус, стерлитамакский горизонт, карашурумская свита. Длина масштабной линейки – 1 мм.

Diagnosis. Same as for type-species.

Диагноз. Как у типового вида.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Samaropsis* отличается слабым развитием саркотестальных крыльев, образующих у *Sakmarospermum* небольшие "ушки" вокруг микропиле.

Sakmarospermum uralicum Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 29, C

Название вида – от uralicum (lat.) – уральский.

Голотип: 4856/12; р. Сакмара, местонахождение Кондуровка.

Diagnosis. Platyspermic seeds of small size (from 4 up to 10 mm long) and round-ovoid or ellipsoid outlines. Spermoderma smooth. Seed scarlet

small, uplifted, not well definitive. Seed scarlet located at the center of ventral part of the seed. Micropyle well developed, disposed at apical part of the seed. Two wings present. They symmetrically surround the micropyle.

Описание. Платиспермические семена маленького размера (от 4 до 10 мм в длину) и округло-продолговатых или эллипсоидальных очертаний. Спермодерма гладкая. Семенной рубчик маленький, как правило, плохо заметный, поскольку находится в плоскости сжатия семени при диагенезе осадка. Семенной рубчик центральный по отношению к вентральной части семени, слегка выступающий. У некоторых экземпляров он окружен выростами спермодермы в виде двух нешироких пластин (септ), расположеннных в плоскости симметрии семени. Микропиле хорошо выражено, располагается в слегка оттянутой апикальной части семени. Присутствуют придатки спермодермы в виде двух симметрично расположенных вокруг микропиле крыльев. Крылья небольшие, окружают семя не более чем на одну треть его длины. Таким образом, семена этого вида могут рассматриваться как двукрылые. По характеру главной оси семена прямые. Судя по наличию крыльев и небольшому размеру, семена этого вида принадлежали растениям – анемохорам.

В имеющейся коллекции присутствуют четыре экземпляра семян, отнесенных к этому виду. Наиболее крупное и лучше сохранившееся семя (рис. 29, С) избрано голотипом. Семена округлые, со слегка оттянутыми верхушкой и основанием, что придает им сходство с амфорой. Длина голотипа (без крыльев) составляет 10 мм, ширина – 7 мм. Другие экземпляры выборки имеют меньшие размеры (4–5 мм в длину), но остальные морфологические признаки этих семян идентичны наблюдаемым на голотипе, что заставляет отнести их к тому же виду. Крыловидные выросты спермодермы (экзотесты) окружают микропиле и образуют "ушки" в виде двух симметричных выростов вокруг него. Сходные морфологические структуры известны и у других семян из пермских отложений Ангариды – *Bardocarpus* и *Samaropsis* (?) *complanata* Naug. "Ядро" семени очевидно соответствует очертаниям нуцеллюса с интегументальным покровом. В верхней части нуцеллюса на голотипе наблюдается небольшое куполовидное возвышение, примерно соответствующее положению пыльцевой камеры.

Замечания. Семена *S. uralicum* были встречены только в заведомо сакмарских отложениях: в местонахождении Кожим-1 (Печорское Приуралье, нижнекосьинская или =алевролитовая подсвита косьинской свиты; Наугольных, 1996б, рис. 1, e, f; 1998г, рис. 5, F, G) и в местонахождениях Кондуровка и Сим (Южное Приуралье). Не исключено, что своеобразие морфологии семян этого типа и их узкое вертикальное распространение позволят использовать *S. uralicum* как индекс-вид сакмарских отложений.

Местонахождения. Кожим-1, Кондуровка, Сим.

Семейство Walchiaceae Schimper

Местонахождения, в которых доминируют или, по меньшей мере, играют значительную роль вальхиевые хвойные (семейство Walchiaceae Schimper), очень типичны для нижнепермских отложений северного полушария. Эти хвойные относятся к разным таксонам, хотя подчас отличия, используемые в качестве разграничения видовых и даже родовых признаков, малосущественны. Автор ознакомился с типовыми коллекциями нижнепермских хвойных в Германии (Westfalische Wilhelms-Universitat, Prof. H.Kerp; Nierstein Palaeontologisches Museum, Herr A.Stapf), Франции (Paris, Universite Pierre et Marie Curie, Prof. J.Broutin) и США (Chicago, Field Museum, Prof. P.Crane; Athens, Ohio University, Prof. G.Rothwell, Dr. G.Mapes). Во многих случаях было очевидно, что отнесение этих растений к разным видам и родам было обусловлено "политическим" провинционализмом исследователей. Если бы эти коллекции описывались одним палеоботаником, очень вероятно, что такие хвойные как *Emporia*, *Utrechtia*, *Otovicia* и *Walchia* были бы отнесены к одному роду.

Растительные сообщества, в которых произрастали вальхиевые хвойные в ранней перми, были довольно однообразны по своей фитоценотической структуре. Подчиненную роль в них играли лепидофиты, произраставшие в околоводных ассоциациях. В Северной Америке и Европе в ассельско-сакмарское время эти лепидофиты были представлены видом *Subsigillaria brardii* (Brongn.) Weiss (Kerp et al., 1990; Mamay, Mapes, 1992). В Западной Ангариде в кунгурский век сходную экологическую нишу в сообществах с вальхиевыми хвойными занимал вид *Sadovnikovia belemnoides* Naug., предположительно, относящийся к той же филетической линии, ведущей от субсигиллярий к изоетовым. Кроме плауновидных, в качестве таксонов-ассекаторов в лесах с вальхиевыми произрастали каламостахиевые,

мараттиевые папоротники, птеридоспермы и кордаиты (Mapes, Gastaldo, 1986; Rothwell, Mapes, 1988; Kerp et al., 1990; Simunek, Drabkova, 1997; Zajic et al., 1997). В западной Ангариде в состав этой растительности входили войновскиевые.

В Северной Америке хвойные, отнесенные в разные годы к видам рода *Walchia* Sternb., были описаны из нижнепермских отложений Новой Шотландии (Nova Scotia; *Walchia gracilis* Dawson, *W. robusta* Dawson (Dawson, Harrington, 1871); *W. imbricatula* Dawson (Bain, Dawson, 1885); *W. dawsonii* White (Darrah, 1936); *Walchia* sp., *Tylodendron speciosum* Weiss (Ziegler et al., 2002). Петрифицированные побеги *Tylodendron* вместе с *Walchia*-подобными побегами были описаны из пермских отложений Prince Edward Island Р.Холден (Holden, 1913) и А.Зиглером с соавторами (Ziegler et al., 2002). Дарра (Darrah, 1936) привел список других видов *Walchia*, известных из самых верхов карбона и из нижней перми Соединенных Штатов: *Walchia piniformis* (Texas, Colorado, Arizona, Kansas); *W. schneiderii* (Texas), *W. imbricatula* (Oklahoma, Arizona), *W. hypnoides* (Colorado), *W.* aff. *gracilis* (Oklahoma, Colorado), *W.* aff. *filiciformis* (*Ernestiodendron filiciforme* по современной номенклатуре; Kansas), *Walchia* sp. (Kansas). *Walchia garnettensis* (Florin) Clement-Westerhof описана из верхнего карбона (пенсильваний, миссурий; Missourian, местонахождение Гарнетт, Канзас (Winston, 1983, 1984). Остатки *Walchia* spp. были отмечены как компонент флоры Данкард (Dunkard) из северозападной части Западной Вирджинии и юго-западной части Пенсильвании (Darrah, 1936; Gillespie et al., 1975). *Walchia schlotheimii* Brongn. и *Dadoxylon* sp. встречаются в нижнепермских отложениях Техаса (Mamay, 1967; Mamay et al., 1984). Облиственные побеги *Walchia piniformis* изображены из нижнепермской формации Або (Abo), центральная часть штата Нью Мексико (Ash et al., 1982; Hatchell et al., 1982). Наиболее полный обзор североамериканских хвойных семейства Walchiaceae недавно был опубликован Гаром Ротвеллом с соавторами (Rothwell et al., 1997; в этой же работе помещен более полный список литературы по американским палеозойским хвойным).

В Европе известно большое количество местонахождений растительных остатков, включающих в свой состав и хвойные рода *Walchia* или близкие формы (*Ernestiodendron*, *Lecrosia*, *Feysia* и др.): в Испании (Broutin, 1986), Франции, местонахождения Лодев (Lodeve; Galtier, Broutin, 1995), Отэн, Сан-Этьен (Autun, St Etienne; Doubinger et al., 1995), Германии, местонахождения и группы местонахождений Лебах, Саар, Тюрингенский Лес, Саксония (Lebach, Saar-Nahe area, Thuringer Wald, Sahsen, Saxony; Florin, 1938-1945; Kerp et al., 1990); Чехии (Simunek, Drabkova, 1997; Zajic et al., 1997), Донецком бассейне (Мейен, 1987). Очень сходные местонахождения с вальхиевыми хвойными известны из Северной Африки (Broutin et al., 1987; 1989; Broutin, Kerp, 1994; El Wartiti et al., 1986).

Местонахождения с доминирующими вальхиевыми или в которых, по меньшей мере, эти растения составляют значительный процент, образуют относительно узкую полосу от Северной Африки через Европу в Соединенные Штаты и самую южную часть Канады (Земля Принца Эдуарда, Prince Edward Island). В соответствии с наиболее адекватной и непротиворечивой экологической интерпретацией хвойных рода *Walchia* и близких форм, они могут считаться обитателями сухих или засушливых обстановок. Таким образом эта полоса местонахождений может рассматриваться как более или менее соответствующая семиаридной или аридной климатической зоне северного полушария, которую можно неформально называть "биомом *Walchia*" (Ziegler et al., 2002).

Во флоре Айдаралаш также известны ископаемые хвойные, с большей или меньшей степенью уверенности относимые к семейству Walchiaceae (*Walchia schneiderii* Zeil., *W. piniformis* (Schloth.) Sternb., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Ernestiodendron* sp.; Владимирович, 1986). К этой же группе остатков следует отнести и терминальный фрагмент побега *Tylodendron* sp., описываемый ниже. Генеративные органы и облиственные побеги вальхиевых из артинско-кунгурских отложений Приуралья описаны при характеристике артинско-кунгурского флористического надкомплекса.

Tylodendron sp.
Табл. XXXIX, 1

Описание. В коллекции имеется единственный экземпляр петрифицированного побега хвойного, с частично сохранившейся внутренней структурой. Общая длина остатка составляет 50 мм, максимальная ширина – 28 мм. Диаметр побега в наиболее узкой части равен 17 мм.

Образец представляет собой довольно редко встречающуюся в ископаемом состоянии терминальную (верхушечную) часть центрального, осевого побега вальхиевого хвойного. Остаток

имеет булавовидную форму с расширением на верхушке. В приверхушечной части побега, образующей раздув, наблюдаются хорошо заметные рубцы от прикрепления боковых ветвей, располагавшихся на осевом побеге мутовчато, что очень характерно для вальхиевых хвойных (об инситных находках *Walchia* sp. с боковыми ветвями, сохранившимися в прикреплении к главному побегу см.: Ziegler et al., 2002), а также встречается в качестве реликтового признака на ранних стадиях отногенеза у Araucariaceae и некоторых других современных хвойных (*Picea*, *Larix*, *Abies*, *Pinus*). Мутовка у описываемого остатка состояла, судя по количеству веточных рубцов, из пяти ветвей.

Поверхность побега несет тонкие продольные ребра, часто наблюдающиеся на побегах *Tylodendron* Weiss. В некоторых местах побега видны смолистые выделения. Центральная часть побега не сохранилась. Скорее всего, она была разрушена вследствие долговременного нахождения древесины в воде, а затем, после погружения остатка на дно, образовавшаяся полость заполнилась породой.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 21, ассельский ярус.

Permotheca sp.
Рис. 28, В; табл. II, 2

Описание. Мужская фруктификация пельтаспермового, представляющая собой синангий, состоящий из трех сохранившихся спорангиев. Спорангии почти полностью свободные и только в базальной части срастаются своими основаниями. Длина спорангиев составляет 5–6,5 мм при максимальной ширине 2 мм. Таким образом, спорангии относительно узкие, что отличает их от других нижнепермских пермотек (за исключением *P. fimbriata*). Спорангии имеют удлиненно-эллиптическую форму со слабо приостренными верхушками. Максимальная ширина спорангия располагается в его верхней трети. Поверхность спорангиев осложнена тонкой спиральной морщинистостью (ось навивания совпадает с продольной осью спорангия). Эта морщинистость, очевидно, корреспондируется со спиральными рядами продольно вытянутых клеток эпидермы, очень характерными для представителей рода *Permotheca*, а также некоторых других голосеменных (*Arberiella*). Кроме этой морщинистости, на каждом из спорангиев видны одна или, реже, две более грубые продольные складки, возможно, соответствующие щели вскрытия спорангия. В основании фруктификации, там, где спорангии срастаются, образуя синангиатную структуру, виден овальный рубец, явно образованный отделительным слоем. Длина рубца – 2 мм, ширина – 1 мм. Подобные рубцы были описаны у мужских фруктификаций других пельтаспермовых (см., например, Naugolnykh, Kerp, 1996, fig. 7, A).

Подробное описание мужских фруктификаций рода *Permotheca* см. ниже при характеристике артинско-кунгурского надкоплекса.

Местонахождение. Сим.

Radicites sp. (sp. nov.?)
Рис. 30, табл. III

Описание. В коллекции имеется единственный, но хорошо сохранившийся фрагмент корня высшего растения. Длина фрагмента составляет 40 мм при ширине 5 мм. Корень имеет немного уплощенную форму. Из остатка было изготовлено несколько ориентированных прозрачных шлифов (в основном, поперечных и тангентальных). Внешняя поверхность корня была изучена под сканирующим электронным микроскопом.

Корень почти прямой, с легким искривлением, цилиндрический, от правильно округлых до овальных очертаний в поперечном сечении. На поперечном сечении видна система крупных клеток, уменьшающихся в размерах в направлении к осевой части остатка. Центральная часть корня и ткани, ее заполнявшие, не сохранились.

Поверхность корня покрыта тонкими поперечными ребрами и бороздками, причем ребра имеют угловатые очертания, а разграничиваемые ими бороздки или, скорее, желобки имеют уплощенную форму. Ширина желобков в среднем достигает 0,1–0,2 мм. В желобках располагаются относительно редкие небольшие округлые образования, представляющие собой углубления, заполненные рыхлой тканью. В случаях хорошей сохранности этих структур, в их центральной части виден очень маленький канал 2–5 мкм в диаметре. Округлые структуры, скорее всего, являются основаниями корневых волосков. Микрорельеф желобков выражен тонкой продольной штриховкой, направление которой как правило совпадает с направлением желобков.

Несколько морфотипов ископаемых корней высших растений было описано из пермских отложений Русской платформы (Арефьев, Наугольных, 1998), но ни один из них не обладает

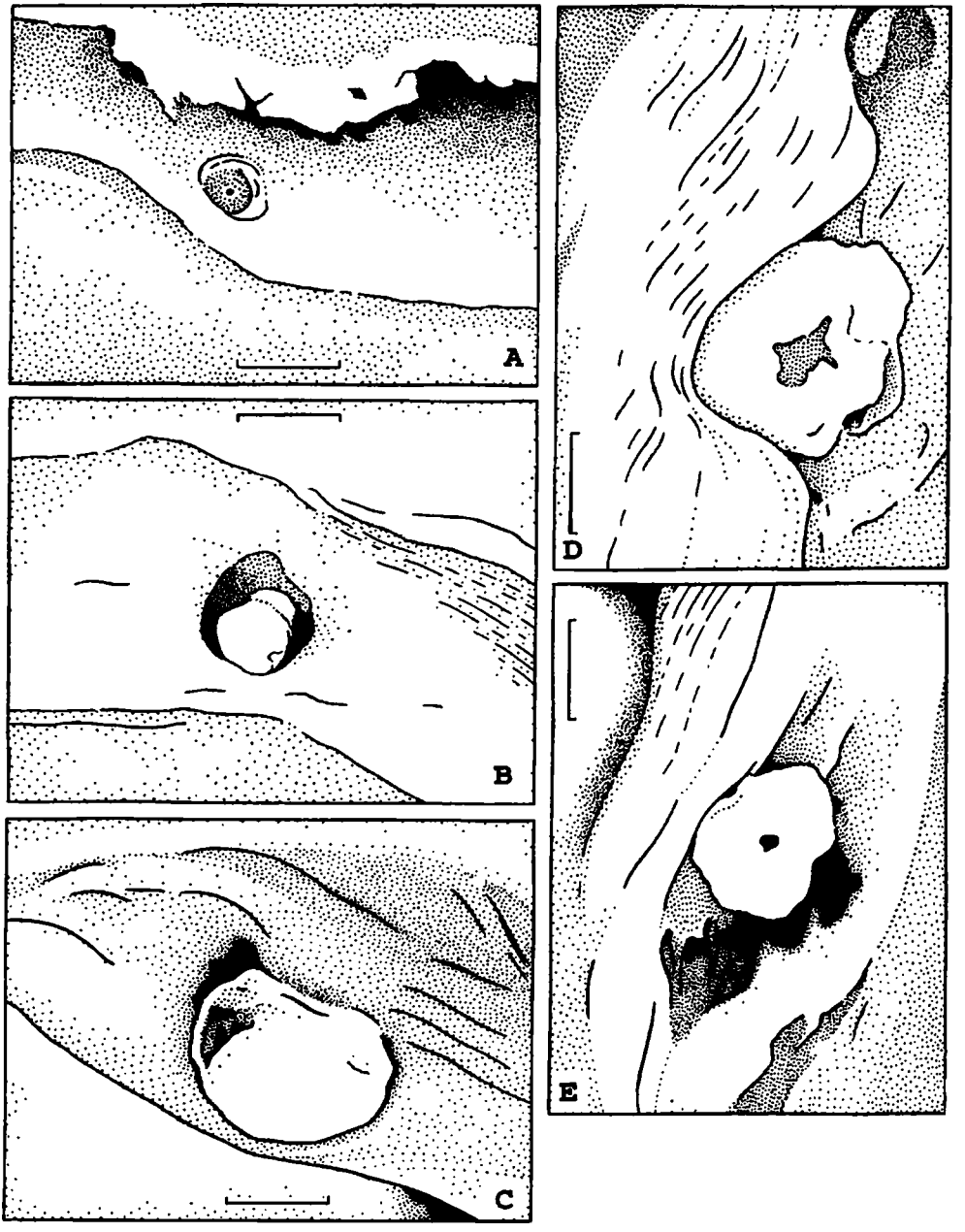


Рис. 30. *Radicites* sp. Строение поверхности ископаемого корня с сохранившимися основаниями корневых волосков. Экз. 4856/9. Местонахождение Айдаралаш, слой 21, зона Sphaeroschwagerina vulgaris – S. fusiformis. Ассельский ярус, нижнеассельский подъярус, холодноложский горизонт. Длина масштабной линейки – 20 мкм (D); 40 мкм (A–C, E).

таким специфическим рельефом поверхности в виде поперечных ребер и бороздок.

Местонахождение. Айдаралаш, слой 21, ассельский ярус.

Артинско-кунгурский флористический надкомплекс

Отдел PTERIDOPHYTA
Класс Equisetopsida
(=Sphenopsida, Arthropsida)

Хвощеобразные или членистостебельные (Equisetopsida sensu S.Meyen, 1987) представляют довольно большой интерес для палеоботаников, поскольку они важны и как палеофитогеографические маркеры, и как индикаторы специфических экологических обстановок. В настоящее время обозначилась традиция подходить к изучению этих растений с позиций естественной систематики, т.е. когда предполагается, что одно название соответствует одному естественному таксону растений. К сожалению, до последнего времени такие хорошо реконструированные растения были описаны только из экваториального пояса того времени (Еврамерийской области). Наиболее широко вошли в литературу по флорам позднего палеозоя генерализованные реконструкции *Stylocalamites* Weiss, *Crucicalamites* Gothan, *Diplocalamites* Gothan и *Calamitina* Weiss, предложенные М.Хирмером на основе изучения различных типов ветвления еврамерийских каламитов (Hirmer, 1927).

В течение последних десятилетий появилось много новых работ по ископаемым членистостебельным карбона и перми, также основанных преимущественно на еврамерийском материале (кроме современных работ, ниже цитируются и наиболее важные из классических публикаций по еврамерийским членистостебельным; анатомическое строение стволов и побегов: Andrews, 1952; Galtier, 1970; Wilson, Eggert, 1974; Langiaux, Marguerier, 1980; Cichan, Taylor, 1983; Cichan, 1986; макроморфологическое строение побегов: Ekowski, Josten, 1964; Mamay, Bateman, 1991; Barthel, Rossler, 1996; строение листьев: Florin, 1939; Chaphekar, 1963, 1965; Schirmer, 1969; Jennings, 1970; Good, 1976; Tidwell et al., 1988; анатомическое и макроморфологическое строение генеративных органов: Schenk, 1876; Baxter, 1955; Brush, Barghoorn, 1955; Delevoryas,

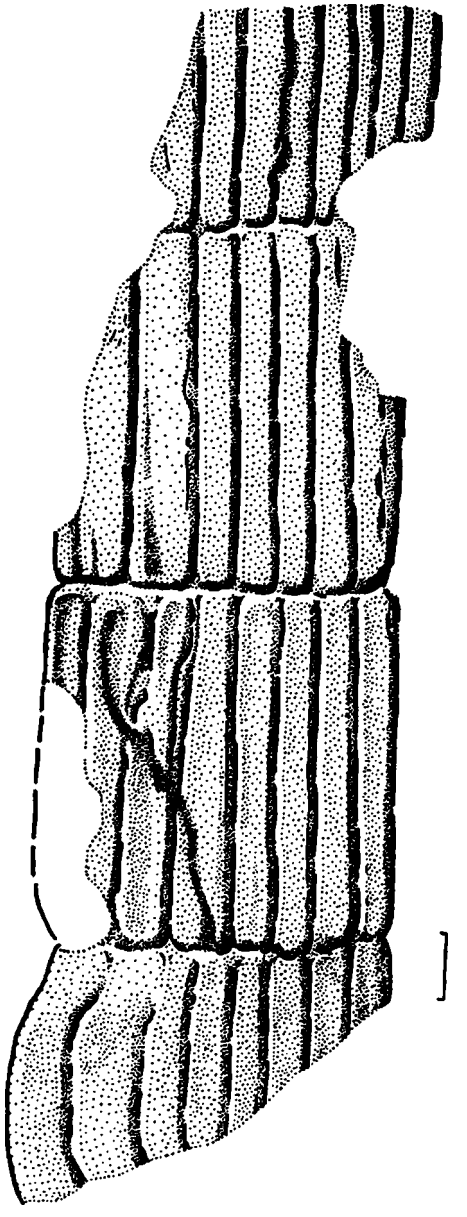


Рис. 31. *Paracalamites kutorgae* (Geinitz) Zalessky. Фрагмент побега членистостебельного с тремя сохранившимися узлами и относительно широкими и плоскими ребрами. Экз. 4856/69. Местонахождение Новый Бугалыш. Кунгурский ярус. Длина масштабной линейки – 2 мм.

1955; Kosanke, 1955; Arnold, 1958; Baxter, 1963; Hibbert, Eggert, 1965; Baxter, Leisman, 1967; Taylor, 1967; Thomas, 1969; Gastaldo, 1981; Rothwell, Taylor, 1971a; Rothwell, Taylor, 1971b; строение камбиальных тканей и онтогенез растения в целом: Eggert, 1962; Good, 1971a, 1971b; Cichan, Taylor, 1983; Cichan, 1986; строение апикальных тканей: Melchior, Hall, 1961; анатомия корневых частей растения: Wilson, Eggert, 1974; морфология спор, сохранившихся in situ в генеративных органах: Good, Taylor, 1974; Good, 1975; Good, Taylor, 1975; Ravn, 1983; комплексные исследования побегов, листьев и генеративных органов: Weiss, 1870; Seward, 1898; Kidston et al., 1917; Chaphekar, 1963; Boureau, 1964; Barthel, 1980; Kerp, 1984; Tidwell et al., 1988; обзор см. в: Taylor, Taylor, 1993). Значительно меньше появилось публикаций по позднепалеозойским членистостебельным Гондваны (Townrow, 1955; Pant, Nautiyal, 1967; Pant, Kidwai, 1968; Pant et al., 1981; Anderson, Anderson, 1985; Rigby, 1989; Chandra, 1992; McLoughlin, 1992) и Ангариды (Рассказова, 1961; Мейен, Меньшикова, 1983; Наугольных, 1998г). Очень интересным является сообщение о спороношениях, отнесенных к ангарскому роду *Tschernovia* (=*Tchernovia*) Zalessky (*T. velizensis* Duran et Hünicken), найденных совместно с типично гондванскими таксонами *Phyllotheca* cf. *indica* Pant et Kidwai и *Giridia* cf. *indica* Pant et al. в нижнепермских отложениях Аргентины (Duran et al., 1997).

Приуральские членистостебельные представлены, преимущественно, остатками вегетативных органов (рис. 31, 34–37). Реже встречаются остатки спороношений (рис. 32, 38).

Ниже рассмотрены остатки различных членистостебельных из нижнепермских (артинских и кунгурских) отложений Приуралья. Там где это было возможным, автор использовал одно название для различных частей растения, с высокой вероятностью принадлежавших одному виду.

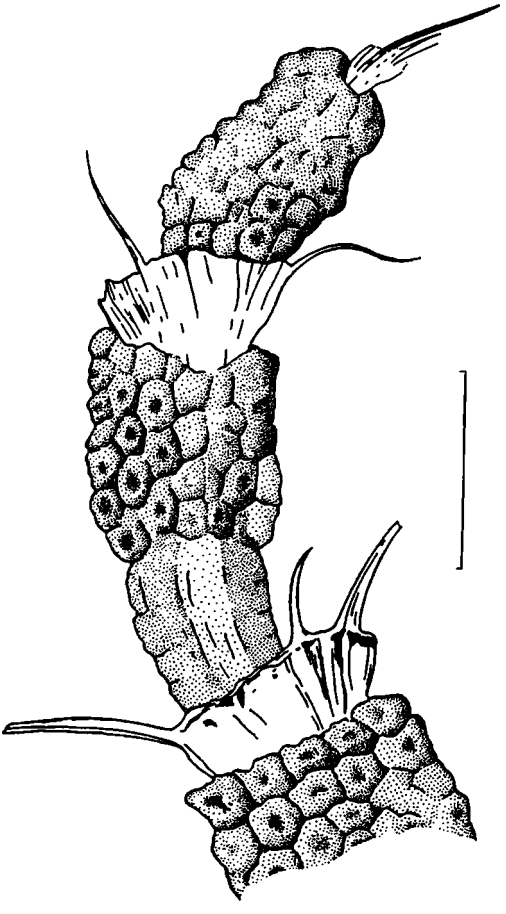


Рис. 32. *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naug., comb. nov. Апикальная часть многоярусного стробила черновиевого. Экз. 2009/53. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

Порядок Equisetales
Семейство Tchernoviaceae S.Meyen, 1983
Род *Equisetinostachys* Rasskasova, 1961

Equisetinostachys peremensis (Zalessky, 1934) Naugolnykh, comb. nov., emend. nov.
Рис. 32, табл. VII, 3

Phyllotheca peremensis: Zalessky, 1934a, p. 1094–1095, fig. 2.

Phyllotheca macrostachya: Zalessky, 1934a, p. 1095, fig. 3.

Equisetinosachys sp. SVN-1: Наугольных, 1998г, табл. II, 4. Наугольных, 1998з, с. 38–40, рис. 15, А; Naugolnykh, 2002b, Fig. 7, 5.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским (Zalessky, 1934a, fig. 2), местонахождение Чекарда-1, предположительно, слой 10.

Базионим. *Phyllotheca peremensis* Zalessky, 1934a, p. 1094–1095, fig. 2.

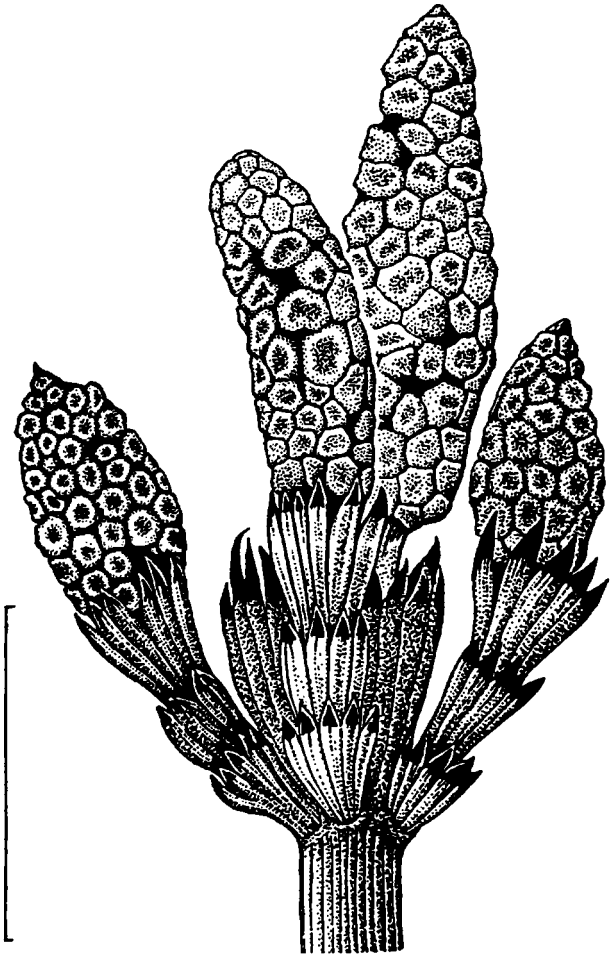


Рис. 33. Аберрантные спороношения *Equisetum hyemale* L. Ульяновская область, г. Тетюши, правый берег р. Волги, Монастырский овраг. Длина масштабной линейки – 1 см.

Описание. При первоописании этого вида в распоряжении М.Д. Залесского находился единственный экземпляр, послуживший голотипом для нового вида *Phyllotheca peremensis* Zal. Кроме этого, в коллекции Залесского имелся еще один, более крупный по относительным размерам метамера фрагмент фруктификации такого же типа, отнесенный Залесским к другому новому виду – *P. macrostachya* Zal.

Голотип *P. peremensis* представляет собой генеративный орган членистостебельного, состоящий из четырех метамеров (междоузлий), три из которых являются фертильными. Каждый метамер (фертильная зона, фертильное междоузлие) отделен от другого мутовкой стерильных листьев, основания которых срослись между собой, образуя листовое влагалище. Свободные части листьев частично оборваны, но, судя по сохранившимся листьям (четыре листа в нижней мутовке, два листа в средней и четыре листа в верхней), их полная длина могла составлять 15 мм при ширине листа в 0,7 мм. В дистальном направлении побега длина листьев в листовых мутовках, а также степень развитости листовых влагалищ уменьшаются. Общая длина фруктификации составляет 70 мм при максимальной ширине междоузлий 12 мм.

Фертильные зоны соответствуют междоузлиям побега, покрытым небольшими (около 1 мм в диаметре) щитками спорангиофоров, иногда располагающимися правильными горизонтальными рядами. Количество спорангиофоров в каждой фертильной зоне превышало сотню. На поверхности остатка, обращенной к наблюдателю, видны около 60–70 щитков спорангиофоров; общее их количество, таким образом, должно было быть больше в два раза.

Второй экземпляр, отнесенный Залесским к новому виду *Phyllotheca macrostachya* Zal. (Zalessky, 1934a, p. 1095, fig. 3), мною рассматривается как фрагмент фертильной зоны, также при-

Emended diagnosis. Generative organs of sphenophytes (equisetophytes) of Tschernoviaceae family, consist of several (as a rule, three) fertile metamers (fertile zones or fertile internodes), which are segregated from each other by whorls of sterile leaves. Sterile leaves are fused by their bases and form leaf sheaths. Terminal parts of the leaves are free. Each fertile zone bears more than one hundred of sporangiophores: 10 horizontal numbers with 10 sporangiophores per number. Sporangiophore consists of polygonal shield of hexa- or, rarely, pentagonal outlines. There is a small depression at the sporangiophore shield center. Amount of sporangia in each sporangiophore should corrrespond to number of shield angles; hexagonal sporangiophores bear six sporangia, pentagonal ones bear five sporangia.

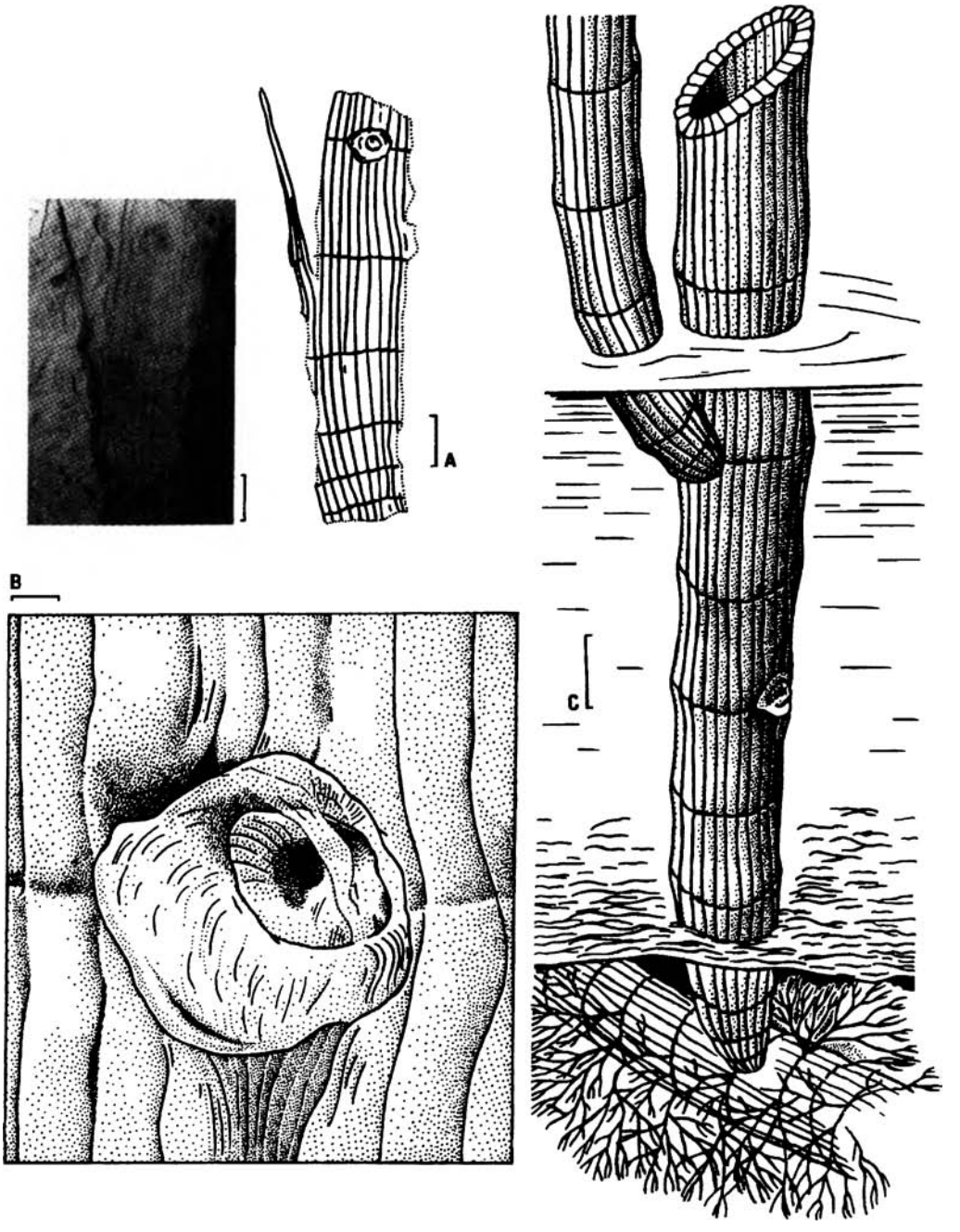


Рис. 34. *Paracalamites tubicinus* Naug., sp. nov. Голотип 3773/797. A – общий вид остатка, в верхней части побега располагается веточный рубец; B – детальная прорисовка веточного рубца; C – предполагаемый внешний вид растения. Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см (A, C); 1 мм (B).

надлежавшей *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. Этот остаток, происходивший из местонахождения Крутая Катушка, превышает по своему размеру фертильные зоны голотипа *P. peremensis* приблизительно в два раза, однако, учитывая широкую изменчивость размеров фертильных зон этого растения в пределах одного побега (см. здесь рис. 32), это отличие представляется несущественным. В тексте своей работы (Zalessky, 1934a) Залесский отмечает, что в его распоряжении находился еще один экземпляр, отнесенный к *P. macrostachya* из местонахождения Чекарда, но худшей сохранности.

На изображении, иллюстрирующем макроморфологию *P. macrostachya*, хорошо видно, что фертильная зона состоит из девяти горизонтальных рядов спорангиофоров. В одном ряду присутствует от шести (базальная часть фертильной зоны) до десяти (средняя и верхняя части фертильной зоны) щитков спорангиофоров (видны только три-пять щитков в каждом ряду, поскольку к наблюдателю обращена только одна сторона фруктификации). Щитки спорангиофоров в основном шестиугольные. Реже встречаются и пятиугольные щитки. Сами щитки несут радиально расходящиеся ребра, выходящие в вершины углов щитка. Общая длина фертильной зоны составляет 50 мм, ширина – 24 мм; диаметр щитков спорангиофоров – 6–7 мм. По своим размерам и строению спорангиофоров этот экземпляр очень напоминает генеративный орган *Equisetinostachys peremensis*, изображенный в настоящей работе (рис. 32).

Автором (Наугольных, 1998з) в открытой номенклатуре был описан представительный фрагмент фертильного органа, отнесенного к *Equisetinostachys* sp. SVN-1 (оригинал хранится в Пермском краеведческом музее, ПОКМ, № 7710/92). В этой работе было отмечено значительное сходство *Equisetinostachys* sp. SVN-1 и "*Phyllotheca*" *peremensis* Zal., которое, несмотря на имеющиеся различия (большая ширина фертильных зон у *P. peremensis*) свидетельствует в пользу отнесения этих остатков к одному естественному виду членистостебельных.

Помимо этого остатка, в распоряжении автора находится еще один экземпляр, также первоначально отнесенный к *Equisetinostachys* sp. SVN-1 (Наугольных, 1998г, табл. II, 4; ГИН, 2009/53), сохранившийся значительно лучше. На нем хорошо различимы отдельные спорангиофоры, слагающие фертильные зоны. Оказалось возможным изучить их строение более подробно.

Этот экземпляр был найден в 1928 г. Г.Т. Мауэром в местонахождении Чекарда (предположительно, судя по типу матрикса, в местонахождении Чекарда-1, слое 10 – по моим обозначениям). Он обладает большим сходством с голотипом *Phyllotheca peremensis* Zal., но вследствие некоторой схематичности изображения этого растения в протологе, однозначно говорить об идентичности этих образцов нельзя. Тем не менее, не исключено, что наш экземпляр является противоотпечатком образца, изображенного Залесским в протологе, и он, таким образом, также может рассматриваться как голотип.

Этот экземпляр имеет длину 50 мм при максимальной ширине 12 мм. На нем сохранились три междоузлия, покрытые спорангиофорами и представляющие собой фертильные зоны. Размер фертильных зон закономерно уменьшается в апикальном (дистальном) направлении. Длина фертильных зон составляет 18, 17 и 13 мм; ширина – 12, 10 и 8 мм соответственно.

Фертильные зоны отделены друг от друга мутовками стерильных листьев, располагающихся в узлах побега. Листья сильно срастаются своими основаниями, формируя хорошо развитые листовые влагалища, напоминающие своей формой аннулюс современного *Equisetum* L. Свободные части листьев длинные (до 11 мм) и узкие (до 0,7 мм шириной) с единственной тонкой средней жилкой, нередко рельефно выступающей над поверхностью листа. Апикальная фертильная зона несет мутовку стерильных листьев (терминальный пучок листьев или "хохолок").

Поверхность междоузлий покрыта многочисленными спорангиофорами, имеющими пельтатную форму и представляющими собой щиток полигональных очертаний (как правило, гексагональных) с небольшой вдавленностью в центре, соответствующей месту прикрепления ножки спорангиофора к щитку. Спорангиофоры плотно примыкают друг к другу, образуя подобие мозаики со слегка бугристой поверхностью. Спорангиофоры расположены неправильными горизонтальными рядами по десять спорангиофоров в каждом (видны пять из них). Каждая фертильная зона насчитывает до 11 таких рядов. Таким образом общее количество спорангиофоров в каждой фертильной зоне составляет около 110.

Один из спорангиофоров был подвергнут мацерации. При этом были обнаружены обрывки тонкой кутикулы с продольно вытянутыми клетками с тонкими прямыми или слабо изогнутыми

стенками, а также редкие гладкие трилетные споры, сходные с *Calamospora*.

Сравнение и замечания. Необходимо признать, что первоначальное отнесение вида *P. peremensis* к роду *Phyllotheca* Brongn. не совсем удачно. Этот род должен рассматриваться как формальный таксон, или морфо-таксон, который объединяет побеги членистостебельных, относившихся к разным естественным семействам (Tchernoviaceae и Gondwanostachyaceae), побеги которых несли листья, собранные в мутовки с хорошо развитыми листовыми влагалищами. Для генеративных органов ангарских растений с листьями типа "*Phyllotheca*" предложено несколько родов (*Tchernovia* Zalessky, *Equisetinostachys* Rasskasova, *Sendersonia* Meyen et Menshikova). Описанные выше генеративные органы соответствуют диагностике рода *Equisetinostachys* (Рассказова, 1961; см. также Meyen, 1971), что и послужило основой для организации новой комбинации: *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. comb. nov. (ссылки на базионим, голотип и диагноз см. выше).

Сходные по общей архитектуре генеративные органы членистостебельных были описаны С.Г. Гореловой из нижней части верхней перми Кузнецкого бассейна (Горелова, 1960) как спороношения *Koretrophyllites grandis* Gorel. К сожалению, точных данных о строении спорангиофоров этого членистостебельного пока нет.

Интересно, что среди современных *Equisetum* L. встречаются аберрантные экземпляры, стробилы которых разделены на несколько фертильных зон, очень сходных с *Equisetinostachys*. Иногда верхняя фертильная зона может нести пучок стерильных листьев, аналогичных терминальному "хохолку" у *E. peremensis*.

Так, например, у современного хвоща *Equisetum telmatea* Ehrh. известны аберрантные формы, у которых происходит развитие побега выше стробила, представляющего, таким образом, фертильную зону, расположенную на междоузлии (Tschudy, 1939). Стробилы с терминальными "хохолками" – пучками листьев, располагающимися на верхушке стробила, а также фертильные зоны (формы с пролиферацией, т.е. прорастанием побега из стробила) у современного *Equisetum* описаны и изображены в работе И.Мильде (Milde, 1852). Терминальные пучки листьев известны у *Equisetum arvense* f. *campestre* (Milde, 1852, fig. 3, 6), фертильные зоны – у *E. inundatum* (там же; fig. 15–17), *E. telmatea* (там же; fig. 21) и *E. limosum* (там же; fig. 43).

Форма стробиляции на боковых побегах, сходная с *Sendersonia matura* Meyen et Mensh., описана у *Equisetum telmatea* (Westwood, 1989). В некоторых случаях на боковых побегах образуются фертильные зоны с пролиферацией (Westwood, 1989, fig. 1, 2).

Наличие таких аберраций у современных хвощей, сходных с генеративными органами черновиевых (*Equisetinostachys*, *Sendersonia*) с точки зрения автора указывает на прямую филогенетическую связь семейства Equisetaceae с ангарскими черновиевыми (семейство Tchernoviaceae). Другие аберрации современных хвощей, связанные с заложением дополнительных боковых фертильных побегов (рис. 33), отражают рекапитуляцию признаков, характерных для мезозойских хвощовых (роды *Neocalamites, Equisetites*).

Местонахождения. Матвеево, Крутая Катушка, Чекарда-1, слой 10.

Род *Paracalamites* Zalessky, 1927

Paracalamites tubicinus Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 34

Видовое название: от *tubicinus* (lat.) – трубчатый.

Голотип. ГИН 3773/797, местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Diagnosis. Sphenophyte stem with opposite in node longitudinal ribs. Nodes rarely bear well developed round scars correspond to the places of attachment of lateral branches.

Описание. Изучен представительный фрагмент побега членистостебельного длиной 89 мм и максимальной шириной 22 мм. Побег немного деформирован при захоронении (уплощен и раздавлен в верхней части, за счет чего от него отщепилась небольшая полоска, состоящая из трех продольных ребер). Характер сохранности с очевидностью указывает на природу остатка, представляющего собой не слепок внутренней полости, а отпечаток внешних покровов побега членистостебельного, обладавшего при жизни растения трубчатой формой.

На побеге наблюдаются шесть узлов и семь междоузлий, из которых полностью сохранились пять. Длина междоузлий закономерно увеличивается в дистальном направлении и соответственно составляет 6, 9, 15, 19 и 24 мм. Ширина побега изменяется слабо. Заметно не-

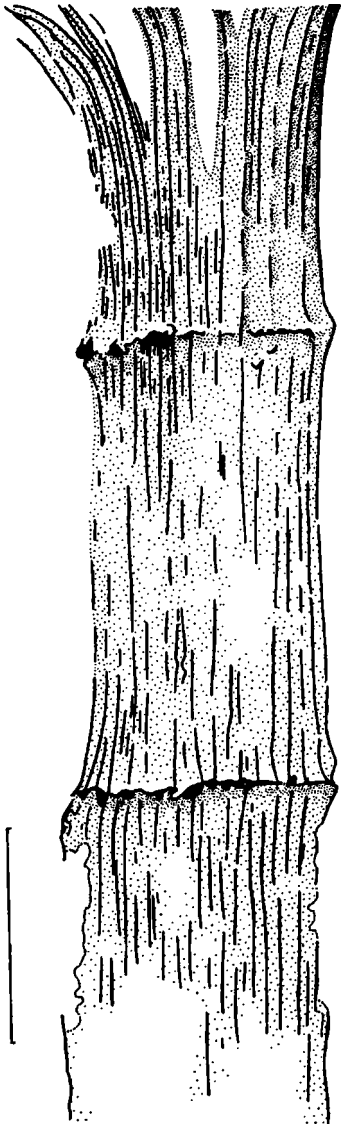


Рис. 35. *Paracalamitina* sp. Экз. 3773(11)/404(96). Хорошо развитый побег с сохранившейся в прикреплении к верхнему узлу листовой мутовкой. Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

большое расширение побега в дистальном направлении.

Поверхность побега скульптурирована плоскими продольными ребрами, ширина которых в среднем составляет 2–3 мм. Ребра находятся в юкстапозиции, т.е. противопоставлены друг другу в узлах.

На самом верхнем из сохранившихся узлов наблюдается хорошо выраженный веточный рубец диаметром 6,5 мм с точечным рубчиком в центре от выхода проводящих тканей. Крупный размер рубца указывает на то, что и боковая ветвь, отходившая в этом месте от основного побега, также была довольно большого размера.

Замечания. При определении родовой принадлежности описываемых остатков возникли определенные трудности. Поскольку род *Paracalamites* Zal. в соответствии с его диагностикой объединяет виды, установленные на слепках внутренней полости, отнесение к нему отпечатков внешних покровов побегов членистостебельных проблематично. Вместе с тем, виды другого близкого рода *Paracalamitina* Zal., первоначально установленного как раз на отпечатках и слепках внешних покровов ангарских членистостебельных, обычно имеют и хорошо выраженные листовые рубцы или даже только листовые рубцы (например, *Paracalamitina* spp., см. здесь рис. 35, 36). Близкое родство описываемого выше членистостебельного обычным ангарским паракаламитам очевидно. Поэтому автор с некоторой долей условности отнес этот остаток к роду *Paracalamites*.

Палеоэкология. Постоянная встречаемость остатков *Paracalamites* и *Paracalamitina* в отложениях руслового и прибрежноводного генезиса, иногда в положении in situ, с определенностью указывает на гидро- или гигрофильность этих растений, возможно, произраставших в воде в полупогруженном состоянии.

Сравнение. *Paracalamites tubicinus* отличается от всех других видов родов *Paracalamites* и *Paracalamitina* наличием крупных веточных рубцов, а от представителей рода *Paracalamitina* еще и отсутствием листовых рубцов.

Местонахождение. Крутая Катушка.

Порядок Calamostachyales
Семейство Incertae Sedis
Род *Calamites* Suckow, 1784

Calamites gigas Brongniart, 1828
Рис. 37, 38; табл. X, 1-4, 6, 7

Побеги и стволы:

Calamites gigas Brongniart: Brongniart, 1828, p. 136, Pl. 27; Brongniart, 1845, p. 11, Pl. G, 8; Gut-

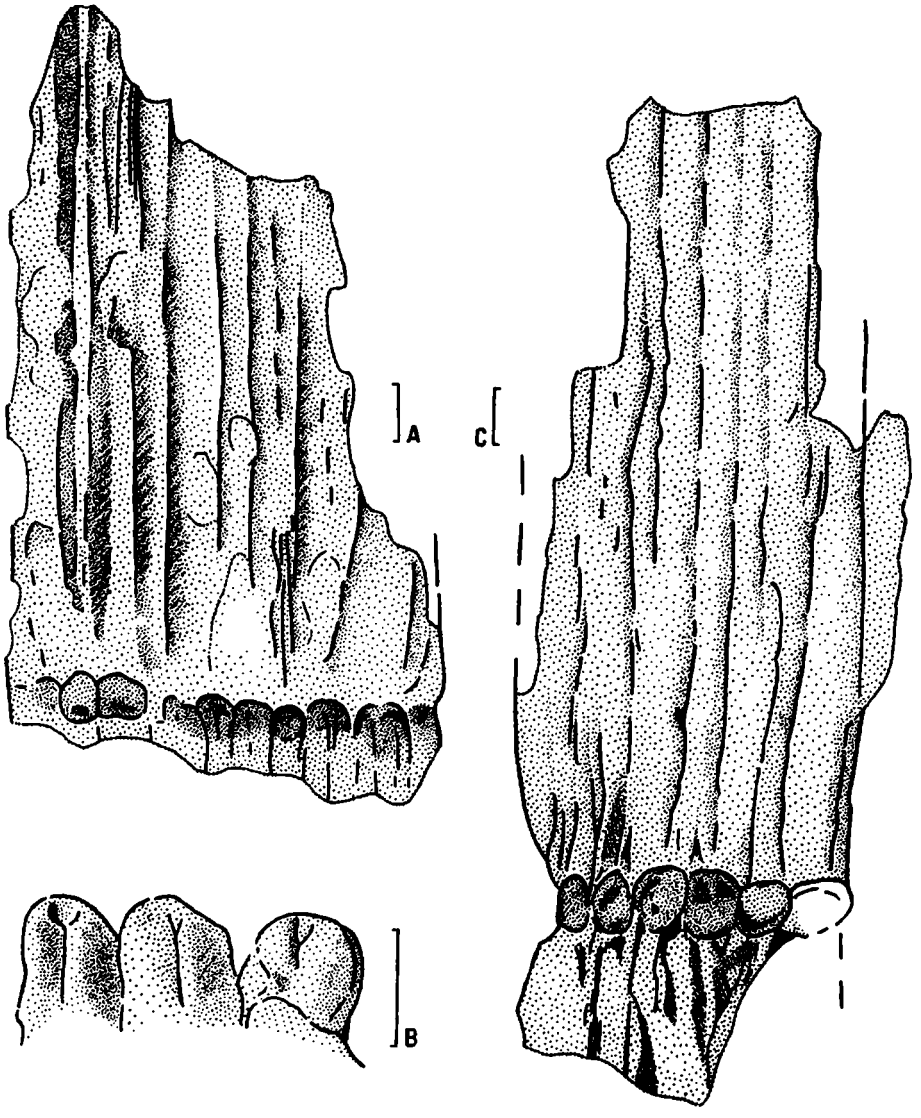


Рис. 36. *Paracalamitina* sp. Два экземпляра с хорошо сохранившимися листовыми рубцами на узлах побега (B – детальная прорисовка листовых рубцов). A, B – экз. 4856/51; C – экз. 4856/53. Местонахождение Александровское. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская (?) свита. Длина масштабной линейки – 2 мм (A, C); 1 мм (B).

bier, 1849, p. 7, Pl. 9, Fig. 5, 6; Эйхвальд, 1854, p. 130; Geinitz, 1858, S. 7; Новик, 1952, с. 143, табл. XX, фиг. 6; Doubinger, 1956, p. 137; Сикстель, Худайбердыев, 1968, табл. V, фиг. 3, 4 (но не табл. VII, фиг. 3); Тефанова, 1971, с. 96, рис. 20; Сикстель и др., 1975, табл. XXIV, 1; Barthel, 1980, S. 249–253, Abb. 95; Barthel, 1983, Abb. 40, c, 41; 1989; Kerp, 1984, p. 304–307, Pl. V, VI, 1, 2; Kerp, Fichter, 1985, Taf. 2, Fig. 2, 3; Владимирович, 1986, табл. 140, фиг. 2, 3; Tidwell, 1986, Pl. 42–44, Fig. 37, 50; Doubinger, Vetter, Langiaux et al., 1995, p. 95, Fig. 78, 79; Rossler, 2001, S. 150–153,

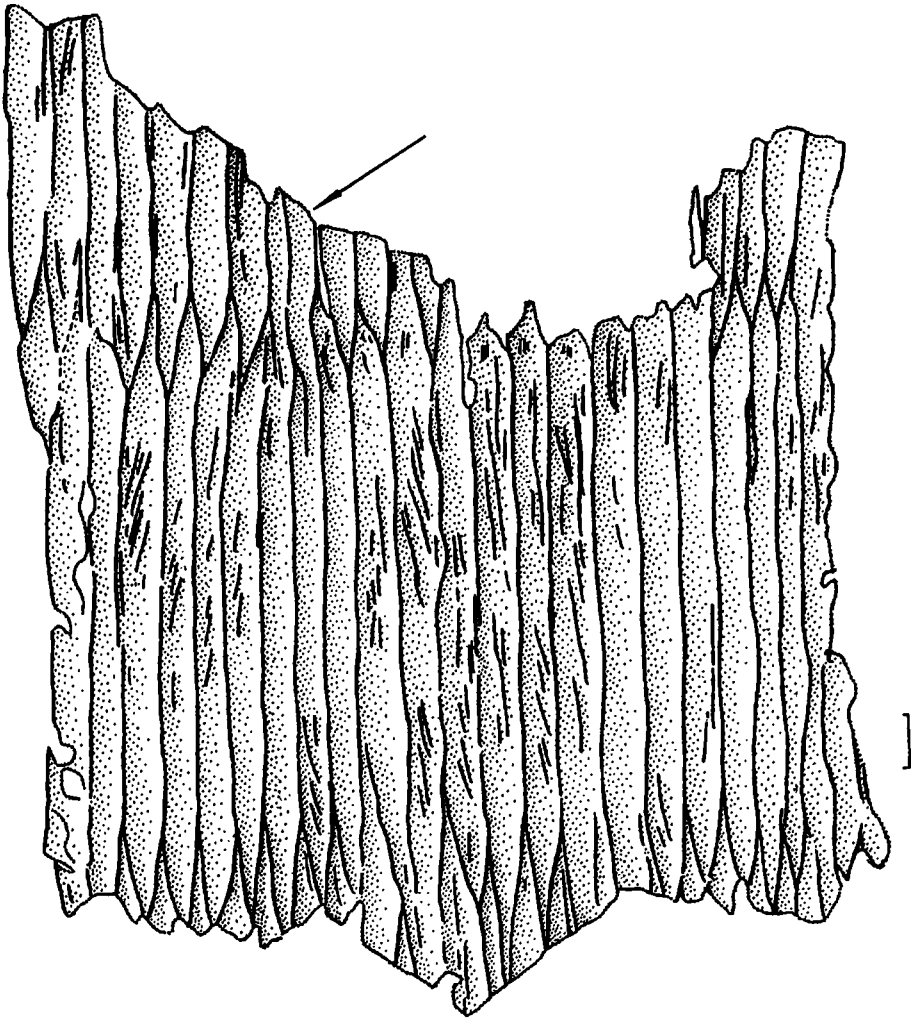


Рис. 37. *Calamites gigas* Brongn. Фрагмент крупного побега. Стрелкой отмечено прямое прохождение одного из ребер через узел побега. Экз. 3737/115. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

Bild 379–385 (Bild 381–385 – *Metacalamostachys dumasii*; см. ниже); Berthelin, Broutin, Kerp et al., 2003, p. 94 (note); Наугольных, 2005а, с. 15, табл. VIII, 5; 2005б, с. 94–103 (см. общий морфологический обзор в этой работе).

Calamites (*Stylocalamites*) *gigas* Brongniart: Boureau, 1964, p. 255, fig. 227 A, B, fig. 228, 229.

Calamites cf. *gigas* Brongniart: Новик, 1978, с. 59, табл. V, фиг. 6, табл. VI, фиг. 1, 2.

Calamites uralicus Vladimirovich: Владимирович, 1986, с. 34, табл. 140, фиг. 1.

Calamites sp.: Сикстель и др., 1975, с. 87–88, рис. 7; Савицкая, Искандарходжаев, 1984, приложение 4, фиг. 1.

Stylocalamites gigas: Remy, Remy, 1959, S. 224-225, Abb. 178.

Репродуктивные органы:

Asterophyllites dumasii Zeiller: Zeiller, 1892; Barthel, 1983, Abb. 40, b.

Calamostachys dumasii (Zeiller) Jongmans: Jongmans, 1911; Barthel, 1983, Abb. 40,a; Kerp,

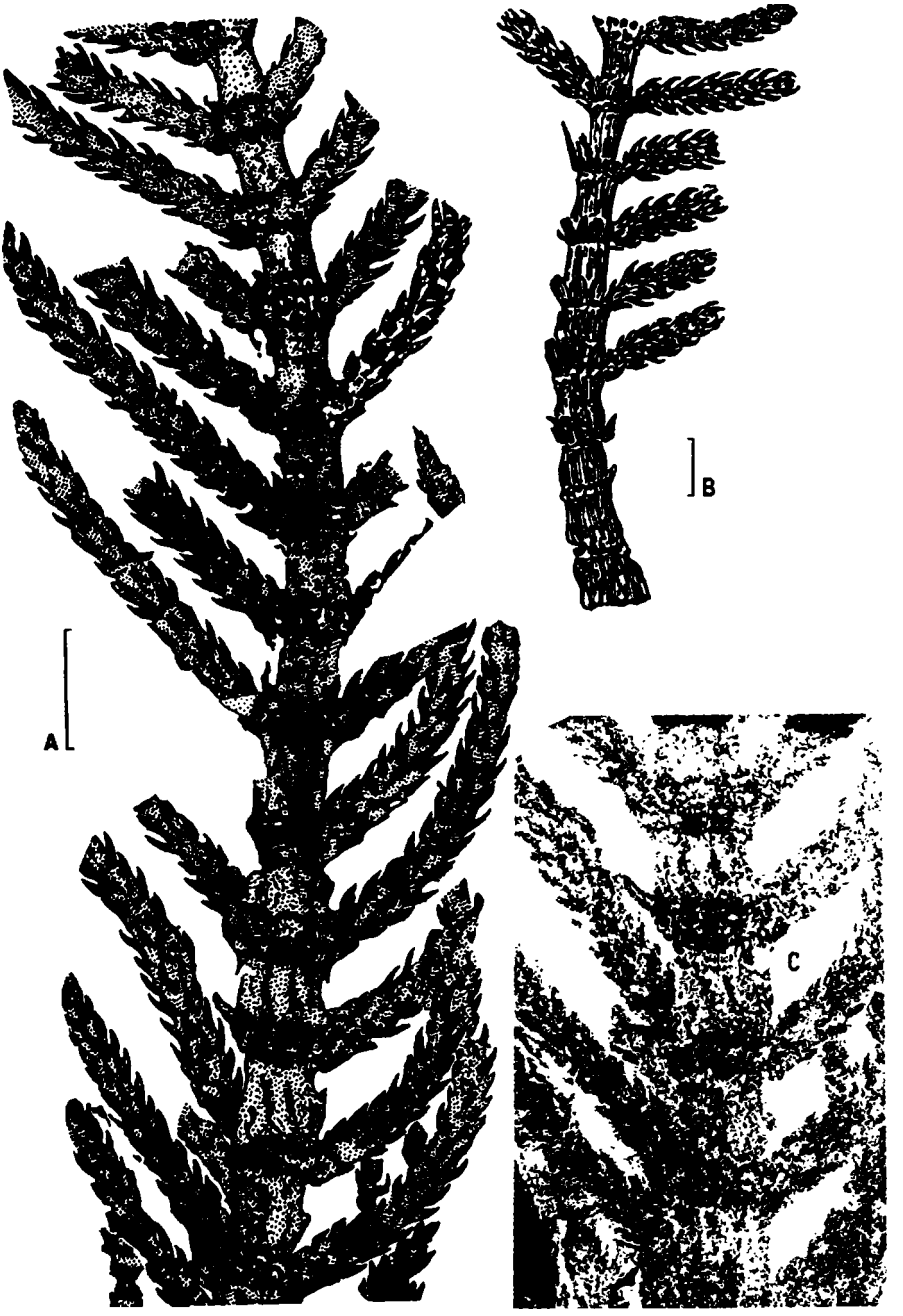


Рис. 38. *Sachyogyrus multifarius* Zal. (? = *Calamostachys dumasii* (Zeiller) Jongmans). A, C – экз. 3773 (11)/278(91); B – экз. из коллекции М.Д. Залесского (по: Zalessky, 1939, fig. 7). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, C); Красная Глинка (B). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (B); верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A, C). Длина масштабной линейки – 1 см.

1984, p. 303–304, Pl. I–IV; Kerp, Fichter, 1985, Taf. 8, Fig. 1–4.

Calamostachys cf. *dumasii*: Doubinger, Vetter, Langiaux et al., 1995, p. 99, Fig. 73 (на подписи к фотографии вид определен без <cf.>).

Metacalamostachys dumasii (Zeiller) Barthel: Barthel, 1989; Lausberg, Kerp, 2000, S. 405, Taf. III, Fig. 8. Rossler, 2001, Bild 381–385.

Cordaianthus scutilus Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 68, fig. 30.

Phyllotheca biarmica Zalessky: Zalessky, 1937b, p. 43, fig. 5; Наугольных, 1993, Табл. II, 6; Наугольных, 1998з, с. 43–44, табл. IV, 1, V, 1, 2, VI, 2, рис. 16, А, В.

Sachyogyrus multifarius Zalessky, Zalessky, 1939, p. 336–337, Fig. 7–8; Наугольных, 1998з, с. 40–42, табл. VI, 4, рис. 16, С.

Phyllotheca paulinensis Mamay, Read, 1956, p. 216–218, pl. 34, fig. 6–8, pl. 35, fig. 1–6.

Листья:

Annularia carinata Gutbier: Gutbier, 1849; Kerp, 1984, Pl. VI, 3, 4; Kerp, Fichter, 1985, Taf. 6, Fig. 3–6.

Annularia cf. *carinata* Gutbier: Наугольных, 2004б, табл. XIII, 2, 4; 2005б, табл. X, 4.

Голотип. Изображен А.Броньяром (Brongniart, 1828, Pl. 27); точное местонахождение неизвестно, однако многие палеоботаники сходятся во мнении, что, скорее всего, этот образец происходит из медистых песчаников Южного Урала (Башкирии?).

Diagnosis. Arborescent plants with stems divided into nodes and internodes, with arthrostelic structure of conducting system, presence of secondary tissues and central stem cavity, conducting bundles alternating in nodes. Stems straight, without lateral branches in lower and middle parts of the stem. Upper part of the stem bears lateral leafy branches. Branches with leaf whorls formed planate foliar systems, resembling pteridophyll fronds. Reproductive organs occur at the apical part of the stem. The reproductive organs are spicate aggregations of sporangiophores, forming whorls, attached to the fertile branches.

Описание. Древовидные растения со стволами, разделенными на узлы и междоузлия, артростелическим строением проводящей системы, наличием вторичных тканей и центральной полости, с чередующимися в узлах проводящими пучками. Побеги прямые, в нижней и средней части не несущие боковых ветвей. В верхней части побега располагались облиственные ветви с листовыми мутовками, образующие уплощенные фолиарные системы, напоминающие вайи птеридофиллов. В приверхушечной (?) части побега находились репродуктивные органы, образованные колосовидными собраниями спорофиллов, мутовчато располагающиеся на фертильных ветвях.

В коллекции имеется один фрагмент ствола крупного членистостебельного, отнесенного к этому виду. Длина фрагмента составляет 181 мм, ширина – 155 мм. Таким образом, диаметр ствола растения при его жизни был не менее 15 см.

На имеющемся остатке наблюдаются два узла и три междоузлия, из которых одно сохранилось полностью. Длина междоузлия – 110 мм. Поверхность ствола покрыта продольными ребрами округлых в поперечном сечении очертаний. Средняя ширина ребер составляет 7 мм. Продольные ребра ствола в узлах чередуются, образуя характерную для рода *Calamites* зигзагообразную линию узла. Суб- и инфранодальные каналы не обнаружены. По меньшей мере в одном случае одно из ребер прямо проходит через узел.

Как по общему габитусу, размерам, так и по некоторым деталям (наличие редких ребер, проходящих через узел побега) описываемый остаток соответствует диагностике вида *Calamites gigas* Brongn., широко известному из пермских отложений Еврамерики и окружающих ее зон, охарактеризованных смешанными флорами.

На некоторых из канонических изображений предполагаемых листьев *Calamites gigas*, нередко описываемых под собственным названием *Annularia carinata* Gutbier (Kerp, Fichter, 1985, Taf. 6, Fig. 3–6; особенно – на фиг. 5), хорошо видна анизофильность, образованная билатеральной симметричностью листовых мутовок. Очень сходные листья позднее были обнаружены и в пермских отложениях западных пределов Ангариды (Наугольных, 2005б, табл. X, 4).

Замечания. В кунгурских отложениях Приуралья встречаются спороношения *Sachyogyrus multifarius* Zal., подробно описанные автором в другой работе (Наугольных, 1998з, см. здесь рис. 38). Они очень напоминают спороношения *Calamostachys dumasii* (Zeiller) Jongmans, которые считаются свойственными еврамерийским *C. gigas* (Barthel, 1980; Kerp, 1984). Не исключено, что спороношения такого же типа были характерны и для уральских представителей *C. gigas*. Этот вопрос подробно рассматривается в специальной статье автора, посвященой *C. gigas* (к сожалению, в ней на рис. 3 по вине корректора перепутаны литеры *б* и *в*, а на рис. 5 – литеры А и Б).

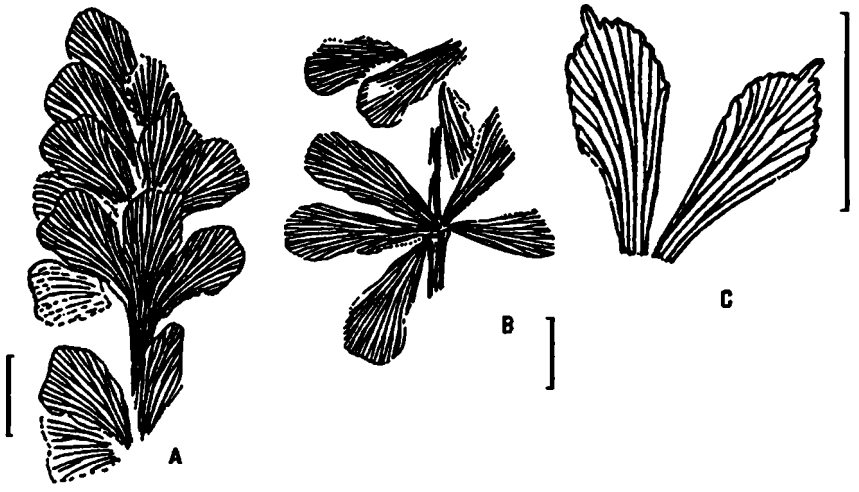


Рис. 39. Экземпляры *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., emend. nov. из коллекции М.Д. Залесского. А – апикальная часть побега с пятью мутовками листьев; из верхней мутовки сохранился только один лист. Листья цельнокрайние, но у некоторых имеется апикальный вырез. Местонахождение Красная Глинка (сборы Г.Т. Мауэра, 1936 г.; по М.Д. Залесскому). В – синтип: фрагмент побега с почти полностью сохранившейся нижней мутовкой листьев. Обратите внимание на цельнокрайний характер листьев. Самый нижний лист несет небольшой апикальный вырез. Местонахождение Красная Глинка (по: Zalessky, 1937, fig. 8). С – два листа из одной мутовки, первоначально определенные как *S. stouckenbergii*. Листья с сильно оттянутыми основаниями и маргинальными зубчиками, располагающимися на апикальном крае листа. Средний (центральный, медиальный) зубчик особенно хорошо развит и превышает по своим размерам остальные в три раза. Местонахождение Чекарда-2 (сборы Г.Т. Мауэра, 1934 г.; по М.Д. Залесскому). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (А, В); верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (С). Длина масштабной линейки – 1 см.

Местонахождение. Чекарда-1, сл. 10.

Порядок Bowmanitales
Семейство Bowmanitaceae S.Meyen, 1978 (=Sphenophyllaceae Warm., 1891)

Род *Sphenophyllum* Brongniart, 1828

Sphenophyllum biarmicum Zalessky, 1937, emend. Naugolnykh, 2003б
Рис. 39–48, табл. XI, 1–5; XII

Sphenophyllum biarmicum Zalessky: Zalessky, 1937b, с. 44–46, фиг. 7, 8; Владимирович, 1985, табл. V, фиг. 8б 9б 11б 13б 14; Владимирович, 1986, табл. 139, фиг. 2; Наугольных, 1998з, с. 35–37, табл. I, 4; III, 4, 5; VI, 3; VII, 6; рис. 12б A–C, E–F; рис. 13, B, D; Наугольных, 2003б, с. 100–107, табл. IX, IX; рис. 1–2, 3б в–д, ж, 4, 5.

Gangamopteris fimbriata Zalessky: Zalessky, 1934b, фиг. 7.

Gangamopteris tenuinervis Zalessky: Zalessky, 1939, с. 347–348, фиг. 26.

? Sphenophyllum comiense Tschirkova: Залесский, Чиркова, 1938, с. 15–16, фиг. 7–10, Нейбург, 1964, табл. I, фиг. 1–5; табл. V, фиг. 7; Угленосная формация Печорского бассейна, 1990, табл. XXII, 5.

? Sphenophyllum thonii Mahr (in part.): Нейбург, 1964, с. 13–20, табл. II, 1–6; III, 1–4; IV, 1–7; V, 1–6.

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

Sphenophyllum sp. SVN-2 (aff. *thonii* Mahr): Наугольных, 1998з, с. 38, рис. 17, A.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b, фиг. 7), происходит из местонахождения Крутая Катушка (лекская свита, филипповский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь Среднего Приуралья).

Emended diagnosis. Vegetative organs of sphenophylls with heterophyllous leaves vary from the well developed ovoid leaves to reduced and specialized ones (hook-like leaves). Well developed leaves have entire margins, small marginal teeth or even long terminal segments. Venation open, fan-shaped, up to 4 times dichotomizing. Leaf whorls

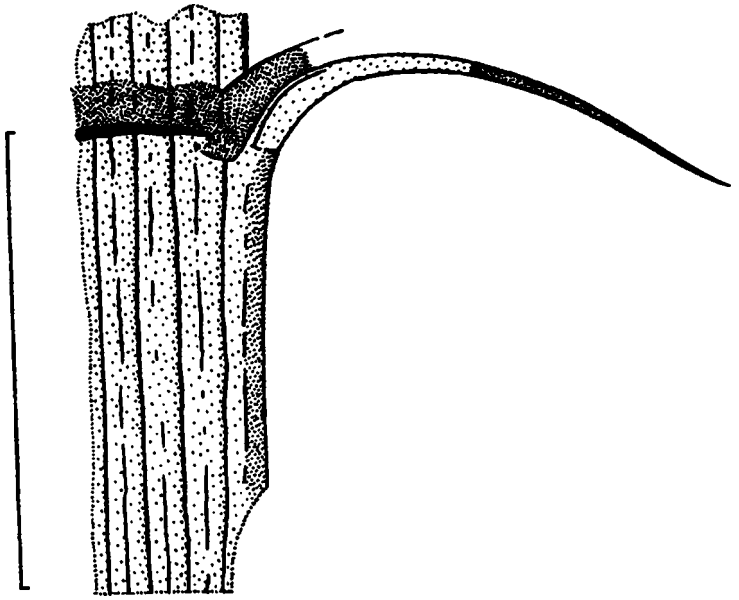


Рис. 40. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., фрагмент побега с модифицированными листьями. Один из нескольких укорененных побегов почти без листьев (проксимальная часть растения), растущих из одного основания (см. Влдадимирович, 1985, табл. II, 4). В верхней части одного из побегов (самого левого) на последнем из сохранившихся узлов располагается узкий игловидный модифицированный лист. Местонахождение Крутая Катушка. Коллекция ЦНИГРмузея, экз. 8/12399. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

radially symmetrical or, rarely, bilaterally symmetrical anysomorphic (pseudotrizygoid). Branching pattern of stems three dimensional. Strobiles of *Bowmanites biarmensis* Naug. type with ten whorls of sporangiophores (sporophylls). Bracts scale-like, relatively short, with terminal spines. Terminal part of the strobil conic. One sporangiophore bears at least two sporangia.

Описание. Вегетативные органы сфенофиллов отличаются высоким полиморфизмом. Вместе с тем, в составе рода *Sphenophyllum* указывались и гомоморфные виды с относительно постоянным типом строения листьев и побегов. Долгое время к группе гомоморфных видов *Sphenophyllum* относили *S. biarmicum* Zal., очень характерный для кунгурских отложений Приуралья. Однако после детального изучения топотипической выборки листьев этого вида, а также сходных с ним других видов, определявшихся из этих же отложений, выяснилось, что для *S. biarmicum* также характерна гетерофиллия, причем кроме нормальных листьев были обнаружены гипертрофированные листья с терминальной бахромчатостью, редуцированные игловидные или специализированные узкие лентовидные листья. В некоторых случаях листья разного типа были обнаружены в прикреплении к одним и тем же побегам.

Нормальные листья *S. biarmicum* на макроморфологическом уровне описаны достаточно полно, поэтому ниже дается только их краткая обобщеннная характеристика.

Листья цельнокрайние или с мелкими зубчиками, располагающимися по краю листа. Иногда встречаются листья с гипертрофированными зубцами, переходящими в терминальную бахромчатость (см. ниже). В каждый зубец выходит одна жилка. Основание листьев клиновидно оттянуто. Жилки дихотомируют в осевой части листьев до пяти раз, в боковых частях листьев – до 2–3 раз. Жилкование веерное. Жилки расходятся и выходят как в боковые края листа, так и в его верхушку. Листья молодых побегов или приверхушечных частей побегов могут иметь апикальный вырез. В этом случае лист приобретает сердцевидные очертания.

Как следует из приведенного выше описания, даже нормальные листья *S. biarmicum* обладают довольно высокой макроморфологической изменчивостью. Меняются общие пропорции листьев, характер края и верхушки листьев. Однако плавные переходы между разными проявлениями одного признака заставляют рассматривать их как внутривидовые модификации.

Как *Sphenophyllum* cf. *thonii* Mahr В.П. Владимирович был определен небольшой фрагмент побега с одним хорошо сохранившимся узлом с

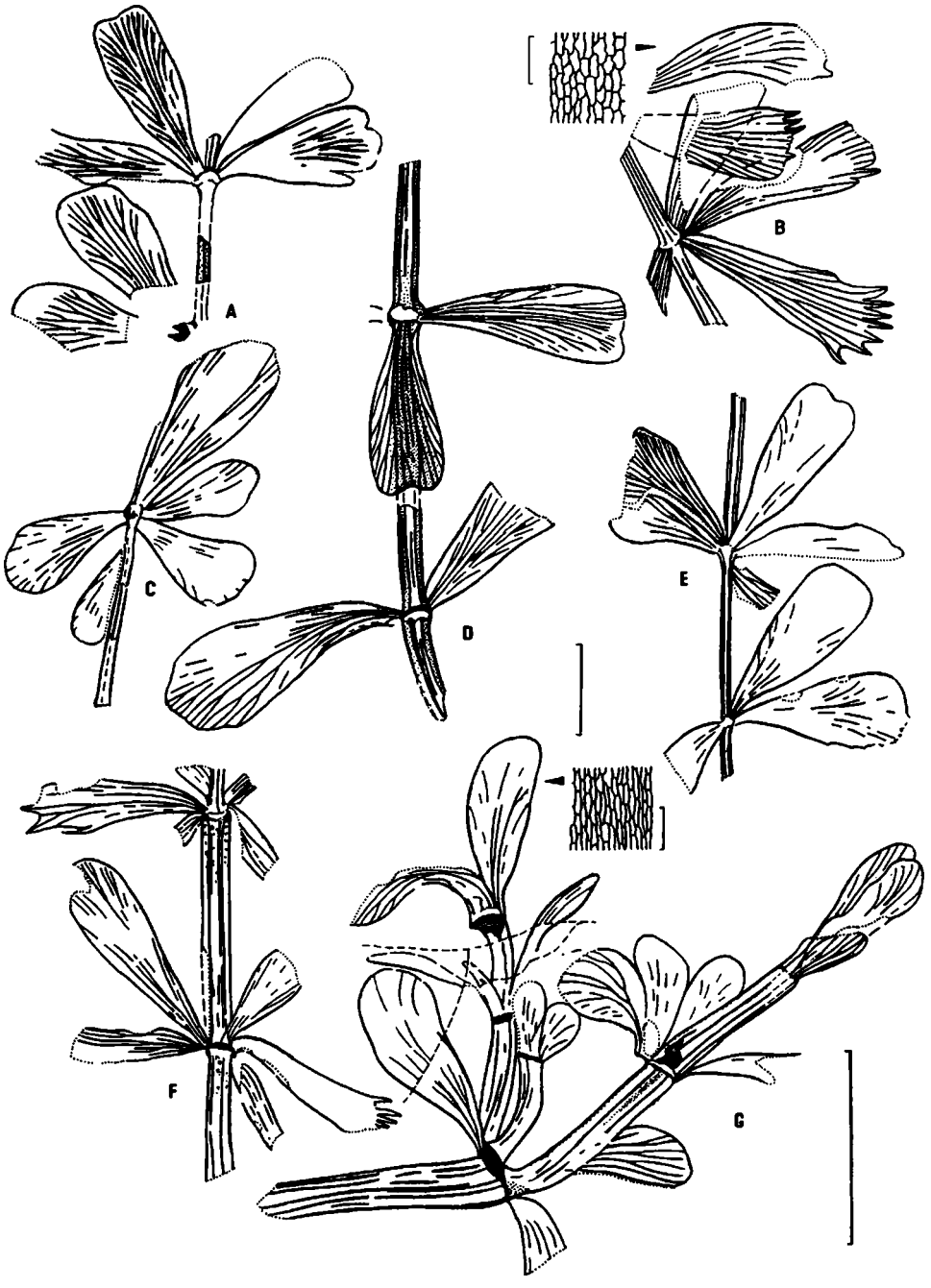


Рис. 41. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug.: изменчивость листьев и строение облиственных побегов. Экземпляры из коллекции ЦНИГРмузея: A – 46/12399; B – 49/12399; C – 44/12399; D – 47/12399; E – 32/12230; F – 45/12399. A – фрагмент побега с двумя мутовками; самый верхний лист из верхней мутовки несет

Рис. 41 (окончание)
апикальный вырез; B – фрагмент побега, первоначально определенного В.П. Владимирович как *S.* cf. *thonii* Mahr, все листья несут терминальную бахромчатость, однако зубчики, ее образующие, развиты в различной степени. У самого верхнего листа под бинокуляром видна микроструктура поверхности, состоящая из клеток ректагональных очертаний со слабо извилистыми стенками. C – анизофильная (псевдотризигоидная) мутовка листьев *S. biarmicum*; все листья цельнокрайние, но крупные листья превышают мелкие в два раза. D – фрагмент хорошо равитого побега с двумя мутовками листьев (на образце также сохранились апикальные части еще двух листьев из третьей мутовки, принадлежавшей тому же побегу, но не показанные на рисунке, а также небольшой фрагмент побега с двумя мутовками листьев, располагающийся слева от изображенного побега). Листья цельнокрайние, со слабо выраженной волнистостью; листья в верхней мутовке имеют апикальный вырез. E – часть побега с двумя сохранившимися листовыми мутовками; листья цельнокрайние с округлыми, притупленными и двулопастными верхушками. F – часть побега с двумя листовыми мутовками. Обратите внимание на то, что на одном побеге располагаются листья с хорошо развитой терминальной бахромчатостью и листья с закругленной цельнокрайней верхушкой. В верхней части каждого междоузлия располагаются мелкие бугорки, возможно – основания шипов (сравните с *S. fimbriatum* Halle, 1927). G – наиболее полный из изученных образцов, демонстрирующий два порядка ветвления. Местонахождения: Чекарда-1, слой 7, 10 (A, C, E), Красная Глинка (B, D, F, G). Коллекция ЦНИГРмузея, сборы В.П. Горского, 1965 г. (A, E) и Е.Ф. Чирковой, 1938 г. (B–D, F, G). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (B, D, F, G); верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A, C, E).

Длина масштабной линейки – 1 см (для макроморфологических прорисовок) и 0,1 мм (для прорисовок микроструктуры).

четырьмя листьями (из них относительно хорошо сохранились лишь два), а также двумя листьями, принадлежавшими следующей листовой мутовке (Владимирович, 1985; табл. V, 12; экз. 49/12399; см. здесь рис. 41, B). Этот экземпляр существенно отличается от типичных *S. thonii* очень узкими листьями, более крупными терминальными зубцами и относительно редким жилкованием. По строению побега, жилкованию и общим пропорциям листьев он неотличим от других *Sphenophyllum*, встреченных в этом же местонахождении и уверенно относимых к *S. biarmicum* (рис. 41, D).

Второй из интересных экземпляров из коллекции Владимирович (рис. 41, F) без всяких сомнений был ею определен как *S. biarmicum*. В процессе определения Владимирович был доступен только один лист с частично сохранившейся терминальной частью, которая закруглена и имеет ровные края, как у нормального листа *S. biarmicum* (см. Владимирович, 1985, табл. V, 9; экз. 45/12399). После дополнительной препарации, предпринятой автором при пересмотре оригиналов Владимирович, выяснилось строение верхушек у еще двух листьев. На них были обнаружены хорошо развитые терминальные зубцы. У нижнего из этих листьев зубцы даже образовывали бахромчатость. Таким образом, даже на одном побеге и в одной мутовке могут соседствовать листья с ровным краем листа в его приверхушечной части и листья с хорошо развитыми терминальными зубцами. Сходный экземпляр, с располагающимися на одном побеге листьями с ровным и зубчатым краями, был изображен М.Ф. Нейбург (1964, табл. II, 1, 2, 3, 3а).

Характер ветвления побегов *S. biarmicum*, при котором образуются вторичные побеги с относительно короткими междоузлиями, наблюдается на еще одном из изображенных, но не описанных Владимирович экземпляров (Владимирович, 1985, табл. V, 15; экз. 50/12399; см. здесь рис. 41, G). Побеги второго порядка располагаются в пазухах нормальных листьев основного побега. Все листья цельнокрайние, но большинство из них немного меньше по размерам и имеют более широкие пропорции, чем остальные экземпляры листьев из той же выборки.

Важный аспект полиморфности листьев *S. Biarmicum* заключается в том, что у этого вида встречаются побеги как с радиально симметричными, так и с билатерально симметричными анизофильными (псевдотризигоидными) листовыми мутовками. Радиально симметричные мутовки скорее всего были характерны для вертикально ориентированных побегов, а анизофильные – для побегов, располагавшихся наклонно или даже субгоризонтально, поскольку в этом положении билатеральность листовой мутовки обеспечивала ей оптимальное освещение. Побеги с радиально симметричными листовыми мутовками показаны на рис. 41, A, B, D, E, F, G; с анизофильными псевдотризигоидными – на рис. 41, C (см. также Наугольных, 1998з, рис. 13, A).

Представительный фрагмент побега с тремя порядками ветвления имеется в коллекции авто-

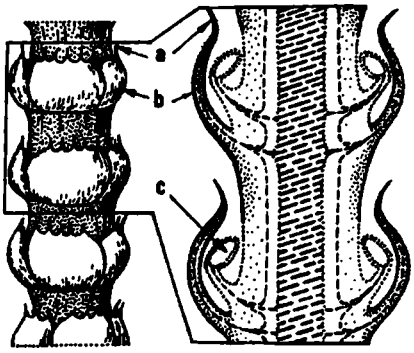


Рис. 42. Схема строения стробила *Bowmanites biarmensis* Naug., принадлежавшего растению с листьями *Sphenophyllum biarmicum*. a – маргинальные шипики, располагающиеся на брактеях; b – чешуевидные брактеи; c – спорангии.

ра (рис. 45, C). На основном побеге (побеге первого порядка) расположен боковой побег (побег второго порядка), прикрепляющийся к основному побегу чуть выше узловой линии. Общая длина остатка составляет 110 мм. Длина основного побега (его сохранившейся части) равна 62 мм; максимальная ширина побега – 8 мм, минимальная – 5 мм. На основном побеге сохранились три узла и четыре междоузлия, из них два – полностью. Их длина 19,5 и 18 мм. Побег расширяется в узлах и постепенно суживается к середине междоузлий, что характерно для многих сфенофиллов. Длина сохранившегося участка побега второго порядка составляет 56 мм. Максимальная ширина побега – 4 мм, минимальная – 3 мм. Этот побег расширяется в узлах; на нем сохранилось семь узлов и семь полных междоузлий. Длина междоузлий составляет 2,5–2,5–5–5,5–10–11–13 мм, причем увеличение длины междоузлий происходит закономерно в дистальном направлении. На пятом (по счету от основания бокового побега) располагается довольно крупный рубец, принадлежавший побегу следующего – третьего – порядка. Рубец имеет поперечно вытянутые овальные очертания. Его длина составляет 2,5 мм, ширина – 1 мм. Судя по размерам рубца побег третьего порядка также был меньшей ширины чем побег второго порядка и располагался уже в другой плоскости. Таким образом, ветвление было трехмерным, а не в одной плоскости, как можно было бы решить вследствие уплощенности остатков побегов, деформированных при диагенезе осадка.

Несмотря на отсутствие облиствения, этот побег можно считать принадлежавшим роду *Sphenophyllum* по характерному увеличению толщины побега в узлах, признаку, очень типичному для сфенофиллов. Все остатки сфенофиллов из тех же отложений могут быть отнесены к полиморфному виду *S. biarmicum*. Поэтому этот побег с некоторой долей условности здесь отнесен к тому же виду.

Другой побег, также отнесенный к *S. biarmicum*, демонстрирует два узла с модифицированными листьями. Верхняя листовая мутовка в целом напоминает листья с терминальной бахромчатостью, ранее определявшиеся как *S.* cf. *thonii*, однако нижняя мутовка несет два крючковидно изогнутых модифицированных листа в виде шипов, возможно, служивших для прикрепления к другим растениям (рис. 44, B; 45, F). Длина этих крючковидных листьев составляет 3 и 2,5 мм при максимальной ширине 1 мм. Длина единственного сохранившегося междоузлия равна 46,6 мм, максимальная ширина – 5 мм, минимальная ширина – 2 мм.

Замечания. О подроде *Tikhvinskia* Esaulova. Вид *Sphenophyllum biarmicum* мог бы быть отнесен к подроду *Tikhvinskia* Esaulova, 1987 в соответствии с диагностикой последнего, приведенной Н.К. Есауловой (1987). Однако признаки, диагносцирующие этот подрод (выход жилок в боковые края листа, более двух жилок, выходящих в основание листа), отмечаются и у других подродов *Sphenophyllum*: *Parasphenophyllum* Asama и *Paratrizygia* Asama, что делает подрод *Tikhvinskia* излишним.

М.Д. Залесским (1934b) из кунгурских отложений Среднего Приуралья был описан фрагмент листа без сохранившегося основания, который был отнесен к новому виду *Gangamopteris fimbriatum* Zal. Описание было проиллюстрировано одним рисунком, на котором изображен лист широко-ланцетных очертаний с хорошо развитыми терминальными зубцами и веерным жилкованием. В описании было отмечено присутствие косых анастомозов между жилками. Анастомозы изображены и на рисунке. Несколько позднее из тех же отложений Залеский описал еще один новый вид, отнесенный к тому же роду – *G. tenuinervis* Zal. (Zalessky, 1939), также установленный на одном экземпляре, очень сходным по сохранности и морфологии с *G. fimbriatum*, но лишенном терминальных зубцов.

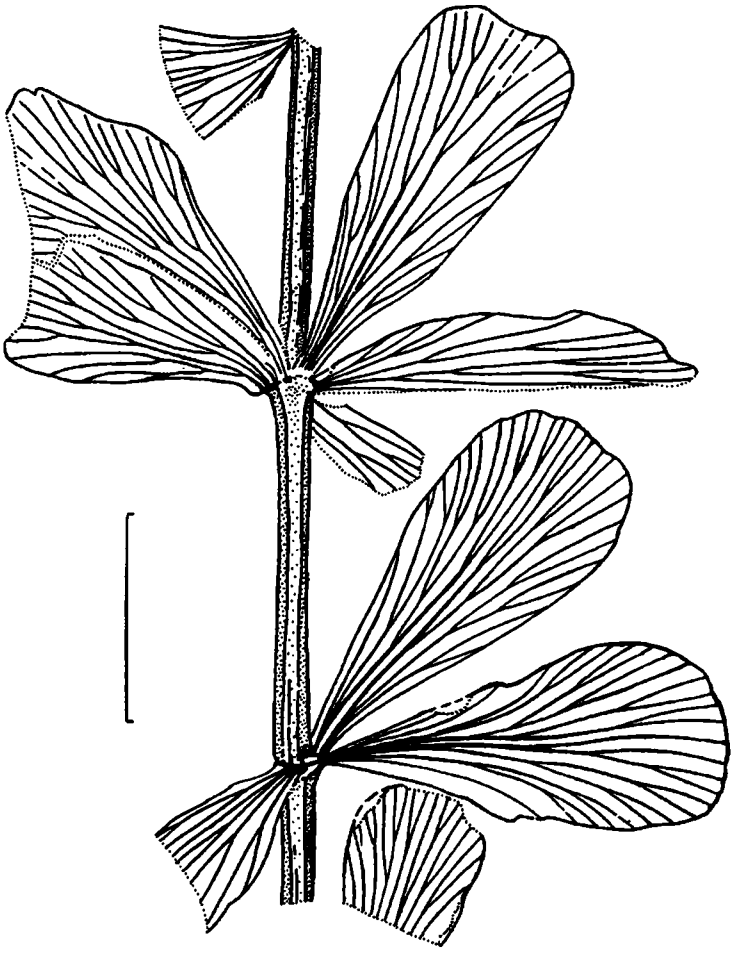


Рис. 43. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. Строение средней части побега. ЦНИГР Музей 32/12230. Местонахождение Чекарда-1. Длина масштабной линейки – 1 см.

Два листа, очень похожие на *G. fimbriata* и *G. tenuinervis*, имеются в коллекции автора (рис. 45, D, E). Они были описаны как *Sphenophyllum* sp. SVN-1 (Наугольных, 1998з). У одного из этих необычно крупных гипертрофированных листьев одна из терминальных лопастей-выростов наложилась на край листа, вследствие чего возник эффект совмещения жилкования лопасти и края листа с образованием ложных "анастомозов" (рис. 45, E). Аномально крупные размеры этих листьев, а также хорошо развитые терминальные зубцы и выросты первоначально не позволили отнести их к характерному для тех же отложений *Sphenophyllum biarmicum*. Однако изучение более представительной выборки, включающей экземпляры, размер листьев которых, располагающихся на одном побеге и даже на соседних узлах, различается в 3,5 раза (рис. 41, G), заставило усомниться в большом значении размера листьев для таксономии пермских представителей рода *Sphenophyllum*. В настоящей работе эти листья также отнесены к *S. biarmicum*, а видовые названия *Gangamopteris fimbriata* и *G. tenuinervis* рассматриваются как его младшие синонимы. О принадлежности листьев *Gangamopteris fimbriata* роду *Sphenophyllum* (предположительно, виду *S. biarmicum*) писала Н.К. Есаулова (1987).

Сравнение. Следует подробнее остановиться на соотношении *S. biarmicum* с другими близкими видами, прежде всего, *S. thonii* Mahr, *S. comiense* Tschirk. и *S. stouckenbergii* Schmalh.

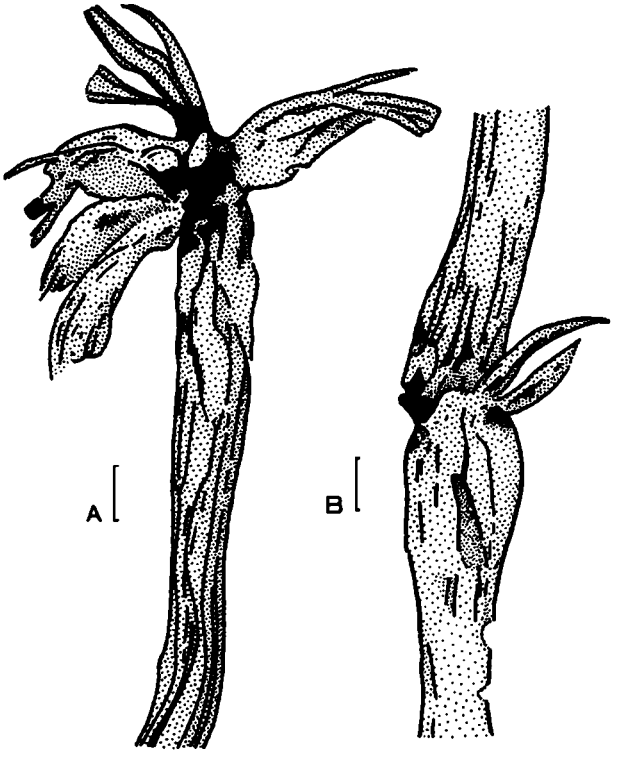


Рис. 44. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. Побеги с модифицированными листьями. Экз. 3773(11)/240(89). Местонахождение Чекарда-1, слой 7. Длина масштабной линейки – 2 мм.

К этой же группе видов относятся *S. fimbriatum* Halle и *S. sinense* Hong et Guang-long.

S. biarmicum очень близок экваториальному виду *S. thonii*, известному из многих местонахождений позднекаменноугольного (стефан) и раннепермского (отэн) возраста в Европе, Северной Америке и Китае. В Китае, а также в некоторых регионах Гондваны этот вид отмечался и в верхнепермских отложениях, что указывает на его миграцию из первоначального ареала в более высокие широты. *S. biarmicum* – эволюционный потомок *S. thonii*, мигрировавший в Приуралье во второй половине раннепермской эпохи. Основное отличие между этими видами заключается в значительно более узких пропорциях листьев *S. biarmicum* и его более простом жилковании.

Сложнее провести границу между *S. biarmicum* и *S. comiense*. Последний вид считается характерным для верхней части воркутской серии (лекворкутской свиты и ее аналогов), а также для нижней части печорской серии Печорского Приуралья. В распоряжение автора А.Школиным (г. Москва) был передан образец (рис. 46), происходящий из типового для *S. comiense* местонахождения (правый берег р. Воркута у г. Воркута, обнажение № 37, слой 16, пакет М, рудницкая подсвита лекворкутской свиты; кунгурский ярус, нижняя пермь, Печорское Приуралье). На нем сохранилось несколько облиственных побегов, полностью соответствующих характеристике *S. comiense*, приведенной в протологе (Залесский, Чиркова, 1938). Этот экземпляр, как и облиственные побеги *S. comiense*, описанные и изображенные Е.Ф. Чирковой, а также другие изображения листьев и побегов этого вида (Пухонто, Фефилова, 1983; Угленосная формация..., 1990; Пухонто, 1998) очень похожи на остатки листьев *S. biarmicum* Zal. Единственное отличие заключается в меньших размерах *S. comiense*, что может быть объяснено иными климатическими условиями, существовавшими в то время на севере Предуральского прогиба, по сравнению с жарким аридным или семиаридным климатом, имевшим место в кунгурском веке в Среднем Приуралье.

Автор включил биномен *S. comiense* в расширенную синонимику *S. biarmicum* со знаком вопроса, имея в виду предполагаемое таксономическое тождество этих растений, но название *S. comiense*, видимо, можно продолжать использовать для мелколистных форм из Печорского Приуралья, мигрировавших в этот регион в кунгурском веке из Среднего Приуралья. Можно было бы предложить выделить эти формы в качестве нового вариетета или экологической морфы *S. biarmicum*, но учитывая редкое использование таких вариететов в реальной стратиграфической и палеоботанической практике, вряд ли это целесообразно.

Серьезные трудности существуют в разграничении *S. biarmicum* и *S. stouckenbergii*. Вне всякого сомнения, эти формы связаны филогенетически. Вид *S. stouckenbergii* является прямым потомком *S. biarmicum*, произраставшем на Русской платформе в казанский век позднепермской эпохи. Судя по изображениям типовых экземп-

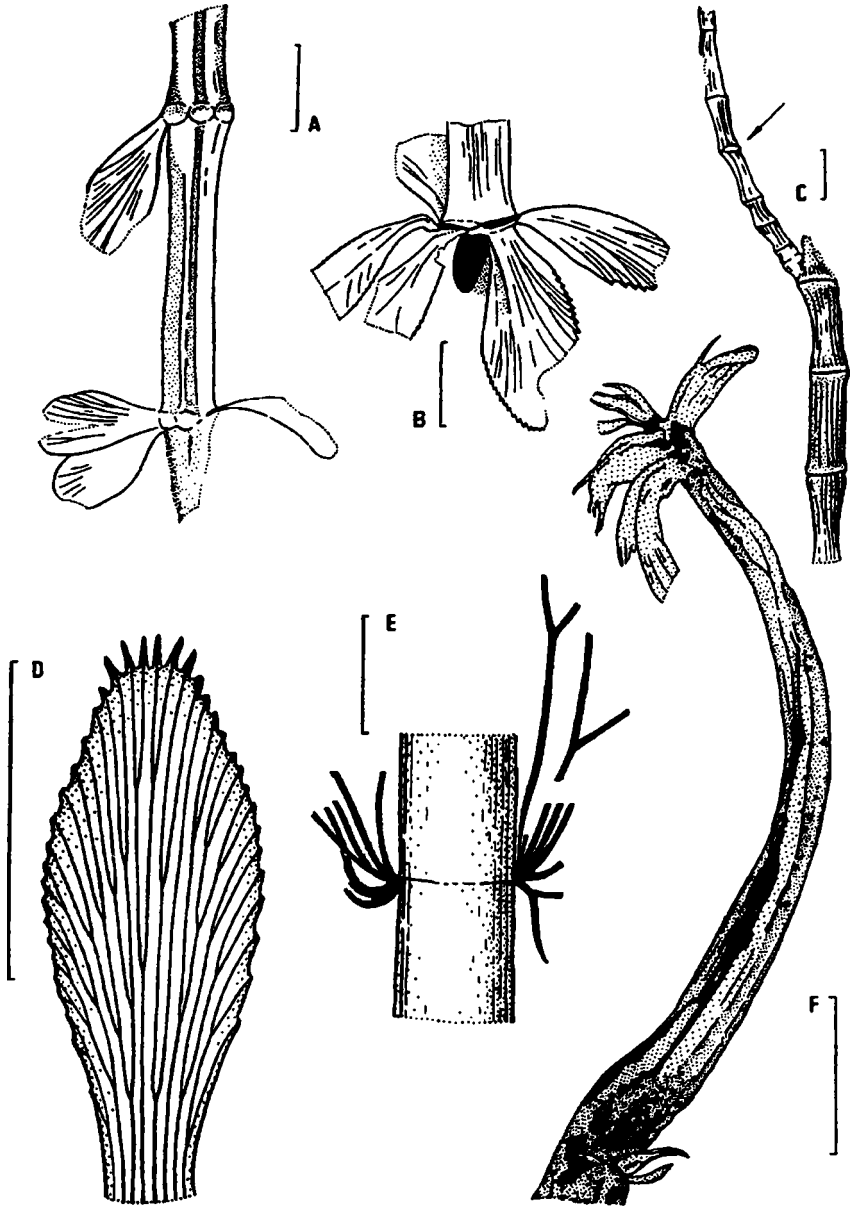


Рис. 45. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. и близкие формы из перми Западной Ангариды.

A, B, E – *S. stouckembergii* Schmalhausen (по: Schmalhausen, 1887), казанский ярус, г. Чистополь, р. Кама, Татарстан; C, D, F – *S. biarmicum*: C – часть побега с тремя порядками ветвления; стрелкой отмечен рубец прикрепления ветви третьего порядка, экз. 3773(11)/302(91); D – очень крупный лист с терминальной бахромчатостью (? = "*Gangamopteris fimbriata*" Zal.), экз. 3773(11)/268(91); F – апикальная часть побега с модифицированными листьями: верхушечная мутовка несет сильно рассеченные листья с терминальной бахромчатостью; на нижнем узле расположены два крючковидных листа; экз. 3773(11)/240(91). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (C, D) и 7 (F), Чистополь (A, B, E). Длина масштабной линейки – 1 см.

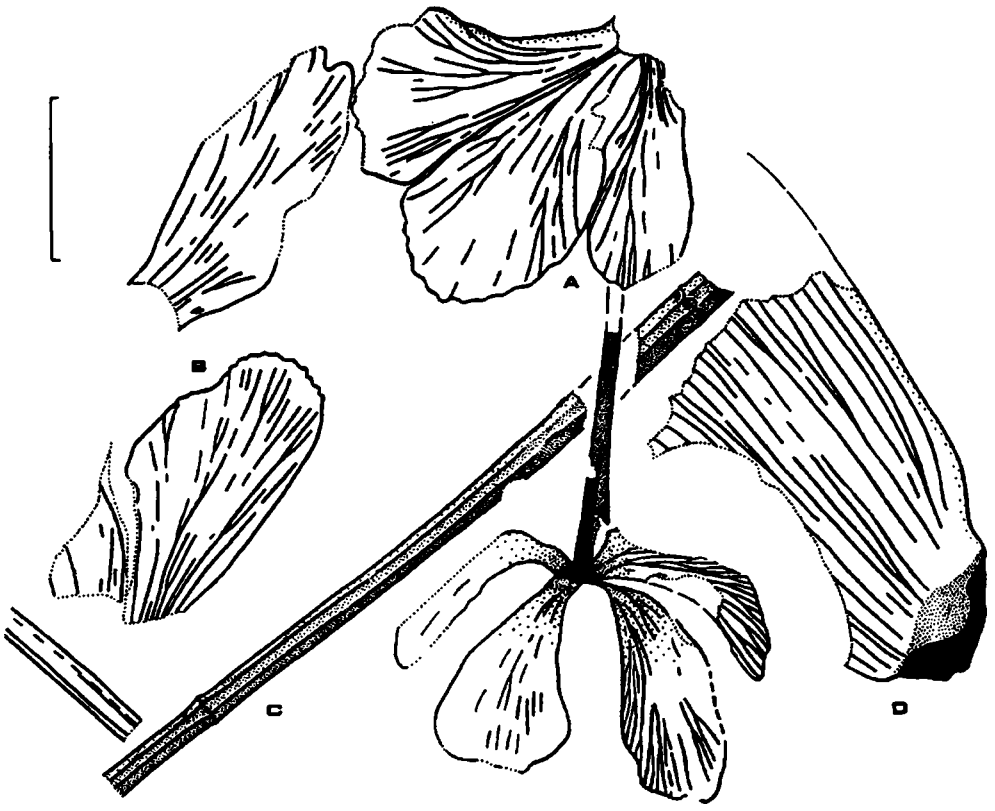


Рис. 46. *Sphenophyllum comiense* Tschirkova (? = *S. biarmicum* Zal. emend. Naug.). Местонахождение Воркута-1 (обн. 37). Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, лекворкутская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

ляров *S. stouckenbergii* (Шмальгаузен, 1887; Schmalhausen, 1887; см. здесь рис. 45, A,B), а также исходя из подробного переописания этого вида, сделанного Н.К. Есауловой (1987), *S. stouckenbergii* отличается от *S. biarmicum* более короткими листьями. Более подробное сравнение этих видов будет возможно только после детального изучения их микроструктуры и генеративных органов.

Молодые экземпляры *S. biarmicum* обладают большим сходством с листьями *S. subrotundatum* Neuburg (Нейбург, 1949; Storch, 1983). Сходство заключается в близости морфологии листьев обоих видов, жилковании (жилки *S. subrotundatum* также выходят в боковые края листа), а также зубчатости края листа, наблюдающейся у хорошо развитых листьев *S. subrotundatum*, также как и у *S. biarmicum*. Эта зубчатость видна на фотографии *S. subrotundatum*, приводимой Шторхом (Storch, 1983; Abb. 3, слева), но не показана на рисунке Шторха (Storch, 1983; Abb. 3, справа), также как и на рисунке, приводимом Нейбург в протологе (Нейбург, 1948, табл. IX, фиг. 10). Остатки *S. subrotundatum* происходят из отложений верхней части нижней перми Кузбасса и, таким образом, имеют примерно тот же возраст, что и *S. biarmicum*.

М.Ф. Нейбург (1948) сравнивает *S. subrotundatum* с видами *S. obovatum* Sellards из верхнего карбона – нижней перми Канзаса и *S. rotundatum* Halle из верхней перми Китая (Halle, 1927). При этом в качестве отличия *S. subrotundatum* от первого вида Нейбург указывает отсутствие у *S. subrotundatum* краевой зубчатости листа, в то время как на самом деле слабо выраженная зубчатость края листа у этого вида есть (см. выше). Нельзя

также согласиться с предположением Нейбург о том, что в листовой мутовке *S. subrotundatum* было четыре листа. Скорее всего, на единственном экземпляре *S. subrotundatum,* имевшемся в распоряжении Нейбург, листовая мутовка была неполной вследствие плохой сохраности остатка. Судя по существенно разной длине листьев *S. subrotundatum*, принадлежавших одной мутовке, сами листовые мутовки этого вида были тризигоидными (или псевдотризигоидными), т.е. билатерально симметричными, так же. как и некоторые листовые мутовки *S. biarmicum* (см. выше).

S. biarmicum обнаруживает много общего с видом *S. costae* Sterzel из верхнего карбона и (?) нижней перми Западной Европы (Doubinger, Vetter, 1953). У *S. costae*, также, как у *S. biarmicum*, известны как изофильные (Doubinger, Vetter, 1953, Pl. XV, 1, 3), так и анизофильные псевдотризигоидные (Doubinger, Vetter, 1953, Pl. XV, 2; по моему мнению, образец на этой фотографии перевернут "вверх ногами") листовые мутовки. Кроме этого, у обоих видов есть и другие общие признаки: жилки в листьях *S. costae* иногда выходят в боковые края листьев; для некоторых листьев *S. costae* характерны терминальные зубчики. Основное отличие между *S. costae* и *S. biarmicum* заключается в субтреугольных, а не ланцетовидных очертаниях листьев первого вида, редко встречающемся у *S. costae* прохождении жилок в боковые края листа, типичном для *S. biarmicum*, а также отсутствии у *S. costae* листьев с хорошо развитой терминальной бахромчатостью.

Стробилы *Bowmanites biarmensis* Naug., принадлежавшие растению с листьями *Sphenophyllum biarmicum*, обладают большим сходством со стробилами, описанными из стефанских отложений Саарского бассейна, Германия, как *Bowmanites cupulatus* Hetterscheid et Batenburg (Hetterscheid, Batenburg, 1983). Сходство заключается в строении брактей, представляющих собой у обоих видов укороченные чешуи с терминальной зубчатостью. Со спороношениями *Bowmanites cupulatus* связываются побеги и листья, относящиеся к виду *Sphenophyllum miravallis* Vetter (см. синонимику и подробное описание в: Hetterscheid, Batenburg, 1983), также обнаруживающие много общего с листьями *S. biarmicum.* Основное отличие между *S. miravallis* и *S. biarmicum* заключается в том, что у последнего пока не обнаружены узкие листья с длинными терминальными сегментами, часто встречающиеся у *S. miravallis.*

Стробилы *Bowmanites biarmensis* Naug. также очень близки стробилам *B. simoni* Remy, описанным из нижней перми (отэна) Тюрингенского леса, Германия (Remy, 1961), но отличаются меньшим количеством метамеров в стробиле (у *B. biarmensis* – 10 узлов в стробиле, а у *B. simoni* – до 28).

Стробилы *B. biarmensis* сходны со стробилами *B. laxus* Halle из верхней перми Китая (см., например, Sze, 1955), но отличаются от последнего вида меньшим количеством метамеров в стробиле и более короткими шиповидными выростами на брактеях.

Наблюдается некоторое сходство в строении брактей между *B. biarmensis* и верхнекаменноугольным *Tetraphyllostrobus broganensis* Gao et Zodrow из Канады (Gao, Zodrow, 1990), однако в отличие от *T. broganensis*, брактеи *Bowmanites biarmensis* были собраны в мутовки по шесть брактей в узле, а не по две. Кроме этого, с *Tetraphyllostrobus broganensis* ассоциируют листья *Sphenophyllum costae,* отличающиеся от листьев *Sphenophyllum biarmicum* (см. выше).

Реконструкция растения и формы роста представителей рода *Sphenophyllum*. На основании изученной коллекции предложена графическая реконструкция *S. biarmicum* (первая версия этой реконструкции без подробного описания и обоснования была опубликована в популярном издании "Каменная Книга"). Надо сказать, что она противоречит некоторым из ранее публиковавшихся реконструкций форм роста клинолистников (Darrah, 1968; Сикстель и др., 1975; Zodrow, 1989; Chandra, 1992).

В большинстве перечисленных выше работ *Sphenophyllum* (и близкий род *Trizygia*, самостоятельность которого признается не всеми палеоботаниками; см., например, Pant, Mehra, 1963) реконструируется как прямостоячее гелиотропное растение с боковыми побегами (Darrah, 1968; Сикстель и др., 1975) или без них (Chandra, 1992). Однако к каждой из этих реконструкций можно сделать замечания, заставляющие внести в существующие представления о формах роста этих растений определенные поправки.

Необходимо оговориться, что рассматриваемые ниже растения относятся к разным видам *Sphenophyllum*. Разумеется, формы роста разных видов *Sphenophyllum* могли несколько различаться, но, на мой взгляд, наблюдаемые в существующих реконструкциях разногласия вызваны не столько различной формой роста материнских растений, сколько неточностями и внутренними противоречиями, присутствующими в самих реконструкциях.

Начать анализ следует с реконструкции формы роста вида *S. multirame* Darrah, описанного из

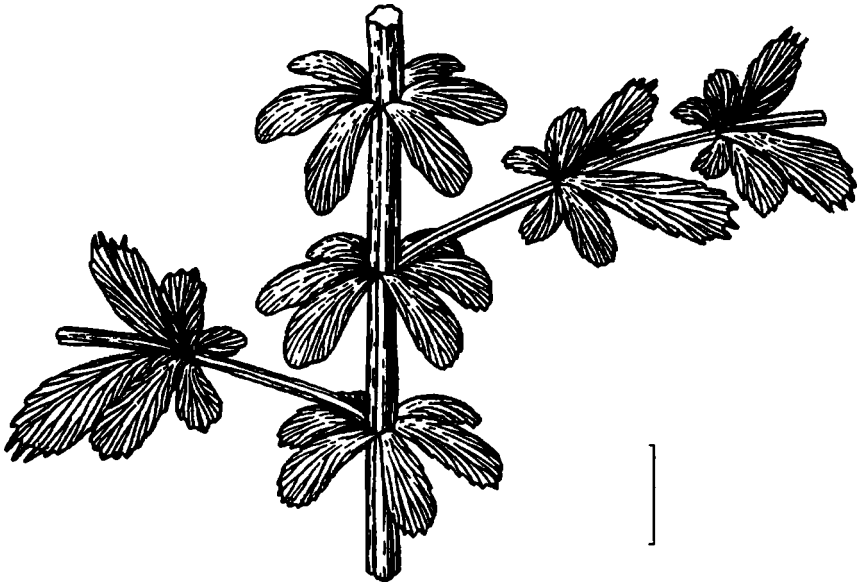


Рис. 47. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. Взаимное расположение побегов с анизофильными билатерально симметричными листовыми мутовками и терминальной бахромчатостью (располагаются в горизонтальной плоскости) и побега с изофильными радиально симметричными мутовками (располагается вертикально). Среднее Приуралье; ранняя пермь, кунгурский век. Длина масштабной линейки – 1 см.

верхнего карбона штата Иллинойс. Эта реконструкция была предложена Э.Л. Дарра (Darrah, 1968, Fig. 64). На реконструкции изображен довольно мощный (2 см в диаметре) побег растения с повторно ветвящимся боковым ответвлением с многочисленными, располагающимися в его средней и верхней части облиственными побегами последних порядков. На одной из ветвей последнего порядка сбоку располагается стробил типа *Bowmanites*. Ветвление в нижней и средней частях бокового побега происходит под прямым углом, в верхней части бокового побега – под более острыми углами.

Первое и главное замечание к этой реконструкции касается общей конструкции побега *S. multirame*. На реконструкции не показаны узлы ни на главном побеге, ни на боковом побеге. Судя по рисунку, автором реконструкции предполагалось, что боковые ветви прикреплялись не к узлам, а к междоузлиям (?), что совершенно нетипично для членистостебельных. Отсутствие в работе Дарра фотографий ископаемых остатков *S. multirame*, доказывающих такой тип отхождения боковых ветвей, заставляет объяснить противоречивость реконструкции неточностью наблюдений. На боковом побеге, судя по описанию, внизу располагались адвентивные корни, но, если это так, то получается, что осевой побег растения располагался не вертикально, а горизонтально, и его побеги представляли собой стелющиеся столоны, что противоречит другим данным по морфологии *S. multirame*, приводимым Дарра в описании этого вида (характер расположения листьев и тип ветвления). И, наконец, плотное расположение фотосинтезирующих органов друг над другом, как это показано на реконструкции Дарра, должно было препятствовать эффективному и наиболее оптимальному использованию освещения. Такой тип взаимного расположения побегов и листьев мне кажется биологически нецелесообразным.

Трудно согласиться с реконструкцией жизненной формы клинолистника *Trizygia* (vel *Sphenophyllum*) *speciosa* Royle, предложенной Ш.Чандрой (Chandra, 1992, Text-fig. 5). На реконструкции изображены три растения с неветвящимися прямостоячими побегами с многочисленными билатерально симметричными листовыми мутовками. Как это указывалось выше при описании *S. biarmicum*, билатерально симмет-

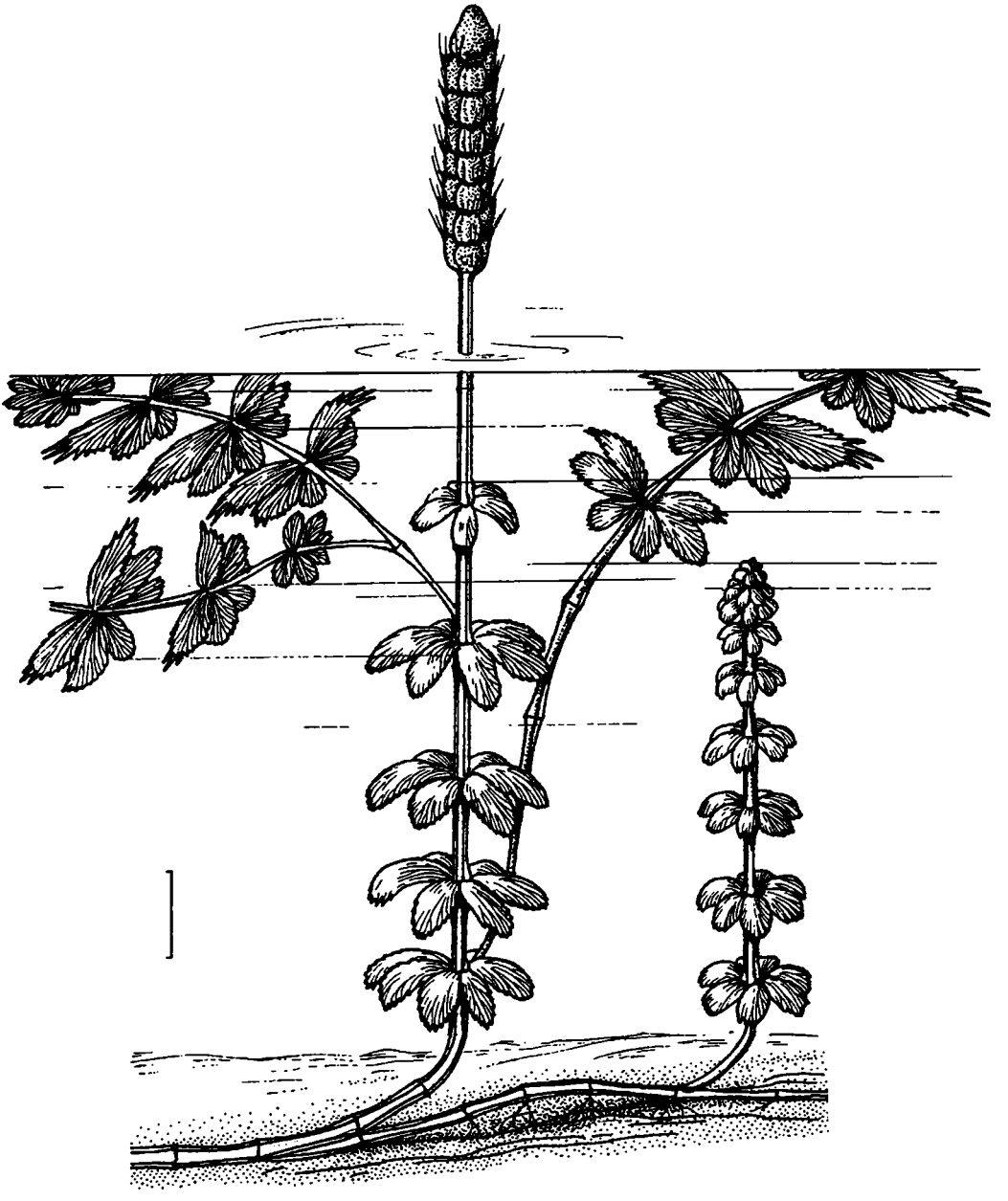


Рис. 48. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. Реконструкция общего облика растения. Ранняя пермь, кунгурский век, Среднее Приуралье. Длина масштабной линейки – 1 см.

ричные листовые мутовки целесообразны для осуществления эффективного фотосинтеза только в том случае, когда несущие их побеги ориентированы горизонтально, а не вертикально, как показано на реконструкции, опубликованной Чандрой. Кроме этого, для группы видов сфенофиллов с тризигоидными листовыми мутовками известны остатки побегов с несколькими порядками ветвления. На предположительно субгоризонтальную ориентировку побегов *Trizygia* (vel *Sphenophyllum*) *speciosa* указывали и другие палеоботаники (Pant, Mehra, 1963), сравнивавшие этот вид с формой роста современного подмаренника (*Galium*).

В этой связи представляется неоправданным отнесение побегов клинолистников с билатерально симметричными листовыми мутовками и радиально симметричными листовыми мутовками, имеющими близкое эпидермально-кутикулярное строение и обнаруженных в одном и том же местонахождении, к разным видам (Yao et al., 2000).

Интересная реконструкция клинолистника, описанного как *Sphenophyllum alimergenum* Sixtel из среднего – (?) верхнего карбона Южной Ферганы, была предложена Т.А. Сикстель (Сикстель и др., 1975, рис. 6). На реконструкции показано растение с вертикально ориентированным прямостоячим гелиотропным основным побегом, моноподиально ветвящимся и несущим облиственные ветви второго порядка. К сожалению, в работе Сикстель нет подробного обоснования предлагаемой реконструкции и обсуждения экологических условий произрастания *S. alimergenum*. Вызывает сомнения реконструкция базальной части *S alimergenum,* не образующей, судя по рисунку Сикстель, горизонтального столона. На реконструкции показаны мелкие слабо развитые многократно ветвящиеся корни, но вряд ли они могли удерживать относительно высокое растение, показанное на рисунке, в вертикальном положении.

Одна из наиболее удачных, с точки зрения автора, реконструкций жизненных форм *Sphenophyllum* была опубликована китайскими палеоботаниками (Zhang Hong, Shen Guang-long, 1990, Fig. 4). На реконструкции изображено растение с укорененными горизонтальными столонами, изгибающимися кверху под углом 90°, несущими тонкие боковые ветви с хорошо развитыми листьями. Листья собраны в билатерально-симметричные мутовки. Более толстые основные побеги несли располагающиеся на узлах модифицированные листья-зацепки. *Sphenophyllum sinense* Zhang Hong et Guang-long, показанный на этой реконструкции, по мнению палеоботаников, описавших этот вид, принадлежал травянистым пионерным сообществам, развивавшимся по берегам неглубоких озер.

Палеоэкология. Взгляды на палеоэкологию клинолистников подробно проанализированы в капитальной монографии А.К. Щеголева (1991). Щеголев критически рассматривает два основных взгляда на экологию клинолистников как водных или полуводных растений, или же как на наземные лианоподобные растения, и приходит к выводу, что выводы, сделанные на основании изучения морфологии одного вида сфенофиллов, нельзя переносить на весь род.

В пользу водного-полуводного образа жизни сфенофиллов свидетельствуют не только многие морфологические признаки (гетерофиллия, наличие воздухоносных лакун в тканях побега, очень тонкая кутикула на нормальных не модифицированных листьях), но и тафономические наблюдения. Так, например, автохтонные остатки североамериканского *S. gilmorei* White встречаются in situ в красноцветных отложениях каналов или проток, заполненных пролювием, что указывает на произрастание материнских растений в этих протоках. Отложения каналов (каналов прорыва при сезонных увлажнениях?) относят к пачке сланцев Хермит, врезанных в формацию Супайя (Группа Обри, нижняя пермь). Сланцы Хермит представлены алевролитами и аргиллитами кирпично-красного цвета, в верхней части пачки наблюдаются трещины усыхания, образовавшиеся после высыхания отложений каналов прорыва (наблюдения автора по экземплярам из коллекции Чикагского музея Филда, сборы М.Нитецкого (Nitecki, 1968, PP23941, Dripping Springs Trail, Grand Canyon), возможность ознакомиться с коллекцией была любезно предоставлена автору в 1999 г. директором музея Филда доктором Питером Крэйном). Монодоминантные захоронения побегов *Sphenophyllum,* нередко с побегами, сохранившимися в причленении друг к другу (см., например, Hetterscheid, Batenburg, 1983, Pl. I; Щеголев, 1991, табл. XXVIII, 4, 4а). и даже с корневыми придатками, сохранившимися in situ (Щеголев, 1991, табл. XXIX, 6), известные для многих видов *Sphenophyllum*, по моему мнению, также свидетельствуют в пользу гидрофильности сфенофиллов или, по меньшей мере, значительной их части. Гипавтохтонные остатки *Sphenophyllum oblongifolium* (Germar et Kaulfuss) Unger в виде скоплений облиственных побегов и стробилов изображены в работе Э. Зодрова (Zodrow, 1989, Pl. IV). В этой же работе показан гипавтохтонно

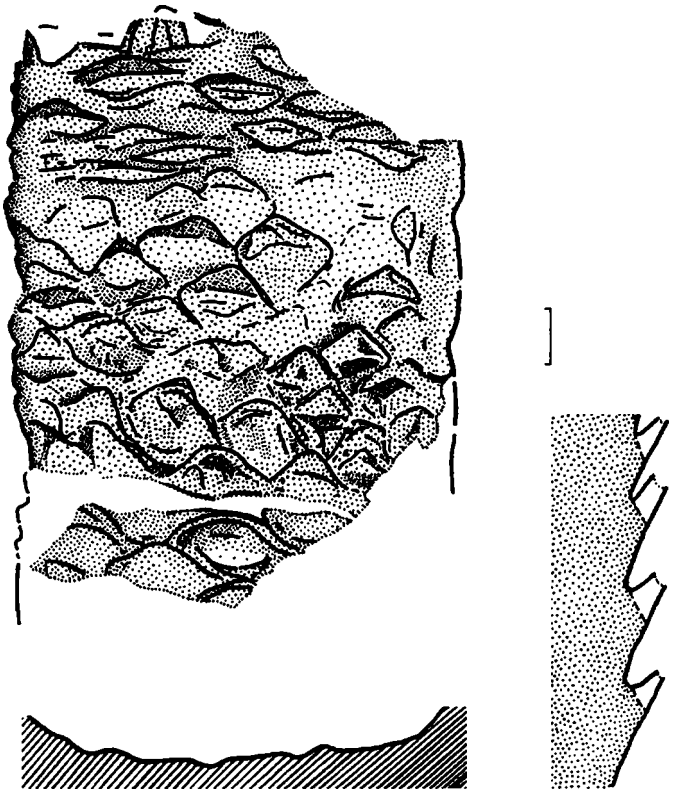


Рис. 49. Строение ствола с основаниями от черешков, предположительно принадлежавшего марантиевому папоротнику *Ptychocarpus distichus* Naug. Экз. 4856/48. Местонахождение Рахмангулово. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, сабанаковская (?) свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

сохранившийся побег *S. emarginatum* Brongn. (Zodrow, 1989, Pl. VI, Fig. 13). Скопление гипавтохтонных остатков *S. oblongifolium* показано М.Бартелом (Barthel, 1997, Fig. 1).

Модифицированные листья-зацепки у некоторых из этих сфенофиллов могли помогать закрепляться материнскому растению, цепляясь за соседние растения или подводные предметы в условиях слабого течения.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1, Чекарда-2, Юлаево.

Основные морфотипы стерильных листьев папоротников из изученных местонахождений, а также остатки стволов, предположительно принадлежавших древовидным папоротникам

Основные морфотипы листьев папоротников из нижнепермских (преимущественно, кунгурских) отложений Среднего и Южного Приуралья были кратко рассмотрены автором ранее (Naugolnykh, 1995; Наугольных, 1998з). Среди пермских папоротников этого региона уверенно распознаются две большие морфологические группы, в первую из которых входят формы с цельнокрайними пекоптероидными перышками (*Pecopteris uralica* Zal., *P. helenaeana* Zal., *P.* cf. *filatovae* Sixtel), а во вторую – папоротники с глубоко рассеченными лопастными перышками, занимающими переходное положение между типичными *Pecopteris* и *Sphenopteris* (к этой морфологической группе могут быть причислены виды *Pecopteris* (vel *Prynadaeopteris*) *anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. tchekardensis* Vlad. (вид, морфологически близкий еврамерийскому виду *P. leptophylla* Bunbury), *P. suksunensis* Zal., *P. kischertensis* Zal., *Ovopteris* sp., *Sphenopteris* sp.).

Пекоптероидные листья первой группы или, по меньшей мере, значительная их часть, принадлежали эуспорангиатным папоротникам семейства Marattiaceae, мигрантам из экваториаль-

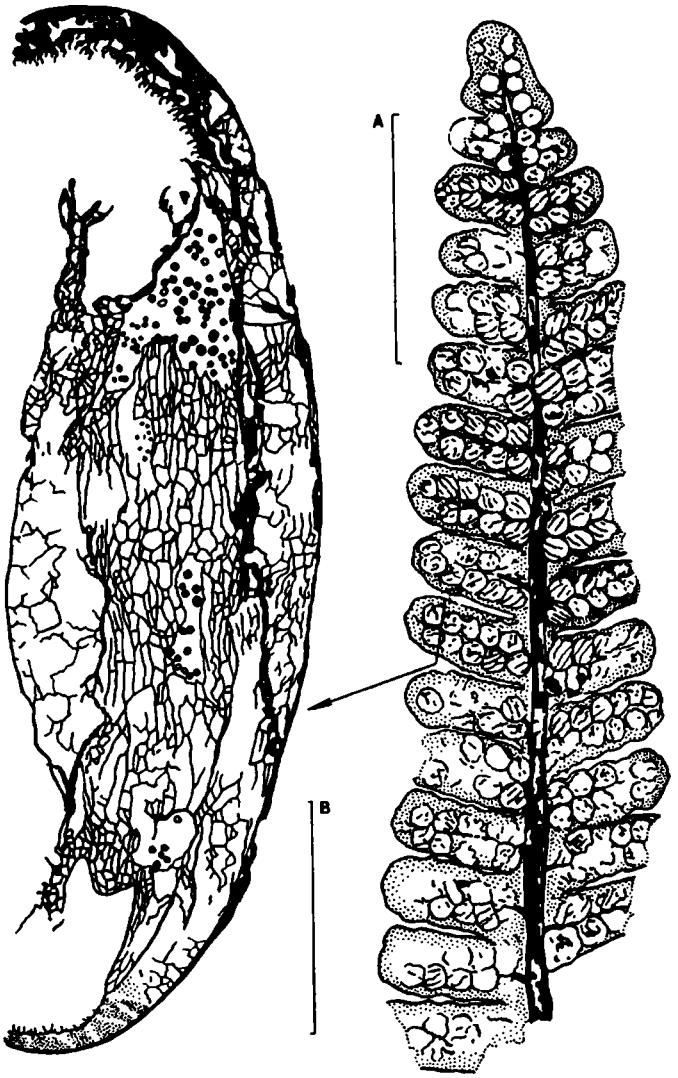


Рис. 50. *Ptychocarpus distichus* Naug. (A), *Ptychocarpus* sp. (B). Анатомическое строение синангия и фертильное перо последнего порядка. A – экз. 3737/130, B – экз. 4856/86. Стрелкой показано предполагаемое соответствие сечения положению на фертильном перышке. Местонахождения: A – Шайдуры, слой 6, артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, урминская свита; B – Чекарда-1, слой 10, кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

ного пояса (см. ниже), относимым к родам *Ptychocarpus* Weiss и *Corsinopteris* Doweld: *P. distichus* Naug. (рис. 50, A; 51, F; табл. VIII, 7; IX, 4; XIII, 4; XIV, 3, 7; XVI, 4), *Ptychocarpus* sp. (рис. 50, B; табл. XVI, 4–6), *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *C. semiliberus* (Naug.) Doweld. Скорее всего именно уральским папоротникам со спороношениями *Ptychocarpus*, если исходить из ассоциативной связи побегов, листьев и спороношений, а также типологической экстраполяции с близкими по морфологии и систематическому положению формами маратиевых из верхнего карбона и нижней перми Северной Америки и Западной Европы, принадлежали стволы с сохранившимися основаниями рахисов, встречающиеся иногда в тех же отложениях (см. здесь рис. 49, табл. XIII, 6; XV, 2, 4). Таким образом, возможно, некоторые мараттиевые из перми Урала и Приуралья были представлены древовидными формами. *Ptychocarpus*-подобные формы мараттиевых из кунгурского яруса в будущем, скорее всего, придется обособить в новый, самостоятельный род вследствие своеобразия их морфологии.

Систематическая принадлежность папоротников с листьями второго морфологического типа до настоящего времени остается не вполне определенной. Значительная часть листьев этого типа может быть с той или иной степенью уверенности отнесена к виду *Pecopteris anthriscifolia* и нескольким близким видам (*P. suksunensis*, *P. kischertensis*, *P. compta* Radcz., *P. obtusa* Radcz., *P. nelinensis* Fefilova). Сам вид *Pecopteris anthriscifolia* был разделен на несколько подвидов (Залесский, Чиркова, 1938; Фефилова, 1973): *P. anthriscifolia* f. *anthriscifolia* Zal., *P. anthriscifolia* f. *vorcutensis* Zal. et Tchirk., *P. anthriscifolia* f. *adzvensis* Fefilova, *P. anthriscifolia* f. *petschorensis* Zal. et Tchirk. В качестве основных признаков, позволяющих разграничивать эти формы *P. anthriscifolia*, между собой, а также *P. anthriscifolia* и близкие виды (прежде всего, *P. compta* и *P. obtusa*), указывались следующие морфологические особенности (Фефилова, 1973): присутствие волосков на осевых частях ваий (очевидно, имеется в виду рахисы перьев первых порядков), угол наклона перьев и перышек, степень надрезанности листовой пластинки, степень извилистости жилок, степень изогнутости рахиса, плотность расположения перьев и перышек и их относительные длина и ширина.

При анализе небольших фрагментов ваий и отдельных перьев и перышек, их легко можно распределить по перечисленным выше формам и видам, но когда встречаются более крупные фрагменты листьев или даже целые вайи, их определение становится более сложным, поскольку нередко на них можно проследить плавные переходы между многими отмеченными выше признаками.

В качестве примера широкой изменчивости в пределах одной вайи некоторых из перечисленных выше дискриминативных признаков можно привести лист *P. anthriscifolia*, изображенный в настоящей работе (рис. 52; табл. IX, 9). Хорошо видно, что степень надрезанности края перышек значительно уменьшается в направлении к апикальной части перьев последнего порядка. В базальных частях перьев последнего порядка располагаются перышки с лопастными краями, а в апикальных частях – перышки со слабо городчатым краем. Существенно меняется степень изогнутости жилок в перышках, а также соотношение длины и ширины перышек. Перышки, расположенные в базальных частях перьев последнего порядка, более вытянутые; приапикальные перышки имеют более изометричные очертания.

Широкая изменчивость морфологии перышек и перьев в пределах одной вайи *P. anthriscifolia* подтверждается и изображениями листьев этого папоротника в других работах (см., например, Радченко, 1955, рис. 65, 66; Радченко, 1956, табл. XXIII, 3–5, XXIV, 1–5). Наличие или отсутствие такого признака как присутствие трихом на рахисе может быть обусловлено экологическими условиями произрастания материнского растения, или характером сохранности материала.

Г.П. Радченко (1955) установил новый род *Prynadaeopteris* Radcz. с типовым видом *P. karpovii* Radcz., происходившим из верхней перми Кузбасса. К этому роду, по мнению Радченко, следует относить и вид *P. anthriscifolia*. В диагнозе рода Радченко приводит сведения о строении репродуктивных органов папоротников, относимых к *Prynadaeopteris*: "...Спорангии яйцевидной или шаровидной формы, имели вблизи верхушки группу крупных толстостенных клеток, с помощью которых и раскрывались при созревании. Спорангии собраны в круглые сорусы в количестве от четырех до 20 в каждом (количество их более или менее определенно для каждого вида этого рода), которые располагались на окончаниях ветвей боковых жилок, у самого края пластинки перышка или недалеко от него. Сорусы голые (лишены покрывальца – индузия) и представляют собой небольшой округлый бугорок (рецептакулюм), вокруг которого однослойным или, реже, двухслойным кольцом располагались спорангии, прикреплявшиеся к центральному бугорку с помощью коротких столбиков или ножек. При малом числе спорангиев в сорусе они образовывали однослойное кольцо или простую розетку, при большом количестве – двухрядное кольцо, которое на отпечатках создает впечатление кучек" (Радченко, 1955, с. 48). Мне кажется весьма вероятным, что к роду *Prynadaeopteris* Радченко отнес два различных типа папоротников: с четырьмя спорангиями в сорусе (cf. *Oligocarpia* Goeppert) и с многочисленными спорангиями, образующими головчатые сорусы (cf. *Geperapteris* S.Meyen; Мейен, 1983а).

Очевидно считая, что спорангии *Prynadaeopteris* срастаются друг с другом и образуют звездчатые синангиатные агрегаты, Радченко отнес этот род к семейству Marattiaceae. Однако, судя по описанию спорангиев, а также дополнительным данным по спороношениям *Prynadaeopteris* из других регионов (Печорский угольный бассейн: Фефилова, 1973), гораздо более вероятно то, что *Prynadaeopteris* относился не к эуспорангиатным, а к

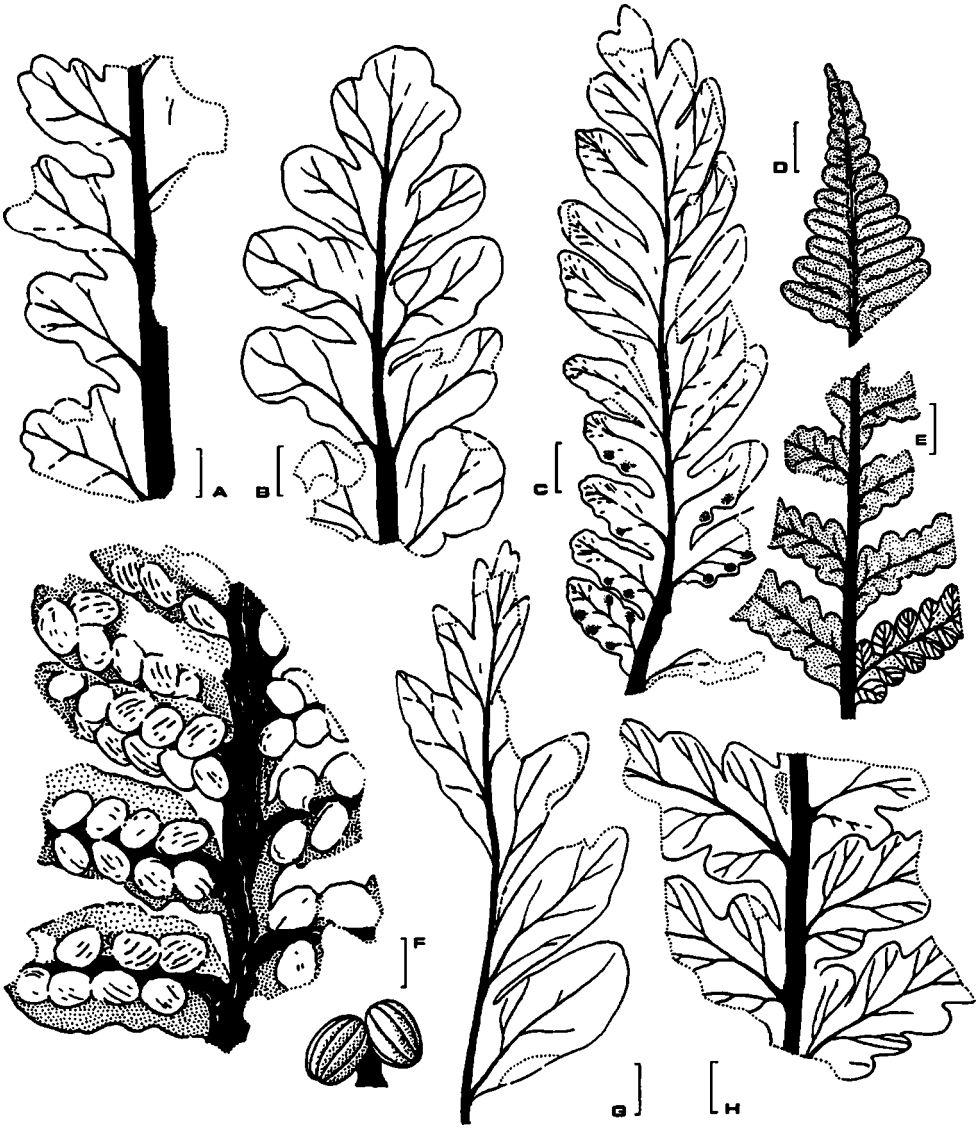


Рис. 51. Различные типы листьев папоротников из изученных местонахождений.

A, B, C, G, H – *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal.; D – *Pecopteris* cf. *miltonii* (Artis) Zeiller (см. Сикстель и др., 1975, табл. XXIX, 4–6, 7; также близок виду *P. hongshanensis* Huang [Huang, 1977, pl. II, 4]; E – *Pecopteris uralica* Zal (очень близок виду *P. unita* Brongn.); F – *Ptychocarpus distichus* Naug., справа внизу от основного рисунка (F) показано расположение спорангиев в двух синангиях. Экземпляры: A – 4856/58; B – 4560/21; C – 4856/88; D – 4856/91; E – 3773(11)/256(90); F – 4856/56; G – 4856/68; H – 4856/65. Местонахождения: Разъезд Красноуфимск–Арти–Большое Устьикинское (A); Красная Глинка (B, D); Чекарда-1, слой 10 (E); Новый Бугалыш (C, G, H), Криулино (F). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (B, D); верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A, C, E, F, G, H). Длина масштабной линейки – 2 мм (A–C, F–H), 1 см (D, E).



Рис. 52. *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky. Фрагмент триждыперистого листа. Экз. 3737/116. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

лептоспорангиатным папоротникам, предположительно, глейхениевым (*Gleicheniaceae*; формы с четырьмя спорангиями и апикальным положением щели разверзания спорангиев, окруженной крупными клетками). Один из папоротников, морфологически близких *Prynadaeopteris*, был непосредственно отнесен к роду *Oligocarpia* и описан под самостоятельным видовым названием *O. permiana* Fefilova (Фефилова, 1973). Листья папоротников, обладающих существенным сходством с ангарскими *Prynadaeopteris*, определенные как *P.* (*Oligocarpia*?) *anthriscifolia* (Goeppert) Radczenko, были описаны из верхнепермских отложений Северной Гренландии (Wagner et al., 2002).

Экваториальные реликты и предвестники мезозоя среди пермских папоротников Приуралья

Среди папоротников, известных из пермских отложений Приуралья, примыкавшего в позднем палеозое к юго-западному горному обрамлению Ангариды, в настоящее время достоверно известны представители двух семейств – мараттиевые (Marattiaceae Berchtold et Presl, 1820) и осмундовые (Osmundaceae R.Brown, 1810, emend. Berchtold et Presl, 1820). Эти семейства принадлежат двум крупным группам – эуспорангиатным папоротникам (мараттиевые) и лептоспо-

рангиатным папоротникам (осмундовые) и существенно отличаются строением генеративных органов. Геологическая история представителей этих групп в Приуралье и их филогенетические "судьбы" сложились по-разному.

Мараттиевые – экваториальные реликты. Мараттиевые папоротники из перми Приуралья отнесены к двум родам: *Ptychocarpus* Weiss, 1869 и *Corsinopteris* Doweld.

Папоротники *Ptychocarpus* и *Corsinopteris*, как и другие представители мараттиевых, обладали спорангиями, сросшимися в синангии. У *Ptychocarpus* синангии были относительно короткими и состояли из 5–7 спорангиев. Они располагались вдоль средней жилки фертильного перышка (рис. 50, А). У *Corsinopteris* синангии состояли из 10–20 спорангиев, которые располагались вдоль дихотомирующих боковых жилок фертильного перышка.

Самые древние представители родов *Ptychocarpus* (*P. hexastichus* Weiss) и *Corsinopteris* (*O. saraepontana* (Corsin) Doweld) происходят из верхнекаменноугольных отложений экваториальной Еврамерийской палеофлористической области. В этом регионе в позднекаменноугольное время мараттиевые были очень разнообразны. Роды, к которым относятся фертильные листья каменноугольных и, отчасти, раннепермских мараттиевых, можно условно распределить по двум основным группам: с радиально симметричными синангиями (*Asterotheca* Presl, 1845, *Acitheca* Schimper, 1879, *Sturiella* Weiss, 1885; *Scolecopteris* Zenker, 1837) и билатерально-симметричными синангиями (*Danaeites*, *Corsinopteris*, *Ptychocarpus*, *Millaya* Mapes et Schabilion 1979, *Eoangiopteris* Mamay, 1950, *Grandeuryella* Weiss 1885, emend. Lesnikowska et Galtier, 1992 [=*Grand'Eurya* Stur, 1883 non Zeiller, 1883, nom. illeg.], обзор см. в: Millay, 1997). Граница между этими группами несколько размыта за счет того, что у некоторых мараттиевых (*Scolecopteris*, *Acaulangium* Millay, 1977) на одной фертильной вайе могут присутствовать и радиально-симметричные, и билатерально симметричные синангии (Millay, 1977; Stubblefield, 1984). Мараттиевые с очень сходной морфологией также были описаны из пермских отложений Катазии (*Pectinangium* Li et al.: Wan, Basinger, 1992; *Scolecopteris*: Yang et al., 1996; *Qasimia* Hill et al.: Wang, Yang, 1996), Гондваны (*Dizeugotheca* Archangelsky et de la Sota, 1960) и располагающихся между ними экотонных поясов (*Gemellitheca* Wagner et al., 1985; *Qasimia* Hill et al., 1985). Мараттиевые палеозойского облика были обнаружены в ны в среднетриасовых отложениях Антарктиды (*Scole-copteris antarctica*: Delevoryas et al., 1992). Эта находка, возможно, отражает миграцию мараттиевых из экваториального пояса в более высокоширотные районы Южного полушария.

Более молодые виды родов *Ptychocarpus* и *Corsinopteris* – *P. distichus* Naug. и *C. dicranophorus* (Naug.) Doweld – описаны из кунгурских отложений Приуралья (Наугольных, 1998б), что отражает миграцию этих представителей мараттиевых с небольшими эволюционными инновациями из приэкваториальных областей в более высокие широты (западные пределы Ангариды). Фертильные вайи мараттиевых, отнесенные к роду *Ptychocarpus*, с однорядными билатерально-симметричными синангиями, сходными с синангиями *Ptychocarpus distichus*, были изображены, но не описаны их каменноугольных отложений Новой Шотландии (Канада: Zodrow, McCandlish, 1980). Присутствие мараттиевых каменноугольного облика в пермских отложениях Южной Америки и триасовых отложениях Антарктиды (см. выше) указывает на то, что сходные миграционные процессы происходили в это время и в южном полушарии. Корсэноптерисы в позднепермскую эпоху мигрировали еще дальше на север. В отложениях уфимского яруса разреза по реке Кожим найден вид *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld (Биота..., 1998). В казанском ярусе Печорского бассейна встречается вид *Corsinopteris petschorica* (Fefilova) Doweld (Фефилова, 1973), замыкающий эволюционную цепочку *C. saraepontana – C. dicranophora – C. semilibera – C. petschorica.*

Миграцию маратиевых папоротников родов *Ptychocarpus* и *Corsinopteris* из экваториальной области в более высокоширотные регионы Западной Ангариды можно интерпретировать как проявление флорогенетических тенденций, связанных с внеэкваториальным персистированием таксонов высших растений, расселявшихся из экваториальной колыбели в антитропические области (Мейен, 1984б; 1987).

Осмундовые – предвестники мезозоя. Вследствие присутствия у осмундовых некоторых примитивных признаков (стенка спорангиев у них состоит из нескольких слоев клеток, как у эуспорангиатных папоротников; наличие многочисленных слизевых клеток около проводящего пучка в черешках листьев современных осмундовых, а также слабо выраженная эндодерма сближают их с мараттиевыми: Тахтаджян, 1956), представителей семейства Osmundaceae иногда обособляют в особый

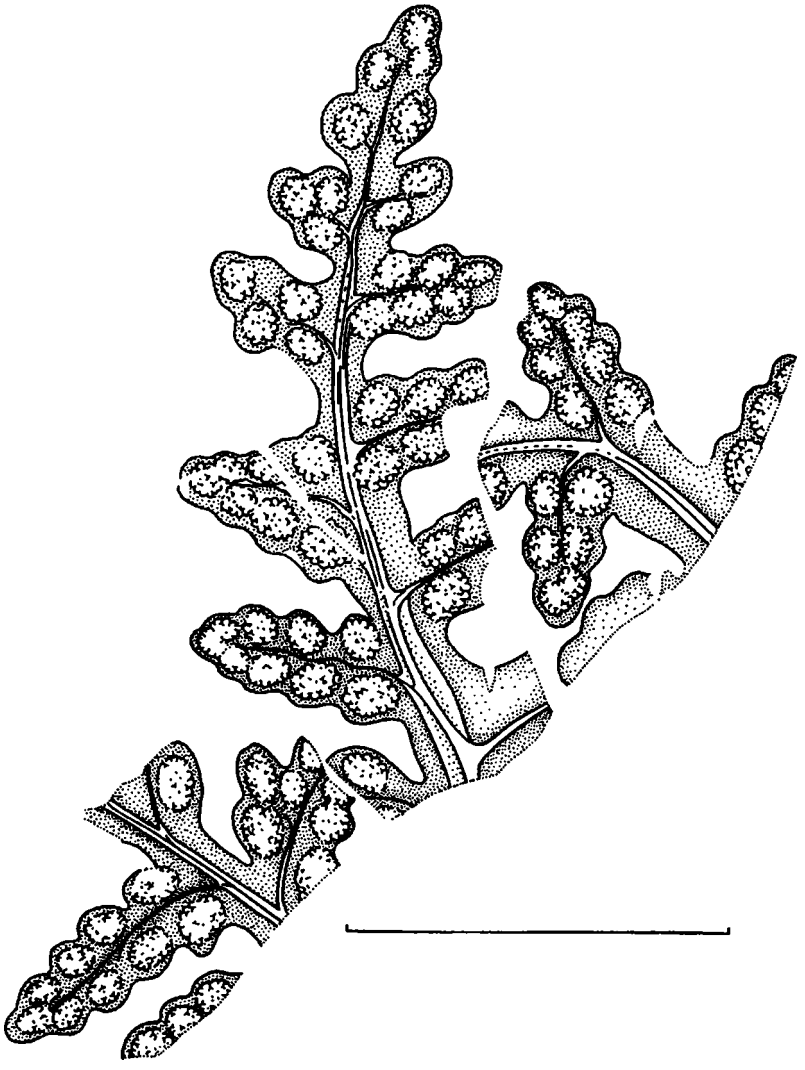


Рис. 53. *Myriotheca* sp. (cf. *scaberrima* Lesquereux). Сложноперистый фертильный лист папоротника. Экз. ЦНИГРмузея 55/12399. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

подкласс Protoleptosporangiatae (см., например, Schweitzer et al., 1997). Однако в большинстве современных руководств по систематике высших растений семейство осмундовых помещается в порядок Osmundales подкласса Leptofilices или Leptosporangiatae, т.е. относится к лептоспорангиатным папоротникам (Тахтаджян, 1956; Жизнь растений, 1978; Rothwell, 1994).

Осмундовые папоротники традиционно считаются типично мезозойской группой. Они очень многочисленны в верхнетриасовых и юрских отложениях и представлены довольно большой группой видов, распределенных, в основном, по родам *Todites* Seward 1900, *Osmundopsis* Harris, 1931 и *Osmunda* L., 1753. Обычно принято считать, что для осмундовых со спороношениями

Todites были характерны стерильные листья *Cladophlebis* (см., например, Шорохова, 1975; Храмова, 1977). Однако, есть указание на наличие у некоторых мезозойских *Todites* (*T. fragilis* Daugherty emend. Ash) сфеноптероидных листьев (Litwin, 1985).

Известны единичные находки осмундовых в пермских и триасовых отложениях Сибири (Радченко, 1955; Могучева, 1973, 1984), а также казанском ярусе Прикамья и Приуралья (Залесский, 1927; Есаулова, 1986, 1996б).

Л.А. Фефиловой (1973) из верхнепермских отложений Печорского басейна был описан *Todites* sp. Фефилова отметила, что у этого папоротника "на верхушке спорангиев сбоку выделяется группа утолщенных клеток – вероятно, кольцо" (Фефилова, 1973, с. 41, 43). Для осмундовых характерно наличие группы клеток с утолщенными стенками, располагающейся на верхушке спорангия (в основном, у древних форм) или сбоку спорангия (у современных и некоторых ископаемых форм), но эти клетки никогда не образуют кольцо (annulus), свойственное другим семействам лептоспорангиатных папоротников – Gleicheniaceae, Adiantaceae, Matoniaceae и др. (Жизнь растений, 1978; Shaver, 1970; и др.). Из спорангиев *Todites* sp. были выделены споры, отнесенные к *Lophotriletes*. Остатки *Todites* sp., описанные в работе Фефиловой, происходят из сейдинской и тальбейской свит и их аналогов, имеющих позднеуфимский (шешминский) и казанский возраст (сейдинская свита) и казанский-татарский возраст (тальбейская свита).

Автором в верхнепермских отложениях, обнаженных в среднем течении реки Кожим (Печорское Приуралье), были обнаружены остатки фертильных перьев, отнесенных к новому виду рода *Todites* (*T. lobulatus* Naug.: Naugolnykh, 2002a). Находка была сделана в нижней части интинской свиты в слоях с *Samaropsis vorcutana* Tschirk., соответствующих верхней части соликамского горизонта уфимского яруса (Наугольных, 1998а). Это самый древний (раннеуфимский) представитель осмундовых папоротников, известных к настоящему времени. Было изучено строение фертильных перьев, обладавших своеобразными сфеноптероидными перышками с хорошо развитыми краевыми лопастями, а также строение спорангиев с характерной группой специализированных клеток с утолщенными стенками, обеспечивающими механизм открытия стомиума для рассеивания спор. После мацерации спорангиев в них были обнаружены споры, сохранившиеся in situ. После изучения спор в оптическом и электронно-сканирующем микроскопах (Naugolnykh, 2002a) было выяснено, что они представлены морфотипом, в изолированном состоянии обычно относящимся к роду *Osmundacidites* Couper, 1953.

Наличие в пермских флорах элементов, ставших типичными для наземной растительности только в мезозойскую эру, позволяет составить представление о том, как растительные сообщества реагировали на пермо-триасовый биосферный кризис. Очевидно, что уже в пермском периоде среди высших растений были отдельные относительно редкие таксоны (такие как *Todites*), которые занимали незаметное место в растительных сообществах. Только после кризисных событий на границе перми и триаса, когда многие из доминировавших в палеозое групп растений вымерли, эти ранее редкие виды начали активно занимать освободившиеся экологические ниши.

? PINOPHYTA(GYMNOSPERMAE)

Семейство, порядок и класс Incertae Sedis
Род *Sphenopteris* Brongniart, 1822

Sphenopteris (*Eusphenopteris*) aff. *neuropteroides* Boulay, 1876, emend. Novik, 1952

Рис. 54; табл. IX, 8

Синонимику *Sphenopteris neuropteroides* Boulay см. в: Новик, 1952, с. 312–313.

Описание. Вайя по меньшей мере триждыперистая. Рахис вайи хорошо развит, может нести окрыление (лимб). Лимб очень часто имеет волнистые края. Перья последнего порядка длинные, узкие. Перо может нести до 15–16 пар перышек. Рахис пера последнего порядка также имеет узкую кайму окрыления. Толщина рахиса постепенно уменьшается от проксимальной к дистальной части.

Перышки (сегменты последнего порядка) в приверхушечных частях вайи или молодых вайях субтреугольные, со слабо ундулирующими краями, иногда образующими лопасти. В проксимальных частях развитых листьев перышки рассечены более глубоко и несут развитые лопасти с закругленными верхушками и слабо волнистыми краями. Иногда крупные перышки могут быть рассечены настолько глубоко, что приобретают сходство с ювенильными перья-

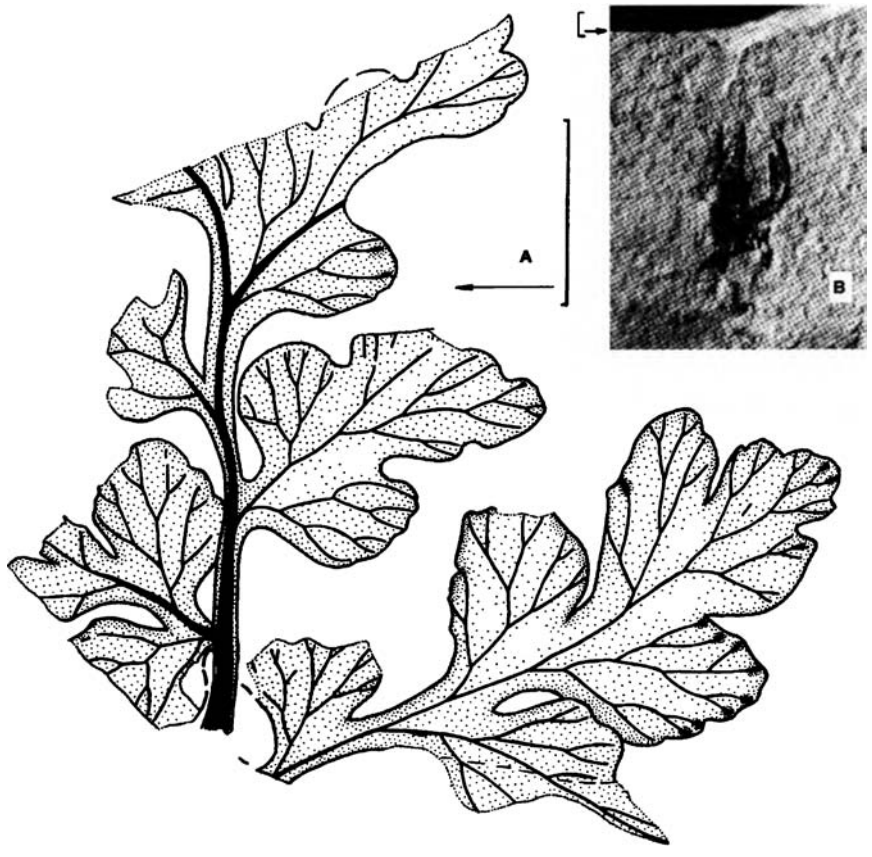


Рис. 54. *Sphenopteris* (*Eusphenopteris*) aff. *neuropteroides* (Boulay) Novik. Фрагмент триждыперистого листа (А) и купула (В). Экз. 4856/90. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см (А), 1 мм (В).

ми последнего порядка. Лопасти в этом случае становятся похожими на отдельные самостоятельные перышки.

Жилкование перистое. Каждое перышко имеет хорошо развитую среднюю жилку, которая может нести до пяти пар боковых жилок. Боковые жилки до трех раз моноподиально ветвятся, и каждое ответвление один или два раза дихотомирует. В базальных перышках и базальных лопастях развитых перышек встречается иной тип жилкования: боковые жилки последовательно дихотомируют три раза. В некоторых случаях терминальные части жилок несут небольшие веретеновидные утолщения, ткани листа вокруг них более плотные. Без сомнений, эти органы являются гидатодами.

Замечания. Листья этого своеобразного и легко идентифицируемого растения встречаются очень редко, что может указывать на то, что он произрастал на значительном удалении от водоема, в котором формировался танатоценоз. *Sphenopteris* aff. *neuropteroides* очень похож на остатки птеридофилла, описанные из отложений талынджанской свиты Буреинского бассейна, имеющей юрский возраст, как *Sphenopteris samylinae* Vachr. (Вахрамеев, Долуденко, 1961; см. в этой работе рис. 24 и табл. XXVII, 2).

Материал. Один фрагмент триждыперистой вайи с двумя перьями последнего порядка, одно из которых сохранилось полностью; фрагмент хорошо развитого пера последнего порядка.

Местонахождение. Чекарда-1, слой 10.

Отдел PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE)
Класс Pteridospermae (Pteridospermopsida)
Порядок Peltaspermales

Род *Rhachiphyllum* Kerp, 1988 (=*Callipteris* Brongniart, 1849, in part.)

Rhachiphyllum (al. *Callipteris*) *artipinnatum* (Zalessky, 1937) Naugolnykh, 1998

Рис. 55, 56; табл. XIX, 6, 8; XXII, 1–6; XXIII, 1–6; XXIV, 1–5; XXVIII, 5

Синонимику см. в: (Наугольных, 1998з, с. 97).

Голотип. Изображен М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b, fig. 21), местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Макроморфологические особенности этого вида были описаны автором ранее (Наугольных, 1998з). Ниже дается характеристика эпидермально-кутикулярного строения листьев этого вида.

Эпидерма, предположительно, амфи- или эпистоматная. Кутикулы достоверно принадлежащие нижней стороне листа не были получены. Кутикулы верхней стороны листа довольно толстые, гладкие с внешней стороны. Устьица моноциклические, почти не погруженные, побочные клетки кутинизированы довольно слабо, проксимальные папиллы отсутствуют. Замыкающие клетки имеют губовидную кутинизацию.

Клетки эпидермы полигональные, наджилковые – слегка вытянуты вдоль жилок, межжилковые – более изометричные. Клеточные стенки немного изгибаются. Трихомные образования, за исключением очень редких одиночных папилл, не обнаружены.

Сравнение. По эпидермальному строению *R. artipinnatum* довольно существенно отличается от внешне сходных стерильных листьев *Peltaspermum retensorium* (рис. 57; см. также: Наугольных, 1991, 1992а) менее погруженными устьичными аппаратами, их более слабой кутинизацией и отсутствием трихомных образований.

Палеоэкология. Исходя из незначительной кутинизации устьичных аппаратов и их расположения на верхней стороне листа можно предположить, что *R. artipinnatum* был мезофильным птеридоспермом и произрастал в более увлажненных экотопах (занимал более низкое положение в катениальной последовательности), нежели *Peltaspermum retensorium*.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1.

Семейство Psygmophyllaceae Zalessky 1937b, emend. Naugolnykh

Типовой род. *Psygmophyllum* Schimper, emend. Saporta, пермь Евразии.

Diagnosis. Gymnosperms with flabelliform or palmate leaves, from almost entire margined to deeply dissected. The leaf has a dichotomy of the main rachis in its middle part and two additional basal lobes disposed slightly below the place of the main dichotomy. Female reproductive organs are flatten foliar systems with marginal or abaxial seed attachment.

Замечания. Семейство Psygmophyllaceae, первоначально установленное М.Д. Залесским, редко упоминалось палеоботаниками, многие из которых, тем не менее, отмечали своеобразие растений этой морфологической группы (Бураго, 1982). Для ее обозначения использовался формальный термин "псигмофиллоиды" (Yao, 1989; Наугольных, 1998з; Wang, 1989, 1996а). Морфологическая характеристика псигмофиллоидов, принятая в этих работах, довольно близка содержанию диагноза семейства Psygmophyllaceae, помещенного выше.

В настоящее время к этому семейству можно уверенно отнести четыре рода: *Psygmophyllum* Schimper, *Bardia* Zalessky, *Psygmophyllodendron* Naugolnykh и *Alternopsis* Naugolnykh.

Географическое и стратиграфическое распространение. Наиболее древние достоверные остатки представителей семейства Psygmophyllaceae *(P. expansum*) встречены в артинских отложениях Среднего и Южного Приуралья.

Есть указания на находки листьев близкой морфологии в саксонских отложениях Испании (Broutin, 1986) и северной Италии (Remy, Remy, 1978).

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

Psygmophyllum expansum (Brongniart, 1845) Schimper 1870

Рис. 58, 59, 61, 63, В; табл. XXV, 2, 5, 7, 8; XXVII, 1, 2, 4, 5; XXVIII, 2, 3, 6, 7; XXIX, 1–4; XXX; LXVII, 1, 3, 4; LXVIII, 1, 4; LXXII, 4, 5.

Синонимику см. в: (Наугольных, 1998з, с. 73–74).

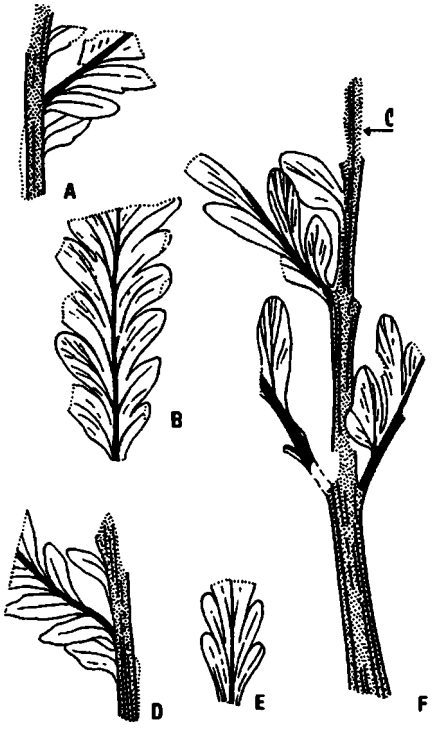


Рис. 55. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. Изменчивость листьев. Экземпляры: A – 3737/89a; B – 3737/97; C, F – 3737/95 (C – рахис вайи); D – 3737/89; E – 3773(11)/112(89). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

Лектотип. В качестве лектотипа вида автором избран образец, изображенный А.Броньяром (Brongniart, 1845, pl. B, 4a) и репродуцированный автором в работе: Наугольных, 2002б, с. 45, рис. 15, С. Лектотип хранится в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН, № ГГМ 469-69 ФЛ-02657 (номер МГРИ – II-2-2-34-79). В настоящее время образец экспонируется в витрине, посвященной палеоботаническому собранию Ф.Ф. Вангенгейма фон Квалена, зал Истории музея. Лектотип происходит из местонахождения Нижне-Троицк, долина р. Карма, Башкирия; верхняя пермь, казанский ярус.

Ранее автором (Наугольных, 1998з, с. 73) ошибочно в качестве голотипа *Psygmophyllum expansum* был указан другой образец (Brongniart, 1845, с. 9, pl. A, 3).

Топо- и синхротипоиды, другие типовые материалы. В работе Броньяра (Brongniart, 1845) было изображено несколько в различной степени сохранившихся листьев, описанных как *"Noeggerathia expansa"* Brongniart. Листья сохранились в различной степени. Помимо одного почти целого листа, избранного лектотипом, в коллекции присутствовали отдельные лопасти крупных листьев. К виду *"Noeggerathia expansa"* Броньяром был отнесен и образец с двумя почти полностью сохранившимися крупными черешковыми листьями (Brongniart, 1845, pl. B, 4b), позднее описанный автором как самостоятельный вид рода *Kerpia* Naug. (*K. belebeica* Naug., Наугольных, 2001б; дополнительное описание см. в работе: Наугольных, 2002б).

Описание. В распоряжении автора находилась большая выборка листьев, отнесенных к виду *P. expansum,* как из собственных сборов, так и из коллекций (в том числе и типовых), собранных другими исследователями. Изучение этого материала позволило подойти к реконструкции онтогенеза листьев этого вида, отраженного в характере изменения морфологии листовой пластинки по мере роста растения.

Автор выделяет в онтогенетическом развитии листьев *P. expansum* три основных стадии (рис. 61): стадию А (ювенильную), стадию В (стадия развитого листа) и стадию С (геронтическую).

На стадии А листья *P. expansum* отчетливо двулопастные, с ровным или слабо волнистым краем, с намечающимися базальными лопастями. Реже встречаются сильнее надрезанные лопастные ювенильные листья. Жилкование вееровидное. Иногда в двух главных лопастях могут намечаться элементы перистого жилкования. Длина листьев в среднем составляет 3–7 см при ширине 1,5–3 см. Поскольку более мелкие листья в изученной выбрке отсутствуют, можно предположить, что на самой ранней стадии образования листа листовая пластинка росла очень быстро, поэтому вероятность попадания такого листа в захоронение была исключительно мала. Листья, относящиеся к онтогенетической стадии А, относительно редки. Из изученных экземпляров к этой стадии можно отнести лист кунгурского возраста из местонахождения Красная Глинка (рис. 58).

Листья *P. expansum* на стадии В значительно увеличиваются в размерах (до 9–10 см в длину и 6–7 см в ширину). Пропорции листьев могут несколько меняться от относительно широких до более вытянутых. Рахис листа становится толще и

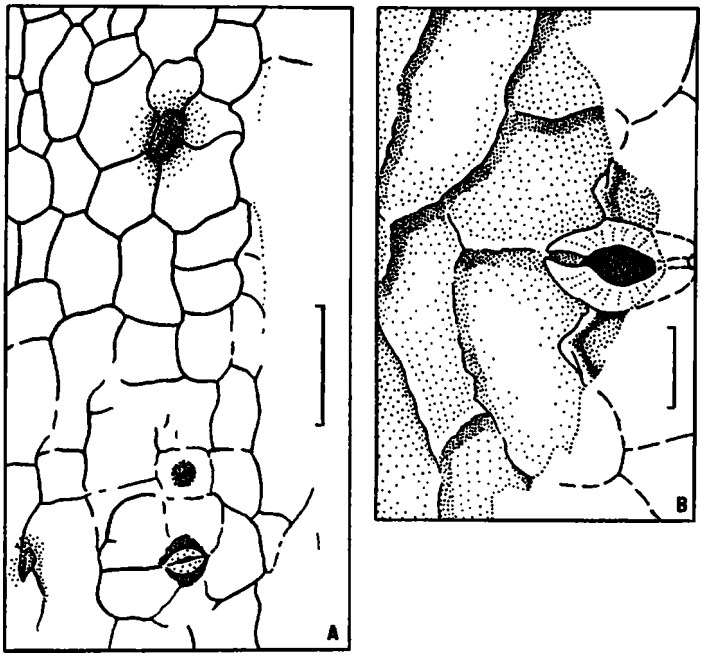


Рис. 56. *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. Эпидермально-кутикулярное строение.

А – общая топография кутикулы; видны два устьица, у верхнего из которых апертура закрыта, а у нижнего – открыта. В – строение устьица (вид изнутри); хорошо видны верхние, сильно кутинизированные части замыкающих клеток ("бабочковидная" кутинизация, по С.В. Мейену). Экз. 3773/368. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 10 мкм (В); 50 мкм (А).

может достигать ширины в 4–6 мм. Синус рассечения листовой пластинки более глубокий, но практически полное облекание рахиса листовой пластинкой сохраняется. Лист становится отчетливо лопастным. Базальные лопасти на этой стадии развития листа уже хорошо различимы.

Листья, принадлежащие онтогенетической стадии В довольно часто попадают в захоронения и при этом сохраняются практически полностью. Из изученной выборки к этой стадии можно отнести листья, изображенные на фототаблицах XXV, 7, 8; LXVII, 4; LXVIII, 4. К этой же онтогенетической стадии относится и лектотип вида.

На геронтической стадии (стадии С) листья *P. expansum* достигают максимальных размеров (в среднем длиной 15–20 см, но известны экземпляры до 50 см в длину). Рахис листа становится очень хорошо развитым, мощным, до 15 мм в ширину (Наугольных, 1998, рис. 33, табл. XVI, 6). Ниже точки главной дихотомии рахис голый, обособленный от листовой пластинки. Основной синус рассечения листовой пластинки доходит до места главной дихотомии рахиса. Появляются и развиваются синусы расечения второго и последующих порядков, надрезающих листовую пластинку на многочисленные хорошо обособленные лопасти. В наиболее развитых лопастях отчетливо видна средняя жилка; жилкование из вееровидного преобразуется в перистое. Боковые жилки отходят от средней под очень острым углом (в среднем около 10–15°, реже до 30°). Базальные лопасти очень хорошо развиты. Они имеют субтреугольную или ромбическую форму и перетянутое клиновидное основание. Жилкование в базальных лопастях (на этой стадии онтогенетического развития их правильнее называть сегментами) вееровидное. Иногда в базальных сегментах листьев геронтической стадии может намечаться средняя жилка.

Целые листья, относящиеся к этой стадии, встречаются редко, поскольку после попадания в танатоценоз листья такой сложной конструкции в динамичной среде обычно частично распадаются на отдельные фрагменты. Самые широко распространенные остатки *P. expansum* – это отдельные лопасти и фрагменты рахисов с частично сохранившейся листовой пластинкой, принадлежавшие геронтическим листьям, находившимся в момент попадания в захоронение на стадии развития С.

Из имеющихся экземпляров к этой стадии могут быть отнесены почти целые листья, изображенные на таблицах XXVII, 4; LXVII, 3; LXVIII, 1,

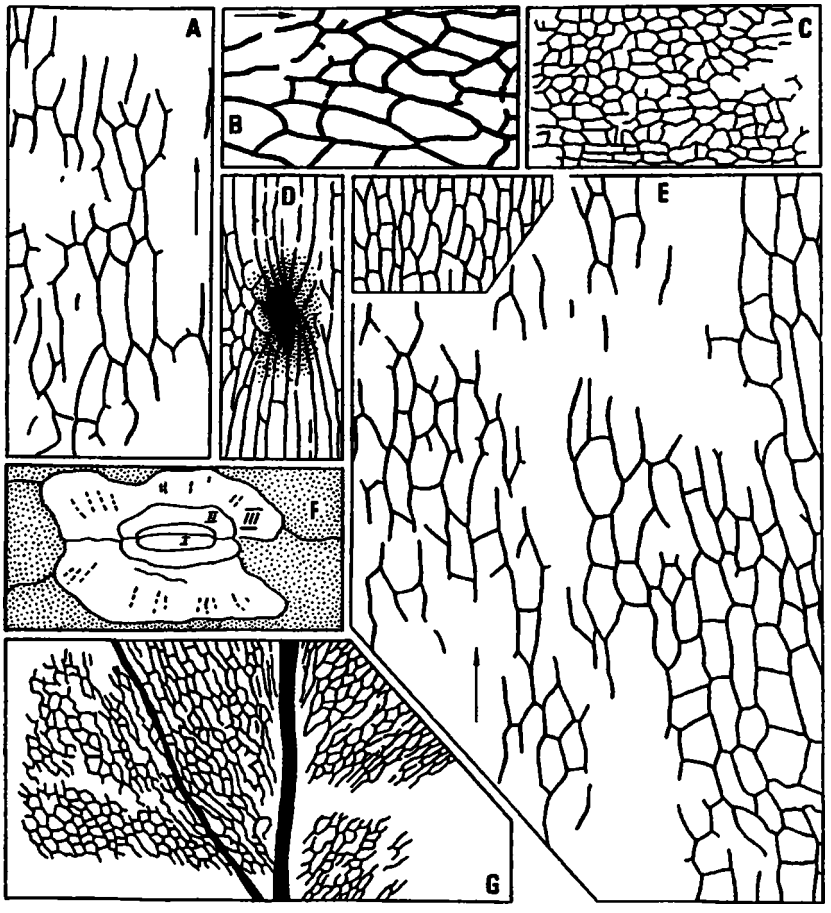


Рис. 57. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp. Эпидермально-кутикулярное строение женских генеративных органов (A, B, E) и стерильных листьев (C, D, F, G). Экземпляры: A, B, E – 3773/410; C, D, G – 3773(11)/55(89); F – 3773(11)/49(89). Увеличение: x 300 (A, E–основной рисунок); x 350 (B); x 100 (C, D, E–общий план строения кутикулы на врезке в верхнем левом углу); x 1000 (F). Местонахождения: Крутая Катушка (A, B, E); Чекарда-1, слой 10 (C, D, F, G). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (A, B, E); верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (C, D, F, G).

а также отдельные лопасти и фрагменты лопастей, изображенные на таблицах XXVIII, 6, 7; LXVII, 1; LXXII, 4, 5. Именно такой геронтический лист показан на рисунке, опубликованном Э.И. Эйхвальдом (1854).

По прежнему остается открытым вопрос, были ли листья псигмофиллоидов настоящими листьями или же филлокладиями. Убедительный ответ на этот вопрос может быть получен только после анатомического изучения проводящих тканей псигмофиллов.

Эпидермально-кутикулярное строение (табл. XXIX, XXX). Листья амфистоматные. Кутикулы обеих сторон листа обладают близким строением. Покровные клетки эпидермиса преимущественно пента- и гексагональные. Клетки, формирующие интеркостальные поля, более изометричны; костальные (наджилковые) клетки обычно вытянуты вдоль жилок. Для вида характерно наличие межклеточных угловых утолщений, нередко несущих шипики, направленные внутрь листа (клиновидные выпячивания кутина

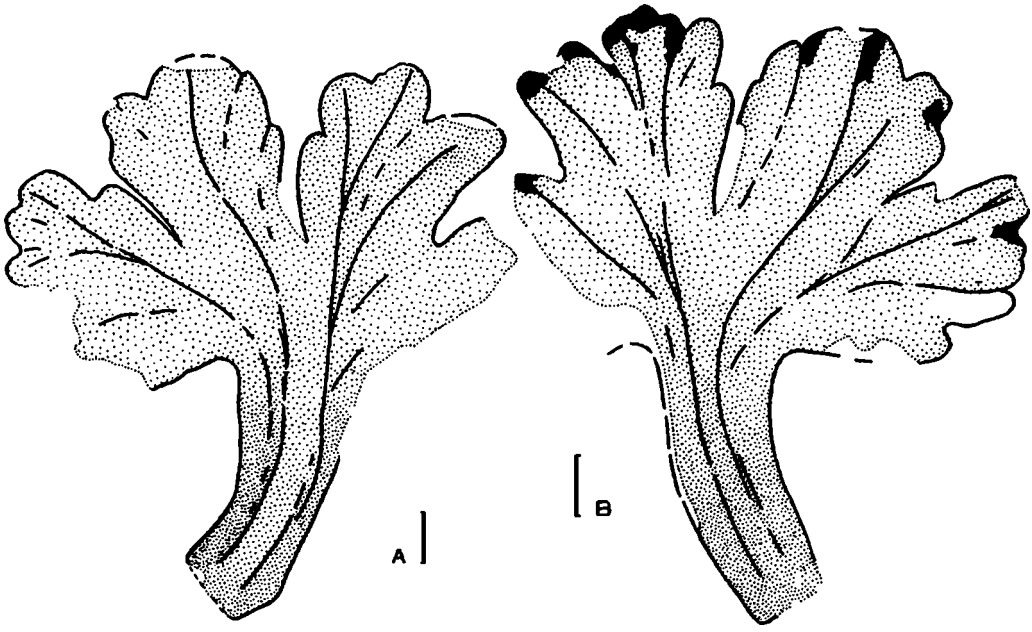


Рис. 58. *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, ювенильный лист. А – экз. 4560/17; В – 4560/17а. Местонахождение Красная Глинка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

в межклеточные промежутки). Достоверные трихомные образования на поверхности кутикулы не обнаружены. Устьица моноциклические, непогруженные или слабо погруженные, с относительно сильно кутинизированными побочными клетками. Устьица в основном распределены по поверхности листа равномерно в пределах интеркостальных полей, но иногда формируют "пятна" (скопления из пяти-шести устьиц). На внутренней поверхности побочных клеток встречаются кутиновые образования (протубернацы), повторяющие очертания побочных клеток и создающие эффект «звездообразной» кутинизации.

Изменчивость. Листья *P. expansum* отличаются очень широкой внутривидовой изменчивостью. Но даже в рамках широко понимаемого вида *P. expansum* можно выделить несколько самостоятельных морфотипов, распространение которых выдержано стратиграфически и географически. Один из таких морфотипов, характерный для уфимских отложений Среднего Приуралья, выделен автором в качестве самостоятельного вариетета *P. expansum* var. *cuneatum* Naug. (Наугольных, 2002б). Этот вариетет отличается от типичных *P. expansum* узко-клиновидными очертаниями листьев и отсутствием хорошо выраженных базальных лопастей или сегментов.

Сравнение и замечания. Вид *P. expansum* обладает большим сходством с встречающимися в верхнепермских отложениях Ангариды и Субангарского экотонного пояса видами *P. demetrianum* (Zalessky) Burago, *P. eurinum* (Zalessky) Burago, *P. nesterenkoi* (Zalessky) Burago, *P. vesnjankianum* Burago, *P. siberianum* (Zalessky) Burago, *P. sibiricum* (Zalessky) Burago, *P.* (?) *dobrolubovae* (Zalessky) Burago. Многие из перечисленных выше видов установлены на единичных экземплярах (*P. demetrianum*, *P. eurinum*, *P. siberianum*, *P. sibiricum*, *P.* (?) *dobrolubovae*); детали их строения и модусы проявления морфологических признаков неизвестны. Нет никаких данных по эпидермально-кутикулярному строению листьев, принадлежащих перечисленным видам. Вследствие этого полноценное сравнение *P. expansum* с этими видами в настоящее время невозможно. Весьма вероятно, что часть из них следует рассматривать в качестве младших синонимов *P. expan-*



Рис. 59. *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, молодой, не вполне развитый лист. Экз. 4856/77. Местонахождение Сосновое-2. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

sum. Вид *P. nesterenkoi* отличается от *P. expansum* значительно большими размерами листовой пластинки и сохранением облекания рахиса листовой пластинкой даже на геронтической стадии развития листа. *P. demetrianum* отличается от *P. expansum* значительно более глубоким рассечением листовой пластинки на лопасти, сходные по морфологии с пекоптероидными перышками. *P. vesnjankianum* отличается от *P. expansum* более глубоким рассечением листовой пластинки на лопасти и рассечением базальных сегментов на длинные ланцетовидные лопасти.

Вид *P. cuneifolium*, встречающийся в одних и тех же местонахождениях с *P. expansum*, резко отличается от последнего вида глубоким рассечением листовой пластинки на длинные и узкие многократно дихотомирующие лентовидные сегменты, иногда слабо расширяющиеся дистально.

Не исключено, что степень рассечения листовой пластинки *P. expansum*, как и других видов псигмофиллоидов, закономерно отражала режим сезонных увлажнений во время жизни материнского растения. В сухие сезоны развивались более глубоко рассеченные листья, а во влажные сезоны появлялись более цельнокрайние листья. Морфологические отклонения, вызванные сезонными флуктуациями влажности, могли накладываться на общий онтогенетический тренд в развитии листьев *P. expansum*, описанный выше.

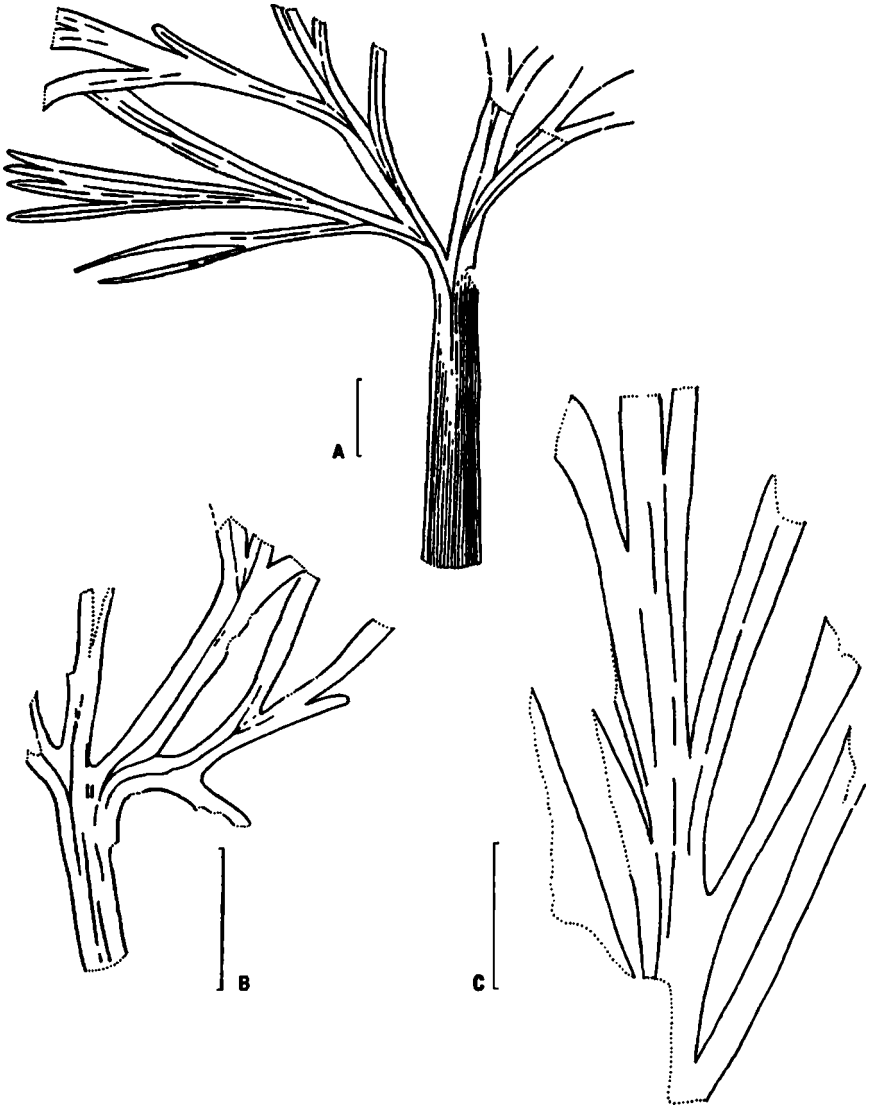


Рис. 60. *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper. Изменчивость листьев.
А – экз. 3737/104; В – экз. 3737/194; С – 4031/15а. Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (В); слой 10 (А); Черная Гора, р. Сылва (С). Артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, урминская свита (С); кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (А, В). Длина масштабной линейки – 1 см.

Распространение. Артинский, кунгурский, уфимский, а также казанский ярусы Приуралья.

Материал. 57 экземпляров удовлетворительной и хорошей сохранности.

Psygmophyllum cuneifolium (Kutorga, 1838) Schimper 1870
Рис. 60; табл. XXVIII, 4; XXXI, 1, 3, 7; XXXII, 3

Синонимику см. в (Наугольных, 1998, с. 81).

Голотип. Изображен С.С. Куторгой (Kutorga, 1838, Pl. VII, Fig. 3), верхняя пермь Приуралья; хранится в ЦНИГРМузее (г. Санкт-Петербург), № 2/3785 (Кадлец, Романовская, 1985).

Описание. Сложные вееровидные листья, рассеченные главным синусом на две симметричные части, каждая из которых образует многократно дихотомирующие сегменты, обычно лентовидные или клиновидные, суживающиеся к основанию. В каждый сегмент листа обычно входит одна жилка, которая затем может повторно дихотомировать. У наиболее развитых экземпляров дистальные части сегментов могут расширяться, напоминая строение лопастей *P. expansum*. Поверхность листовой пластинки тонко продольно исштрихованная, что, очевидно, отражает тонкую продольную ребристость кутикулы.

Сравнение и замечания. Один из наиболее сложных вопросов, связанных с видом *P. cuneifolium*, является его соотношение с представителями рода *Mauerites* Zalessky. В строении листьев *Psygmophyllum cuneifolium* и видов рода *Mauerites* наблюдается много общего. Листовая пластинка у них рассечена на многочисленные линейные сегменты, которые обычно повторно дихотомируют. Однако у представителей рода *Mauerites* отсутствуют базальные сегменты, типичные для *Psygmophyllum cuneifolium*. Кроме этого, листья *Mauerites*, в отличие от *Psygmophyllum cuneifolium*, имеют не вильчатую, а, скорее, перистую конструкцию. Очень близкую морфологию имеют листья родов *Laskovskia* Zalessky и *Kirkoria* Zalessky, возможно, синонимичных роду *Mauerites* Zalessky (*Kirkoria multifida*: Zalessky, 1937b, p. 83–86, Fig. 51, 52; *Laskovskia flabellata*: Zalessky, 1939, p. 357–358, Fig. 38, 39). Сходные листья были описаны М.Д. Залесским (Zalessky, 1934a) как "*Angaridium*" *bardense* Zalessky из местонахождений Красная Глинка и Чекарда.

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

Материал. 17 экземпляров удовлетворительной и хорошей сохранности, включающие два экземпляра, определенные со знаками <cf.> и <aff.>.

Psygmophyllodendron Naugolnykh

Этимология. От *Psygmophyllum* (название рода ископаемых растений) и dendron – дерево (латинизир. греч.).

Типовой вид. *Psygmophyllodendron uralensis* sp. nov., нижняя пермь Приуралья.

Диагноз. Как у типового вида.

Сравнение. Род существенно отличается от других родов, предложенных для изолированных побегов, наличием своеобразных листовых рубцов с Т-образным рубчиком, соответствующим выходу проводящих тканей в черешок листа.

Состав. Типовой вид.

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

Psygmophyllodendron uralensis Naugolnykh

Рис. 62; табл. XX, 3.

Голотип. ГИН № 4856/80, кунгурский ярус, местонахождение Криулино, Красноуфимский район Свердловской области, Среднее Приуралье.

Diagnosis. Stems 8–9 cm (rarely more than 10 cm) wide, subcylindrical. Cortex bears prolonged striae, formed by fine, but distinctive folds and ribs. There are scars corresponding to the places of large leaf stalk attachment. Scars 1 cm wide in average. The scars are round, bear T-shaped scarlet of conducting tissues linked stem with the leaf stalk.

Описание. Побеги 8–9 см толщиной (иногда более 10 см толщиной), субцилиндрической формы. Кора покрыта продольной штриховкой, образованной тонкими, но отчетливо выраженными складками и ребрами. Присутствуют рубцы, соответствующие местам прикрепления крупных черешковых листьев. Рубцы в среднем достигают 1 см в диаметре, имеют округлую форму и несут Т-образный рубец, соответсвующий выходу проводящих тканей, связывавших побег с черешками листьев.

К виду отнесены крупные прямые побеги, редко ветвящиеся, правильной субцилиндрической формы. Ширина побегов колеблется от 5–6 см (у голотипа) до 8–9 см (наблюдается у других экземпляров выборки) и даже 10–15 см (полевые наблюдения). Кора побегов покрыта продольно ориентированными морщинами, скорее всего, связанными с тяжами механических тканей, расположенными в перидерме. Морщинистость образована тонкими ребрами и складками, прямыми или слабо изгибающимися, толщиной от 1 до 3 мм. На поверхности побега наблюдаются отчетливые, крупные и хорошо развитые рубцы, соответствующие местам прикрепления больших черешковых листьев. Рубцы располагаются на значительном расстоянии друг от друга, в среднем составляющем около 2–3 см. Листья располагались на побеге по неясно выраженной пологой спирали.

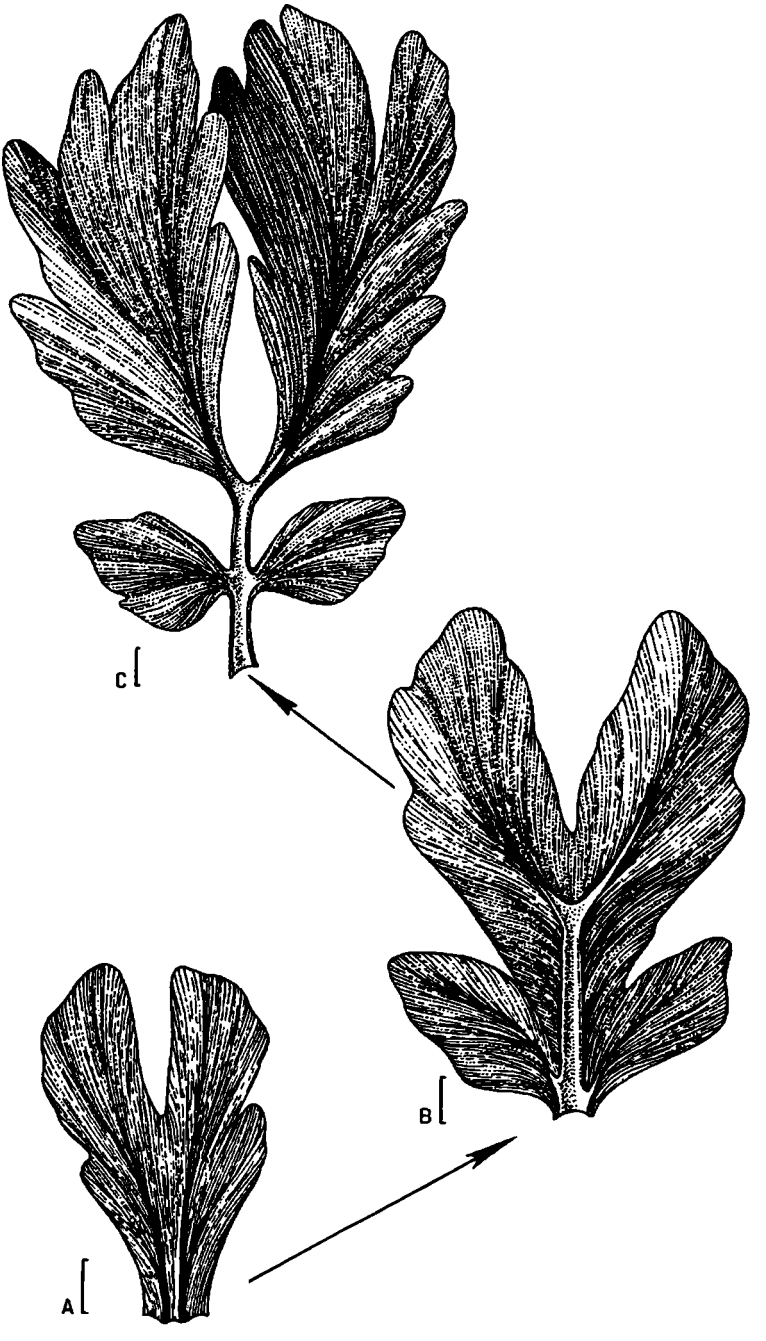


Рис. 61. *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, онтогенетическое развитие листовой пластинки. Длина масштабной линейки – 1 см.

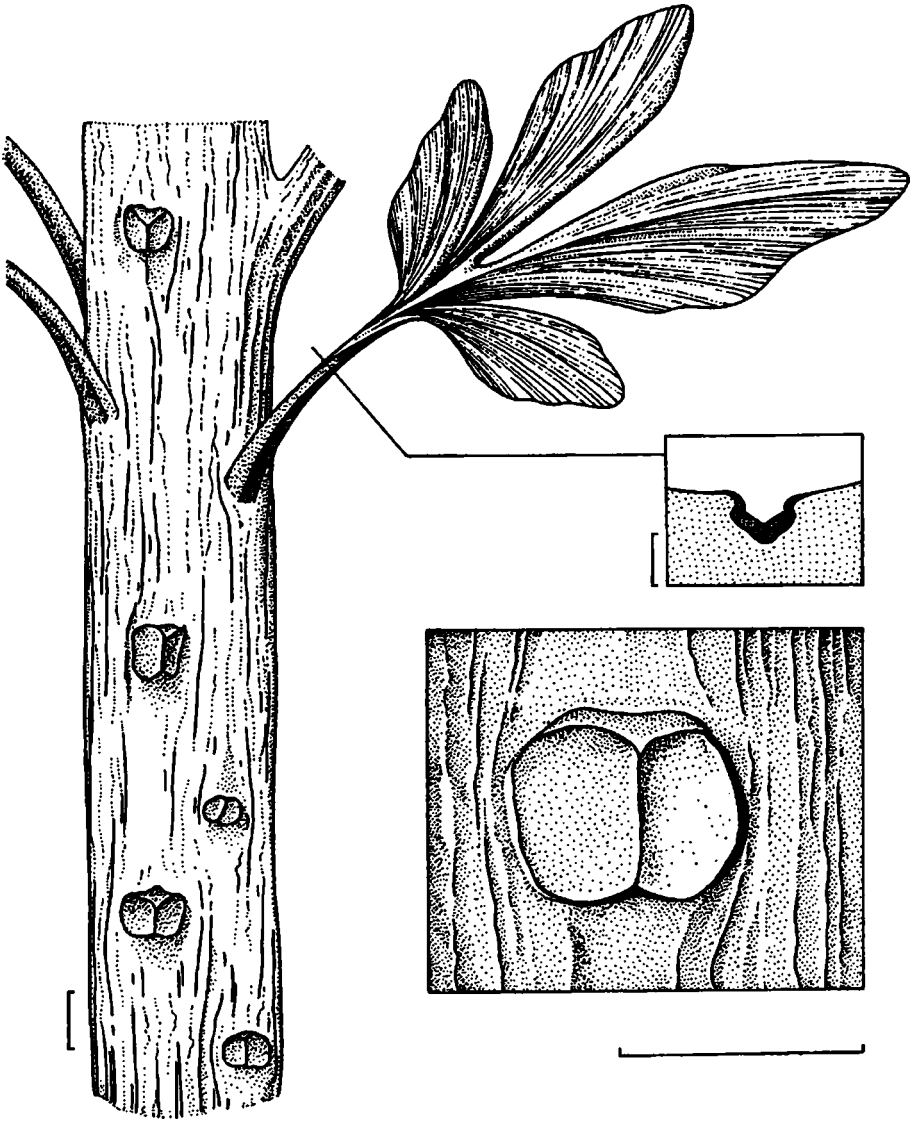


Рис. 62. *Psygmophyllodendron uralensis* Naug. Морфология крупных древовидных побегов, встречающихся вместе с листьями *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper. Длина масштабной линейки – 1 см.

Замечания. Присутствие в пермских отложениях Приуралья побегов этого типа отмечалось автором ранее (Наугольных, 1998з, с. 80). Было сделано предположение о том, что эти побеги принадлежали растениям с листьями *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper. Это предположение было основано на характере сонахождения листьев *P. expansum* и побегов в слое № 1 местонахождения Чекарда-1, исключавшем возможность иного прижизненного сочетания изолированных органов. Такой же характер ассоциативной связи наблюдается и в других местонахождениях, где были обнаружены побеги *Psygmophyllodendron uralensis*

(Месягутово-1, Месягутово-2, Криулино, Сантагулово). Тип листовых рубцов с Т-образным рубчиком выхода проводящих тканей обнаруживает существенное сходство с характером предполагаемого расположения проводящих тканей в черешке и поперечным сечением черешков крупных листьев *Psygmophyllum expan-sum* (Наугольных, 1998з, рис. 31, С1; см. здесь рис. 62). Характер продольной морщинистости коры *Psygmophyllodendron uralensis* очень близок, если не идентичен, продольной морщинистости черешков листьев *Psygmophyllum expansum* (см., например, Наугольных, 1998з, рис. 34, G). Все вышесказанное позволяет предполагать, что побеги, описанные выше как *Psygmophyllodendron uralensis*, принадлежали голосеменным растениям с листьями *Psygmophyllum expansum*. Однако поскольку эти органы до сих пор не были обнаружены в прижизненном прикреплении друг к другу, мне кажется предпочтительным относить их к разным морфотаксонам (формальным родам и видам).

Материал. Около десяти побегов той или иной степени сохранности из местонахождений Месягутово-1, Месягутово-2 (артинский ярус), Криулино, Чекарда-1, сл. 1 (кунгурский ярус), Сылва-1 (уфимский ярус), Сантагулово (казанский ярус).

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

Семейство Karkeniaceae Krassilov, 1972

Karkenia spp.
Рис. 64.

Описание. В нижнепермских (кунгурских) отложениях Приуралья были обнаружены репродуктивные органы, очень близкие по своему строению мезозойскому роду *Karkenia* Archangelsky. Один из экземпляров имеющейся выборки (№ 3737/63) был найден в местонахождении Чекарда-1 в 60-х годах 20-го века А.Г. Шаровым, однако до исследований автора природа этого остатка оставалась неизвестной.

Репродуктивные органы, обозначенные выше как *Karkenia* spp., представляют собой простые неветвящиеся фертильные оси, к которым по плотной спирали прикрепляются округлые образования, интерпретируемые как остатки семян.

В коллекции присутствуют остатки двух типов репродуктивных органов подобного рода. Первый тип характеризуется более удлиненными пропорциями стробила, большим количеством семян и их относительно мелкими размерами (2x3 мм). Общая длина стробилов этого типа превышала 52 мм при ширине около 10 мм. Стробилы второго типа характеризуются большей шириной (до 25 мм) и большими размерами семян, достигающих 5–6 мм в длину при ширине около 4 мм. Не исключено, что размеры семян и стробилов не имеют в данном случае большого систематического значения. Они могут отражать степень зрелости репродуктивного органа.

Кратко охарактеризованные выше репродуктивные органы являются самой древней находкой представителей рода *Karkenia* на текущий момент. Это свидетельствует в пользу значительно более ранней диверсификации гинкговых (порядок Ginkgoales) и птеридоспермов, по сравнению с традиционной точкой зрения. Очевидно, что в начале пермского периода порядок Ginkgoales уже был представлен, по меньшей мере, одним семейством – Karkeniaceae, а также непосредственными филогенетическими предшественниками каркениевых – семействами Psygmophyllaceae и Trichopityaceae.

Замечания. ***Предполагаемые листья приуральских каркений.*** Автором (Наугольных, 1995а) на материале из кунгурского яруса Среднего Приуралья был установлен новый род гинкгоподобных листьев *Kerpia* Naug. с типовым видом *K. macroloba* Naug. (см. здесь табл. XXXVI, 1–6). Позднее из более молодых отложений, относящихся к казанскому ярусу, был описан второй вид, принадлежащий этому же роду – *K. belebeica* Naug. Оба вида характеризуются отчетливо билобатным строением листовой пластинки, снабженной длинным, хорошо развитым черешком. В основание листа из черешка входит две базальные жилки – признак, характерный для гинкговых. Как это было показано С.Архангельским (Archangelsky, 1965; см. обсуждение этой работы в: Daber, 1980), растениям с фруктификациями *Karkenia* были свойственны листья *Ginkgoites tigrensis* Archangelsky, как по макроморфологи, так и на микроструктурном уровне (Villar de Seoane, 1997) очень близкие рецентному *Ginkgo biloba*. Исходя из типологической экстраполяции с *Karkenia-Ginkgoites*, можно предположить, что приуральским растениям с семеносными органами *Karkenia* принадлежали листья *Kerpia*. Следует ожидать, что вслед за находкой кунгурских каркений, появятся данные и о казанских представителях этого рода из тех отложений, где известны листья *Kerpia belebeica*.

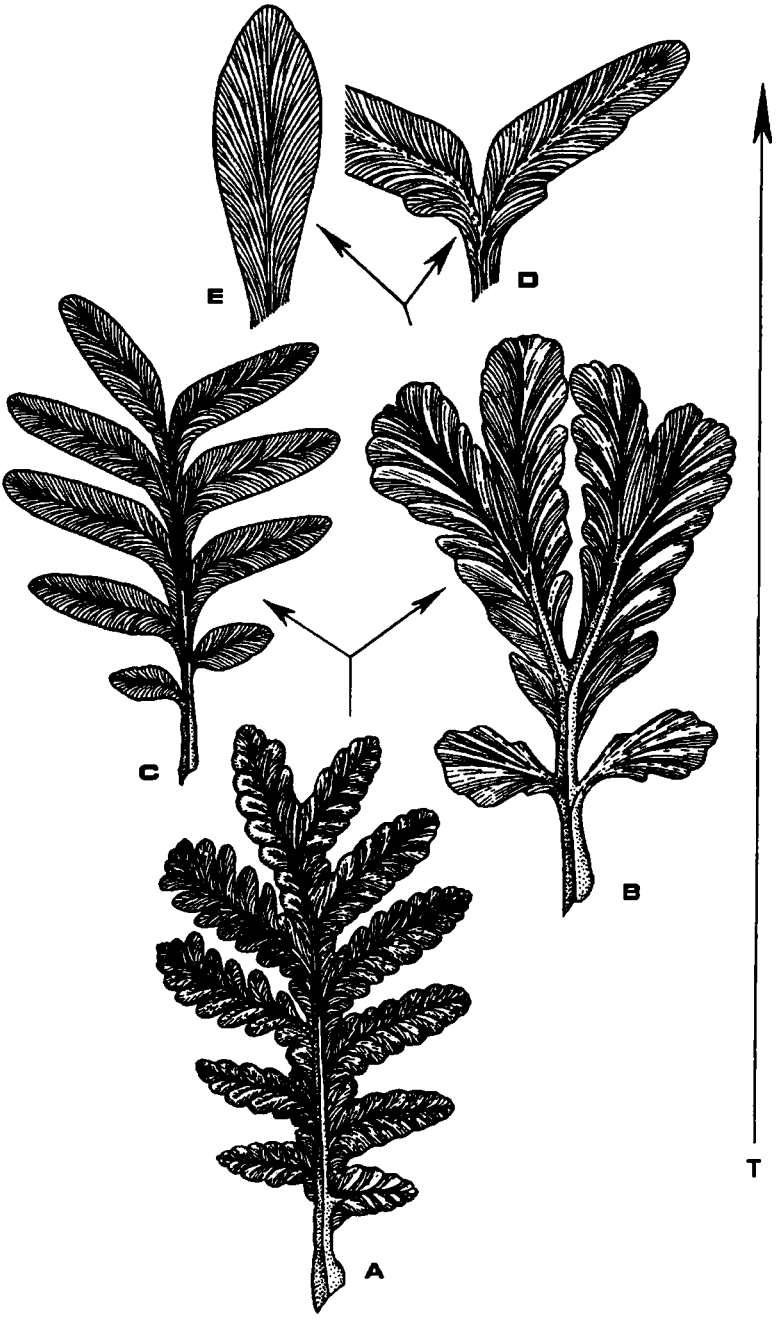


Рис. 63. Морфогенетический тренд в развитии листьев некоторых пермских голосеменных: A – *Rhachiphyllum* субангарского облика (артинский – кунгурский века), B – *Psygmophyllum* (кунгурский – казанский века), C – *Compsopteris* (казанский век), D – "*Psygmophyllum*" *bifoliatum* Zal. (татарский век), E – *Pursongia* (татарский век). T – время.

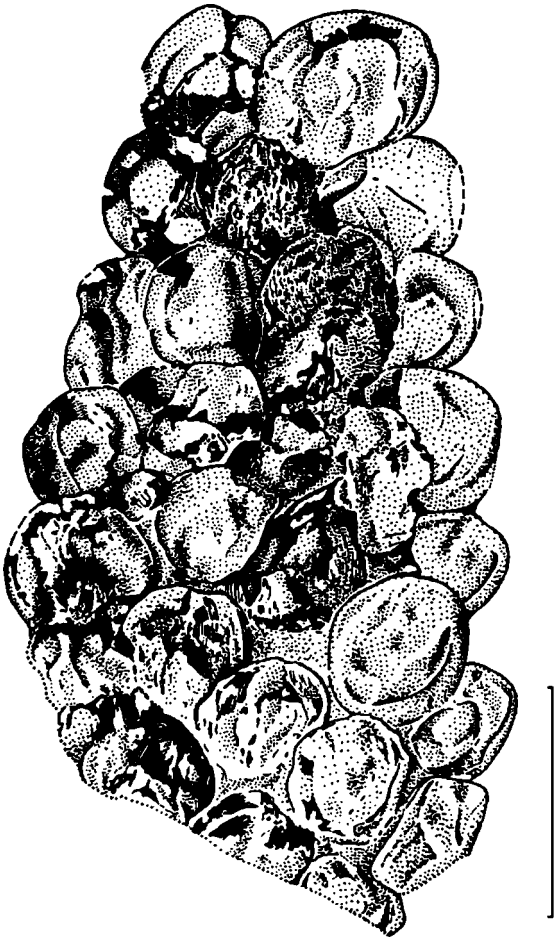


Рис. 64. *Karkenia* sp. (sp. nov.). Экз. 3737/63. Местонахождение Чекарда-1. Длина масштабной линейки – 1 см.

Морфогенетический тренд в эволюции гинкговых. Если сравнить морфологию семеносных органов *Karkenia, Yimaia* и *Ginkgo*, расположив наиболее типичных представителей этих родов в исторической последовательности от более древних к молодым, то выявляется отчетливый морфогенетический тренд, заключающийся в редукции семеносных органов, спровождающейся уменьшением количества семян (рис. 65).

Распространение. Кунгурский ярус Приуралья; близкие формы известны из триасовых отложений, юрских и меловых отложений практически по всему миру (Anderson, Anderson, 1989; Archangelsky, 1965; Del Fueyo, Archangelsky, 2001; Kirchner, Van Konijnenburg-Van Cittert, 1994; Красилов, 1972а; Krassilov, 1982; Schweitzer, Kirchner, 1995; Retallack, 1981; Zhou et al., 2002).

Материал. Три стробила с семенами, сохранившимися в прикреплении, а также более десяти изолированных семян, предположительно, принадлежавших тем же материнским растениям.

Местонахождения. Месягутово-1, Месягутово-2, Сабанаково, Крутая Катушка, Красная Глинка, Матвеево, Чекарда-1, Чекарда-2, Юлаево.

Семейство Incertae sedis
Мужские репродуктивные органы пельтаспермовых

Краткий исторический обзор. Первое изображение фруктификаций, которые, по всей видимости, следует относить к роду *Permotheca* Zalessky, 1929 было приведено М.Д. Залесским (1918, табл. LIII, фиг. 8, 9). В этой работе были



Рис. 65. Морфогенетический тренд в эволюции представителей порядка Ginkgoales. 1 – *Karkenia* sp. (справа) и *Kerpia macroloba* Naug. (слева), нижняя пермь; 2 – *Karkenia incurva* Archangelsky (семеносный орган) и *Ginkgoites tigrensis* Archangelsky (листья), нижний мел (по: Archangelsky, 1965, с изм.); ряд других представителей *Karkenia* из триаса и юры также находятся на том же уровне развития; 3 – *Yimaia hallei* Zhou et Zhang, юра (по: Zhou, Zhang, 1992, с изм.); 4 – *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang, юра (по: Zhou, Zhang, 1989, с изм.); 5 – *Ginkgo biloba* L., современный.

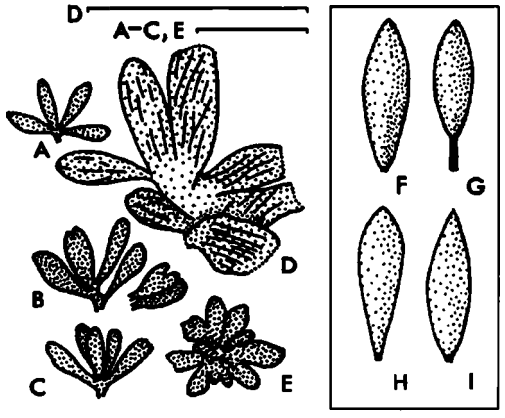


Рис. 66. A–E – *Permotheca sardykensis* Zal. (по Zalessky, 1929, с изм.), F–I – морфология изолированных спорангиев *Permotheca* (объяснения см. в тексте). Длина масштабной линейки – 1 см; F–I – вне масштаба.

изображены кистевидные собрания розетковидных синангиев, состоявших из спорангиев, сросшихся своими основаниями. Каждый синангий состоял из 7–8 спорангиев. М.Д. Залесский не идентифицировал этот остаток как генеративную структуру, ограничившись указанием на его сходство с мутовчатыми вегетативными листьями членистостебельных (*Annularia*). Оба изображенных Залесским образца происходят из Кузнецкого бассейна, скорее всего, из верхнепермских отложений. Точное местонахождение и стратиграфический уровень сборов Залесский не указал.

Род *Permotheca* был установлен Залесским в 1929 году (Zalessky, 1929c) на материале, происходившем из местонахождения Кулларово (Татария, р. Сардык, приток р. Бурец, толща красноватых мергелей, относящаяся к верхнеказанскому подъярусу). Описанные Залесским остатки *P. sardykensis* были отнесены к новым роду и виду, но диагноз рода, также как и его отличия от близких родов, даны не были. Судя по приводимому в работе Залесского изображению *P. sardykensis* (Zalessky, 1929c, с. 686, рис. 15, см. здесь рис. 66, A–E), эти остатки представляли собой несколько синангиев, состоящих из спорангиев, в различной степени слившихся своими основаниями. Часть образцов, описанных Залесским как *P. sardykensis*, сохранилась. Они были повторно описаны и изображены Н.К. Есауловой (1989). В качестве голотипа *P. sardykensis* Есаулова указывает экземпляр 544/19, но, к сожалению, указание на голотип в приводимых Есауловой изображениях *P. sardykensis* отсутствует.

В своей работе Есаулова высказала мысль, что *P. sardykensis* скорее всего принадлежала растениям с листьями *Phylladoderma*, возможно, вида *P. crassinervosa* (Zal.) Esaulova. С моей точки зрения, вполне может оказаться, что вид *P. sardykensis* объединяет синангии, принадлежавшие разным естественным родам растений. Наиболее вероятными претендентами на роль растений, которым могли принадлежать мужские фруктификации *P. sardykensis*, помимо *Phylladoderma crassinervosa*, являются каллиптериды *"Callipteris" tichwinskii* Zal. и, возможно, *"Odontopteris" sinuosa* Zal. [оба этих вида, установленных на очень бедном материале, скорее всего, являются младшими синонимами вида *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug.], пурсонгии (*Pursongia amalitzkii* Zal.) и гинкгофиты (*Baiera tatarica* Zal.), остатки которых известны из того же местонахождения.

В.П. Владимирович (1982) описала остатки мужских фруктификаций, отнесенные ею к виду *Permotheca sardykensis*, которые происходят из осинских слоев "уфимской" свиты (шешминский горизонт, уфимский ярус, верхняя пермь), обнажающихся в черте города Перми. Среди описанных ею остатков есть розетковидные синангии, состоящие из пяти и девяти спорангиев и изолированные спорангии (рис. 67, I). Между экземплярами *P. sardykensis* из работы Владимирович и типовыми экземплярами Залесского есть отличия, которые заключаются в том, что у экземпляров Владимирович максимальная ширина спорангиев располагается в средней части спорангиев или даже может быть смещена к их базальной части, а спорангии *P. sardykensis* из казанских отложений расширяются дистально и часто имеют булавовидный облик. В целом, уфимские *P. sardykensis* более напоминают кунгурских представителей рода – *P. deodara* sp. nov. и *P. disparis* (Zal.) Naug.

В 1937 году Залесский (Zalessky, 1937b) описал две формы мужских фруктификаций *Astero-discus disparis* Zal. и *Anthicocladus fimbriatus* Zal. из кунгурских и уфимских отложений Западного Урала и Приуралья, которые, по мнению автора, должны быть перенесены в род *Permotheca* Zal. Подробное описание видов *P. disparis* (Zal.) Naug. и *P. fimbriata* (Zal.) comb. nov. приведено ниже.

В качестве одного из видов флористического комплекса, характерного для верхнеартинского подъяруса Южного Приуралья (байгеджинский

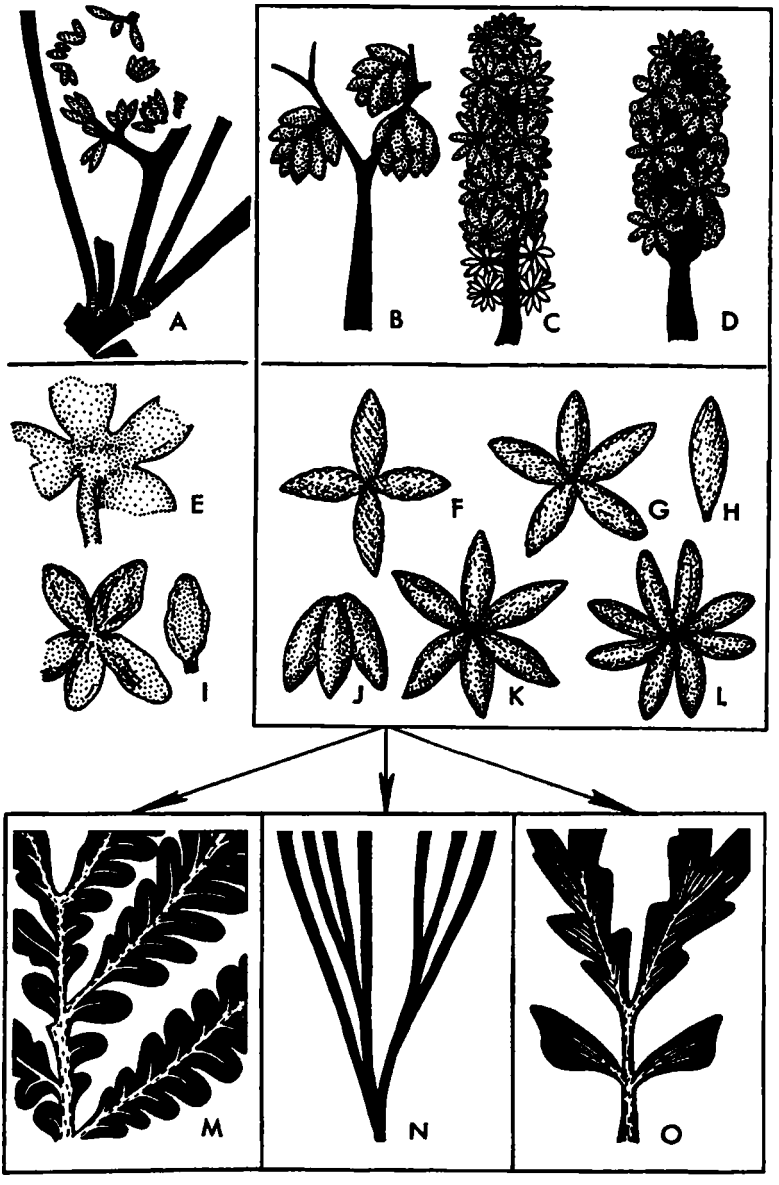


Рис. 67. A – *Sphenobaiera furcata* Krausel с фертильным мужским побегом, сохранившимся в естественном соединении со стерильными листьями (по: Krausel, 1943, с изм.); B–D – главные типы архитектуры фертильных осей *Permotheca* из кунгурского яруса Приуралья: B – *P. bifurcata* Naug., C – *P. fimbriata* (Zal.) Naug., D – *P deodara* Naug.; E – изолированный синангий *Antevsia extans* (Freng.) Town. (по: Townrow, 1960, с изм.); I – изолированный синангий и отдельный спорангий *Permotheca sardykensis* Zal. (по: Владимирович, 1982, с изм.); F–L – основные типы изолированных синангиев и спорангиев (H) *Permotheca* из кунгура Приуралья; M–O – главные морфотипы стерильной листвы, с которой ассоциируют кунгурские *Permotheca*: M – *Rhachiphyllum* (vel *Callipteris*) Kerp, N – *Mauerites* Zal. s.l., O – *Psygmophyllum* Schimper emend. Saporta. Вне масштаба.

горизонт Южной Башкирии), Владимирович указала *Anthicocladus convexum* Vlad. (1981, с.7). Поскольку родовое название *Anthicocladus* Zal. рассматривается здесь как младший синоним *Permotheca* Zal., следует считать, что Владимирович имела в виду остатки *Permotheca*-подобной фруктификации. К сожалению, описание и изображение этого таксона не были опубликованы ни в цитируемой, ни в последующих работах Владимирович. Таким образом, в соответствии с нормами МКБН *A.convexum* должен рассматриваться как nomen nudum.

С.К. Пухонто и Л.А. Фефиловой (1983) был дан краткий формализованный диагноз рода *Permotheca*, а также изображены остатки *Permotheca* sp., происходившие из тальбейской свиты (казанский ярус) бассейна р. Адзьвы (Печорское Приуралье) и близкие по морфологии *P. sardykensis*.

В монографии, посвященной татарской флоре Русской платформы, А.В. Гоманьковым и С.В. Мейеном (1986) был дан более развернутый диагноз *Permotheca* и были описаны виды *P. striatifera* S.Meyen et Gom., *P. vesicasporoides* S.Meyen, Esaulova et Gom., *P.? vittatinifera* S.Meyen et Gom. В качестве главного критерия выделения новых видов был использован тип инситной пыльцы. В этой же работе впервые была высказана мысль о близости родов *Permotheca*, *Asterodiscus* и *Anthicocladus*.

Специальная статья была посвящена морфологии синангиев *Permotheca disparis* и обнаруженной в них инситной пыльце (Krassilov et al., 1998). Было установлено, что стенки спорангиев состояли из трех слоев клеток и были васкуляризованы. Пыльца, сохранившаяся in situ, была отнесена к роду *Falcisporites*. В тех же спорангиях были найдены и моносаккатные пыльцевые зерна, близкие по морфологии роду *Vesicaspora*.

Род *Permotheca* Zalessky, 1929, emend. Naugolnykh, emend. nov.

Permotheca: Zalessky, 1929c, с. 688–689; Основы палеонтологии, 1963, с. 305–306; Гоманьков, Мейен, 1986, с. 119–120, Пухонто, Фефилова, 1983, с. 92.

Asterodiscus: Zalessky, 1937b, с. 78, 80; Основы палеонтологии, 1963, с. 301.

Anthicocladus: Zalessky, 1937b, с. 81–82.

Типовой вид. *Permotheca sardykensis* Zalessky, Татария, Прикамье, верхнеказанский подъярус.

Диагноз. Мужские фруктификации (микроспороклады), представляющие собой простые или ветвящиеся фертильные оси, несущие синангии. К роду целесообразно относить и изолированные синангии. Синангии образованы спорангиями, сросшимися своими основаниями. Спорангии имеют эллипсоидальные, удлиненно-овальные очертания. В месте прикрепления синангиев к несущему побегу или синангиофору в центральной части синангия на его нижней (адаксиальной) стороне часто образуется дискоидальный рубец. Клетки располагаются продольными рядами от основания спорангия к его верхушке. Клеточные стенки от прямых до слабо извилистых. Толщина клеточных стенок может варьировать от очень тонкой до утолщенной. Ряды клеток располагаются по спирали вокруг продольной оси спорангия. У некоторых видов известны секреторные образования (смоляные тельца и каналы) располагающиеся вдоль спорангия. В редких случаях встречаются поверхностные трихомные образования (чаще всего, папиллы). Устьица и настоящие многоклеточные трихомы не обнаружены. Микроспороклады *Permotheca* продуцировали пыльцу родов *Vittatina*, *Protohaploxipihus*, (?) *Cycadopites*, *Falcisporites*, *Vesicaspora* и неизменно ассоциируют с листьями, принадлежавшими растениям порядка Peltaspermales нескольких родов [в кунгурском ярусе – *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*), *Psygmophyllum*, *Mauerites*, в уфимском ярусе – *Psygmophyllum* и *Rhachiphyllum*, в казанском ярусе – *Phylladoderma*, *Pursongia* и *Rhachiphyllum*, в татарском ярусе – *Pursongia, Tatarina, Phylladoderma, Lepidopteris*].

Описание. ***Общие замечания о систематике рода.*** Микроспороклады *Permotheca* из кунгурских отложений Приуралья по степени сохранности могут быть разделены на две категории. К первой категории относятся изолированные спорангии и синангии с частично или полностью сохранившимися спорангиями (рис. 67, F–H, J–L). Вторая категория остатков *Permotheca* включает в себя микроспороклады с частично или полностью сохранившимися несущими побегами. Побеги могут быть простыми, в виде рыхлых микростробилов (рис. 67, C, D), или ветвящимися (рис. 67, B). Уплощенные микроспорофиллы в целом для рода *Permotheca* нехарактерны. Изолированные синангии отличаются друг от друга главным образом количеством спорангиев. Иногда в центральной части синангия в месте срастания спорангиев наблюдается дискоидальный рубец, который, очевидно, соответствует месту прикрепления синангия к несущему побегу. Наличие или отсутствие этого цен-

трального диска прикрепления определяется ориентировкой остатка к наблюдателю, поскольку дискоидальный рубец располагается на нижней (адаксиальной) поверхности синангия и лишь в редких случаях пропечатывается в результате диагенетического уплотнения осадка на верхнюю (абаксиальную) сторону остатка.

Можно было бы ввести ряд формальных родов для изолированных синангиев и синангиев, сидящих на фрагментах побегов различной архитектуры, т.е., по-существу, ввести роды по степени сохранности материала. Однако, такой подход в данном случае вряд ли следует считать целесообразным. Архетипом для всех остатков подобного рода из пермских отложений Приуралья и Русской платформы являются собрания спорангиев (синангии), компактно сросшихся основаниями, прикрепляющиеся к несущей оси, как правило, без хорошо развитых "ножек" – синангиофоров. Последний признак особенно важен для диагностики рода *Permotheca*, поскольку этот таксон отличается именно отсутствием синангиофоров от морфологически близких родов *Antevsia* Harris (рис. 67, E), *Polysaccus* Sixtel, *Sorosaccus* Harris, *Ixostrobus* Raciborsky и *Stenorachis* Saporta. Отдельные спорангии *Permotheca* имеют, как правило, эллипсоидальные очертания (рис. 66, F). Иногда спорангии слегка расширяются в апикальном направлении (рис. 66, H) или немного сужаются к верхушке (рис. 66, I). В редких случаях в основании спорангиев имеется короткий спорангиофор (рис. 66, G), но наличие спорангиофоров для рода *Permotheca* не характерно.

Очень близки по морфологии синангиев субангарским пермотекам еврамерийские роды *Callipterianthus* Roselt и *Pterispermastrobus* Remy. Возможно, они являются младшими гетеротипными синонимами *Permotheca* при широком понимании этого рода. В настоящей работе эти роды рассматриваются отдельно, поскольку микроспороклады *Callipterianthus* и *Pterispermastrobus* имеют пиннатную организацию фертильного побега, пока достоверно неизвестную у субангарских пермотек.

Данные по конструкции несущих осей кунгурских представителей *Permotheca* пока, к сожалению, довольно ограничены, хотя они и гораздо богаче, чем сведения о морфологии несущих фертильных осей позднепермских пермотек. Из отложений татарского яруса (Гоманьков, Мейен, 1986) известен единственный небольшой фрагмент фертильной оси, к которой спирально (?) прикреплены синангии *P. striatifera* S.Meyen et Gomankov. Данные о строении несущих осей других позднепермских субангарских андрофоров *Permotheca* отсутствуют.

Материал, имеющийся в распоряжении автора, позволяет составить представление о строении фертильных осей некоторых кунгурских пермотек Среднего Приуралья. В первом случае (рис. 67, C, D) это прямые или слабо изогнутые неветвящиеся оси, на которых по спирали на очень коротких синангиофорах или прямо на оси располагаются розетковидные синангии. Во втором – дихотомирующие оси, несущие выше места первой дихотомии головчатые синангии с укороченными плацентами (рис. 67, B).

Пыльца. Общий состав кунгурских спорово-пыльцевых спектров Приуралья (Фаддеева, 1990; Чувашов, Дюпина, 1973 и др.), из которых априорно могут быть исключены пыльцевые зерна хвойных и "ангарских кордаитов", которым несвойственны мужские фруктификации типа *Permotheca*, вместе с данными по пыльце верхнепермских пермотек (Есаулова, 1986, 1989; Гоманьков, Мейен, 1986) позволяют предположить, что пермотеки из кунгура Среднего Приуралья скорее всего продуцировали пыльцу *Vittatina*, *Falcisporites*, *Vesicaspora*, *Protohaploxipinus*, *Cycadopites* (*Entylissa*) и некоторых близких родов.

В спорангиях *P. disparis* была обнаружена инситная пыльца (Krassilov et al., 1999). Пыльцевые зерна от протомоносаккатных двулопастных (типа *Vesicaspora*) до сулькатных протодисккатных (типа *Falcisporites*). Аналогичные пыльцевые зерна известны из тех же отложений в дисперсном состоянии (см. рис. 8, E в настоящей работе).

Предполагаемые стерильные листья. Разнообразие предполагаемых стерильных листьев, принадлежавших растениям, обладавшим микроспороладами *Permotheca*, довольно велико. Очевидно, что в разное геологическое время и в разных регионах эти фруктификации могли сочетаться с разными листьями.

Возможные претенденты на роль предполагаемых листьев растений, продуцировавших фруктификации типа *Permotheca,* из кунгурского яруса Среднего Приуралья могут быть разделены на три основных морфологических группы (рис. 67, M–O).

К первой группе относятся листья каллиптеридной морфологии, в первую очередь – род *Rhachiphyllum* (номенклатурный вариант рода *Callipteris*). Этот род может быть сближен с порядком Peltaspermales и, скорее всего, семейством Peltaspermaceae.

Вторая морфологическая группа объединяет стерильные листья типа *Mauerites* (рис. 67, N), которые нередко рассматриваются в составе нескольких очень близких синонимичных родов *Mauerites* Zal., *Kirkoria* Zal., *Laskowskia* Zal. По своей морфологии они близко примыкают, с одной стороны, к той группе еврамерийских каллиптерид, которые сейчас объединены в род *Dichophyllum* Elias, а с другой стороны сходны с субангарским видом *Psygmophyllum cuneifolium*. Листья *Mauerites* сопоставлялись с фруктификациями *Biarmopteris* Zal. (Мейен, 1983б; Meyen, 1984 и др.) и на этом основании относились С.В. Мейеном к семейству Trichopityaceae порядка Peltaspermales.

Третья морфологическая группа содержит листья рода *Psygmophyllum* (рис. 67, O). Женские фруктификации *Alternopsis stricta* Naug. (Naugolnykh, 1992), ассоциирующие с листьями *Psygmophyllum cuneifolium*, эпидермальное строение *P. expansum* (Наугольных, 1995а), некоторые элементы жилкования позволяют предполагать, что псигмофиллоидные листья из кунгура Приуралья также принадлежали пельтаспермовым в широком понимании или примитивным гинкговым (порядок Ginkgoales).

Каким именно образом сочетались известные в настоящее время кунгурские виды *Permotheca* с указанными морфотипами стерильных листьев пока точно неизвестно. Анализ распределения остатков в ориктоценозах и микроструктурные признаки не дали возможности провести однозначную корреляцию между стерильными листьями и мужскими фруктификациями *Permotheca*. Тем не менее, закономерная повторяемость остатков каллиптерид, изолированные листья которых относились автором к полиморфному виду *Rhachiphyllum retensorium* и пермотек вида *Permotheca disparis* в разных ориктоценозах может говорить в пользу того, что эти формальные "палеоботанические" таксоны могли принадлежать одному естественному виду (Naugolnykh, Kerp, 1996).

Стратиграфическое распространение субангарских микроспороклодов рода *Permotheca*. Изолированные микроспороклады рода *Permotheca*, несмотря на их довольно простую морфологию, могут иметь существенное стратиграфическое значение при расчленении пермских континентальных толщ.

По всей видимости, морфогенез пермотек на протяжении конца ранней и всей поздней перми происходил в направлении от более уплощенных, почти дискоидальных розетковидных или "петаломорфных" видов к формам со смещением спорангиев на верхнюю (абаксиальную) сторону синангия. Кунгурские виды рода обладают в основном уплощенными дискоидальными синангиями (виды *P. deodara, P. disparis, P. fimbriata*), уфимско-казанские пермотеки сочетают оба типа строения синангиев (*P. sardykensis*), а виды, известные из татарского яруса (*P. striatifera, P. vesicasporoides*), охарактеризованы преимущественно гроздевидными синангиями, т.е. обладающими спорангиями, смещенными к верхней – абаксиальной – стороне синангия.

В дополнение к вышесказанному следует отметить, что изолированные микроспороклады или синангии довольно часто встречаются в ископаемом состоянии и легко определимы, нередко даже в полевых условиях. Особенно это касается видов *P. disparis, P. bifurcata, P. sardykensis,* обладающих яркими морфотипами. Известны случаи, когда микроспороклады *Permotheca* являются единственными макроморфологическими остатками в изучаемом слое или толще. Этот феномен объясняется их легкой диссеминацией на относительно большие растояния. Широкое распространение пермотек и их частая встречаемость также увеличивают их значение для стратиграфии.

Замечания о палеоэкологии* Permotheca-*несущих растений. По всей видимости, мужские фруктификации *Permotheca* могли принадлежать растениям, имевшим существенно разные экологические амплитуды и, возможно, представленным несколькими жизненными формами.

Пельтаспермовые *Tatarina* (им, очевидно, конспецифичны большинство видов *Pursongia*), с которыми ассоциируют некоторые виды пермотек в верхнетатарских отложениях, интерпретировались (Гоманьков, Мейен, 1986) как прибрежные растения, т.е. гигрофиты, произраставшие, в основном, в ипарийных палеофитоценозах. По своим формам роста эти растения, скорее всего, были кустарниками.

Ангаропельтидиевое *Phylladoderma*, очевидно также обладавшее андрофорами *Permotheca*, рассматривалось как мезофильное растение, произраставшее на высокой пойме: "...На песчано-аллювиальной пойме реки и на более высоких участках рельефа, а возможно и в прибрежных районах Казанского моря существовали леса, в которых заметную роль играли [растения – *С.Н.*] с мезофильным типом листвы (*Phylladoderma*)" (Владимирович, 1984, с. 13).

Каллиптериды (*Rhachiphyllum*) и псигмофиллоиды s.s. (*Psygmophyllum*, *Bardia* и, возможно,

Mauerites), претендующие на роль *Permotheca*-несущих растений в ранней перми (кунгурский век) и, отчасти, в поздней перми (уфимский-казанский века) по некоторым признакам, прежде всего, кутикулярным, а также по особенностям встречаемости в ориктоценозах, могут интерпретироваться как мезофильные или мезоксерофильные элементы исходных растительных сообществ.

Характер сохранности пермотек в тафоценозах и сам факт наличия остатков пермотек в ориктоценозах многое могут сказать о сезоне, во время которого формировался изучаемый слой. Так, например, в местонахождении Чекарда-1, слой 10, все изученные остатки *Permotheca* были лишены пыльцы, которая явно была удалена из спорангиев к моменту захоронения естественным способом, т.е. диполленнировала. Сами синангии в подавляющем большинстве случаев были отделены от несущих осей без механических повреждений, т.е. также естественным способом по отделительному слою, после которого на адаксиальной поверхности синангиев оставался дискоидальный рубец. Таким образом, слой 10 в местонахождении Чекарда-1 формировался в течение довольно короткого периода времени, когда рассеивание пыльцы уже закончилось, и пустые синангии естественным путем отпадали от несущих осей.

На стенках нескольких спорангиев *P. deodara* sp. nov. были обнаружены микроперфорации (см.: Наугольных, 1998з, табл. XXIII, 1–3), которые, скорее всего, были оставлены насекомыми, ориентированными в трофическом отношении на высасывание пыльцы или жидкости, богатой белками и углеводами из незрелых фруктификаций *Permotheca*.

Из насекомых, встречающихся в этих же местонахождениях, возможными фитофагами, имевшими адаптацию именно к такому способу питания являются представители палеодиктиоптер, мегасекоптер (Mischopterida) и гомоптер (Cimicida). В верхнем палеозое Сибири (Шаров, 1973) известны находки семезачатков с перфорациями, образовавшимися при прокусывании или прокалывании эписперма (спермодермы) палеодиктиоптерами. В кунгуре Приуралья семезачатки голосеменных с такими прокусами пока неизвестны, хотя остатки самих палеодиктиоптер довольно часты. Это, например, представители родов *Pseudohymen* и *Paradunbaria*. Возможно, некоторые из приуральских палеодиктиоптер специализировались на питании пермотеками.

Другими потенциальными палинофагами были представители блаттинопсеид (Blattinopseida), калоневрид (Caloneurida) и гипоперлид (Hyoperlida), также известные из приуральских местонахождений (Родендорф, Расницын, 1980; обзор литературы по кунгурским палинофагам см. в: Krassilov, 2003).

Нельзя исключать того, что микроперфорации в стенках спорангиев *P. deodara* не были результатом питания, а были образованы яйцекладами представителей Cimicida, откладывавших яйца в генеративные органы голосеменных (Беккер-Мигдисова, 1985).

Сравнение. От рода *Antevsia* Harris отличается отсутствием или слабым развитием синангиофоров и отсутствием спорангиев, несобранных в синангии и располагающихся непосредственно на фертильных осях. Роды *Pterispermastrobus* Remy и *Callipterianthus* Roselt отличаются от *Permotheca* Zal. пиннатной организацией фертильных осей.

Распространение. Пермь Субангарской области, верхняя пермь Ангариды.

Видовой состав. *Permotheca sardykensis* Zal., *P. bifurcata* Naug., sp. nov., *P. deodara* Naug., sp. nov., *P. disparis* (Zal.) Naug., comb. nov., *P. striatifera* S.Meyen et Gom., *P. vesicasparoides* S.Meyen, Esaul. et Gom., *P. vittatinifera* S.Meyen et Gom.

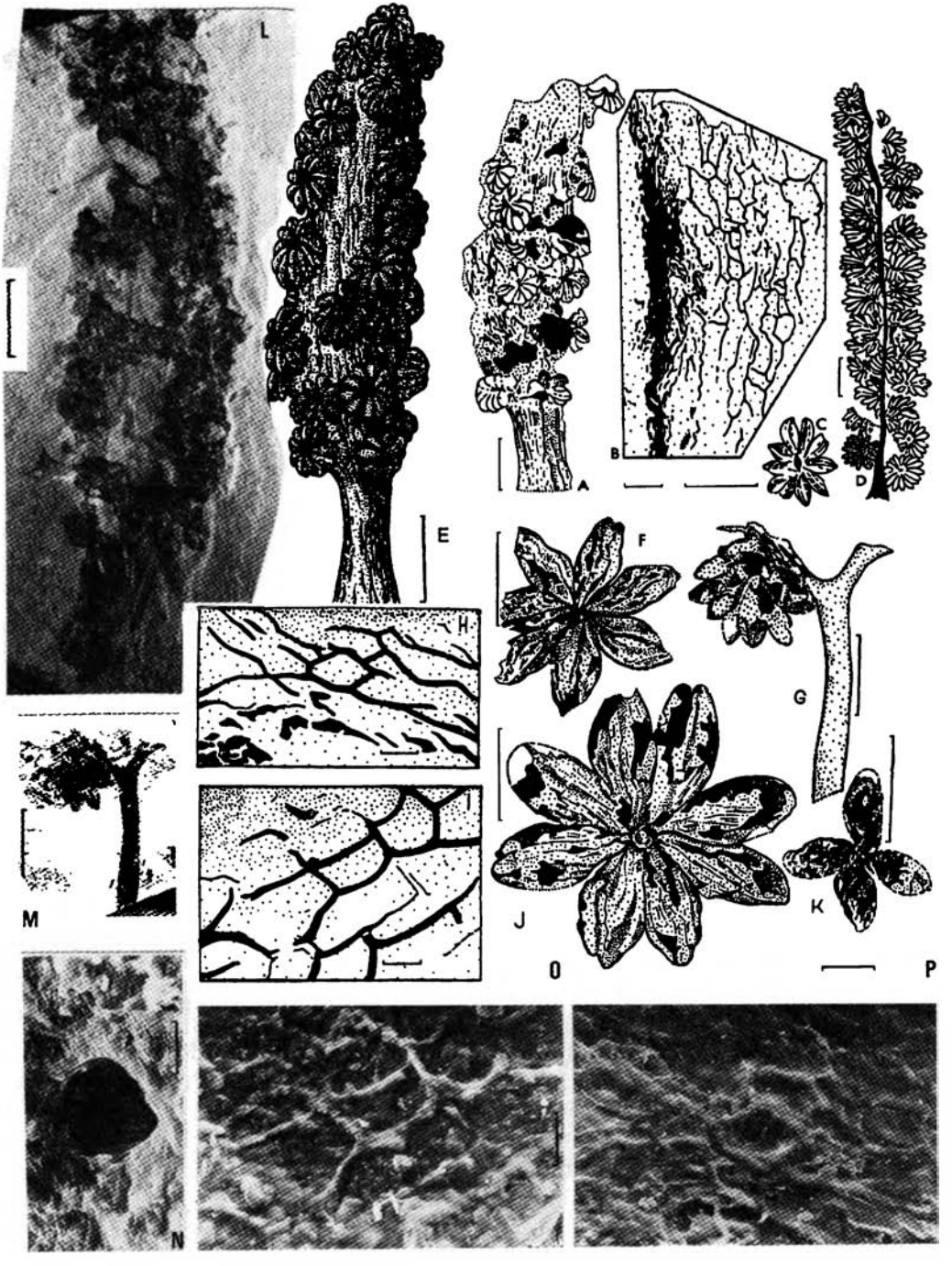
Permotheca bifurcata Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 67, B; 68, G, M

Название вида: от *bifurcatus* (lat.) – раздваивающийся

Голотип. ГИН 3773(11)/306(91), Чекарда-1, сл.10, Среднее Приуралье, левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды, кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь.

Diagnosis. Compound aggregates of synangia attached to dichotomizingly branched fertile axis. Each synangium consists of 8–9 sporangia, formed compact head on the short placenta-like organ. Sporangia subovoid. Maximal width of sporangium located near its apical part. Surface of the sporangia is smooth or slightly longitudinally striated. Surface of the fertile axis is smooth or with prolonged ribs in distal part of the axis.

Описание. Микроспороклады, представляющие собой собрания синангиев, прикрепляющихся к повторно дихотомирующей фертильной оси. Каждый синангий состоит приблизительно из 8–9


L
E
A
B
C
D
F
G
H
I
J
K
M
N
O
P

⇐ **Рис. 68.** Морфология и кутикулярное строение андрофоров *Permotheca* из кунгурского яруса Среднего Приуралья. A, B, E, H, I, L, N–P – *Permotheca deodara* Naug. sp. nov.: A – голотип 3773(11)/327a(92) [L – противоотпечаток, 3773(11)/327(92)], B – кутикула стенки спорангия, препарат 3773(11)/283(91)A, E – реконструкция андрофора *P. deodara*, основанная на морфологии голотипа (см. здесь A, L); H, I, N–P – кутикула спорангия, препарат получен с голотипа: N – прокол стенки спорангия сосущим насекомым; D – *P. fimbriata* (Zal.) Naug., голотип, по: (Zalessky, 1937b, с изм.); G, M – *P. bifurcata* Naug. sp. nov., голотип 3773(11)/306(91); C, F, J–K – *P. disparis* (Zal.) Naug.: C – голотип, по: (Zalessky, 1937b), F – экз. 3737/153, J – экз. 3737/173, K – экз. 3773(11)/144(89). На F, K синангий виден с верхней (абаксиальной) стороны; J – синангий виден с нижней (адаксиальной) стороны, в центре синангия располагается круглый рубец прикрепления к несущей оси или синангиофору. Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (A, H, I, L, P), слой 10 (B, F, G, J, K, M), Казариновский (C), Красная Глинка (D). Длина масштабной линейки – 1 см (A, C–E, L, M), 0,5 см (F, G, J, K), 20 мкм (B, H, I, N–P)

спорангиев, собранных в компактную головку на укороченной плаценте. Спорангии имеют субовоидные очертания с максимальной шириной, смещенной к апикальной части спорангия. Поверхность спорангиев гладкая или очень слабо морщинистая. Морщинки ориентированы вдоль спорангиев. Несущая ось гладкая. Иногда в дистальной части ее поверхность может быть осложнена продольными складками и ребрами.

В коллекции автора имеется единственный экземпляр, существенно отличающийся от всей остальной выборки *Permotheca*-подобных остатков из кунгура Среднего Приуралья. Длина остатка составляет 35 мм, максимальная наблюдаемая ширина – 26 мм. Дистальная часть микроспороклада отсутствует.

Несущий побег представляет собой слегка расширяющуюся в проксимальном направлении ось, на которой выше первого ветвления (дихотомии) располагались синангии. Судя по расширениям ветвей несущего побега, наблюдаемым у края образца, который прерывает остаток, каждая из ветвей бифуркировала по меньшей мере еще один раз. Длина побега до первого ветвления составляет 24 мм, длина сохранившейся части левой ветви – 15 мм, правой ветви – 7 мм (рис. 68, G).

На имеющемся остатке полностью сохранился только один синангий, располагающийся на левом ответвлении несущего побега в естественном прикреплении. Около правой ветви микроспороклада также наблюдаются фрагменты трех спорангиев, по всей видимости, принадлежавших одному синангию. Место их прикрепления не сохранилось.

В полностью сохранившемся синангии наблюдается восемь спорангиев, однако их количество могло быть большим. Возможно, часть спорангиев находилась на другой стороне синангия и закрыта от наблюдателя. В центре синангия видна более плотная осевая структура, очевидно, являющаяся короткой плацентой, к которой и прикреплялись спорангии.

Спорангии овальные, с притупленной или, реже, острой апикальной частью. Верхушка спорангиев иногда может располагаться не точно по продольной оси спорангия, а слегка загибается вверх, в направлении верхушки микроспороклада. Этот признак наблюдается у спорангиев, частично сохранившихся у правой ветви микроспороклада.

Симметричность спорангиев также может нарушаться за счет смещения максимальной ширины ближе к апикальной части спорангия. Длина спорангиев колеблется от 7 до 9 мм, ширина – от 3 до 3,5 мм. К сожалению, вследствие очень сильной корродированности кутикулы, получить данные по микроструктурному строению этого вида не удалось.

Сравнение и замечания. *P. bifurcata* отличается от других видов кунгурских пермотек примерно вдвое меньшими размерами синангиев, их головчатостью и наличием короткой плаценты, пока известной только у этого вида. По всей видимости, можно идентифицировать и изолированные спорангии этого вида, которые отличаются мелкими размерами и гладкой поверхностью, лишь изредка осложненной редкими продольными пологими складками. Очень характерным признаком этого вида видимо следует считать специфическое строение осей фертильного побега, которые повторно дихотомируют, в отличие от *P. deodara* и *P. fimbriata*. *P. bifurcata* обнаруживает сходство с микроспорокладами, найденными в естественном прикреплении к побегам со стерильными листьями *Sphenobaiera furcata* Krausel (рис. 67, A) в триасе Западной и Центральной Европы (Krausel, 1943). Оси микроспорокладов *S. furcata* также бифуркируют один или два раза, а синангии сидят на подобиях плацент выше первой (главной) дихотомии несущего побега. В кунгурских отложениях Приуралья имеются стерильные ли-

стья, сходные с европейскими *Sphenobaiera*, традиционно относящиеся к роду *Mauerites* Zal. (его возможными гетеротипными синонимами являются *Kirkoria* Zal., *Laskowskia* Zal., а также *Dichophyllum* Elias (Moore et al., 1936, etc). Не исключено, что микроспороклады *P. bifurcata* принадлежали растениям этой группы, хотя возможны и другие варианты сочетания этих органов (рис. 67, M–O). Ранее было высказано предположение, что подобные микроспороклады могли принадлежать каллиптеридам (Naugolnykh, Kerp, 1996).

Материал. Голотип.

Местонахождение. Чекарда-1, слой 10.

Permotheca deodara Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 67, D; 68, A–B, E, H–I; N–P; табл. XXXV, 1, 2.

Название вида: от *deodara* (lat.) – данная Богом.

Голотип. ГИН 3773(11)/327(92); местонахождение Чекарда-I, сл. 10, Среднее Приуралье, левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды, кошелевская свита, иренский горизонт, кунгурский ярус, нижняя пермь.

Diagnosis. Male laxus strobilus consists of main axis bearing spirally attached synangia. Strobilus has well developed proximally broad stalk. Width of the stalk decreasing towards beginning of fertile part of the cone. The stalk bears coarse prolonged ribs. Fertile part of the axis is considerably wider (in two times) than the stalk. Surface of fertile part of the cone is also longitudinally striated, but in less extent tnan the stalk. Synangia are petalomorphic, consist of 8–9 sporangia. Sporangia are elliptic with round or, rarely, acute apexes. Surface of sporangia bears fine prolonged ribs. Cuticle thin, with anisogonal cells prolonged in polar direction along sporangium, formed spiral pattern. Cell size 30 x 50 μm. Cell walls slightly curved. There are rare papillae and secretory resin channels.

Описание. Мужские фруктификации, представляющие собой рыхлый микростробил ("laxus strobilus"), состоящий из несущей оси, на которой по неправильной спирали расположены синангии. Стробил имеет хорошо развитую ножку, которая проксимально расширяется, а к основанию фертильной части оси сужается. Ножка несет грубые продольные ребра и складки. Фертильная часть несущей оси существенно шире (приблизительно, в два раза), чем ножка. Поверхность фертильной части также осложнена продольными ребрами и складками, выраженными несколько слабее, чем на ножке. Синангии розетковидные, состоят в среднем из 8–9 спорангиев. Спорангии эллиптические с закругляющимися или, реже, острыми верхушками. Поверхность каждого спорангия осложнена тонкой продольной ребристостью. Кутикула тонкая, несет швы анизогональных клеток, вытянутых в полярном направлении вдоль спорангия, образующих спиральные ряды (ось навивания спирали совпадает с продольной осью спорангия). Размер клеток составляет 30 х 50 мкм. Стенки клеток слегка изогнутые. Имеются редкие трихомные образования и секреторные смоляные каналы.

Наиболее представительный образец, избранный голотипом, представляет собой большую часть крупного микростробила с несохранившейся терминальной частью. Общая длина остатка составляет 80 мм, максимальная ширина – 20 мм. Ось фруктификации слегка изогнута. На ней, очевидно, по очень пологой прерывающейся спирали, располагались синангии, часть которых сохранилась в естественном прикреплении.

Синангии имеют форму почти правильных (в середине стробила) или слегка вытянутых вдоль оси стробила (в его нижней и верхней частях) розеток. Диаметр синангиев в среднем составляет 7–8 мм. Каждый синангий состоит из 8–9 спорангиев.

Спорангии удлиненно-овальных очертаний, часто – проксимально расширяющиеся, в некоторых случаях – слабо изогнутые. Длина спорангиев в среднем составляет 4–5 мм, ширина – 2–2,5 мм.

Кутикулярное строение. С голотипа было получено несколько препаратов кутикулы, изученных с помощью электронного сканирующего микроскопа. На имеющихся фрагментах кутикулы видна система вытянутых полигональных клеток, обладающих неправильными анизогональными очертаниями (рис. 68, H, I, O, P). Клеточные стенки на некоторых участках кутикулы довольно толстые. Средняя длина клеток составляет 30–40 мкм, средняя ширина – 20–30 мкм.

Мацерации был подвергнут один из изолированных синангиев, также отнесенный к данному виду. У этого экземпляра клетки относительно правильной формы (табл. XXXV, 1, 2; рис. 68, B). Все клетки вытянуты в направлении полюсов спорангия от основания спорангия к его верхушке. Клеточные стенки слегка изогнутые. Наблюдаются редкие папиллы и тяжи секреторных образований ("смоляные тяжи" – табл. XXXV, 1; рис. 68, B). Размер клеток составляет 30х40 мкм. В стенках спорангиев *P. deodara* были обнаружены микроперфорации (рис. 68, N), которые скорее всего являются следами жизнедеятельности насекомых.

Сравнение и замечания. Отдельные изолированные синангии и спорангии *P. deodara* очень сходны с *P. disparis*. Точка зрения автора на понимание последнего таксона подробно изложена ниже, при описании *P. disparis*. К этому виду предложено относить остатки с неизвестным строением несущих осей, без кутикулярной характеристики и соответствующие диагнозу, данному М.Д. Залесским и дополненному автором.

Учитывая широкое понимание вида *P. disparis*, безусловно являющегося сугубо формальным, может оказаться, что к нему могут быть отнесены и изолированные синангии *P. deodara*.

Материал. Три экземпляра хорошей и удовлетворительной сохранности, включая голотип.

Местонахождения. Чекарда-1, сл. 7, сл. 10.

Permotheca fimbriata (Zalessky, 1937) Naugolnykh, comb. nov.

Рис. 67,C; 68, D.

Базионим: *Anthicocladus fimbriatus* Zalessky, 1937b, p. 81–82, fig. 48.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b, fig. 48), местоположение голотипа в настоящее время неизвестно. Голотип происходит из местонахождения Красная Глинка (Среднее Приуралье, среднее течение р. Барды, правый берег р. Барды в 1,3 км выше моста в с. Матвеево), относящегося к лекской свите филипповского горизонта кунгурского яруса (нижняя пермь).

Первоначальный диагноз (в протологе приводится на французском языке, перевод автора) "Portion de jet atteignant une longueur de 10,5 cm et une largeur de 21 mm et portant sur toute son étendue des sacs oblongs se retrécissant vers la base et le sommet, disposés en groupes et atteignant une longueur de 5 mm et une largeur de 1,5 mm dans leur partie moyenne. Ces sacs ayant l'air de sporanges ou d'anthères sont disposés radialement en groupes autour d'un centre commun à chacun, marque sur l'empreinte par une portion arrondie ou ovale atteignant les dimensions de 1 mm en diamètre. Il est hors de doute que le jet dont nous venons de donner la description présente une portion de jet reproductif racémiforme ou spiciforme d'une plante inconnue auquel les sacs anthériformes disposés par groupes qui le couvraient étaient attachés à l'aide de pédoncules aux extrémités desquels ils etaient fixés".

["Часть побега, достигающая длины 10,5 см и шириной 21 мм несет на всем своем протяжении продолговатые мешочки (sacs), суживающиеся к своим основаниям и вершинам, располагающиеся группами, достигающие длины 5 мм и ширины 1,5 мм в их средней части. Эти мешочки имеют вид спорангиев или "цветков" (кавычки мои – С.Н.), каждый из которых располагается радиально в группах вокруг общего центра, отмеченного отпечатком округлой или овальной формы, достигающим 1 мм в диаметре. Вне сомнения, побег, который мы только что описали, представляет собой часть репродуктивного кистевидного или метельчатого (spiciforme) [органа – С.Н.] неизвестного растения, цветовидные мешочки которого расположены группами, которые его покрывали и прикреплялись с помощью черешков, на окончаниях которых они были закреплены"].

Исправленный и дополненный диагноз. Кистевидные микроспороклады с относительно тонкой несущей осью, сильно расширяющейся в базальной части и образующей короткую черешкоподобную структуру. На фертильной оси в спиральном (?) порядке располагаются около 20–30 розетковидных спорангиев, каждый из которых достигает около 9–10 мм в диаметре. Каждый синангий состоит в среднем из 14–16 спорангиев. Спорангии эллипсоидальные, продолговатые, слегка расширяющиеся в дистальном направлении, с острыми или, реже, слегка притупленными верхушками. В центральной части синангиев на их адаксиальной поверхности находится дискоидальный рубец прикрепления. Синангии прикрепляются к несущему побегу с помощью тонких синангиофоров. Кутикулярное строение неизвестно.

Сравнение и замечания. *P. fimbriata* по общей архитектуре фертильного побега очень напоминает микроспороклады *Baiera muensteriana* Presl., известные из рэтских и лейасовых отложений Западной и Центральной Европы. Главным отличием *P. fimbriata* от микроспорокладов *B. muensteriana*, также как и от видов *Permotheca disparis*, *P. bifurcata*, *P. deodara* является значительно большее (до 16) количество спорангиев в синангиях. Кроме этого, важной отличительной особенностью этого вида является наличие сравнительно хорошо развитых синангиофоров, что придает виду *P. fimbriata* обособленное положение в роде *Permotheca*. Тем не менее, сходство в строении *P. fimbriata* и *P. deodara*, а также общая организация синангиев, заставляет отнести описываемый вид к роду *Permotheca*, а родовое название *Anthicocladus* рассматривать в качестве младшего синонима рода *Permotheca*.

Вызывает сомнение отнесение В.П. Владимирович некоторых растительных остатков к этому виду. Так, Владимирович (1985) были изображены остатки генеративных органов, происходящие из местонахождения "Чекарда-1" и определенные как *Anthicocladus fimbriatus* Zal. (Владимирович, 1985, табл. IX, фиг.19, 20). Эти остатки, с точки зрения автора, скорее всего являются мелкими пельтатными щитками *Peltaspermum* Harris.

Материал. Голотип.

Местонахождение. Красная Глинка.

Permotheca disparis (Zalessky, 1937)
Naugolnykh 1998
Рис. 68, F, J, K; 69; табл. XXXIV, 1–13; XXXV, 3, 5–7.

Asterodiscus disparis Zalessky, 1937b, p. 78–80, fig. 45.
Permotheca disparis (Zalessky) Naugolnykh: Наугольных, 1998з, с. 96, рис. 54, B, G; рис. 55; Krassilov et al., 1999, p. 20–22, pl. I.

Голотип. Изображен М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b, fig. 45; см. здесь рис. 68, C), происходит из местонахождения у п. Казариновский, нижнее течение р. Сылвы, Пермская обл., Среднее Приуралье, уфимский ярус, шешминский (?) горизонт. Место хранения голотипа в настоящее время неизвестно.

Первоначальный диагноз (в протологе приводится на французском языке, перевод автора) "Formation foliacée discoïde stellaire (stelliforme) ayant par sa circonférencé dix courts lobes d'une longueur de 1,5 a 3 mm, arrondis ou pointus aux extrémités, d'un contour généralement ovale, d'une longueur de 12 mm par un diamètre et de 10 mm par un autre plus petit avec une petite dépression au centre du disque plus ou moins plat et une faible rugosité radiale qui diverge de cette dépression par toute la surface du disque, mais qui est surtout marquée à la base des lobes. L'empreinte porte des traces d'une pellicule charbonneuse qui s'est conservée dans la dépression centrale et sur les lobes. Je crois voir dans cette formation discoïde stelliforme un organe de reproduction d'une plante inconnue, tourné vers l'observateur par sa surface extérieure (supérieure). La dépression qu'on y voit correspond, probablement, sur la face inférieure (intérieure) à l'endroit de l'insertion du pédoncule. Probablement, sur la face inférieure de cette formation étaient attachés les sporanges ou les anthères. En somme, cette formation peut être comparée a *Sciadisca petschorensis* Zal. dans lequel nous sommes aussi enclins à voir l'organe de reproduction d'une autre plante inconnue".

["Дискоидальное звездчатое образование, имеющее располагающиеся по кругу десять коротких лопастей длиной от 1,5 до 3 мм с закругленными или заостряющимися верхушками, в целом овального контура, длиной 12 мм и диаметром 10 мм (по всей видимости, М.Д. Залесский имел в виду меньшую ось овала, в который могла бы быть вписана фруктификация – С.Н.) и со слабым углублением в центре диска, более или менее плоского, иногда со слабой радиальной морщинистостью, которая расходится от этой выемки (углубления) по всей поверхности диска, но которая особенно маркирует основания лопастей. Отпечаток несет следы угольной пленки, которая сохранилась в центральной выемке и на лопастях. Я полагаю увидеть в этом дискоидальном звездчатом образовании репродуктивный орган неизвестного растения, повернутый к наблюдателю своей внешней поверхностью. Выемка, которая здесь видна, возможно соответствует месту прикрепления черешка (ножки), располагающегося на нижней внутренней стороне. Вероятно, на нижней поверхности этого образования были прикреплены спорангии или "цветы" (кавычки мои – С.Н.). В целом это образование может быть сравнимо с *Sciadisca petschorensis* Zal., которая была идентифицирована также как репродуктивный орган другого неизвестного растения"].

Исправленный и дополненный диагноз. Изолированные синангии, состоящие из 6–10 спорангиев (у аберрантных экземпляров возможны небольшие отклонения от этого числа). Размер синангиев в среднем составляет 10–12 мм в диаметре. Спорангии удлиненные, эллипсоидальные, часто с грубыми продольными складками и ребрами. Длина спорангиев составляет 4–6 мм, ширина – 2–3 мм. Форма верхушки спорангиев меняется от приостренной до закругляющейся. Спорангии срастаются своими основаниями, оставаясь апикально свободными. В центре синангия имеется рубец прикрепления синангия к синангиофору или несущей оси. Рубец веретеновидно вытянут; в его центре имеется также вытянутый рубчик от проводящего пучка.

К виду целесообразно относить только экзем-пляры с неизвестным кутикулярным строением и отсутствующими данными о типе несущей оси, соответствующие приведенному выше диагнозу.

Сравнение и замечания. По всей видимости к этому виду должны быть отнесены *Uralotheca*

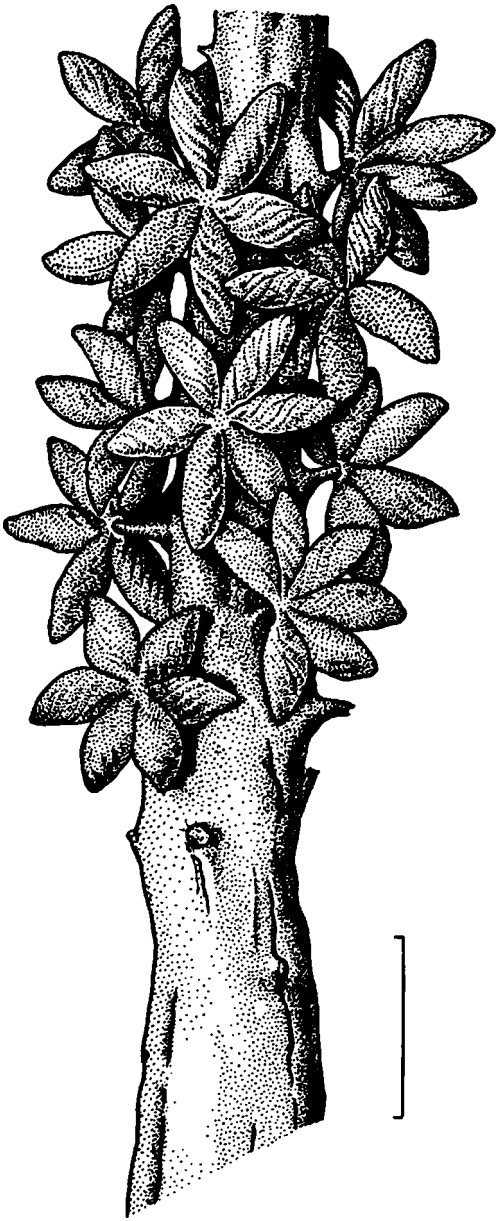


Рис. 69. *Permotheca disparis* (Zal.) Naug. Реконструкция мужского генеративного органа (микростробила). Раннепермская эпоха, кунгурский век, Приуралье. Длина масштабной линейки – 1 см.

biarmica Zal. (Владимирович, 1985, табл. IV, 13, местонахождение Крутая Катушка, табл. IX, 21, местонахождение Юлаево – этот же экземпляр позднее (Владимирович, 1986, табл. 141, фиг. 11) был переопределен как *Asterodiscus* sp., а также *Anthicocladus* (?) sp. (Владимирович, 1985, табл. IX, фиг. 24, 30: 24 – местонахождение Красная Глинка, 30 – местонахождение Чекарда-1). Совершенно неправомерно сравнение *P. disparis* и *Sciadisca petschorensis*. Растительный остаток, на котором установлен последний таксон, без сомнения, является узловой диафрагмой членистостебельного *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug. (Нейбург, 1964; Naugolnykh, 2002b).

Формальными отличиями *P. disparis* от *P. sardykensis* является наличие у первого таксона хорошо развитого рубца от прикрепления синангиофора и более округлые основания спорангиев. У *P. sardykensis* они обычно клиновидно оттянуты и образуют подобия укороченных спорангиофоров. От *P. fimbriata* отличается значительно меньшим количеством спорангиев в синангиях, от позднепермских (татарских) видов пермотек (*P. striatifera, P. vesicasporoides* и *P. vittatinifera*) отличается общей формой уплощенных петаломорфных синангиев.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1.

Семейство Angaropeltidaceae Doweld, 2001

Род *Permoxylocarpus* Naugolnykh, gen. nov.

Название рода: от пермского периода, xylon (греч.) – древесина, carpus (греч) – плод.

Типовой вид: *Permoxylocarpus trojanus* Naug. sp. nov., кунгурский ярус Приуралья.

Diagnosis. Same as for type-species.

Диагноз. Как у типового вида.

Сравнение. См. замечания к описанию типового вида.

Распространение. Как у типового вида.

Permoxylocarpus trojanus Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 70–73; табл. XXXVII, 4; XXXVIII, 1–3; XXXIX, 1–6; XL, 1–9.

Видовое название: от trojanus (lat.) – от г. Троя, по аналогии с троянским конем, имевшим пустое пространство внутри себя.

Голотип. ГИН 3773 (11)/224(90); местонахождение Крутая Катушка; кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита.

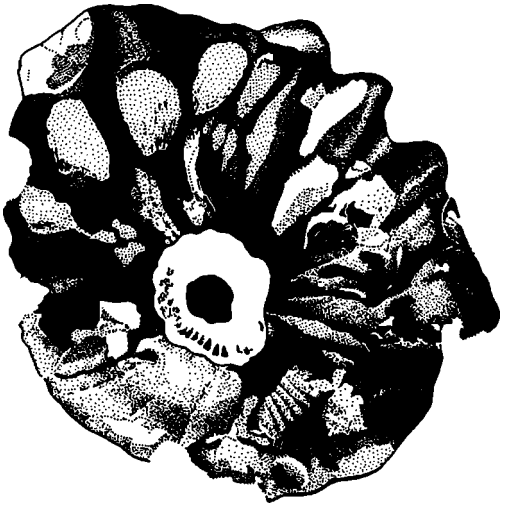


Рис. 70. *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov., полузамкнутая семеносная капсула. Голотип 3773(11)/244(91). Местонахождение Крутая Катушка. Длина масштабной линейки – 1 см.

Diagnosis. Peltate discs of umbrella-like shape with central stalk and margins considerably curved downward formed the seed-including capsule. Outer surface of the fructification covered by smooth radial ribs corresponding to seed position. Surface of marginal part of umbrella is smooth or bears concentric folds. Each fructification bears 14–16 ovules, disposed around the central stalk. Since the umbrella can be asymmetrical, the seeds of one side could be undeveloped.

Описание. Полузамкнутые капсулы, состоящие из пельтатного диска в форме зонтика с центральной ножкой и сильно загнутыми книзу краями. Внешняя поверхность капсулы покрыта пологими радиальными ребрами, соответствующими местам расположения семян. Поверхность капсулы осложнена плохо выраженными концентрическими складками. Каждая фруктификация несла 14–16 семян, располагавшихся внутри нее вокруг ножки. За счет незначительной асимметрии фруктификации, с одной из ее сторон семена могли быть недоразвитыми.

В изученной коллекции имеются пять остатков генеративных органов, отнесенных к этому виду. По форме сохранности они представляют собой остатки фитолейм. На некоторых участках фитолейма не сохранилась и на них виден отпечаток другой стороны генеративного органа. Поскольку морфология и характер сохранности изученных образцов несколько различаются, удобнее дать подробное описание каждого из них раздельно.

Экземпляр, наблюдаемый с адаксиальной стороны и избранный голотипом, представляет собой слегка деформированный и асимметричный диск. В центральной части голотипа хорошо видно отверстие, в середине которого расположена ножка капсулы, а из под края щитка капсулы высовываются микропилярные части семян, заключенных внутри капсулы. Семена прикреплены к внутренней поверхности щитка и расположены вокруг ножки капсулы. Судя по количеству радиальных ребер, располагающихся на внешней поверхности капсулы, количество семян равнялось 14.

В средней части другого экземпляра, недалеко от края, который на этом участке слегка оборван, располагается небольшое округлое отверстие, первоначально автором ошибочно интерпретированное как место прикрепления ножки к щитку, но в действительности соответствующее месту выхода ножки фруктификации. От этого отверстия в радиальном порядке расходятся неширокие лопасти, сросшиеся между собой и образующие единую поверхность с гофрированным рельефом из чередования пологих ребер и желобков. Количество лопастей незначительно превышало 14, но точное их количество из-за неполной сохранности фруктификации установить невозможно. Лопасти образуют первый, наиболее близко расположенный к месту выхода ножки концентрический пояс диска. Следующая концентрическая полоса (=пояс), располагающаяся дальше от ножки и ближе к экватору фруктификации, отделена от предыдущей зоны с лопастями хорошо выраженной складкой, которая на внешней (абаксиальной) поверхности фруктификации выражена в виде ребра. Эта полоса несет незначительные концентрические и субрадиальные складки. Следующая, самая внешняя полоса, имеет приблизительно такую же ширину, как и предыдущая, но ее поверхность более гладкая. Между средней и внешней концентрическими полосами располагается складка, соответствующая месту перегиба зонтика. В целом, описанный остаток имеет выпуклую форму. Учитывая диагенетическую деформацию осадка, нарушившую первоначальную форму генеративного органа и сделавшую его более плоским, при жизни растения фруктификация должна была быть еще более выпуклой. Скорее всего, она

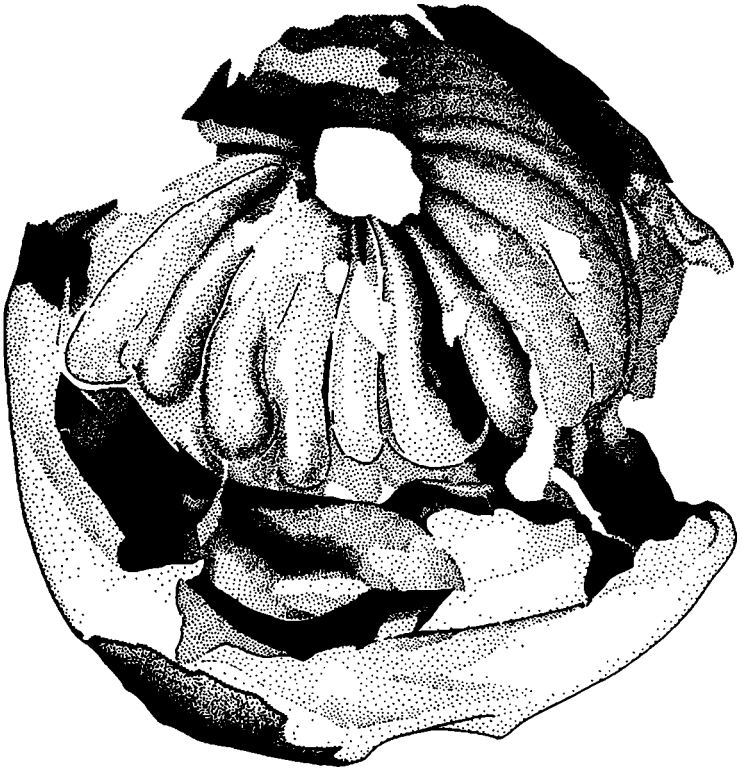


Рис. 71. *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov. полузамкнутая семеносная капсула. Экз. 3737/204. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

имела сферическую форму и образовывала, таким образом, полузамкнутую капсулу, внутри которой располагались семена, в радиальном порядке окружавшие ножку.

У этого экземпляра было изучено эпидермально-кутикулярное строение и анатомические признаки проводящих элементов.

Были получены препараты кутикулы с трех участков щитка капсулы. Каждый участок обладает своими собственными специфическими особенностями в эпидермально-кутикулярном строении.

Кутикулы первого типа были получены с поверхности капсулы недалеко от отверстия, из которого высовывалась ножка фруктификации. Кутикула относительно толстая. Видны многочисленные очертания покровных клеток изометричной формы, преимущественно, гексагональной (табл. XL, 1; рис. 73, A). В центральной части каждой клетки располагается поднятие, напоминающее пологую слабо выраженную папиллу с маленькой складкой на вершине. Средний диаметр клеток составляет 12 мкм.

Кутикулы второго типа были взяты с внешней поверхности приэкваториальной части капсулы. Эти кутикулы также довольно толстые, хорошо развитые, с отчетливыми очертаниями полигональных клеток, как правило, несколько вытянутых (табл. XL, 2, 3, 6–9; рис. 73, B, D, E). Размер клеток составляет в среднем 10x25 мкм. Ни устьичные аппараты, ни трихомные образования не обнаружены. Внешним габитусом кутикулы этого типа очень напоминают кутикулы ангаропельтидиевого *Phylladoderma tscheremuschca* Esaulova, описанного из нижнетатарских (уржумских) отложений бассейна р. Волга (окрестности Казани, правый берег р. Волга недалеко от д. Печищи; местонахождение Черемушка: Есаулова, 1998б, табл. IX), а также вида *P. sentjakensis* Esaulova,

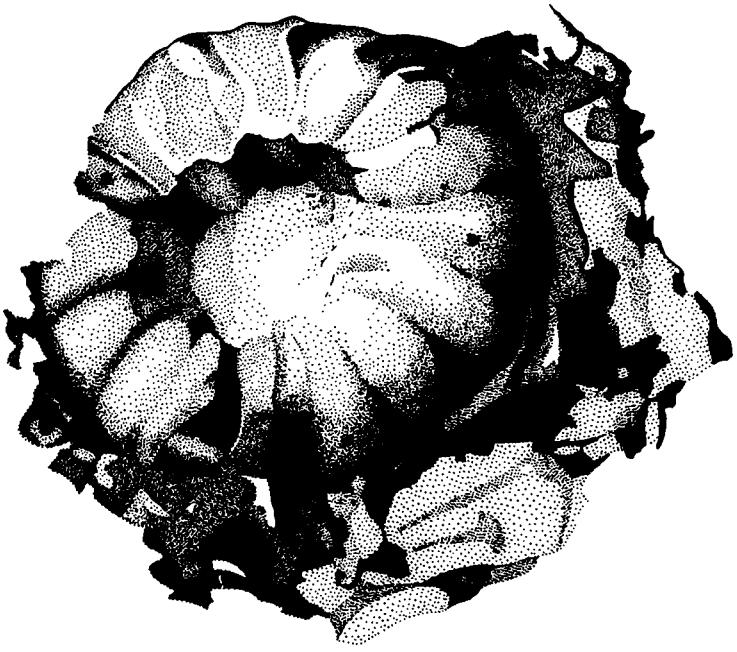


Рис. 72. *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov., полузамкнутая семеносная капсула. Экз. 3737/67. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

описанного из нижнеказанских отложений этого же региона (д. Сентяк, бассейн р. Кама: Есаулова, 1986, табл. XIV, XV). Сходство в строении кутикул *Permoxylocarpus trojanus* и перечисленных выше видов подтверждает правомерность отнесения *P. trojanus* к ангаропельтидиевым.

Кутикулы третьего типа были получены с внутренней поверхности капсулы (нижней или адаксиальной поверхности). Эти кутикулы очень тонкие. На поверхности кутикулы заметны только очень слабые очертания клеток. Поверхность кутикулы практически ровная, осложненная редкими немногочисленными папиллами (табл. XL, 4, 5; рис. 73, С).

Анатомическое строение проводящих тканей. Часть ножки капсулы, содержащей проводящие элементы, была размацерирована. Были выделены многочисленные трахеиды, изученные под электронно-сканирующим микроскопом (табл. XXXIX). Трахеиды двух типов. Трахеиды первого типа, обычно более тонкие и слабее развитые, несут спиральные утолщения. Диаметр этих трахеид составляет 7–15 мкм. Иногда на этих трахеидах встречаются намечающиеся поры. Второй тип включает более развитые трахеиды с многочисленными окаймленными порами. Диаметр этих трахеид составляет 15–20 мкм; диаметр поры вместе с окаймлением равен 7–8 мкм. Поры обычно располагаются в два, реже три вертикальных ряда. Трахеиды первого типа скорее всего соответствуют протоксилеме; трахеиды второго типа должны в этом случае соответствовать метаксилеме.

Третий экземпляр, отнесенный к этому же виду, наблюдается с абаксиальной стороны. На нем видны те же признаки, что и на предыдущем. В общем, эта фруктификация более симметрична. На ней заметны все радиальные лопасти (16), но они выражены слабее, чем на голотипе. В центральной части зонтика наблюдается небольшое углубление, очевидно, соответствовавшее месту прикрепления ножки. Средняя и внешняя зоны (концентрические полосы) различаются не так явственно, как на голотипе. Край фруктификации на всем своем протяжении оборван. Тем не менее, общая конструкция фруктификации точно такая же, как и в предыдущем случае и соответствует первоначальной полузамкнутой капсуле сфериче-

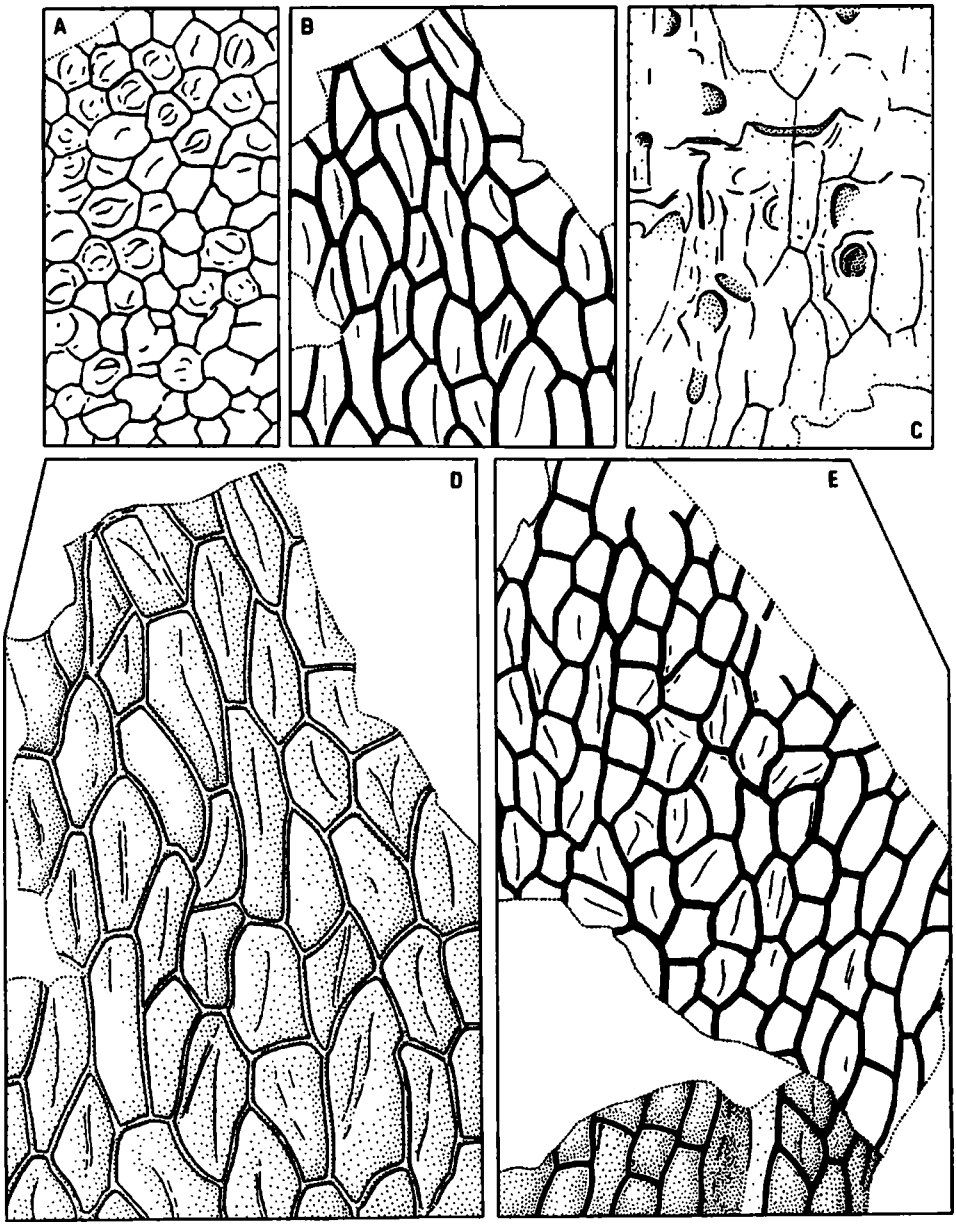


Рис. 73. *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov. Эпидермально-кутикулярное строение, экз. 3737/204. A, B, D, E – кутикула верхней поверхности капсулы; C – кутикула нижней поверхности капсулы. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Увеличение: x 150 (A); x 300 (B, C, E); x 450 (D).

ской или полусферической формы, деформированной давлением при диагенезе осадка в "дорзовентральном" направлении (вдоль ножки зонтика), при этом края фруктификации были разорваны.

Четвертый экземпляр виден с абаксиальной стороны. Его морфологические признаки соответствуют характеристике описанных выше экземпляров.

В коллекции присутствует еще один экземпляр, по всем макроморфологическим признакам соответствующий характеристике остальных экземпляров выборки. Единственное отличие заключается в более мелких размерах этой капсулы (около 7 мм в диаметре).

Ассоциирующие органы. Флористический комплекс, из которого происходят описанные остатки, довольно разнообразен (Zalessky, 1937a, 1937b, 1939; Наугольных, 1993, 1998з). Для многих растений этой флоры уже установлены или предполагаются с высокой степенью вероятности прижизненные сочетания различных органов. Наиболее надежно установленными являются следующие варианты таких "ансамбль-таксонов" (термин С.В. Мейена, 1987): *Sadovnikovia belemnoides-Viatscheslaviophyllum* sp., *Bowmanites biarmensis-Sphenophyllum biarmicum*, *Sachyogyrus multifarius-"Phyllotheca biarmica" – Calamites gigas*, *Ptychocarpus distichus-Pecopteris uralica*, *Alternopsis stricta-Psygmophyllum cuneifolium*, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *retensorium-Peltaspermum* sp. – *Permotheca disparis*, *Gaussia imbricata-Rufloria* spp., *Scirostrobus pterocerus-Sylvella* sp. – *Rufloria* spp., *Suchoviella triquetraphora-Samaropsis triquetra-Rufloria* spp. Таким образом, почти для всех генеративных органов, ранее описанных из кунгурской флоры Приуралья приблизительно известен тип ассоциирующих листьев. В соответствии с "правилом Гарриса", нередко цитируемым в палеоботанической литературе, при массовом сборе растительных остатков из одного или нескольких близко расположенных местонахождений при обнаружении новых генеративных органов высока вероятность того, что листья, принадлежавшие тем же материнским растениям, уже были обнаружены ранее. Правило основано на простом эмпирическом наблюдении: в среднем каждое растение продуцирует листьев значительно больше, чем генеративных органов. В случае с *Permoxylocarpus trojanus* мы, кроме то-го, можем опираться на типологическую экстраполяцию этого растения с другими ангаропельтидиевыми, известными из более молодых (преимущественно, казанских) отложений Русской платформы и Приуралья. Все из описанных ранее ангаропельтумов (= кардиолеписов) связывались с листвой *Phylladoderma*.

Листья такого типа никогда ранее не описывались и не определялись из кунгурского яруса Приуралья. Однако после детального переизучения уже имевшихся коллекций и новых полевых сборов, автору удалось обнаружить листья кунгурских филладодерм, подробно описанных ниже и отнесенных к новым виду и роду *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh, gen. et sp. nov.

Материал. Пять экземпляров семеносных капсул; к сожалению, три из них (за исключением голотипа и практически целой капсулы небольшого размера из сборов автора) были сильно повреждены при неудачной попытке А.В. Гоманькова изготовить из них трансфер-препараты (попытка осуществлялась без разрешения Музейного совета Геологического института РАН).

Местонахождение. Крутая Катушка, Чекарда-1 слои 7 и 10.

Род *Praephylladoderma* Naugolnykh, gen. nov.

Название рода: от prae – пред (греч.) и *Phylladoderma* – название родового таксона.

Типовой вид: *Praephylladoderma leptoderma* Naug. sp. nov., кунгурский ярус Приуралья.

Diagnosis. Same as for type-species.

Диагноз. Как у типового вида.

Видовой состав: типовой вид и, возможно, некоторые формы из уфимского яруса Приуралья и Прикамья.

Распространение: кунгурский ярус Среднего Приуралья.

Praephylladoderma leptoderma Naugolnykh, sp. nov.
Рис. 74; табл. XXXVIII, 4–6.

Голотип. ГИН 3773(11)/275(91), Чекарда-1, сл. 10.

Diagnosis. Leaves simple, narrow, lanceolate, with round apex and narrow base. Maximal width of the leaf located near its apex. Venation dichotomizing, with two robust veins came from the leaf base. Veins run towards leaf apex and never come into leaf lateral margins (in contrast to *Cordaites*-like leaves).

Описание. Растение с длинными ланцетовидными листьями или филлокладиями, немного напоминающими общими очертаниями и жилкованием в дистальной части листья кордаитов, но существенно отличающимися от последних жилкованием в основании листа. Листья простые,

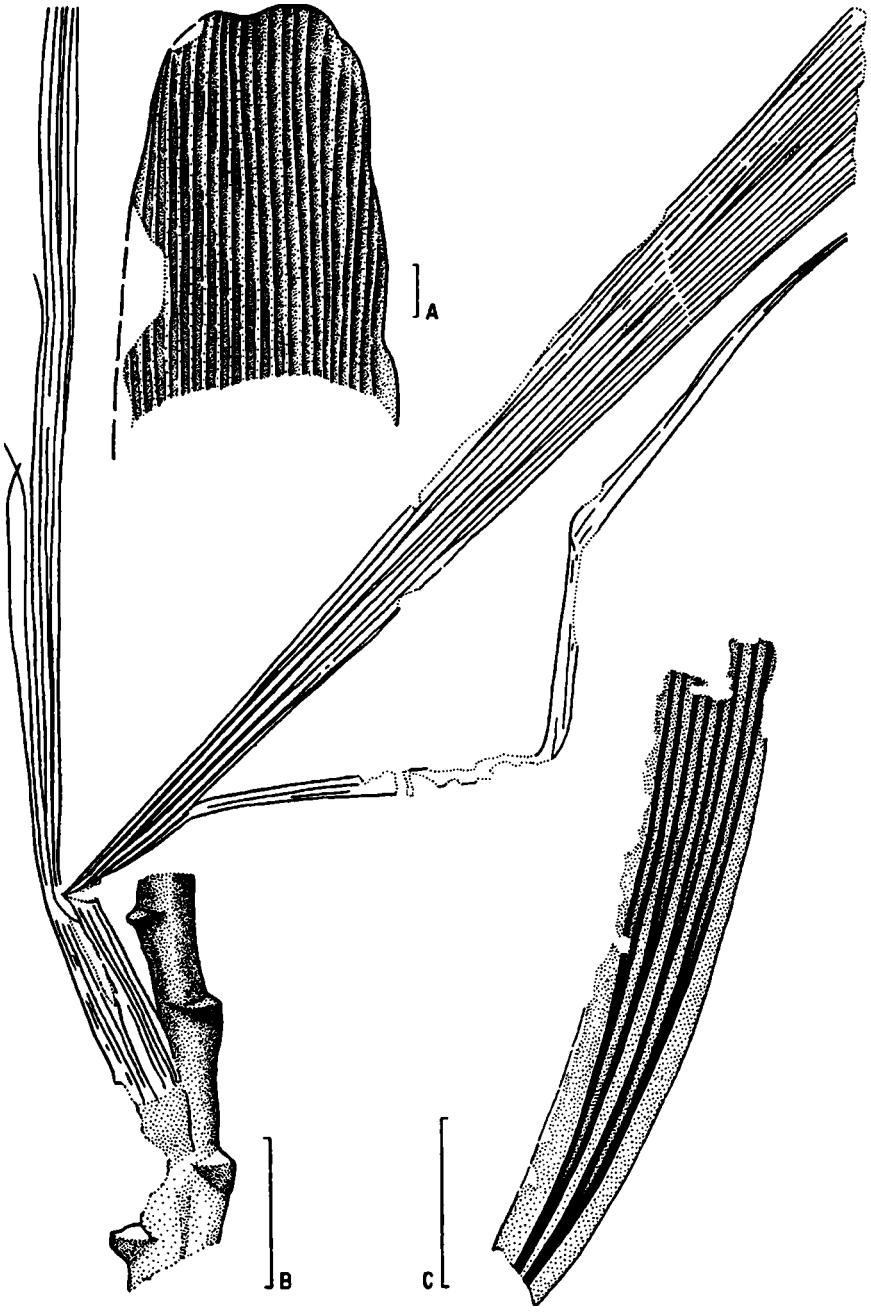


Рис. 74. *Praephylladoderma leptoderma* Naug., gen. et sp. nov. A – апикальная часть листа, B – облиственный побег, C – базальная часть листа. Экземпляры: 3773(11)/275(91) (A, B); 3773(11)/130(89) (C). Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 2 мм (A); 1 см (B, C).

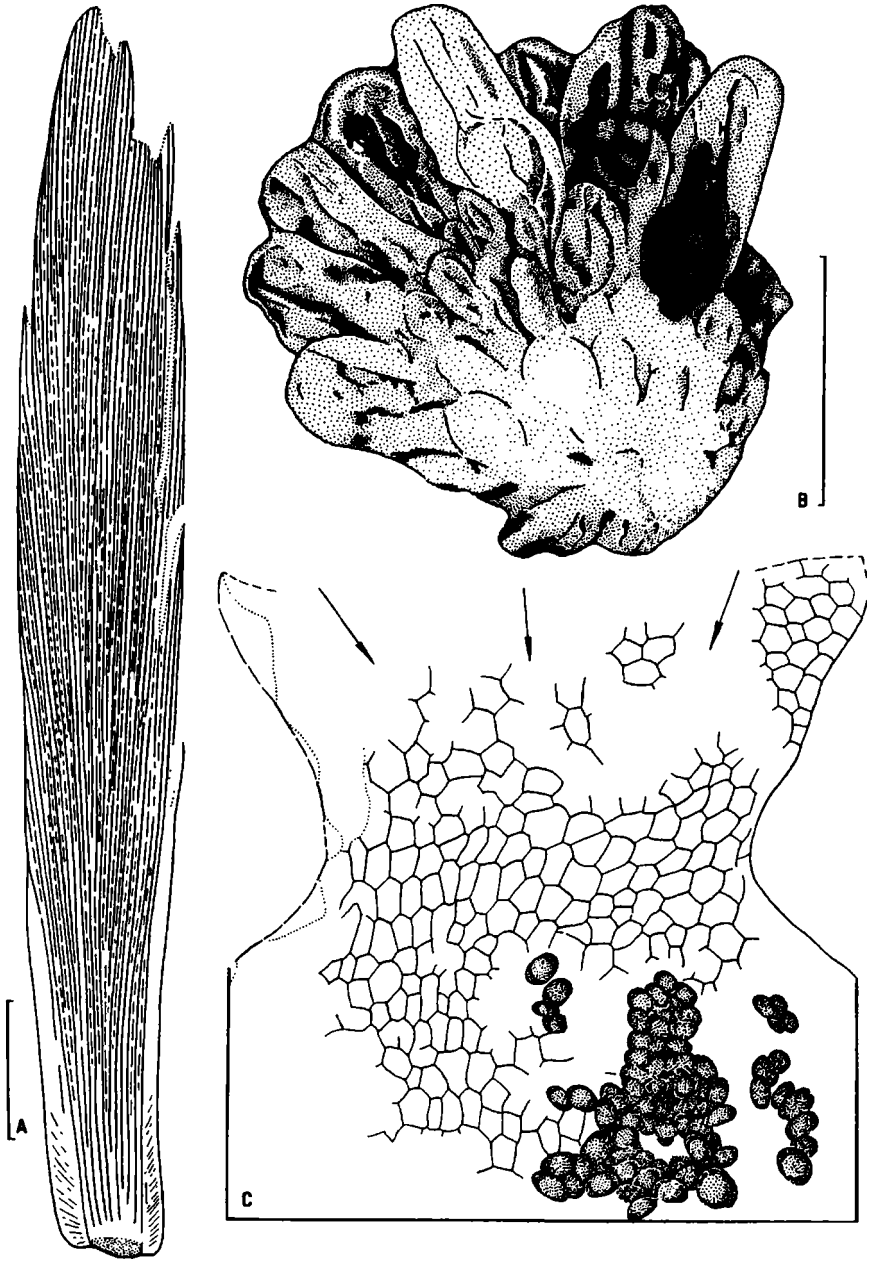


Рис. 75. Морфология вегетативных (а) и генеративных (б, в) органов представителей порядка Vojnovskyales; А – *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, экз. 3773(11)/136(89), целый лист с частично поврежденной верхушкой; сплошными линиями показаны дорзальные желобки, пунктирными линиями – настоящие жилки, хорошо заметные только на некоторых участках фитолеймы; В, С – *Gaussia imbricata* Naug., экз. 3737/205: В – общий вид фруктификации, С – строение пыльцевой камеры с пыльцой, стрелками показано направление проникновения пыльцы в камеру. Длина масштабной линейки – 1 см (А, В); х 300 (С). Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (А) и слой 10 (В, С); кошелевская свита, кунгурский ярус, нижняя пермь.

линейно-ланцетные, как правило, сужающиеся к основанию. Максимальная ширина листа располагается в его верхней трети. Верхушка закругленная, у молодых неразвитых листьев может быть слегка приострена. Основание листа узкое, оттянутое, иногда может нести небольшое разрастание, делающее основание листа стеблеобъемлющим. Жилкование дихотомическое. Из основания листа в листовую пластинку входят две жилки, каждая из которых несколько раз синхронно дихотомирует. В средней и верхней части листа эта синхронность сбивается и дихотомирования жилок происходит менее закономерно.

Материал. Четыре фрагмента облиственных побегов и два изолированных листа.

Местонахождения. Чекарда-1, слой 10, Крутая Катушка.

Класс Pinopsida
Порядок Vojnovskyales
Семейство Vojnovskyaceae Neuburg, 1963
Род *Gaussia* Neuburg, 1934

Gaussia (al. *Paravojnovskya*) *imbricata* Naugolnykh, 1998

Рис. 75, В, С; 77, А, С–Е; табл. XLI, 3; XLIX; LIII, 3, 6; LV, 6; LVI, 1, 3, 4.

Gaussia imbricata Naug.: Наугольных, 1998з, с. 116–118, рис. 69, 70, табл. XXVIII, 3.

Paravojnovskya imbricata (Naug.) Naug. et Do-weld: Наугольных, 2001а, с. 98–100, рис. 1, 2б б, в; табл. IX, 2; X, 1, 4.

Голотип. ГИН 3773(11)/316(92), Чекарда-1, сл. 7; синтип ГИН 4856/163 (табл. XLI, 3), Чекарда-1, сл. 10.

Описание. После первоописания этого вида, был изучен новый, в некоторых случаях лучше сохранившийся материал, позволивший значительно расширить и уточнить характеристику этого таксона.

Один из экземпляров имеющейся выборки, незначительно отличающийся от голотипа более асимметричными очертаниями и немного приближающийся по морфологии к роду *Scirostrobus*, помимо межсеменных чешуй, очень хорошо развитых с одной из сторон полисперма, несет несколько продольно вытянутых структур, возможно, являющихся семенами, сохранившимися в прикреплении.

Этот экземпляр (рис. 75; табл. LVI, 1) представляет собой отпечаток семеносного органа (полисперма по терминологии С.В. Мейена), соответствующий его нижней (адаксиальной) стороне. На некоторых участках полисперма сохранились фрагменты фитолеймы, позволившей изучить микроструктурное строение фруктификации. В базальной части полисперма, недалеко от его нижнего края, видна небольшая площадка округлых очертаний с очень мелкоячеистым рельефом, отличающимся от поверхности остальных частей полисперма. Скорее всего, эта площадка соответствует рубцу прикрепления полисперма к генеративной оси. В радиальном направлении от этой площадки расходятся уплощенные округлые, овальные или ланцетовидные выросты, являющиеся межсеменными чешуями. В основании некоторых из них видны рубцы, вероятно соответствовавшие местам прикрепления семян. Поверхность межсеменных чешуй осложнена продольными ребрами и складками. Верхушки чешуй закругленные, иногда со слегка неровным краем. Чешуи срастались своими краями более чем на половину общей длины.

В правой (по положению на рисунке) части полисперма сохранились три образования, общей морфологией напоминающие семена типа *Sylvella* spp. или *Samaropsis rectialata* Neub. В основании этих структур при косом освещении видны очертания округло-овальных образований, возможно, соответствующих нуцеллюсу семян. На двух из предполагаемых семян сохранилась фитолейма, особенно хорошо – в нуцеллярной (?) области. При изучении поверхности этой фитолеймы под люминисцентным микроскопом при облучении ультрафиолетовым светом, стала заметна сеть мелких клеток с очень тонкими стенками. Особенно хорошо она была видна у среднего из трех предполагаемых семян. В апикальной части нуцеллюса (?) эти клетки образовывали воронкообразную структуру, в районе горлышка которой находилось большое количество двумешковой пыльцы (рис. 75, С, табл. LIII, 3; LVI, 3, 4). Представляется вполне логичным интерпретировать эту структуру как сальпинкс с пыльцой, при оплодотворении семени проникавшей в пыльцевую камеру, располагавшуюся в апикальной части нуцеллюса.

Замечания. В последние годы появились новые сведения о листьях и фруктификациях из позднепалеозойских отложений Гондваны, сходных как по макро-, так и микроморфологическим признакам с "ангарскими кордаитами". Выявление этого сходства оказалось довольно неожиданным, особенно после широко распространив-

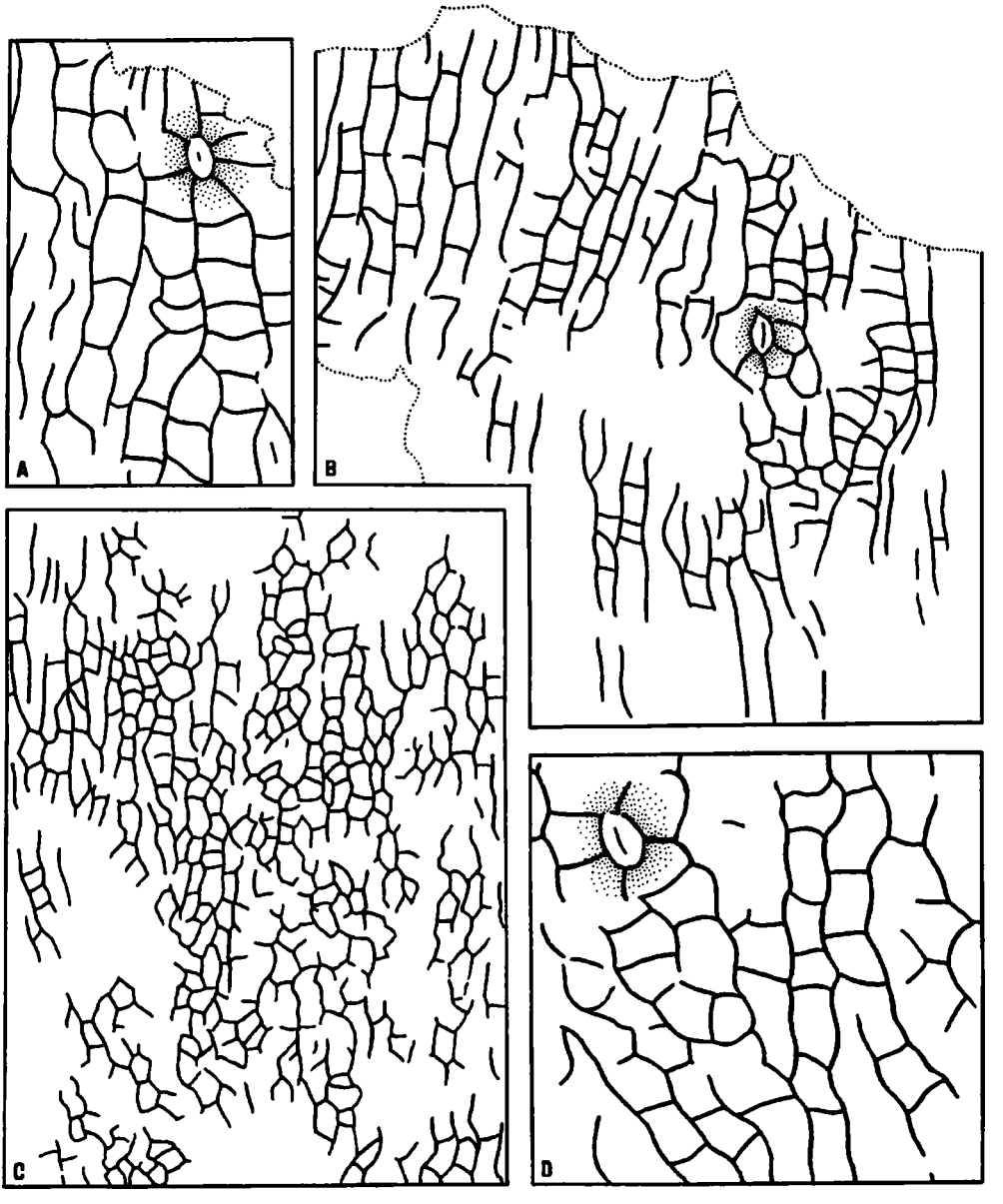


Рис. 76. *Scirostrobus ornatus* (Zal.) Doweld et Naug., экз. ПОКМ, эпидермально-кутикулярное строение стерильных чешуй; хорошо видны продольно ориентированные покровные клетки эпидермы с редкими устьичными аппаратами. Увеличение: x 300 (A, D), x 150 (B), x 100 (C). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10; кошелевская свита, кунгурский ярус, нижняя пермь.

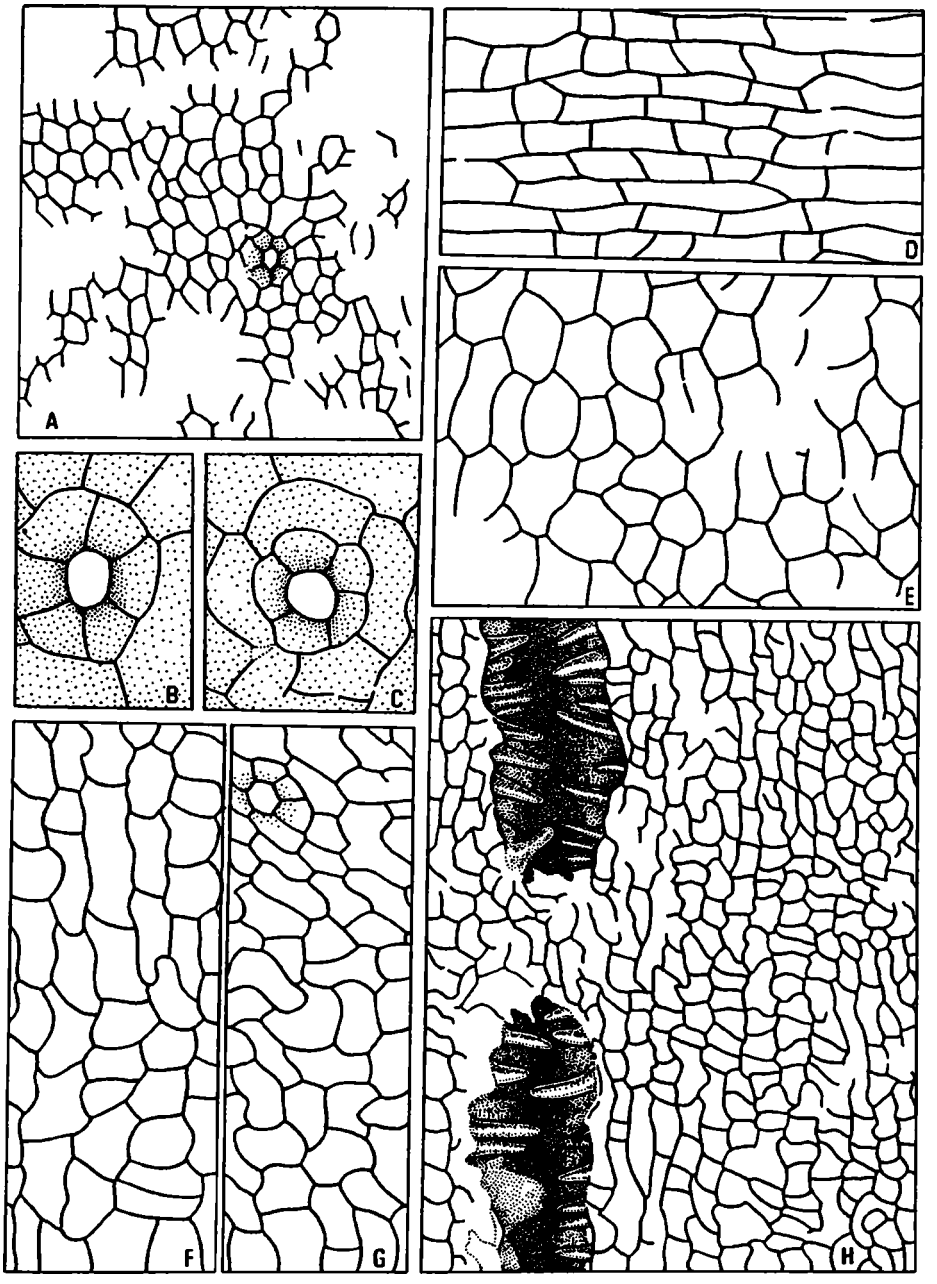


Рис. 77. Эпидермально-кутикулярное строение некоторых представителей порядка Vojnovskyales ("ангарских кордаитов") из кунгурского яруса Приуралья. A, C–E – *Gaussia imbricata* Naug., строение голотипа; B – *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, кутикула "вентральной" стороны листа; F–H – *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch. Экземпляры: 3773(11)/316(92) (A, C–E); 3773(11)/136(89) (B); 3737/190 (F–G). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (A, C–H); слой 7 (B). Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Увеличение: x 120 (A, H); x 200 (B, F, G); x 270 (C); x 300 (D, E).

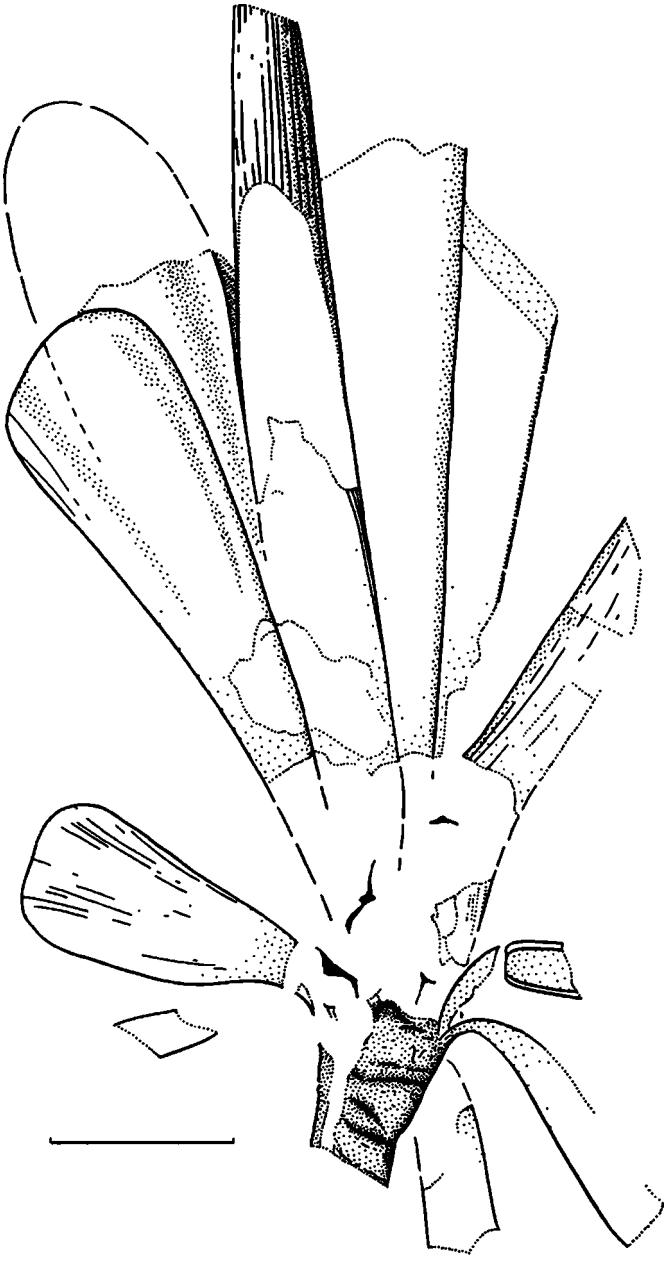


Рис. 78. *Rufloria* cf. *rasskasovae* S.Meyen. Терминальная розетка листьев, объединяющая укороченные чешуевидные листья и хорошо развитые ланцетовидные листья. Экз. 3773(11)/401(96). Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

шегося мнения об отсутствии общих филогенетических корней многих таксонов карбона и перми Ангариды и Гондваны (см., например, Meyen, 1977). Ниже кратко рассмотрены все основные находки листьев кордаитовой морфологии, обладающих существенными общими признаками с типично ангарскими родами, а также ассоциирующие фруктификации и семена.

Традиционно почти все листья кордаитовой морфологии из верхнепалеозойских отложений

Гондваны относят к роду *Noeggerathiopsis* Feistmantel, который, как считалось ранее, существенно отличается от ангарского рода *Rufloria* S.Meyen отсутствием устьичных ("дорзальных") желобков. Однако недавно были опубликованы очень убедительные свидетельства в пользу присутствия у типового вида рода *Noeggerathiopsis* дорзальных желобков, совершенно неотличимых от аналогичных структур рода *Rufloria* (McLoughlin, Drinnan, 1996). Подробное описание этих гондванских листьев было подкреплено очень качественными фотографиями и графическими прорисовками. Более того, несколько ранее были описаны листья из перми Южной Америки, которые были отнесены непосредственно к роду *Rufloria* (*R. gondwanensis*: Guerra, 1989).

Еще М.Д. Залесский отмечал удивительное сходство ангарских "кордаитовых" листьев *Cordaites aequalis* Schmalh. (этот вид, несмотря на его качественное описание, предложенное И.Ф. Шмальгаузеном и, позднее, расширенное М.Д. Залесским, сейчас незаслуженно забыт и практически не используется палеоботаниками, предпочитающими позднее установленные младшие синонимы) и гондванского вида *Noeggerathiopsis hislopii* Feismantel (Залесский, 1912). В одних ассоциациях с листьями *N. hislopii* недавно были обнаружены и генеративные органы (Anderson, Anderson, 1985; p. 149, fig. 4; p. 343, pl. 168, figs. 1–5, 6). Дж. Андерсон и Х. Андерсон связывали эти фруктификации, представляющие собой розетки из радиально сросшихся стерильных межсеменных (?) чешуй и семяножек (?), с перистыми листьями типа *Botrychiopsis*. Исходя из списка таксонов и их распределения по местонахождениям, опубликованного в той же монографии, представляется более вероятной связь этих генеративных органов с листьями *N. hislopii*, часто встречающимися в тех же местонахождениях. Эти фруктификации практически неотличимы от ангарских *Gaussia*. Некоторые из изображенных экземпляров (Anderson, Anderson, 1985, pl. 168, 6) также обладают существенным сходством с латерально деформированными фруктификациями *Vojnovskya*.

Как это было отмечено выше, для "ангарских кордаитов" Приуралья характерны семена с развитой крылаткой. При этом с листьями *Rufloria* обычно ассоциируют относительно равнокрылые семена типа *Samaropsis triquetra* Zal., *S. macroptera* Naug., *S. vorcutana* Tschirk. и близкие виды, а с листьями, условно относящимися к роду *Cordaites* – неравнокрылые, с асимметрично развитой крылаткой, сильно разростающейся в примикропилярной части семени (*Samaropsis rectialata* Neub., *Sylvella* spp. и бликие формы, рис. 79, A, B; 88, B, C; табл. LVII, 7; LX, 4–9; LXI, 1–11; LXII, 1–10; LXIII, 9). Из пермских отложений Индии, в которых на фоне доминирующих глоссоптерид иногда встречаются и листья *Noeggerathiopsis*, была описана распавшаяся женская фруктификация *Indocarpus elongatus* Surange et Chandra с многочисленными семенами, очень сходными по общей морфологии с семенами *Sylvella* spp. и *Samaropsis rectialata* (Surange, Chandra, 1974, Text-fig. 1).

Исходя из всего вышесказанного, представляется вполне вероятным, что ангарские и гондванские растения с кордаитоподобными листьями, несмотря на существенно разное положение, которое эти растения занимали в исходных сообществах, могли иметь близкие филогенетические корни и, возможно, должны относится к одному порядку.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Чекарда-1, Юлаево.

Порядок Pinales (Coniferales) Семейство Walchiaceae (Goeppert) Stur, 1875

Kungurodendron sharovii S.Meyen, 1997 и *Walchia appressa* Zalessky, 1937

Табл. XVIII, 5; XLI, 4; XLIII, 1–3, 5–7; XLIV, 1–9; XLV, 4–7.

Описание. Один из наиболее хорошо изученных видов раннепермских хвойных Западной Ангариды, получивших непротиворечивую и признанную научным сообществом интерпретацию, является *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (Meyen, 1997), описанный из кунгурских отложений Среднего Приуралья. Новый материал, появившийся в распоряжении автора в дополнение к ранее изученным образцам (см., например, Наугольных, 1998з, Pl. VI, 6), позволяет сделать несколько замечаний о таксономическом статусе этого вида и его морфологии.

В коллекции имеется несколько экземпляров, демонстрирующих прижизненную связь вегетативных побегов *Walchia appressa* Zalessky и женских стробилов *Kungurodendron sharovii*. Вид *W. appressa* также был описан как *Cyparissidium appressum* (Meyen, 1997).

Вид *W. appressa* был установлен М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b) на остатках двух изолированных облиственных ветвей. Никаких данных

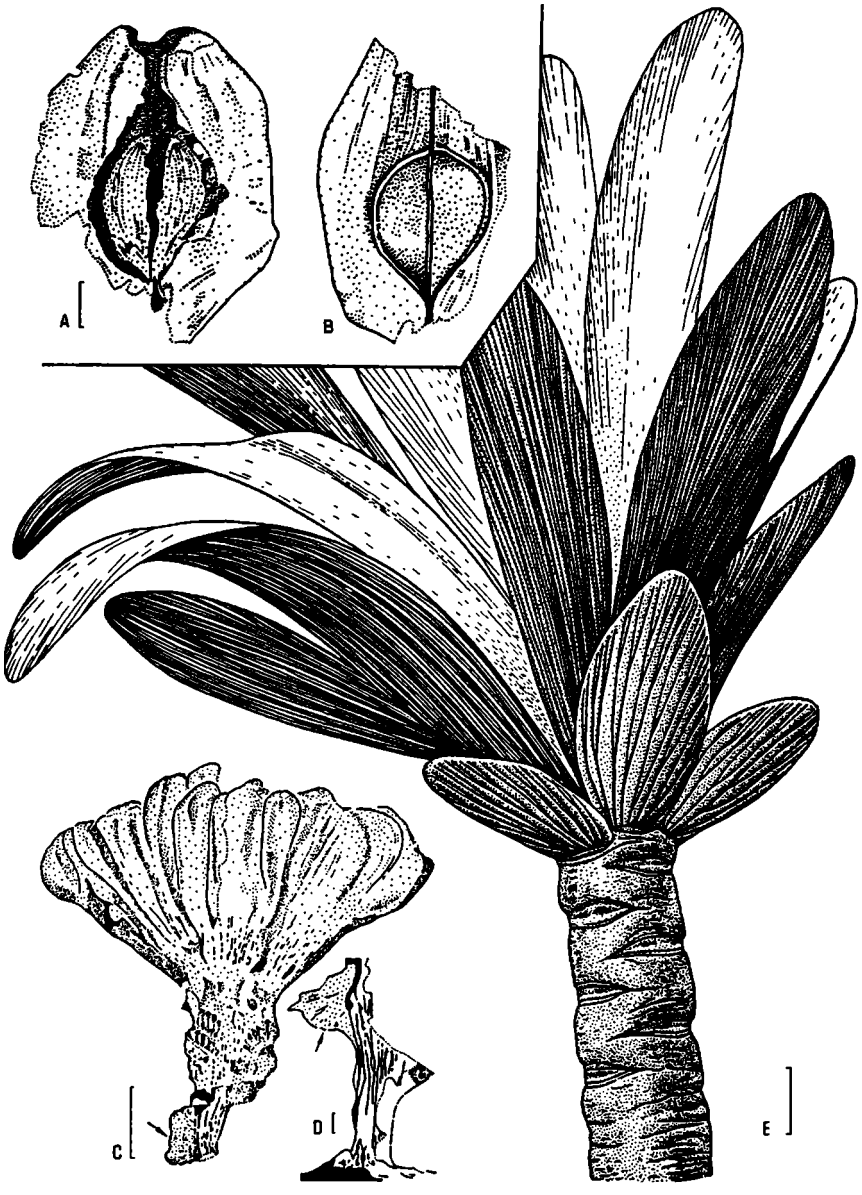


Рис. 79. Вегетативный побег (E), генеративные органы (C, D) и семена (A, B) "ангарских кордаитов" (порядок Vojnovskyales). A, B – *Samaropsis danilovii* Suchov; C – *Vojnovskya* sp.; D – *V paradoxa* Neub. (D – по: Мейен, 1982а); E – побег войновскиевого *Cordaites lancifolius* Schmalhausen (реконструкция на основе экземпляра, изображенного И.Ф. Шмальгаузеном, Schmalhausen, 1887, Taf. VII, 1; р. Сылва, пос. Суксун). Экземпляры: A – 3737/274; B – 3737/201; C – 3773(11)/349(93); D – 3039/194. Местонахождения: Чекарда-1, сл. 10 (A, B); Юлаево (C); Халмерьюсское угольное месторождение, шахта 3. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A, B, C, E); уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, интинская свита (D). Длина масштабной линейки – 2 мм (A–D); 1 см (E).

об эпидермально-кутикулярном строении или ассоциирующих фруктификациях в этой работе опубликовано не было. Более того, типовой материал, описанный Залесским, в настоящее время считается утерянным. Тем не менее, макроморфология *W. appressa* довольно своеобразна. Этот вид имеет длинные ветви последнего порядка с необычно короткими и широкими листьями, сидящими на несущей оси под очень острым углом. Среди пермских хвойных пока не описано ни одного вида, обладающего сходным строением облиственных побегов. В соответствии с правилами Международного ботанического кодекса в случае, когда голотип утрачен или его местоположение неизвестно, в качестве голотипа может рассматриваться изображение (вместе с описанием), опубликованное в протологе.

Морфология женских стробилов, описанных как *Kungurodendron sharovii*, также довольно своеобразна, что позволяет рассматривать род *Kungurodendron* как валидный, несмотря на то, что многие признаки сближают его с другими хвойными семейства Walchiaceae. Исходя из (1) доказанного сонахождения *Kungurodendron sharovii* и *Walchia appressa* в естественном прикреплении друг к другу, а также (2) специфики морфологических признаков этих морфотаксонов, в будущем представляется возможным предложить новое комбинированное название для всего растения.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1, сл. 7, Чекарда-1, сл. 10, Чекарда-2, Юлаево.

Walchia bardaeana Zalessky, 1937
Табл. XLII, 1–4

Синомику см. в: (Meyen, 1997, с. 409).

Голотип. Изображен в: (Zalessky, 1937b, p. 75, fig. 39), местонахождение Красная Глинка, Среднее Приуралье, кунгурский ярус.

Описание. Другой представитель семейства Walchiaceae из кунгура Приуралья – *Walchia bardaeana* Zalessky, был отнесен С.В. Мейеном (Meyen, 1997) к роду *Taxodiella* Zalessky, 1937. Для этого вида характерны более тонкие ветви, относительно мелкие и узкие листья, прикрепляющиеся к ветвям под широким углом и имеющие характерную S-образную форму.

Автором получены новые данные по эпидермально-кутикулярному строению этого вида и по его генеративным органам.

Кутикулы обеих сторон листа дифференцированы. Кутикула функционально верхней (адаксиальной) стороны очень тонкая, с продольно вытянутыми клетками эпидермы. Редкие устьица, лишенные специализации побочных клеток и губовидной кутинизацией замыкающих клеток, обнаружены на кутикуле адаксиальной стороны листа. Нижняя (абаксиальная) сторона листа кутинизирована значительно сильнее. Никаких данных об устьичных аппаратах, располагавшихся на абаксиальной стороне листа, получено не было. На имеющихся препаратах кутикулы папиллы и трихомные образования не обнаружены.

В местонахождении Красная Глинка был найден женский стробил хвойного, существенно отличающийся от аналогичных фруктификаций других кунгурских хвойных (*Kungurodendron sharovii, Bardospermum rigidum*). Этот стробил необычно длинный и узкий (табл. XLVI, 3). Он сохранился в виде отпечатка обеих сторон стробила, но на отпечатке сохранилось и некоторое количество углистого вещества фитолеймы. Точное таксономическое положение этого стробила пока неясно. Предварительно и с большой долей условности этот остаток был определен как *Walchiostrobus* (?) sp. С точки зрения автора, судя по некоторым особенностям этого остатка (форма брактей, напоминающая характер листьев *Walchia bardaeana*), возможно этот стробил принадлежал хвойному с облиственными побегами типа *Walchia bardaeana*.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1, сл. 7, Чекарда-1, сл. 10, Чекарда-2, Юлаево.

Bardella splendida Zalessky, 1937
Рис. 82, 83, 84, 85; табл. XVIII, 3; XLI, 5, 6; XLV, 3; XLVI, 1, 2; XLVII, 1–6.

Голотип. ГИН 2009/35 (Zalessky, 1937b, fig. 43), местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание. Вид *Bardella splendida* Zalessky довольно типичен для кунгурских отложений Среднего Приуралья. Голотип этого вида считался утраченным в течение долгого времени, однако неожиданно противоотпечаток образца, послужившего основой для описания вида М.Д. Залесским, был обнаружен автором среди образцов коллекции Г.Т. Мауэра, хранившихся в Геологическом институте РАН. После внимательного изучения этого образца были получены кутикулы листьев *Bardella splendida.*

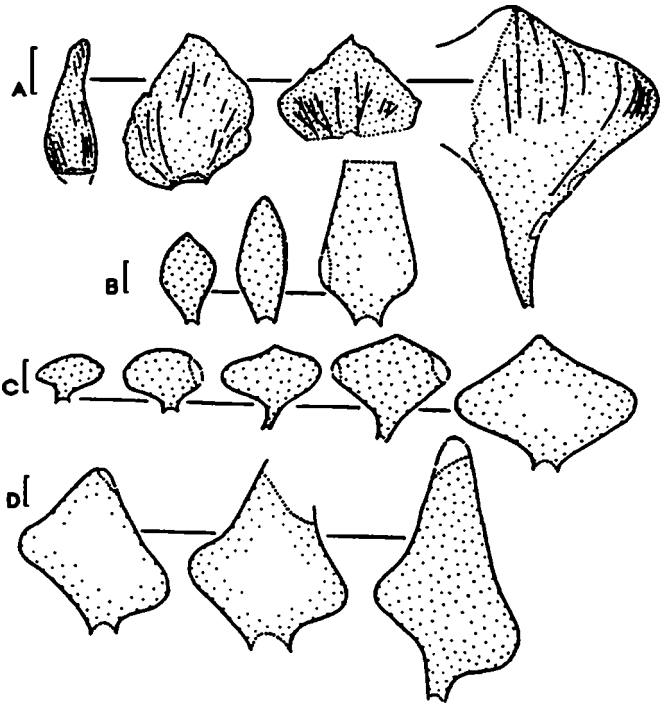


Рис. 80. Повторные полиморфические множества ("рефрены", по терминологии С.В. Мейена), связывающие чешуевидные листья *Lepeophyllum* Zal. и *Nephropsis* Zal. A – ряд изменчивости листьев *Lepeophyllum* sp. SVN-1 – *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch. (по: Наугольных, 1998); B–D – ряд изменчивости листьев *N.* (*S.*) *pospeloviensis* Zimina – *N.* (*S.*) *lampadiformis* Zimina – *N. integerrima* (Schmalh.) Zal. – *N.* (*S.*) *aziatica* Zimina (по: Зимина, 1969). Среднее Приуралье, кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A); Дальний Восток, кунгурский ярус, абрекская свита (B–D). Длина масштабной линейки – 1 см.

Кутикулы разных сторон листа дифференцированы. Функционально нижняя (абаксиальная) сторона листа слабо кутинизирована. Кутикула этой стороны очень тонкая. Никаких структурных деталей, за исключением редких остатков тонких клеточных стенок, не было обнаружено. Кутикулы другой стороны листа значительно толще. На них хорошо заметна развитая сеть клеток ректагональных очертаний. Несколько мононоциклических глубоко погруженных устьиц были обнаружены на этой стороне листа. Побочные клетки проксимально кутинизированы. Ни папиллы, ни трихомы на поверхности эпидермы обнаружены не были. Между кутикулами нижней и верхней сторон листа сохранились округлые секреторные (смоляные) тельца.

Замечания. Исходя из своеобразной макроморфологии (очень длинные, простые или однократно-дихотомирующие, прямые или игловидные листья с единственной средней жилкой) и из особенностей микроструктурного строения, представятся весьма возможным, что несколько других видов кунгурских хвойных с близкими макроморфологическими признаками (*Ammatopsis mira* Zal., *"Ullmannia" bardaeana* Zal., *"Voltzia" prisca* Zal., *"V". principalis* Zal.) и эпидермальным строением (*Bardospermum rigidum* S.Meyen) являются младшими синонимами *Bardella splendida* Zal.

Местонахождения. Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1, сл. 7, Чекарда-1, сл. 10, Чекарда-2, Юлаево.

Coenoxylon cf. *scottii* Zalessky, 1927
Рис. 87, L, M

Описание. Найден единственный, но прекрасно сохранившийся фрагмент побега анатомической сохранности, отнесенный к *Coenoxylon scottii*

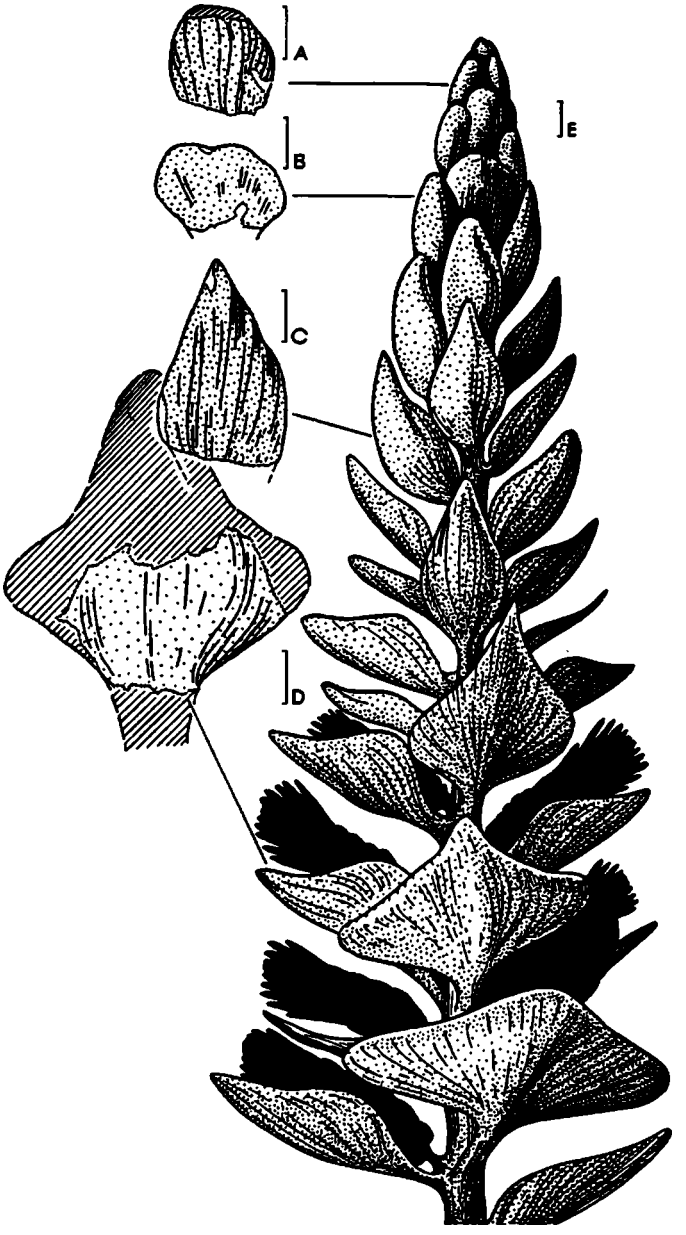


Рис. 81. Предполагаемая реконструкция фертильного побега войновскиевого (E) и листья (брактеи) *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*), занимавшие различное положение на таком побеге (A–D). Экземпляры: A – 4846/138; B – 4846/132; C – 4846/94; D – 4846/101. Местонахождение Кожим-5, слой 103. Уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, интинская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

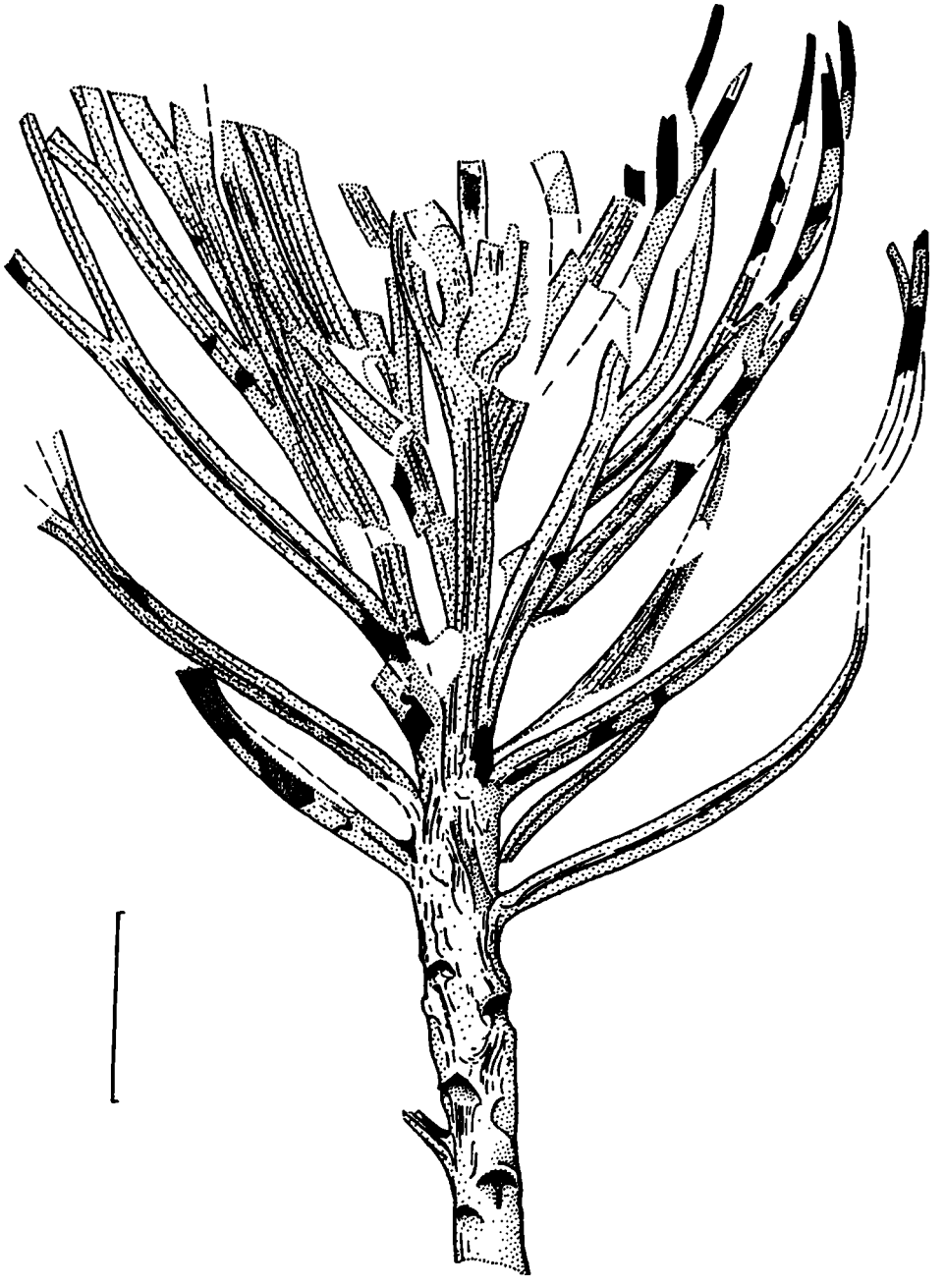


Рис. 82. *Bardella splendida* Zal. Строение голотипа, 2009/35. Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

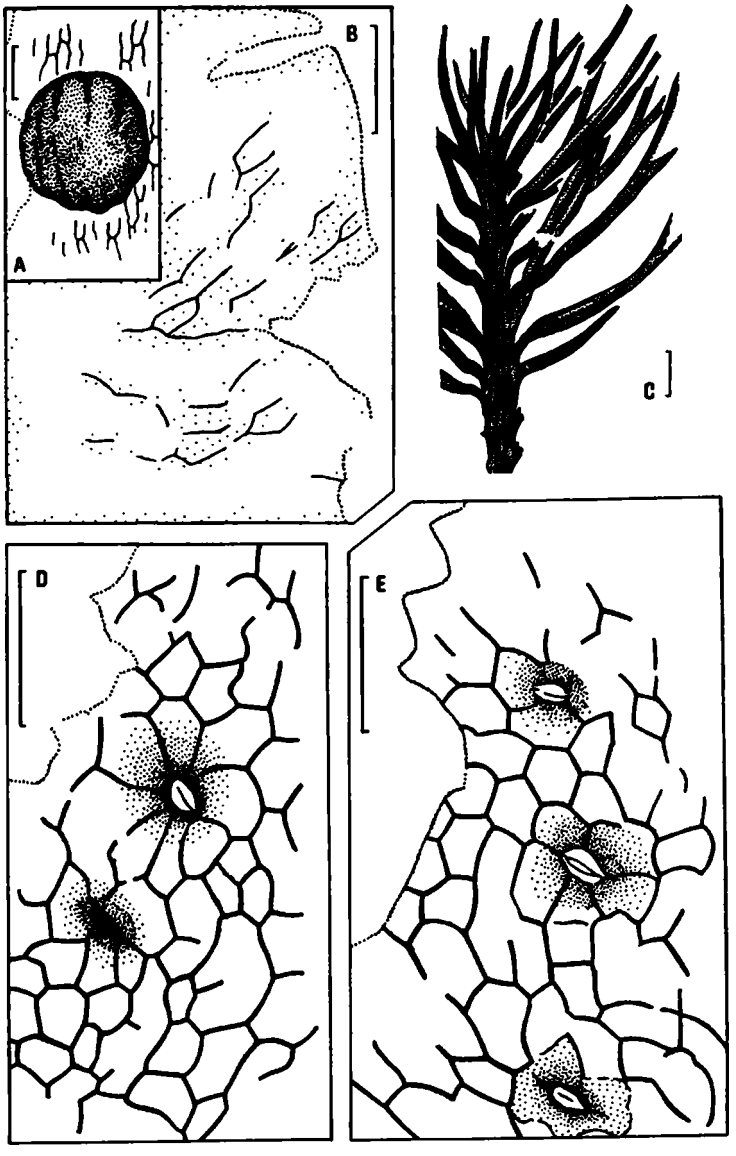
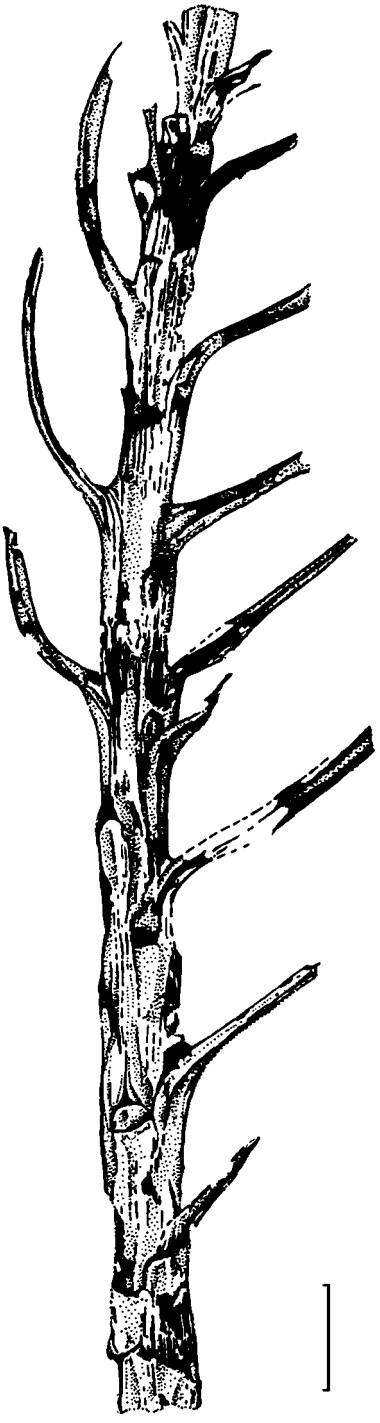


Рис. 83. *Bardella splendida* Zal. Строение голотипа, 2009/35. A – секреторное (смоляное) образование в мезофилле листа; D–E – толстая кутикула верхней стороны листа с устьичными аппаратами; C – общий вид голотипа, по: (Zalessky, 1937, fig. 43). Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 100 мкм (A, B, D, E); 1 см (C).

Zal. в открытой номенклатуре. Сердцевина не септирована, в центральной части несет крупные каменистые клетки. Первичная ксилема эндархная. Между первичной ксилемой и вторичной ксилемой располагается тонкий слой паренхимных клеток. В первичной ксилеме наблюдаются трахеиды со спиральными (в протоксилеме) и лестничными (в метаксилеме) утолщениями. Вторичная ксилема араукариоидная. Радиальные стенки трахеид несут однорядные окаймленные поры. В редких случаях наблюдаются двурядные поры гексагональных очертаний. Сердцевинные лучи всегда однорядные, гомоцеллюлярные, обычно имеют 12–14 вертикальных слоев клеток. Слой камбиальной ткани очень тонкий и плохо идентифицируемый. Первичная флоэма с ситевидными клетками и склереидами. Вторичная флоэма и перидермальные ткани имеют "свиле-



⇐ **Рис. 84.** *Bardella splendida* Zal., строение хорошо развитого побега с частично сохранившимися основаниями листьев. Экз. 4856/178. Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.



Рис. 85. *Bardella splendida* Zal. Побег с частично сохранившимися однократно бифуркирующими листьями и мужским стробилом, сохранившимся в боковом прикреплении к верхушечной части побега. Экз. 4856/179. Местонахождение Крутая Катушка. Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

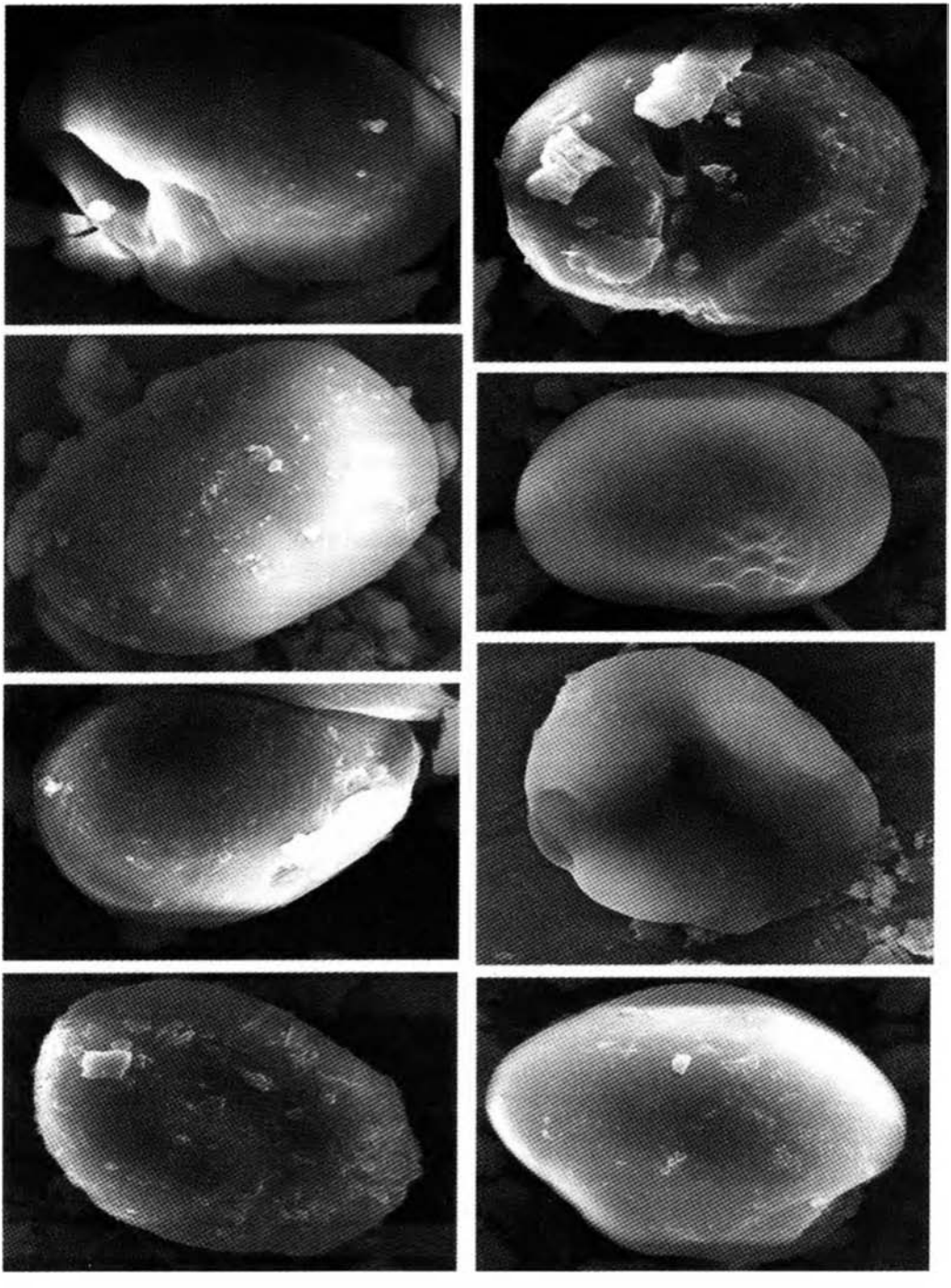


Рис. 85а. Строение пыльцевых зерен, извлеченных из микростробила, изображенного на рис. 85. х 600.

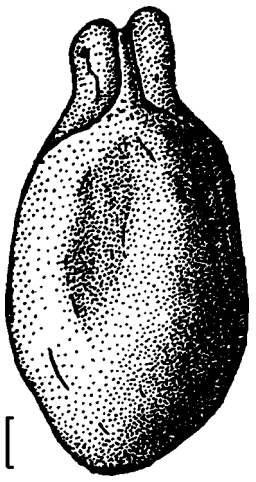


Рис. 86. *Diceratosperma* sp. Экз. 3773(11)/348(93). Местонахождение Быково. Кунгурский ярус, верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 мм.

ватый" характер за счет разрушения нефункционирующих ситовидных клеток (на рис. 87, L, 5 свилеватость показана извилистыми линиями).

На одном из поперечных срезов удалось обнаружить одновременное отхождение трех крупных пучков первичной ксилемы в боковые ветви, что указывает на мутовчатое расположение ветвей на основном побеге. Кроме этих крупных пучков, наблюдаются и более многочисленные мелкие. Судя по разным размерам проводящих пучков боковых ветвей, последние образовывали несколько генераций в одной мутовке.

C. cf. *scottii* обнаруживает значительное сходство с анатомической организацией побегов *Walchia schneideri* Zeiller (Mapes, Rothwell, 1988), что, вместе с мутовчатым отхождением ветвей, свидетельствует в пользу отнесения этого растения к хвойным (сем. Walchiaceae ?).

Местонахождение. Шайдуры, слой 6.

Semina dispersae

В пермских отложениях Приуралья остатки ископаемых семян различной сохранности встречаются довольно часто, однако их таксономия и систематика разработаны еще относительно слабо. Остатки семян из гжельских, ассельских и сакмарских отложений Приуралья описаны в открытой номенклатуре выше. Среди таксонов, встречающихся в артинских отложениях Урала и Приуралья, следует отметить виды *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, *Cordaicarpus* spp., *Samaropsis* spp., *Carpolithes* spp. Для кунгурских отложений характерны *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *S. danilovii* Suchov, *S. dombrovskae* Vlad., *S.* aff. *dombrovskae* Vlad. (sp. nov. ?), *S. erunakovensis* Radcz., *S. extensa* Neub., *S. irregularis* Neub., *S. macroptera* Naug., *S. subpatula* Suchov, *S. triquetra* Zal., *S. tuberculata* Dombr., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus chalmerianus* Dombr., *C. parvus* Dombr., *C. uralicus* Dombr., *Cordaicarpus* sp., *Carpolithes gigantheus* Dombr., *globosus* Suchov, *C.* cf. *ruminatus* Dombr., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. superus* Neub., *Bardocarpus* sp., *Cardiocarpus cordatus, Cardiocarpus* sp., *Sylvella alata* Zal., *Craspedosperma bardaeanum* Zal., и др. Разнообразие семян в верхнепермских отложениях Приуралья также довольно высоко. Специальная статья, посвященная описанию новых родов и видов семян, а также своеобразных репродуктивных органов голосеменных из пермских отложений Приуралья в настоящее время готовится автором к публикации.

Cardiocarpus cf. *cordatus* (Eichwald, 1854) Schmalhausen, 1887

Рис. 89, A, D; табл. LVII, 10.

Описание. Платиспермические семена среднего размера (1–2 см в диаметре), округло-яйцевидных очертаний со слегка приотренной верхушкой и сердцевидным вырезом в основании. Спермодерма гладкая или слабо морщинистая (морщинки ориентированы вдоль главной оси семени), несет небольшую крылатку (семя как бы окаймлено крылом). Семенной рубчик вдавленный, маленький, почти точечный, центральный по отношению к вентральной части семени. Семена, скорее всего, принадлежали растениям-анемохорам, возможно, кониферофитам.

Замечания. Первоначально род *Cardiocarpus* был описан как *Cardiocarpon* Brongniart, 1828. Первое валидное описание было опубликовано Линдли и Хаттоном (Lindley et Hutton, 1833; 1831–1837), описавшими вид *Cardiocarpon acutum* Lind. et Hutt., остатки которого происходили из верхнекаменноугольных отложений Англии. А. Броньяр описал вид *Cardiocarpus drupaceous* Brongn. (см., также, Seward, 1917, p. 334), установленнный на остатке семени анатомической сохранности. Сходные семена были изображены В.Реми и Р.Реми под названием *Cardiocarpus* sp. (Remy, Remy, 1959, S.

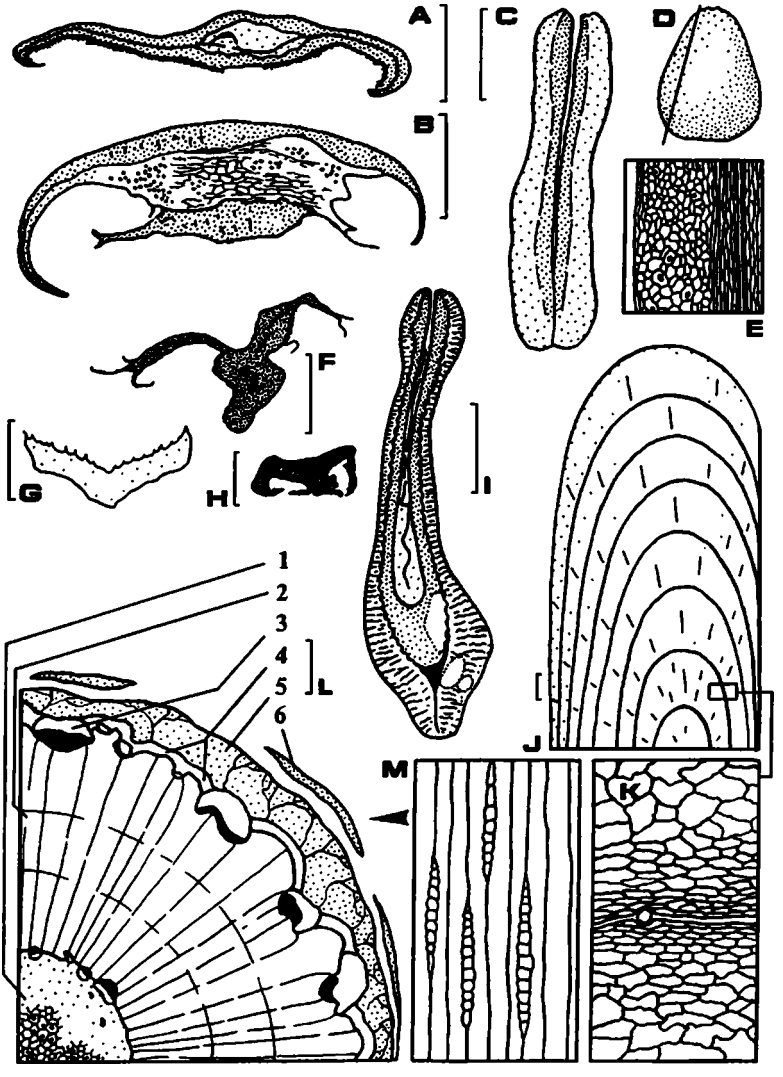


Рис. 87. Анатомическое строение семян, древесин и проблематичных растительных остатков. A – поперечное сечение через стерильный лист птеридофилла (скорее всего, папоротника); B – поперечное сечение через фертильное перышко мараттиевого папоротника (подробнее см. рис. 50, B); C – косое сечение через край органа неопределенной природы, возможно, семени; D – предполагаемое направление сечения через семя (соответствует C); E – более детальное изображение сечения C, клеточное строение; F–H – поперечные сечения листоподобных органов неопределенного систематического положения; I – продольное сечение через семя *Cordaicarpus* sp.: J, K – *Dadoxylon* sp., J – общий вид слегка скошенного поперечного сечения, хорошо видны кольца годового прироста, K – более детальная прорисовка клеточного строения в районе границы между двумя соседними кольцами; L, M – *Coenoxylon* cf. *scotii* Zal. (L – общий вид поперечного сечения, M – более детальная прорисовка тангентального сечения (видны сердцевинные лучи): 1 – сердцевина, в центре обозначены каменистые клетки, 2 – вторичная ксилема, на границе между сердцевиной и вторичной ксилемой черным цветом показаны пучки первичной ксилемы, 3 – районы отхождения боковых ветвей, первичная ксилема зачернена, 4 – первичная (активная) флоэма с ситовидными клетками и склереидами, 5 – вторичная флоэма и ткани перидермы, 6 – отслоившиеся фрагменты перидермы и остатки облиственья. Местонахождение Шайдуры, слой 6. Артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, урминская свита. Длина масштабной линейки – 1 мм (A, B, F, L) и 0,5 мм (C, G, H, I).

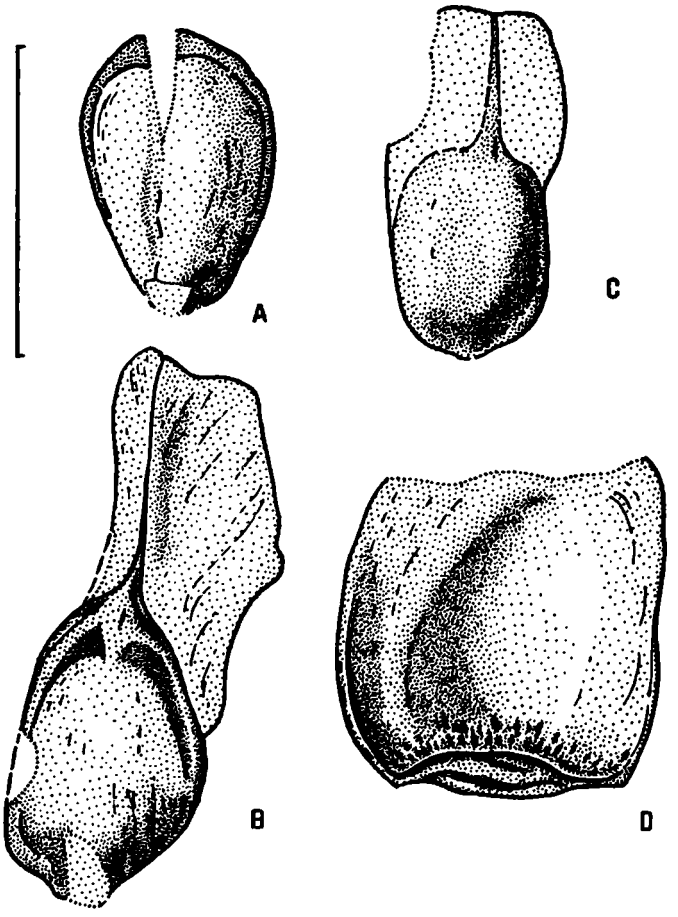


Рис. 88. Семена из кунгурского яруса (кошелевская свита) Южного Приуралья. A – *Cordaicarpus* cf. *uralicus* Dombr. (очень сходное семя изображено в работе: (Naugolnykh, Kerp, 1996, Pl. II, 11), экз. 4856/52; B – *Sylvella alata* Zalessky, экз. 4856/75; C – *Sylvella alata* Zalessky (аберрантный экземпляр; есть сходство с *Samaropsis rectialata* Neuburg), экз. 4856/67; D – семя или часть двустворчатой капсулы, экз. 4856/76. Местонахождения: Криулино (A), Новый Бугалыш (B–D). Кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, сабанаковская свита (B–D), верхнекунгурский подъярус, иренский горизонт, кошелевская свита (A). Длина масштабной линейки – 2 мм.

216, c, d) из верхнего карбона Германии (местонахождение Цвиккау). Семена той же морфологической конституции показаны на реконструкции репродуктивного органа *Cordaianthus* sp., семена отнесены к виду *Cordaicarpon cordai* Geinitz (Wettstein, 1935).

Семена приблизительно одного и того же типа описывались как *Cardiocarpum, Cardiocarpon* и *Cardiocarpus*, однако только последнее название широко вошло в палеоботаническую литературу и было законсервировано. Подавляющее большинство семян этого типа из нижнепермских отложений Западной Ангариды могут быть отнесены к виду *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., но кроме него встречены и другие близкие по морфологии семена (рис. 89, B, C), возможно, относящиеся к новым видам того же рода.

Местонахождения. Месягутово-1, Месягутово-2, Красная Глинка, Крутая Катушка, Матвеево, Чекарда-1.

Cordaicarpus sp.
Рис. 87, I.

Описание. В коллекции имеется один экземпляр петрифицированного семени, с которого был изготовлен продольно ориентированный прозрачный шлиф, позволивший изучить анатомическое строение этого семени. Семя обладает хорошо развитым интегументом, толстой саркотестой, образованной крупными, но тонкостенными клетками. Клетки саркотесты удлиненные, радиально ориентированные своими длинными осями по отношению к средней части семени.

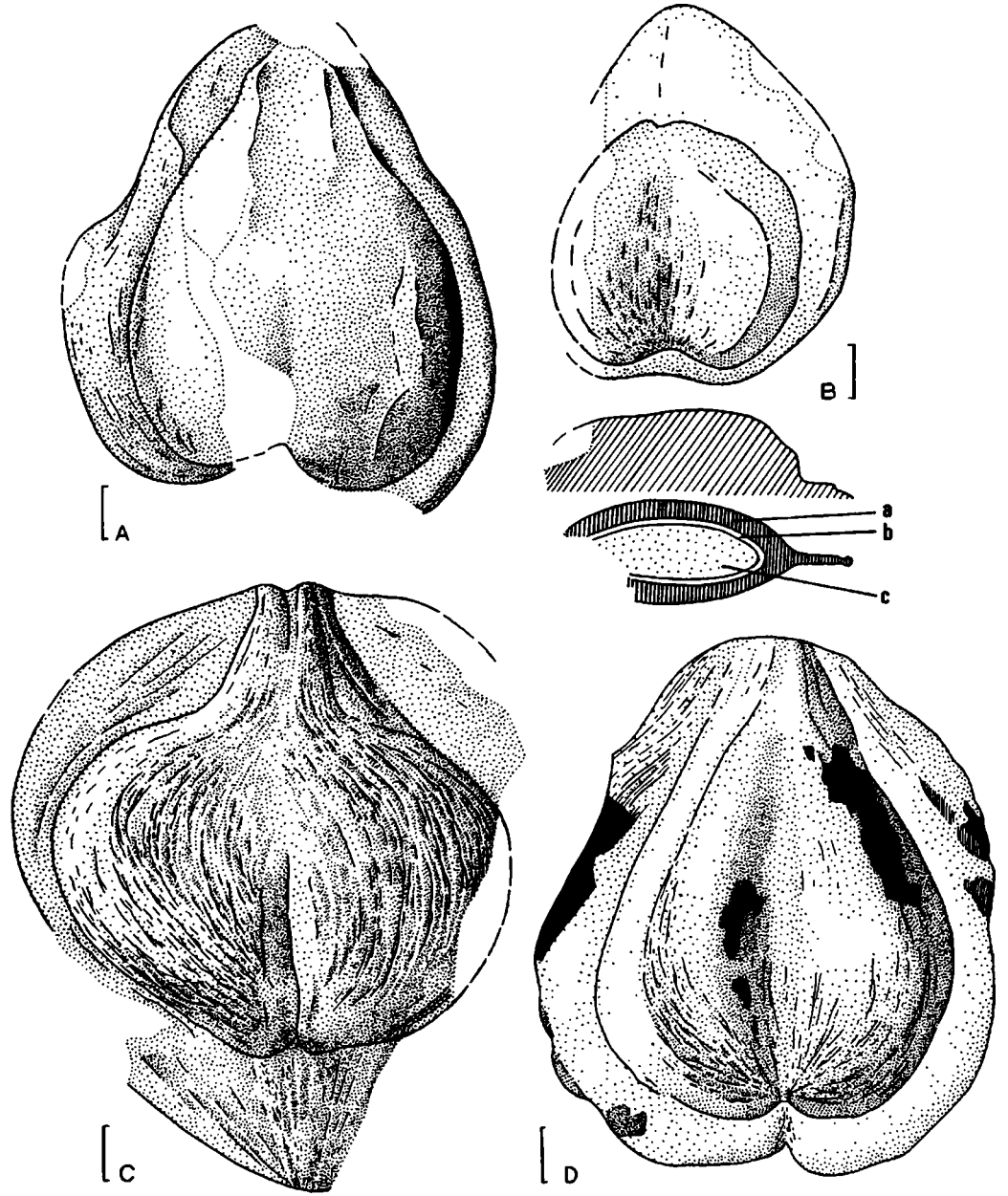


Рис. 89. Морфология *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen (A, D) и близких видов.
Экземпляры: A – 4856/21; B – 4856/28; C – 4856/17; D – 3773/433a. Местонахождения: Месягутово–1 (A, B); Месягутово–2 (C); Крутая Катушка (D). Артинский ярус, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, габдрашитовская свита (A–C); кунгурский ярус, нижнекунгурский подъярус, филипповский горизонт, лекская свита (D); a – интегумент; b – нуцеллюс; c – женский гаметофит. Длина масштабной линейки – 2 мм.

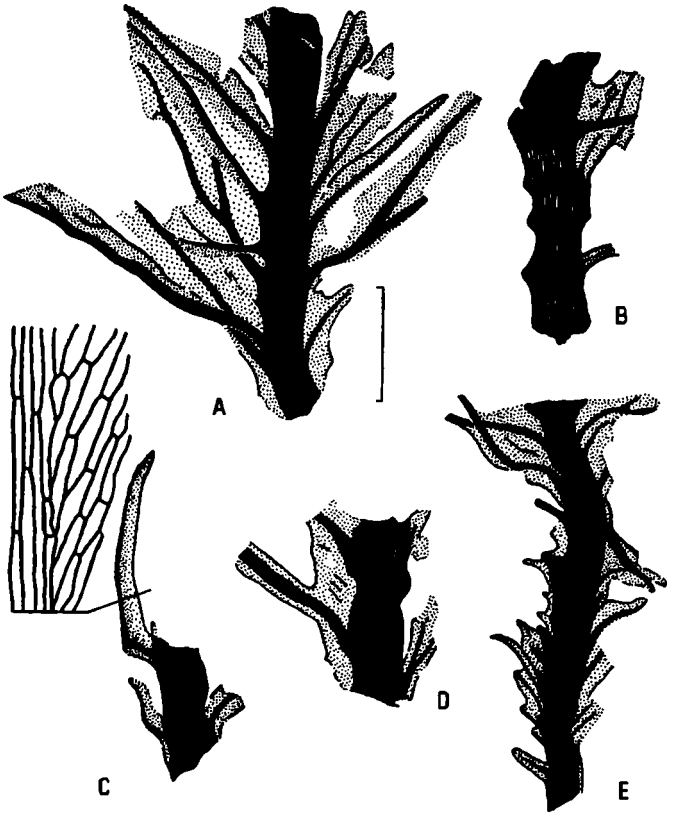


Рис. 90. *Intia* cf. *variabilis* Neuburg, фрагменты слоевища листостебельного мха. Экз. 4859/30. Местонахождение Полазна. Уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, соликамская свита. Длина масштабной линейки – 2 мм.

Склеротеста тонкая, но в основании семени образует базальное утолщение. Поверхность ее мелкобугристая. Эндотеста сложена относительно мелкими клетками. Нуцеллус слабо обособлен. Очень тонкая мегаспоровая мембрана оконтуривает овальное тело с нитевидным, прерывающимся в дистальной части образованием (женский гаметофит ?).

Местонахождение. Шайдуры, слой 6.

Изолированные древесины

Dadoxylon sp.
Рис. 87, J, K

Описание. В коллекции имеется около десяти фрагментов петрифицированных древесин, обладающих одним и тем же общим планом строения и отнесенных к *Dadoxylon* sp. Строение сердцевины неизвестно. В районах развития предполагаемой первичной ксилемы обнаружены трахеиды с сетчатыми утолщениями. Вторичная ксилема эндархная. Хорошо выражены кольца годового прироста. Сердцевинные лучи однорядные. Лучи низкие, обычно из 5–6 вертикальных рядов клеток. При диагенезе остатков произошла деформация сердцевинных лучей и трахеид, вследствие чего вторичная ксилема приобрела "свилеватый" облик.

Местонахождение. Шайдуры, слой 6.

Уфимский флористический надкомплекс

Отдел Bryophyta
Класс Bryopsida (Musci)

Род *Intia* Neuburg, 1960

Intia cf. *variabilis* Neuburg, 1960
Рис. 90, 91.

Описание. Стебли тонкие, до 0,5 мм в диаметре, с тонкой продольной бороздчатостью. Ли-

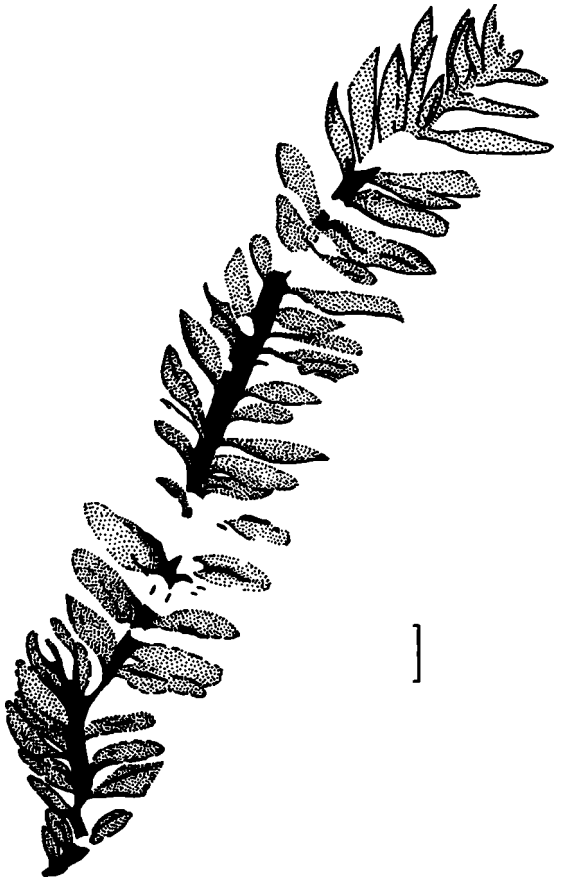


Рис. 91. *Intia* cf. *variabilis* Neuburg, представительный фрагмент слоевища листостебельного мха. Экз. 4859/29. Местонахождение Полазна. Уфимский ярус, нижнеуфимский подъярус, соликамский горизонт, соликамская свита. Длина масштабной линейки – 2 мм.

стья располагаются на побеге по неясной рыхлой спирали. Листья ланцетовидных очертаний, с приостренной верхушкой. Средняя жилка тонкая, иногда дихотомирующая в средней части листа. Край листа ровный или слабо зубчатый. Клетки листовой пластинки, располагающиеся над жилкой, длинные и узкие. Клетки остальной части листовой пластинки удлиненно-округлые, иногда ректагональных очертаний, ориентированы своими длинными осями косо к средней жилке, под острым углом, вершина которого направлена к основанию листа.

Местонахождения. Полазна-1, Полазна-2.

Отдел Pteridophyta
Класс Lycopsida
Порядок Isoetales
Семейство Pleuromeiaceae (=Pleuromeyaceae) Potonie, 1901

Род *Viatcheslavia* Zalessky, 1936

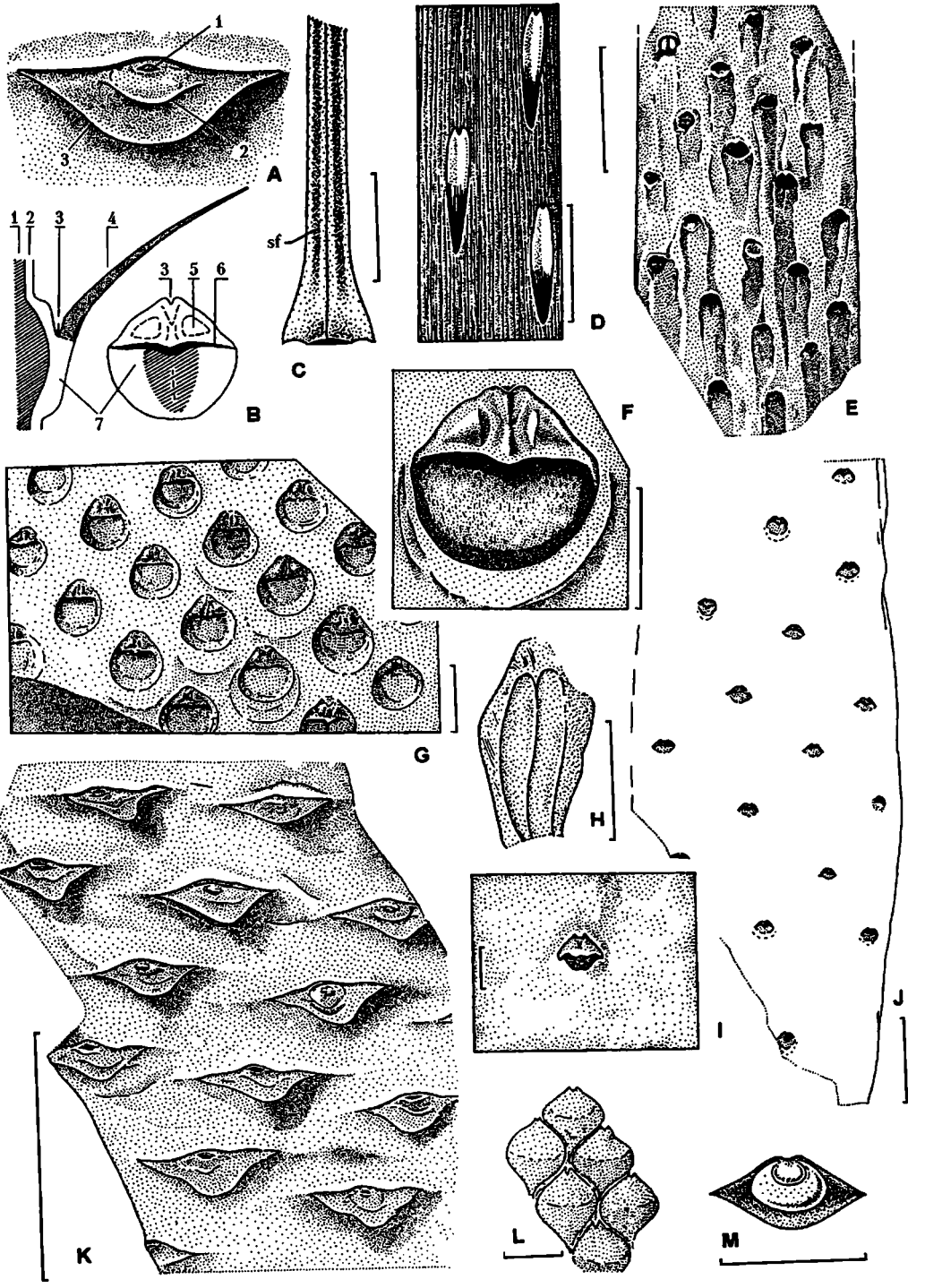
Viatcheslavia: Zalessky, 1936, p. 240; Нейбург, 1960б, с. 15–16.

Viatscheslavia: Основы палеонтологии...; Пухонто, Фефилова, 1983, с. 32.

?*Rhyzodendron*: Zalessky, 1937c, p. 159.

?*Knorriopsis*: Залесский в: Залесский, Чиркова, 1938, с. 52.

Типовой вид. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, верхняя пермь, уфимский ярус, Приуралье и Печорский бассейн.


1
2
3
A
1 2 3 4
3 5 6
7
B
sf
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M

⇐ **Рис. 92.** *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. A – интерпретация морфологии листовой подушки нетипичного экземпляра, занимающего промежуточное положение между видами *V. vorcutensis* и *V. triangulata* Neub. (сходные экземпляры изображены в: (Нейбург, 1960б, табл. III, 1, 2; табл. XIII, 2); этот же экземпляр изображен Владимирович (1986, табл. 145, 3), но в перевернутом виде, вследствие его неправильной интерпретации: 1 – слепок лигульной ямки, 2 – рубец прикрепления филлоида, 3 – край листовой подушки; ЦНИГРМ 8/12092; B – интерпретация морфологии листовой подушки: слева – вид с боку, справа – фронтальный вид: 1 – поверхность коры сохранности *Knorria* или *Knorriopsis*, 2 – прижизненная поверхность коры или поверхность хорошо сохранившегося экземпляра, 3 – лигульная ямка с лигулой, 4 – филлоид, 5 – выход парихнотических тканей, 6 – рубец прикрепления основания филлоида, 7 – подфиллоидная площадка; C – строение базальной части филлоида *V. vorcutensis*, sf – устьичная полоса филлоида; D – поверхность декортицированного побега, экз. ГГМ 0837–023 ФЛ 04435; E – одна из типичных форм сохранности *V. vorcutensis* с длинными шлейфами, расположенными под листовыми подушками, экз. ЦНИГРМ 4/12092; F – строение листовой подушки; G – общий облик коры с относительно тесным расположением крупных листовых подушек, ГИН 4859/1 (F, G); H – строение спорофилла *Viatcheslavia vorcutensis*, экз. ГГМ 0837–043 ФЛ 04457, верхушка спорофилла оборвана; хорошо видны очертания продольно вытянутого спорангия, разделенного килем; I – часть коры с небольшой листовой подушкой, экз. ГГМ 0837–058 ФЛ 04470; J – общий облик коры со свободным расположением небольших листовых подушек, экз. 4859/2; K – общий вид коры того же экземпляра, что и A; L – фрагмент коры с тесно расположенными ромбовидными продольно вытянутыми листовыми подушками, экз. ГГМ 0837–023 ФЛ 04435; M – строение поперечно вытянутой листовой подушки, ГГМ 0837–004 ФЛ 04416.

Местонахождения: Пермская обл., г. Березники (A, K), р. Вишера, устье р. Спартаковки (E); Полазна-1 (C, F, G, J); Хохловка (D, H, L); Малый Бым (Култыши; I); Чердынь (M). Длина масштабной линейки – 2 мм (I); 3 мм (L); 5 мм (D, F, G, J, M); 1 см (C, E, H, K); A, B – вне масштаба.

Диагноз. Arborescent lycophyte with round or rhombic leaf cushions diverse in size and shape. Each leaf cushon bears phylloid scar disposed in upper part of the leaf cushion. The scar includes small central scarlet of conducting tissues and two laterally located parichnae. There is a small depression with ligula at axil area of phylloid (upper part of leaf cushion).

Описание. Древовидные плауновидные с округлыми или ромбическими листовыми подушками, сильно различающимися между собой по размерам и форме. Каждая листовая подушка несет листовой рубец, располагающийся в ее верхней части. Рубец включает в себя маленький центральный рубчик выхода проводящих тканей и располагающиеся по обеим сторонам от него зоны развития воздухоносной паренхиматозной ткани, слагающей парихны. В верхней части листовой подушки, соответствующей пазушной области филлоида, расположена лигульная ямка.

Замечания. Соотношение рода *Viatcheslavia* с другими родами пермских лепидофитов Ангариды и Субангарской экотонной области (*Signacularia* Zalessky, *Sadovnikovia* Naugolnykh, *Tundrodendron* Zalessky, *Paikhoia* Zalessky, *Lophoderma* Zalessky) показано на таблице.

Таблица 3. Распределение признаков между родами пермских плауновидных Ангариды

Роды плауновидных	Форма листовых подушек	Тип филлоидов	Генеративные органы	Возраст
Tundrodendron Neuburg, 1960	RND	?	?	P_2 kz
Paichoia Zalessky, 1936	HEX	?	?	P_2 kz
Signacularia Zalessky, 1929	RMB, RND	*Viatscheslaviophyllum kamiense* Esaulova	?	P_2 kz
Viatcheslavia Zalessky, 1936	RND, RMB	*Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub.	FZ	P_2 u
Sadovnikovia Naugolnykh, 1993	? RMB	*Viatscheslaviophyllum* sp.	? FZ	P_1 kg
Lophoderma Zalessky, 1937	RMB	? *Stenophyllum uninervium* Zalessky	?	P_1 ar

Форма листовых подушек: RND – округлая, RMB – ромбическая, HEX – гексагональная; тип генеративных органов: FZ – фертильные зоны.

Сравнение. От рода *Sadovnikovia* Naug., установленного на изолированных спорофиллах, отличается иными пропорциями спорофиллов (у *Viatcheslavia* они менее длинные) и наличием небольшого свободного пространства между основанием спорофилла и проксимальной частью спорангия. В остальном спорофиллы *Sadovnikovia* и *Viatcheslavia* очень близки, что указывает на филогенетическую связь этих родов. От рода *Cyclodendron* Krausel отличается наличием хорошо развитых парихнотических рубцов и присутствием достоверной лигулы, еще не отмечавшейся для рода *Cyclodendron*. Кроме этого, филлоиды *Cyclodendron*, обнаруженные в прикреплении к побегу (Anderson, Anderson, 1985, Pl. 24, 2; Pl. 25, 2, 3; Pl. 26, 1–3 и др.), более широкие, чем типичные *Viatscheslaviophyllum vorcutense*, характерные для *Viatcheslavia vorcutensis* и, возможно, наиболее близких видов *V. elongata* (этот вид был М.Ф. Нейбург описан в качестве подвида) и *V. cheiagensis*. Род *Viatcheslavia* и его субангарские виды (*V.* cf. *vorcutensis*) определялись из верхнепермских отложений разреза Даланкоу (Северный Китай, Джунгария). Из этого же разреза был описан вид *V. zinjiangensis*. Однако насколько можно судить о морфологии этих растений по фотографиям (не всегда качественным) при отсутствии графических изображений и достаточно полных описаний, эти лепидофиты из верхней перми Китая обнаруживают только поверхностное сходство с субангарскими вячеславиями.

Viatcheslavia vorcutensis Zalessky, 1936, emend. Neuburg, 1960

Рис. 92, 93, 94, A, B, D-F; табл. LXIV, 1–10.

Viatcheslavia vorcutensis: Zalessky, 1936, p. 240–243, figs. 6, 7.

Viatscheslavia vorcutensis: Залесский Чиркова, 1938, с. 16–18; Нейбург, 1960б, с. 16-24; Пухонто, Фефилова, 1983, с. 33, табл. II, 6; Наугольных, 2001в, 97–101 с.; 2005а, с. 19–31, рис. 7–11, 13, 14; табл. III–VII, VIII, 1,2; IX–XI.

Голотип (в действительности, лектотип; см. ниже, а также рис. 94, B, D, E). Указан М.Ф. Нейбург (1960а, фиг. 3); отпечаток фрагмента коры, воркутская серия, интинская свита, прав. Берег р. Воркута у п. Рудник.

Дополнительные сведения о голотипе: типовые образцы были изображены М.Д. Залесским (голотип (?): Zalessky, 1936, fig. 6; по всей видимости, этот же образец изображен М.Д. Залесским и Е.Ф. Чирковой, 1938, рис. 6 [рис. 6 в Zalessky, 1936 и рис. 6 в работе Залесского и Чирковой, 1938 не идентичны, хотя и изображают, скорее всего, один и тот же экземпляр]; затем рис. 6 из работы Залесского и Чирковой (1938) был репродуцирован М.Ф. Нейбург (1960а, фиг. 3); правый берег р. Воркуты у рудничного поселка; воркутская серия, (?) интинская свита. И в протологе, и в работе Нейбург голотип неправильно ориентирован: он должен быть повернут влево на 90°. При этом листовые подушки будут иметь не вертикально вытянутые, веретеновидные очертания, а широко-ромбические, горизонтально вытянутые очертания. Бывший «поперечный киль» надо рассматривать как вертикально ориентированное основание проводящего пучка филлоида с обкладкой из механических тканей; вся структура представляет собой вертикальный валик, типичный для *Knorria*-подобных остатков. Ямка в верхней части валика соответствует выходу проводящего пучка. Экземпляр сходной сохранности, но с более широко расставленными листовыми подушками изображен в: Наугольных, 2001в, табл. IX, 4.

Описание. В результате многолетних сборов растительных остатков в распоряжении автора оказалась представительная коллекция остатков *Viatcheslavia vorcutensis*, происходящих из нескольких местонахождений Среднего Приуралья (преимущественно, Полазна-1, Полазна-2 и Хохловка), относящихся к соликамскому горизонту уфимского яруса. Коллекция включает многочисленные фрагменты коры, а также отдельные отпечатки стволов различной сохранности, спорофиллы, филлоиды и корневые придатки. Помимо собственных сборов, была изучена представительная коллекция остатков *V. vorcutensis*, собранная Г.Т. Мауэром и хранящаяся в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского.

Наиболее часто встречаемой категорией ископаемых остатков *V. vorcutensis* являются фрагменты стволов, как правило, декортицированных в той или иной степени, а также коры, представленной различными формами сохранности и принадлежавших разным участкам побегов и стволов растений различного возраста. Морфология таких фрагментов может очень существенно различаться. Для остатков, сходных с *V. vorcutensis* разных форм сохранности использовалось, по меньшей мере, еще два родовых названия: *Rhyzodendron* Zalessky и *Knorriopsis* Zalessky.

При изучении более полных монотопных выборок и крупных фрагментов стволов *V. vorcutensis* удалось установить основные варианты

форм сохранности и изменение морфологии коры в пределах ствола одного растения.

Формы сохранности. Остатки *V. vorcutensis* в имеющейся коллекции представлены тремя основными формами сохранности. В самом благоприятном случае сохраняется естественная поверхность коры. На корах этой формы сохранности ясно различимы листовые подушки округлых (при свободном расположении относительно друг друга) или ромбических (при более тесном расположении) очертаний, несущие линейный поперечный листовой рубец. Как правило, хорошо видны лигульная ямка и парихны. На позитивных отпечатках листовая подушка и листовой рубец выступают над поверхностью коры, а парихны и лигульная ямка сохраняются в виде небольших депрессий. На негативных отпечатках наблюдается обратный рельеф.

При худшей форме сохранности, когда внешние покровы перидермы не сохраняются, хорошо заметно лишь выступающее основание листовой подушки с точечным рубчиком от проводящего листового пучка. Иногда сохраняется поперечное ребро, разделяющее подушку на две неравные части, причем верхняя из них меньше по размеру и менее выпуклая. Эта форма сохранности вячеславий была описана под собственным родовым названием *Rhyzodendron* (*R. talatanum* Zal.).

Самая плохая сохранность соответствует типу сохранности *Knorria*. В этом случае сохраняются небольшие продольные валики, соответствующие листовым подушкам, иногда – с маленьким рубчиком в дистальной части. Остатки коры и стволов такой сохранности были описаны как *Knorriopsis uralica* Zal (Залесский, Чиркова, 1938) и *Knorria* sp. (Шомысов, 1949). Эти овальные продольно вытянутые валики очевидно соответствуют гиподермальной обкладке проводящего пучка, располагающейся под листовой подушкой.

Изменение морфологии коры в пределах одного ствола. Для многих ангарских и субангарских плауновидных характерно изменение размера, формы и плотности расположения листовых подушек в пределах одного побега или ствола (Meyen, 1976; Мейен, 1990а). Особенно характерным является образование циклических зон сближенного расположения листовых подушек, которые на таких участках побегов становятся крупнее нормальных в два-три раза. В зонах нормального роста листовые подушки маленькие и далеко отстоящие друг от друга. Существует два возможных объяснения этого феномена. Первое связывает появление зон сближенных подушек с генеративными циклами, второе – с фенологической сезонностью, сказывавшейся на динамике роста растения. По мнению автора, следует объединить обе интерпретации, поскольку в условиях отчетливой сезонности генеративные циклы, как правило, ей соподчинены.

Интересно, что такое циклическое изменение морфологии коры никогда не встречается у экваториальных лепидофитов порядка Lepidocarpales, но весьма характерно как для ангарских лепидофитов, так и для плауновидных предполагаемой умеренной зоны южного полушария, произраставших в условиях сезонного климата на материках Гондваны. Одним из примеров таких растений является *Cyclodendron leslii* (Seward) Krausel, остатки которого довольно типичны для средней части формации Экка Южной Африки (так называемые "Mid-Ecca coal swamps"). При общей морфологии побега, сходной с *Viatcheslavia*, *Cyclodendron* несет узкие зоны более крупных и ближе расположенных по отношению друг к другу листовых подушек. На участке протяженностью около 25 см может насчитываться до 4–5 таких зон замедленного роста (Anderson, Anderson, 1985, Pl. 24, 1, 2; Pl. 25, 1; Pl. 28, 1; Pl. 29, 1–6).

В зонах ускоренного или нормального роста листовые подушки очень маленькие и далеко расставленные друг от друга.

Морфология спорофиллов. Спорофиллы, без сомнения принадлежавшие плауновидному *Viatcheslavia vorcutensis*, были впервые изображены, но не описаны автором настоящей работы (Наугольных, 1994; 1998з, с. 29, рис. 9, C–G). Спорофиллы имеют ромбические или субтреугольные очертания. В средней части спорофилла располагается единственная средняя жилка, как правило, хорошо развитая, но отчетливо наблюдающаяся только в проксимальной части спорофилла. Верхушка оттянутая, приостренная, иногда может слега отгибаться в ту или иную сторону. К основанию спорофилла его края сужаются. В редких случаях они могут нести небольшие угловатые выросты, придающие спорофиллу сходство с наконечником стрелы. В основании спорофилла располагается поперечно вытянутый овальный рубец, скорее всего образованный отделительным слоем. Исходя из наличия этого рубца, можно предположить, что после генеративного сезона спорофиллы опадали. Средняя длина спорофилла, судя по имеющимся образцам, достигала двух-трех сантиметров при максимальной ширине 1 см.

Спорангий располагался в проксимальной части спорофилла. Спорангий овальной или суб-

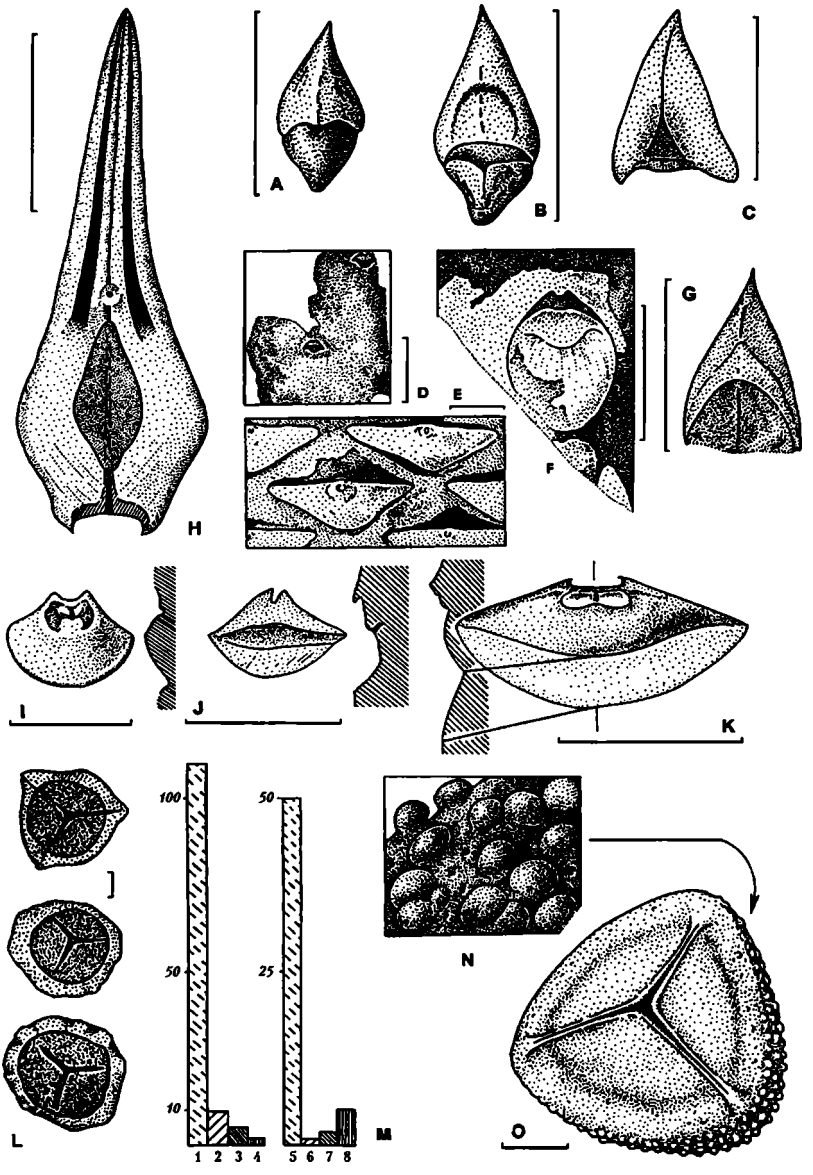


Рис. 93. *Viatcheslavia vorcutensis* Zal.

A–C, G, H – строение спорофиллов: A – экз. ГГМ 0837-056 ФЛ 04470, B – экз. ГГМ 0837-056 ФЛ 04470, C – экз. ГГМ 0837-122 ФЛ 04533, G – экз. ГГМ 0837-040 ФЛ 04454, H – реконструкция спорофилла (вид с адаксиальной поверхности) по экз. ГИН 3773(11)/314(93); D – фрагмент коры с широко расставленными мелкими листовыми подушками, экз. ГГМ 0837-032 ФЛ 04445; E – фрагмент коры с широкими поперечно вытянутыми листовыми подушками, экз. ГГМ 0837-043 ФЛ 04457; F – листовая подушка овальных очертаний с лигульной ямкой в верхней части, экз. ГГМ 0837-030 ФЛ 04443; I – листовая подушка с хорошо сохранившимися рубцами парихн и рубчиком проводящего пучка, экз. ГГМ 0837-023 ФЛ 04435; J – поперечно вытянутая листовая подушка с лигульной ямкой в верхней части, экз. ГГМ 0837-011 ФЛ 04423; K – поперечно вытянутая листовая подушка, экз. ГГМ 0837–016 ФЛ 04428; L, N, O – строение микроспор *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; L – зарисовки микроспор из препаратов с глицерин-желатиновой средой, сделанные под оптическим микроскопом; O – общее строение споры; N – характер дистальной поверхности споры; видны многочисленные гранулы и мелкие перфорации;

⇐ **Рис. 93** (окончание)

М – количественное соотношение спор и пыльцы, а также макроостатков в одном из изученных местонахождений (Полазна); цифрами на вертикальной оси показано общее количество подсчитанных экземпляров; споры и пыльца: 1 – микроспоры *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (*Densoisporites polaznaensis* Naug. et Zavial.); 2 – *Vittatina*; 3 – *Cladaitina*; 4 – *Calamospora*; макроостатки: 5 – *Viatcheslavia vorcutensis*; 6 – Peltaspermales (?) indet.; 7 – *Rufloria*; 8 – *Paracalamites*. Местонахождения: Чердынь (A, B, I, K); Хохловка (C, D–G, J); Полазна-1 (H, L).

Длина масштабной линейки: 1 мкм (O); 20 мкм (L); 3 мкм (E, I); 5 мкм (A, C, G, J, K); 1 см (B, D, F, H).

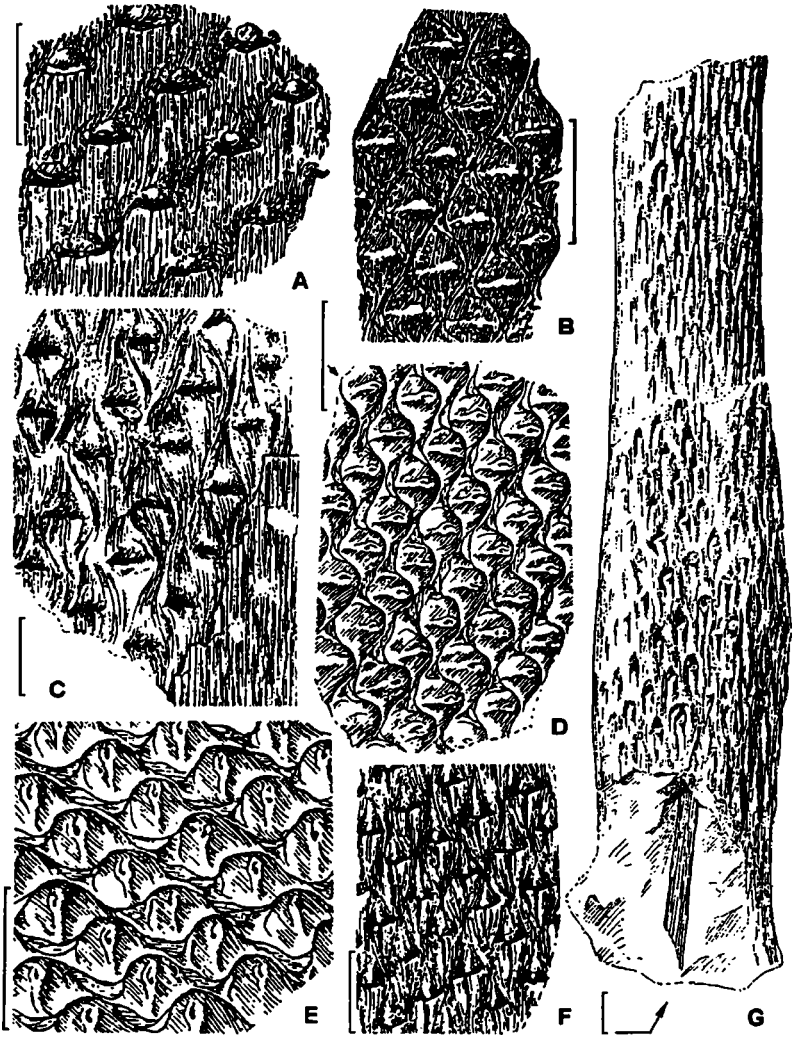


Рис. 94. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky: канонические изображения типовых экземпляров, а также видов, помещенных в синонимику *V. vorcutensis*.

A – *V. vorcutensis* (Zalessky, 1936, fig. 7; синтип); B – *V. vorcutensis* (Zalessky, 1936, fig. 6; голотип); C – *Rhyzodendron talatanum* Zalessky (Залесский, Чиркова 1938, фиг. 18; голотип); D, E – *V. vorcutensis* (Залесский, Чиркова, 1938, фиг. 11), в положении, данном М.Д. Залесским и Е.Ф. Чирковой (D) и предлагаемом автором (E); F – *V. vorcutensis* (Залесский, Чиркова, 1938, фиг. 12; синтип); G – *Knorriopsis uralica* Zalessky (Залесский, Чиркова, 1938, фиг. 81; голотип). Местонахождения: A, B, D–F – правый берег р. Воркута у п. Рудник; C – правый берег р. Малая Талата; G – правый (?) берег р. Воркута ниже рудника, под пластом угля VIII (обр. 36 Т.Пономарева; М.Ф. Нейбург считала, что этот образец происходит с левого берега). Длина масштабной линейки – 1 см.

ромбической формы, своими очертаниями повторяет очертания базальной части спорофилла. Между основанием спорофилла и спорангием, как правило, остается небольшое свободное пространство 2–3 мм шириной, в котором видна базальная часть средней жилки. Поверхность основания спорофилла и его проксимальной части может быть осложнена морщинками, идущими параллельно краю спорофилла. Рядом с дистальной частью спорангия одного из спорофиллов наблюдается небольшая округлая ямка 1,7 мм в диаметре с точечным рубчиком посредине. Эта структура, по всей видимости, должна соответствовать лигульной ямке.

У трех экземпляров спорофиллов *V. vorcutensis*, имеющихся в коллекции, в дистальной, приверхушечной части спорофилла вдоль средней жилки располагаются две темноокрашенные продольные полосы, скорее всего, соответсвующие устьичным полосам, известным у спорофиллов и филлоидов других пермских плауновидных (Гоманьков, Мейен, 1986; Наугольных, 1994).

Замечания. Некоторые из спорофиллов *Viatcheslavia vorcutensis* напоминают остатки, описанные как *"Lepidostrobophyllum" hastatum* (Lesq.) Chal. и *"L." junlianense* (Zhu et al., 1983) из верхнепермских отложений южной части провинции Сычуань (Китай). Встречающиеся в этих же отложениях филлоиды *Lepidophylloides muaiensis* Zhu, Hu et Li сходны с *Viatscheslaviophyllum*. К сожалению, скудость сведений об этих китайских остатках плауновидных не позволяет провести их более детальное сравнение со спорофиллами и филлоидами *Viatcheslavia*.

Местонахождения. Полазна, Хохловка, Чумкасский карьер, Сылва-1, Сылва-2, Алебастрово.

Заключение

1. В работе проанализированы все имеющиеся к настоящему времени данные по ассельской, сакмарской, артинской и кунгурской флорам Западной Ангариды (Приуралье). Кроме этого, приведены общие данные по флорам уфимского и казанского ярусов. Поскольку местонахождения растительных остатков раннепермского возраста приурочены к стратотипическому для ассельского-кунгурского ярусов региону, полученные данные позволяют уточнить палеонтологическую характеристику ярусов нижнего отдела пермской системы и повысить их корреляционный потенциал.

2. Приведена характеристика изученных комплексов растительных остатков (=флористических комплексов) в интервале от ассель-ского до кунгурского яруса включительно, также расмотрены верхнекаменноугольный (гжельский) и раннеуфимский (полазненский) флористические комплексы этого региона. От-дельные флористические комплексы объедине-ны по ряду общих таксонов в надкомплексы более широкого стратиграфического и геогра-фического распространения. Автором выделе-ны следующие флористические комплексы (см. таблицу):

Таблица 4. Флористические комплексы, выделенные автором, и таксоны, наиболее для них характерные

Флористические комплексы	Наиболее характерные таксоны высших растений
Среднее и Южное Приуралье	
Комплекс H **(=Юговский)**	*Pecopteris* sp., *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neub., *P.* aff. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Permotheca* cf. *disparis* (Zal.) Naug.
Комплекс G **(=Полазненский)**	*Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Intia* cf. *variabilis* Neub.
Комплекс F **(=Кунгурский)**	*Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. comb. nov., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *P. biarmica* Zal., *P. stenophylloides* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *P. tchekardensis* Vlad., *P. suksunensis* Zal., *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Bardia mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *Kerpia macroloba* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*A.*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatus* (Zal.) Doweld et Naug., *S. pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* Zal., *W. bardaeana* Zal., *Bardella splendida* Zal. emend. Naug. emend. nov., *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *S. danilovii* Suchov, *S. subpatula* Suchov, *S. macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. dombrovskae* Vlad., *Cordaicarpus uralicus* Dombr.
Комплекс E **(=Переходный (смешанный) верхнеартинско-нижнекунгурский)**	*Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Schmalh., *Pecopteris leptophylla* Bunb., *P. crenulata* Brongn., *Sphenopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. duvanica* Vlad., *Tylodendron speciosum* Weiss
Комплекс D **(=Верхнеартинский)**	*Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Wess, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr.

Таблица 4 (окончание)

Комплекс С **(=Нижнеартинский)**	*Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *Calamites gigas* Brongn., "*Cordaites lancifolius*" Schmalh.
Комплекс В **(=Кондуровский)**	*Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Permotheca* sp., *Ernestiodendron* sp.
Комплекс А **(=Холодноложский)**	*Cardiocarpus* (?) sp., *Radicites* sp., *Tylodendron* sp., *Walchia* sp.; дополнительные данные (Владимирович, 1986): *Walchia schneiderii* Zeill., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Samaropsis* cf. *naumichensis* Zal.
Оренбургский	*Walchia* spp., *Cardiocarpus* sp, *Trigonocarpus* sp., *Cornucarpus* sp., *Peltaspermum goniacantus* Naug., sp. nov., *Calamites* sp.
	Печорское Приуралье (Кожимский разрез)
Южно-интинский	*Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal., *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, *Prynadaeopteris* (?) sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., *Lepeophyllum* sp., *Vojnovskya* sp., *Samaropsis vorcutana* Tschirk.
Кожимрудницкий	*Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamitina* cf. *striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Pecopteris* (*Asterotheca* ?) *kojimensis* Zal., *P.* cf. *borealis* Zal., *Zamiopteris* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus* aff. *cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* spp., *Sylvella* (?) sp.
Чернореченско-кожимский	*Rufloria* (*Alatorufloria*) ex gr. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Cordaites* sp., *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zal.
Верхнекосьинский	?*Biarmobaiera uralensis* Zal., *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Cordaites* spp., *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp.
Нижнекосьинский	*Rufloria* aff. *tajmyrica* (Swed.) S.Meyen, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov.

Были проанализированы все изученные местонахождения растительных остатков, их возраст, стратиграфическое положение и таксономический состав. В работе приведены стратиграфические колонки изучавшихся местонахождений с послойной привязкой растительных остатков. Все установленные флористические комплексы привязаны как к местным и региональным стратиграфическим подразделениям (свитам, горизонтам), так и к ярусам общей шкалы, что позволяет использовать эти комплесы для межрегиональных корреляций и для геологического картирования. Проведено стратиграфическое сопоставление вмещающих отложений по выделенным комплексам с синхронными отложениями в других регионах (Западной Европе, Печорском бассейне, Кузбассе, Дальнем Востоке).

2. В работе рассмотрены смешанные флоры пермского периода и их значение для палеофитогеографических реконструкций. Дано объяснение феномена образования смешанных флор. При образовании смешанных флор миграционные процессы и встройка элементов-мигрантов в новые для них растительные сообщества были обусловлены тем, что растения-мигранты либо занимали еще свободные ниши, либо реализовывали экологические лицензии за счет физиологических преимуществ. Катистемия новых таксонов в неаутентичную им растительность указывает, с одной стороны, на экологическую природу мигрантов (они были ценотолерантами или ценофобами) и, с другой стороны, на степень организации сообществ, в которые происходило внедрение (они находились в неравновесном состоянии).

3. Предложена палеофитоценотическая ординация раннепермской растительности Западной Ангариды. Рассмотрена динамика изменения разнообразия высших растений на временном интервале от ассельского до уфимского веков. При этом было установлено резкое изменение структуры растительных сообществ в пределах указанного региона на рубеже кунгурского и уфимского веков, вызванное региональным экологическим кризисом, связанным с изменением режима сезонных увлажнений. Рассмотрены палеофитоценозы ранней перми Приуралья. Выделены следующие палеосинтаксоны: рипарийно-субплакорные сообщества: порядок Walchialia Naug. ord. nov., союз Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii Naug. all. nov., ассоциация Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium Naug.

ass. nov.; водные и полуводные сообщества: класс Phyllotheco-Paracalamitea Naug. cl. nov., порядок Phyllotheco-Paracalamitalia Naug. ord. nov., союз Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis Naug. all. nov., Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis, ass. nov.; для всех палеосинтаксонов даны диагностические ключи.

4. Описано более сорока таксонов пермских птеридофитов и голосеменных, при этом некоторые из них были установлены впервые (*Peltaspermum goniacanthus* Naug. sp. nov., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Paracalamites tubicinus* Naug. sp. nov., *Psygmophyllodendron uralensis* Naug. gen. et sp. nov., *Permotheca bifurcata* Naug. sp. nov., *P. deodara* Naug. sp. nov., *Permoxylocarpus trojanus* Naug. gen. et sp. nov., *Praephylladoderma leptoderma* Naug. gen. et sp. nov. Предложены новые комбинации *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. comb. nov., *Permotheca fimbriata* (Zal.) Naug. comb. nov.

Summary

Permian floras of the Urals

Serge V. Naugolnykh

During the last decades many palaeontologists and stratigraphers around the world made great efforts to study the Permian system in different aspects, giving especially deep attention to its stage scale and boundaries. Permian floras of the Urals, stratotype region of the Permian system, could also be used both for additional palaeontological support of the standard stages of the Lower (Cis-Uralian) subsystem of the Permian and for creating the stratigraphic succession of the palaeofloristic assemblages.

The main scope of the present work is characteristics of the established palaeofloristic assemblages, and description of the Permian plants studied by means of macromorphological and epidermal-cuticular methods. General stratigraphic and lithological information is given for all the localities studied. The palaeoecological interpretation of the described palaeofloristic assemblages, including their significance for reconstruction of initial plant communities, is discussed. Mixed Permian floras phenomenon and palaeophytogeographic context of the Permian vegetation evolution are considered for comprehensive understanding of plant migration mechanism and evolutionary trends that took place during the Permian. History of study of Permian plants of the Urals is reviewed in detail.

The author substantiates the existence of the following paleofloristic assemblages for the Permian of the Urals. The assemblages form two parallel successions: one for the South and Middle Urals and Cis-Urals, and the other for the Kozhim section located northwards, closer to the Pechora coal basin.

The South and Middle Urals palaeofloristic assemblages:

Gzelian superassemblages:

Orenburgian assemblage: *Walchia* spp., *Cardiocarpus* sp. A, *Cardiocarpus* sp. B, *Trigonocarpus* sp. A, *Trigonocarpus* sp. B, *Cornucarpus* sp., *Peltaspermum goniacantus* Naug., sp. nov., *Calamites* sp., *Dadoxylon* sp., *Carpolithes* sp. Locality: Aidaralash, layer 17/2.

Asselian-Sakmarian superassemblage:

Assemblage A (Kholodnolozhian assemblage): *Cardiocarpus* (?) sp. C, *Radicites* sp., *Tylodendron* sp., *Walchia* sp.; additional data (Vladimirovich, 1986): *Walchia schneiderii* Zeill., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Samaropsis* cf. *naumichensis* Zal. Locality: Aidaralas, layer 21.

Assemblage B (Kondurovian assemblage): *Paracalamites* cf. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Permotheca* sp.; additional data (Vladimirovich, 1986): *Walchia piniformis* (Schloth.) Sternb., *Odontopteris* (?) sp., *Ernestiodendron* sp. Localities: Aktasty, Beltushka, Bolshoi Ik (borehole 20), Karatavly, Kondurovka, Kropachevo, Sim, Chulpan.

Artinskian-Kungurian superassemblage:

Assemblage C (=Lower Artinskian assemblage): *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (Vladimirovich, 1981); *Calamites gigas* Brongn., "*Cordaites lancifolius*" Schmalh. (Gorsky, 1977). Localities: Ut (Bisert), Nizhniy Belokatai.

Assemblage D (=Upper Artinskian assemblage): *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Wess, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr. Localities: Urma-1, Urma-2, Shaidury, Shamary, Kushkajak, Mechetlino, Mesjagutovo-1, Mesjagutovo-2.

Assemblage E (=Transitional or Mixed Upper Artinskian – Lower Kungurian assemblage): *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Schmalh., *Pecopteris leptophylla* Bunb., *P. crenulata* Brongn., *Sphenopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. duvanica* Vlad., *Tylodendron speciosum* Weiss. Localities: Berezovka, Krasniy Luch, Molebka, Sabanakovo, Jaushevo.

Assemblage F (=Kungurian or Bardian assemblage): *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Viatscheslaviophyllum* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Equi-*

setinostachys peremensis (Zal.) Naug. comb. nov., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *P. biarmica* Zal., *P. stenophylloides* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. helenaeana* Zal., *P. tchekardensis* Vlad. (this species is very close to *P. leptophylla* Bunb.), *P. suksunensis* Zal., *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *R.* aff. *helenaeanum* (Zal.) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Zamiopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Flabellofolium* sp., *Bardia mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *Kerpia macroloba* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*A.*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatum* (Zal.) Doweld et Naug., *S. pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., *Vojnovskya* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* Zal., *W. bardaeana* Zal., *Bardella splendida* Zal. emend. Naug. emend. nov., *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *S. danilovii* Suchov, *S.* ex gr. *erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., *S. subpatula* Suchov, *S. tuberculata* Dombr., *S. macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. dombrovskae* Vlad., *S.* (?) *extensa* Neub., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *C.* ex gr. *chalmerianus* Dombr. vel *parvus* Dombr. Localities: Aleksandrovskoe, Arti-1, Arti-2, Achit, Butyrki, Bykovo, Zelkovo, Krasnaya Glinka, Kriulino, Krutaya Katushka, Matveevo, Nech, Nizva, Noviy Bugalysh, Rakhmangulovo, Salamatsky Log (=Kishert), Sarsy (=Emandelka), Sosnovoe-1, Sosnovoe-2, Urzevo, Chekarda-1, Chekarda-2, Julaevo.

Ufimian superassemblage:

Assemblage G (=Polaznian assemblage, combined typical and atypical Solikamskian assemblages): *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Intia* cf. *variabilis* Neub., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Phyllotheca* sp. Localities: Alebastrovo, Volim, Polazna, Sylva-1 (lower [siltstone] part of the section), Sylva-2 (lower [siltstone] part of the section), Khokhlovka, Chumkassky quarry, Chusovskaya Strelka.

Assemblage H (=Jugovian assemblage, unites the localities of Sheshminian age): *Pecopteris* sp., *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neub., *P.* aff. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Signacularia* (?) sp., *Viatscheslaviophyllum* cf. *kamiense* Esaulova, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Permotheca* cf. *disparis* (Zal.) Naug. Localities: Vyshka (Motovilikha), Levshino, Muljanka, Sylva-1 (upper [sandstone] part of the section), Sylva-2 (upper [sandstone] part of the section).

Assemblage I (Assemblage of Copper Sandstones): *Paracalamites* sp., *Phyllotheca* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Sphenophyllum stouckembergii* Schmalhausen, *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, *Sphenopteris* sp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *C.* aff. *olgae* Naug., *Gracilopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuniefolium* (Kutorga) Shimper, *Peltaspermum qualenii* Naug., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Pseudovoltzia* sp., *Walchianthus* sp., *Kerpia belebeica* Naug., *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen, *Araucarites kutorgae* Geinitz, *Dadoxylon* spp. Localities: Belebei Copper Mines.

The Kozhim section paleofloristic assemblages:

Lower Kosjinskian assemblage (Sakmarian): *Paracalamites* sp.A, *P.* ex gr. *laticostatus* Zal., *Calamites* sp., *Pecopteris* aff. *denticulata – cristata* Brongn., *Pecopteris* aff. *alata* Brongn., *Pecopteris* aff. *ripensis* Zal., *Flabellofolium* (?) sp., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Cordaicarpus* sp. A, *Cordaicarpus* (?) sp. B, *Carpolithes* sp. Locality: Kozhim-1.

Upper Kosjinskian assemblage (Lower Artinskian): *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp., ?*Biarmobaiera uralensis* Zal., *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Cordaites* spp., *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp. Locality: Kozhim-2.

Chernorechensko-Kozhimskian assemblage (Upper Artinskian-Lower Kungurian): *Paracalamites* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) ex gr. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Cordaites* sp., *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zal. Locality: Kozhim-3.

Kozhimrudnitskian assemblage (Kungurian): *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamitina* cf. *striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Pecopteris* (*Asterotheca* ?) *kojimensis* Zal., *P.* cf. *borealis* Zal., *Zamiopteris* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites*

sp., *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus* aff. *cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* spp., *Sylvella* (?) sp. Locality: Kozhim-4.

Juzhno-Intinskian assemblage (Ufimian): *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, *Prynadaeopteris* (?) sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis vorcutana* Tschirk. Locality: Kozhim-5.

The assemblages listed above are based on the changing of taxonomic composition of pteridophytes and gymnosperms. Presence in the assemblages of the characteristic and index taxa and belonging to the stratotype sections and areas of the Permian (mostly, Lower Permian or Cis-Uralian) allowed to determine their exact age.

Lateral distribution of the assemblages along the western slope of the Urals helps to correlate the sections studied. In Asselian-Sakmarian interval this correlation is proved by data on invertebrate fauna (ammonoids, fusulinids, conodonts, brachiopods, pelecypods). Correlation of the sections, both of Urals and remote areas such as Siberia, Russian Far East and Europe, is proposed on the basis of common plant taxa, therefore the palaeofloristic assemblages established could be used both for basinal and interregional correlations.

The assemblages directly correspond to the main phases in vegetation evolution during Permian period in the Urals region. Considerable decreasing in number of higher plant taxa taking place on the Kungurian/Ufimian boundary is found. This decreasing reflects regional ecologic crisis provoced by aridization acccording to the recent lithological and sedimentological data.

Taxonomic peculiarities of the localities studied together with palaeoecologically important characters of the plants including morphology and epidermal-cuticular structure, and also typological extrapolation with previously reconstructed Late Palaeozoic plant communities were used for reconstruction of palaeophytocoenoses that existed during Permian (mostly Early Permian) on the western slope of the Urals. Several different level syntaxa are established for the first time:

Mesophyllous-xerophyllous communities:

Synorder *Walchialia* Naugolnykh, ord. nov.

Alliance *Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii* Naugolnykh, all. nov.

Association *Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium*, Naugolnykh. assoc. nov.

Hydrophyllous-hygrophyllous communities:

Synclass *Phyllotheco-Paracalamitea* Naugolnykh, cl. nov.

Synorder *Phyllotheco-Paracalamitialia* Naugolnykh, ord. nov.

Alliance *Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis* Naugolnykh, all. nov.

Association *Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis* Naugolnykh, ass. nov.

Diagnostic keys for all the syntaxa established are given.

The application of different techniques (such as epidermal-cuticular study by means of optic, luminscent or UV microscopy, and SEM, study of permineralized remains in slides and SEM with following micropreparation of morphologically important parts of the plants) allowed to describe several new taxa and change taxonomic status of several previously established taxa and make them more natural. Synonymy of several taxa was reconsidered and in some cases increased because of removal of late synonyms established on different organs which originally belonged to one and the same parent plant. For all new taxa and some of reconsidered taxa English diagnoses were given. Following taxa are described:

Bryophytes: *Intia* cf. *variabilis* Neuburg.

Sphenophytes: *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov., emend. nov., *Paracalamites tubicinus* Naugolnykh, sp. nov., *Calamites gigas* Brongniart, *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, emend. Naugolnykh,

Pteridophylls of uncertain affinity: *Sphenopteris* (*Eusphenopteris*) aff. *neuropteroides* Boulay, emend. Novik,

Lycopodiophytes: *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, emend. Neuburg.

Pteridosperms: *Trigonocarpus* spp., *Peltaspermum goniacanthus* Naugolnykh, sp. nov., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *artipinnatum* (Zalessky) Naugolnykh, *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Psygmophyllodendron uralensis* Naugolnykh, *Permotheca bifurcata* Naugolnykh, sp. nov., *Permotheca deodara* Naugolnykh, sp. nov., *Permotheca fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh, comb. nov., *Permotheca disparis* (Zalessky) Naugolnykh, *Permotheca* sp., *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, gen. et sp. nov., *Praephyllladoderma leptoderma* Naugolnykh, gen. et sp. nov.

Conifers: *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* Zalessky, *W. bardaeana* Zalessky,

Bardella splendida Zalessky, *Coenoxylon* cf. *scottii* Zalessky, *Tylodendron* sp.

Ginkgophytes sensu lato (representatives of Ginkgoales order and closely related taxa): *Karkenia* spp.

Vojnovskyaleans: *Gaussia* (al. *Paravojnovskya*) *imbricata* Naugolnykh,

Isolated seeds of uncertain systematic position: *Sakmarospermum uralicum* Naugolnykh, gen. et sp. nov., *Cardiocarpus* cf. *cordatus* (Eichwald) Schmalhausen, *Cordaicarpus* spp., *Carpolithes* sp., *"Cornucarpus"* sp.,

Woods of coniferophyte affinity: *Dadoxylon* spp.

Radix incertae sedis: *Radicites* sp.

Taxonomic status of Psygmophyllaceae family is discussed, as well as taxonomic composition and morphology of gymnosperms belonging to Vojnovskyales order. New taxonomy of the Permian plants studied was used as a background for vegetation reconstruction and phytostratigraphical correlation of the strata.

Resume

Les flores permiennes de l'Oural

Serge V. Naugolnykh

Depuis récentes décennies des stratigraphes et paléontologues du monde entier se sont intéressés particulièrement à l'examen du système permien aussi qu' à la standardisation de ces étages et frontières stratigraphiques.

Plusieurs groupes internationaux d'experts ont reconnu les caractéristiques des étages du permien inférieur comme correspondant aux standards de la Commission Stratigraphique Internationale. Ainsi, les étages asselien, sakmarien, artien et kungurien ont obtenu leur statut mondial et ont prouvé la priorité des études russes dans le domaine du permien inférieur.

Il existe néanmoins des problèmes liés à typifier les frontières des étages asselien, sakmarien, artien et kungurien dans la région stratotypique (Cis-Oural Moyen et du Sud).

On a longtemps considéré que les dépôts du carbonifère supérieur aussi que ceux assel-sakmariens ne contenaient pas de restes de plantes. La description détaillée des Complexes macrofloristiques de cette période et celle des flores artiennes-kunguriennes élargit tangiblement la caractéristique stratotypique des coupes du permien inférieur et leur rendra plus d'importance comme standard international, aidera à déterminer les frontières de ces subdivisions dans d'autres régions.

La synthèse des données sur les flores asselienne, sakmarienne, artienne et kungurienne de la région stratotypique – partie de l'Angaride de l'Ouest, permet d'établir la succession stratigraphique modèle des Complexes typiques macrofloristiques. Cette succession simplifiera considérablement des corrélations entrerégionales, aidera à reconstruire les changements phylocénogénétiques des groupes des plantes supérieures dans la période permienne. Les dépôts permiens du Cis-Oural représentent une des plus complètes successions de cet intervalle stratigraphique dans le monde entier, ce qui élargit beaucoup la possibilité d'analyser le passage du paléophyte au mésophyte.

L'étude des flores permiennes inférieures de l'Angaride de l'Ouest a permis dans la limite des étages gzelien-oufimien de distinquer douze Complexes floristiques réunis en quatre sur-Complexes: gzelien, asselien-sakmarien, artien-kungurien, oufimien.

L'Oural Sud et Moyen: les complexes paléofloristiques

Sous-Complexe Gzhelien:

Coplexe Orenburgien: *Walchia* spp., *Cardiocarpus* sp. A, *Cardiocarpus* sp. B, *Trigonocarpus* sp. A, *Trigonocarpus* sp. B, *Cornucarpus* sp., *Peltaspermum goniacantus* Naug., sp. nov., *Calamites* sp., *Dadoxylon* sp., *Carpolithes* sp. Localité: Aidaralash, couche 17/2.

Sous-Complexe Asselien-Sakmarien:

Complexe A (Complexe Kholodnolozhien): *Cardiocarpus* (?) sp. C, *Radicites* sp., *Tylodendron* sp., *Walchia* sp.; données supplémentaires (Vladimirovich, 1986): *Walchia schneiderii* Zeill., *W.* cf. *parvifolia* Florin, *Samaropsis* cf. *naumichensis* Zal. Localité: Aidaralash, couche 21.

Complexe B (Complexe Kondurovien): *Paracalamites* cf. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Permotheca* sp.; donnés supplémentaires (Vladimirovich, 1986): *Walchia piniformis* (Schloth.) Sternb., *Odontopteris* (?) sp., *Ernestiodendron* sp. Localités: Aktasty, Beltushka, Bolshoi Ik (trou 20), Karatavly, Kondurovka, Kropachevo, Sim, Chulpan. Чулпан.

Sous-Complexe Artien-Kungurien:

Complexe C (=Complexe Artien Inférieur): *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (Vladimirovich, 1981); *Calamites gigas* Brongn., "*Cordaites lancifolius*" Schmalh. (Gorsky, 1977). Localités: Ut (Bisert), Nizhniy Belokatai.

Complexe D (=Complexe Artien Supérieur): *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. frigidus* Neub., *Paracalamites* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp., *Tylodendron speciosum* Wess, *Rufloria* sp., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* sp., "*Carpolithes*" *gigantheus* Dombr. Localités: Urma-1, Urma-2, Shaidury, Shamary, Kushkajak, Mechetlino, Mesjagutovo-1, Mesjagutovo-2.

Complexe E (=Complexe Transitional ou Mixte Artien Supérieur–Kungurien Inférieur): *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Schmalh., *Pecopteris leptophylla* Bunb., *P. crenulata* Brongn., *Sphenopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. duvanica* Vlad., *Tylodendron speciosum* Weiss. Localités: Berezovka, Krasniy Luch, Molebka, Sabanakovo, Jaushevo.

Complexe F (=Complexe Kungurien ou Bardien): *Sadovnikovia belemnoides* Naug., *Viatscheslaviophyllum* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. comb. nov., *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug., *P. biarmica* Zal., *P. stenophylloides* Zal., *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., *Bowmanites biarmensis* Naug., *Ptychocarpus distichus* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal., *P. helenaeana* Zal., *P. tchekardensis* Vlad. (cette espèce proche à *P. leptophylla* Bunb.), *P. suksunensis* Zal., *Demetrocarpus limbatus* Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug., *R.* aff. *helenaeanum* (Zal.) Naug., *Gracilopteris lonchophylloides* Naug., *Zamiopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Flabellofolium* sp., *Bardia mauerii* Zal., *B. gracilis* Zal., *Kerpia macroloba* Naug., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*A.*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R. papillosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluch., *Suchoviella triquetraphora* Naug., *Bardocarpus aliger* Zal., *B. spicatus* Naug., *Gaussia imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatum* (Zal.) Doweld et Naug., *S. Pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., *Vojnovskya* sp., *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, *Walchia appressa* Zal., *W. bardaeana* Zal., *Bardella splendida* Zal. emend. Naug. emend. nov., *Bardospermum rigidum* S.Meyen, *Samaropsis triquetra* Zal., *S. danilovii* Suchov, *S.* ex gr. *erunakovensis* Radcz. vel *irregularis* Neub., *S. subpatula* Suchov, *S. Tuberculata* Dombr., *S. macroptera* Naug., *S.* (?) *complanata* Naug., *S. dombrovskae* Vlad., *S.* (?) *extensa* Neub., *Cordaicarpus uralicus* Dombr., *C.* ex gr. *chalmerianus* Dombr. vel *parvus* Dombr. Localités: Aleksandrovskoe, Arti-1, Arti-2, Achit, Butyrki, Bykovo, Zelkovo, Krasnaya Glinka, Kriulino, Krutaya Katushka, Matveevo, Nech, Nizva, Noviy Bugalysh, Rakhmangulovo, Salamatsky Log (= Kishert), Sarsy (=Emandelka), Sosnovoe-1, Sosnovoe-2, Urzevo, Chekarda-1, Chekarda-2, Julaevo.

Sous-Complexe Ufimien:

Complexe G (=Complexe Polaznien, Complexes Solikamskien typique et atypique): *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. emend. Neub., *Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Intia* cf. *variabilis* Neub., *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Phyllotheca* sp. Localites: Alebastrovo, Volim, Polazna, Sylva-1 (partie inférieure [marne] de coupe), Sylva-2 (partie inférieure [marne] de coupe), Khokhlovka, Chumkassky carrière, Chusovskaya Strelka.

Complexe H (=Complexe Jugovien, réunit les localités de l' âge Sheshminien): *Pecopteris* sp., *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neub., *P.* aff. *decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamites* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Signacularia* (?) sp., *Viatscheslaviophyllum* cf. *kamiense* Esaulova, *Rhachiphyllum* (=*Callipteris*) sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *Permotheca* cf. *disparis* (Zal.) Naug. Localités: Vyshka (Motovilikha), Levshino, Muljanka, Sylva-1 (partie superieure [grès] de coupe), Sylva-2 (partie supérieure [grès] de coupe).

Complexe I (Complexe de grès de cuivre): *Paracalamites* sp., *Phyllotheca* sp., *Calamites gigas* Brongn., *Sphenophyllum stouckembergii* Schmalhausen, *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky, *Sphenopteris* sp., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *C.* aff. *olgae* Naug., *Gracilopteris* sp., *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuniefolium* (Kutorga) Schimper, *Peltaspermum qualenii* Naugolnykh, *Tylodendron speciosum* Weiss, *Pseudovoltzia* sp., *Walchianthus* sp., *Kerpia belebeica* Naug., *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen, *Araucarites kutorgae* Geinitz, *Dadoxylon* spp. Localités: Belebei mines de cuivre.

La section de Kozhim: les complexes paléofloristiques

Complexe Kosjinskien inférieur (Sakmarien): *Paracalamites* sp.A, *P.* ex gr. *laticostatus* Zal.,

Calamites sp., *Pecopteris* aff. *denticulata – cristata* Brongn., *Pecopteris* aff. *alata* Brongn., *Pecopteris* aff. *ripensis* Zal., *Flabellofolium* (?) sp., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radcz., *Rufloria* aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen, *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Cordaicarpus* sp. A, *Cordaicarpus* (?) sp. B, *Carpolithes* sp. Localité: Kozhim-1.

Complexe Kosjinskien supérieur (Artien inférieur): *Paracalamites* sp., *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp., ?*Biarmobaiera uralensis* Zal., *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp., *Cordaites* spp., *Bardocarpus* sp., *Samaropsis* spp., *Cordaicarpus* spp. Localité: Kozhim-2.

Complexe Chernorechensko-Kozhimskien (Artien supérieur-Kungurien inférieur): *Paracalamites* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) ex gr. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Rufloria* sp., *Cordaites* sp., *Samaropsis* ex gr. *triquetra* Zal. Localité: Kozhim-3.

Complexe Kozhimrudnitskien (Kungurien): *Paracalamites frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichw.) Zal., *Paracalamitina* cf. *striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Pecopteris* (*Asterotheca* ?) *kojimensis* Zal., *P.* cf. *borealis* Zal., *Zamiopteris* sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) cf. *recta* (Neub.) S.Meyen, *Cordaites* sp., *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus* aff. *cordatus* (Eichw.) Schmalh., *Cordaicarpus* spp., *Sylvella* (?) sp. Localité: Kozhim-4.

Complexe Juzhno-Intinskien (Ufimien): *Paracalamitina striata* (Schmalh.) Zal. emend. Naug., *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, *Prynadaeopteris* (?) sp., *Rufloria* (*Alatorufloria*) aff. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) spp., *Lepeophyllum* sp., *Samaropsis vorcutana* Tschirk. Localité: Kozhim-5.

Les complexes sont distingués sur la base du changement des espèces des ptéridophytes et gymnospermes. La présence des genres clés et espèces caractéristiques, ainsi que l'appartenance des complexes aux sections typiques du permien inférieur détermine leur âge et position stratigraphique: carbonifère supérier, étage gzelien: Surcomplexe Gzhelien, Complexe Orenbourgien; permien inférieur, étage asselien: Complexe Kholodnolozhien, étage sakmarien: Complexe Kondurovien, Complexe Kosjinskien inférieur; étage artien: Complexe Artien inférieur, Complexe Artien supérieur, Complexe Kosjinskien supérieur; étage kungurien: Complexe Chernorechensko-Kozhimien, Complexe Kungurien (Bardien), Complexe Kozhimroudnitskien; permien supérieur, étage oufimien: Complexe Polaznien (Solikamskien), Complexe Juzhno-Intinskien. Les frontières des complexes distingués coincident partiellement avec des subdivisions régionales biostratigraphiques (horizons) distinguées auparavant.

La solidité latérale des complexes distingués dans la région de Cis-Oural (Angaride de l'Ouest) permet de corréler des dépôts examinés (coupes Aidaralash, Kondurovka, Sim, aussi que coupes dans des bassins de rivières Ai, Oufa, Sylva, Kama, Kozhim). Dans l'intervalle asselien-artien cette corrélation est justifiée par des données sur la faune de mer. D'après des taxons généraux on a comparé des dépôts examinés à des stratons en Sibérie, Extrême-Orient et Europe Occidentale. Ainsi, ces complexes floristiques peuvent aider à diviser et corréler des dépôts permiens inférieurs du Cis-Oural (Angaride de l'Ouest) aussi que pour des corrélations entrerégionales du permien de l'Angaride de l'Ouest, Centrale et d'Est et de l'Euramérique.

Les complexes et surcomplexes établis reflètent les étapes principales de l'évolution des plantes de l'Angaride de l'Ouest. A la limite des étages kungurien et artien on remarque une brusque défaillance de diversité taxonomique des complexes. Elle reflète une crise écologique régionale due, selon des données sédimentologiques, à l'aridisation régionale.

La structure des paléophytocénoses du permien inférieur du Cis-Oural est établie sur la base des études de taphonomie, particularités paléoécologiques des plantes, extrapolations typologiques avec des associations des plantes du Paléozoïque supérieur; sont distingués sept taxons de rangs différents: associations mesophylo-xerophyles: ordre Walchialia Naug. ord. nov., alliance Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii Naug. all. nov., association Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium Naug. ass. nov., hydrophylers et hygrophyles: classe Phyllotheco-Paracalamitea Naug. cl. nov., ordre Phyllotheco-Paracalamitalia Naug. ord. nov., association Equisetinostachys-Phyllothecion campanularis Naug. ass. nov. Les clés de diagnostic des classes des paléophytocénoses du permien inférieur de l'Angaride de l'Ouest sont présentées.

Les études épidermo-cuticulaires à base de microscopie optique, luminiscente et scannante (SEM), examen des débris végétaux minéralisés dans des préparations transparentes et dans le microscope scannant électronique a permis de rapprocher le status de certains taxons des plantes, connus auparavant, du status botanique (naturel) et élargir leur synonymie grâce à l'inclusion des taxons

déjà établis. De nouveaux taxons des ptéridophytes et gymnospermes permiens (sept espèces, trois genres) sont distingués: *Peltaspermum goniacanthus* Naug. sp. nov., *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., *Paracalamites tubicinus* Naug. sp. nov., *Permotheca bifurcata* Naug. sp. nov., *P. deodara* Naug. sp. nov., *Permoxylocarpus trojanus* Naug. gen. et sp. nov., *Praephylladoderma leptoderma* Naug. gen. et sp. nov. De nouvelles combinaisons de *Equisetinostachys peremensis* (Zalessky) Naug. comb. nov., *Permotheca fimbriata* (Zalessky) Naug. comb. nov. sont désignées. Le status taxonomique de la famille Psygmophyllaceae Zalessky aussi que celui de l'ordre Vojnovskyales sont précisés. La nouvelle taxonomie des flores étudées est devenue la base de la reconstruction floristique et division biostratigraphique, de la corrélation des dépôts étudiés.

Corrélations entrerégionales des étages standardisés du permien inférieur selon des données paléobotaniques

Il faut commencer le tour d'horizon des données paléobotaniques sur des corrélations entre-régionales des étages standardisés du permien inférieur par l'étude des dépôts frontaliers du carbonifère supérieur (étage gzhelien) et du permien inférieur (étage asselien). La frontière entre ces étages est établie comme étalon mondial (GSSP) par la Commission Internationale de Stratigraphie. Le niveau de la frontière – la base de la zone Bosbytauella bosbytauensis robusta (foraminifères), Schumardites (génozone selon des ammonoides), Schumardites confessus – Emilites plummeri (ammonoïdes), Streptognathodus (génozone selon des conodontes), Streptognathodus longilatus (conodontes) (Chuvashov et al., 2002). Malheureusement, dans beaucoup de coupes des dépôts frontaliers du carbonifère et du permien dans l'Europe de l'Ouest et de la Sibérie cet intervalle stratrigraphique est représenté par des dépôts continentaux, souvent composés de houilles, ainsi les données sur des organismes marins sont peu puissantes et généreuses pour déterminer la frontière entre les systèmes du carbonifère et du permien dans ces dépôts.

Des complexes des plantes dans des dépôts gzhelien et asselien de la coupe Aidaralash (Vladimirovich, 1986) aussi que de nouvelles données obtenues par l'auteur sur les flores de cet intervalle permettent de corréler les dépôts gzhelien de la coupe Aidaralash avec dépôts stephanien de l'Europe de l'Ouest. Là-bas, il y a des conifères (*Walchia* sp., *Walchia speciosa* Florin [=*Culmitzchia speciosa* (Florin) Clement-Westerhof]; Lausberg, Kerp, 2000; etc; la littérature sur les conifères de l'Euramérique de la famille Walchiaceae est dans la partie descriptive de l'ouvrage).

Il faut remarquer, que ce sont les dépôts stephaniens de l'Allemagne (localités Alsenz et Oberhausen) qu'il y a peu longtemps, où on a décrit des disques séminifères ?*Peltaspermum* sp. (Lausberg, Kerp, 2000; Kerp et al., 2001), pareils à ceux de *Peltaspermum goniacanthus* Naug. sp. nov., provenant des dépôts de l'étage gzhelien de la coupe Aidaralash et décrit en détail dans le travail présent. Des peltoides d'Aidaralash ont été premièrement déterminés comme *Peltaspermum* sp. (Naugolnykh, 2001).

Les dépôts asseliens dans ce cas peuvent être corrélés avec le Autun (Rotliegend inférieur) de l'Europe de l'Ouest où il existe aussi les espèces *Walchia schneideri* Zeiller et *W. parvifolia* Florin [=*Culmitzchia parvifolia* (Florin) Kerp et Clement-Westerhof], connues des dépôts asselien de la coupe Aidaralash.

Malheureusement, il n'y a pas encore de corrélatifs communs entre les étages gzhelien et asselien de la région stratotypique et, à supposer, des dépôts frontaliers du carbonifère et du permien dans l'Angaride. La frontière entre ces dépôts se détermine bien conventionnellement dans la base de la suite intermédiaire du Kouzbass et ses analogues dans d'autres régions de l'Angaride (Meyen, 1992).

Il y a beaucoup plus d'information sur les corrélations entre-régionales de l'étage sakmarien, selon des données paléobotaniques. D'une part, les dépôts de cet étage connaissent des taxons euraméricques (*Walchia piniformis* Sternberg, *Odontopteris* (?) sp. [cf. *Odontopteris lingulata* (Goeppert) Schimper]) permettant de corréler des coupes typiques de l'étage sakmarien avec ceux de l'Autunien européen.

D'autre part, dans les coupes Kondourovka (couche 12) et Sim l'auteur a trouvé des graines, reportées à de nouveaux genre et espèce *Sakmarospermum uralicum* Naug. gen. et sp. nov., décrites dans le travail présent. Des graines identiques ont été découvertes dans la sous-suite Nizhnekosjinskaya de la suite Kosjinskaya de le coupe Kozhimsky, la sous-suite ayant l'âge sakmarien. L'âge sakmarien de cette sous-suite (sous-suite alevrolites) est confirmé aussi à l'aide des données sur des invertébres marins (Chuvashov et al., 1995). Dans la flore Nizhnekosjinskaya il y a des taxons typiquement angariens: ruflorias, déterminés comme *Rufloria*

(*Praerufloria*) aff. *tajmyrica* (Schwedov) S.Meyen et des feuilles *Lepeophyllum* cf. *acutifolium* Radczenko, probablement appartentant aux mêmes plantes. Ces espèces sont connues de la suite Intermédiaire du Kuzbass et de ses analogues dans d'autres régions de l'Angaride (*Rufloria tajmyrica, Lepeophyllum acutifolium*: Meyen, 1982), de la suite Dounayskaya du Primorié du Sud (*Lepeophyllum acutifolium*), ce qui indique l'âge sakmarien de la partie moyenne de la suite (ou série) Intermédiaire du Kuzbass et de la suite Dounayskaya du Primorié du Sud.

La situation des corrélations de l'étage artien de région stratotypique est un peu plus compliquée, car parmi les formes des plantes liant la flore artienne avec les flores de l'Angaride centrale il n'y a guère d'espèces à prolifération verticale étroite. Il y a des indications indirectes sur l'âge artien de la partie supérieure de la suite intermédiaire du Kuzbass, les indications basées sur la présence là-bas des ruflorias primitives du sous-genre *Praerufloria* Gluchova. Ces ruflorias ici, comme au Cis-Oural, ne montent pas plus haut dans la coupe, éliminées par celles plus avancées du sous-genre *Alatorufloria* Gluchova. De l'étage artien du Cis-Oural est décrite *Rufloria duvanica* Vlad. (Vladimirovich, 1981), rapportée aussi au sous-genre *Praerufloria*.

En ce qui concerne les corrélations de la flore artienne à des flores de l'Europe de l'Ouest, il faut remarquer qu'il existe très peu de taxons communs. Dans les flores connues des dépôts d'âges proches dans la partie moyenne du Rotliegend européen (Remy, Remy, 1978) – il y a, outre des plantes typiquement euramériques, certaines espèces, proches à celles des plantes supérieures des dépôts artien du Cis-Oural. D'où il faut nommer les feuilles, déterminées par V.Remy et R.Remy comme «*Sphenopteris* cf. *interrupte-pinnata*» Kutorga. Elles sont très pareilles à des feuilles de larges lobes *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper à une lame goffrée, un peu différente des feuilles des espèces plus jeunes (kungurien, oufimien, kazanien); les feuilles *Lepeophyllum*, analogues de l'espèce artien-kungurien *Lepeophyllum sabanakovae* Vlad. (Vladimirovich, 1986; Naugolnykh, 1998); les feuilles *Sphenopteris kukukiana* Gothan et Nagalhard, très semblables à pinnules «*Callipteris*» *levidensis* Zalessky; aussi que des fragments des feuilles «*Callipteris*» cf. *nicklesii* Zeiller, pratiquement identiques à des segments des feuilles des *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper proventant de Sub-Angaride. Les espèces *Psygmophyllum expansum, P. cuneifolium, Lepeophyllum sabanakovae, «Callipteris» levidensis* commencent à figurer au Cis-Oural seulement de l'étage artien (artien supérieur), c'est pourquoi si la ressemblance des feuilles de la partie moyenne du Rotliegend européen et de l'étage artien du Cis-Oural n'est pas due à la convergence, les dépôts d'une partie du Rotliegend moyen peuvent être considérés comme artien (artien supérieur).

Les données paléobotaniques les plus certaines sur des corrélations entre-régionales sont pour l'étage kungurien de région stratotypique. D'après de nombreux taxons communs la flore kungurienne est sûrement corrélée avec la suite Ichanovskien du Kuzbass (Gluchova, 1989; Naugolnykh, 1993). Il faut indiquer les espèces les plus importantes pour la corrélation: *Rufloria papilosa* Gluch., *R. meyenii* Gluch., *Sparsistomites simplex* Gluch., *Samaropsis triquetra* Zal. (les graines de suite Ichanovskien de ce type ont éte décrites pour la première fois comme *Samaropsis triquetraformis* Suchov), *S. danilovii* Suchov, *S. tuberculata* Dombr., *S. subpatula* Suchov, *Carpolithes globosus* Suchov. Parmi les «cordaïtes angariens» de l'étage kungurien du Cis-Oural il y a des espèces permettant de comparer le kungurien typique avec des régions plus éloignées de l'Angaride centrale. Ainsi, par exemple, dans l'étage kungurien du Cis-Oural il est connue l'espèce *Rufloria* (*Tungophylla*) *olenekensis* Gluchova, existant aussi dans la suite Peljatkinskien du Bassin Tungussien; pour la première fois par l'auteur a été determinée, dessinée et décrite (sur la base de l'étude de la macromorphologie et la microstructure des cuticles) la feuille *R.* (*Tomentophylla*) *lanata* Gluchova (Naugolnykh, 1998, p. 122, fig. 74, A; fig. 75; Pl. XXX, 1-8), rapportée premièrement dans des dépôts du permien inférieur d'Olenek (Gluchova, 1989).

Certaines espèces kunguriennes des plantes supérieures ont été déterminées de la partie inférieure de la suite Kozhimrudnitskien de la coupe de Kozhim (à consulter la caractéristique des complexes paléofloristiques distingués) d'où tout d'abord il faut mentionner *Samaropsis* (?) *complanata* Naug., *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh. (cette espèce se trouve aussi dans l'étage artien, mais jamais n'a été indiquée pour les dépôts plus jeunes que ceux kunguriens) et *Sylvella* sp. (genre *Sylvella* se trouve jusqu' à l'étage kazanien, mais jamais n'a été remarqué pour les dépôts plus anciens que ceux kunguriens). Outre ces taxons dans la suite Kozhimrudnitskien sont présentes des feuilles de fougères *Pecopteris* cf. *borealis* Zal., rien ne différant des feuilles kunguriennes, déterminées au préalable dans la nomenclature ouverte comme

Pecopteris sp. SVN-4 (Naugolnykh, 1995, fig. 3, G) et aussi feuilles *Cardioneura* (al. *Neuropteris* ?) sp., pareilles à celles, décrites de l'étage kungurien comme *Neuropteris* sp. SVN-1 (Naugolnykh, 1997, fig. 1, p; fig. 2, d, e). Selon ces indices au moins la partie inférieure de la suite Kozhimrudnitskien (jusqu'au niveau 338); des graines d'apparence de celles kunguriennes y ont été trouvées être considérée comme kungurien d'après l'âge.

A l'Extrême-Orient russe, au Primorié, dans des dépôts de la suite Vesnjanskienne il existe un nombre des taxons permettant de corréler cette suite à l'étage kungurien de localité stratotypique. Ici sont connues des feuilles des «cordaïtes angariens» *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen, *R.* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. ensiformis* (Neub.) S.Meyen, des feuilles en forme de bractées *Nephrolepis* (*Sulcinephropsis*) spp., et des organes génératifs *Gaussia*, pareils à ceux de *Gaussia imbricata* Naug. de l'étage kungurien. Ici se trouvent des espèces typiquement kunguriennes – *Xiphophyllum kulikii* Zal. et *Samaropsis triquetra* Zal. (la dernière est déterminée avec signe <ex gr.>: Burago, 1983). Cela donne les raisons de considérer la suite Vesnjanskienne comme kungurienne.

Il y a de certaines possibilités pour corréler l'étage kungurien de région stratotypique avec des dépôts synchroniques à l'Europe d'Ouest. Des dépôts permiens de l'Espagne, rattachés au Saxonien, ont été déterminés des restes de *Annulina* sp., *Entsovia* sp., *Prynadaeopteris anthriscifolia* (Goepp.) Radcz. (Broutin, 1986). En laissant la détermination la dernière espèce sous question, on peut néanmoins remarquer, que les feuilles déterminées comme *Annulina* sp. du Saxonien espagnol (flore Guadalcanal) sont vraiment très proches aux taxons angariens, en particulier, aux espèces kunguriennes *Entsovia kungurica* S.Meyen et *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. (la dernière se trouve aussi dans des dépôts Oufimien et Kazanien de l'Angaride).

On a trouvé, assez récemment, en Europe d'Ouest, encore une flore d'âge Saxonien. Elle inclue des éléments caractéristiques pour le Rotliegend, aussi que des taxons du permien supérieur connus du Zechstein européen (Mädler, 1992). Cette flore, trouvée dans la localité Lit près de la ville de Elmshorn, outre des plantes typiquement du Rotliegend de l'Euramérique (*Walchia, Ernestiodendron*), et Zechstein (*Ullmannia bronnii* Goeppert, *Ul. frumentaria* (Schlotheim) Goeppert, *Quadrocladus solmsii* (Gothan et Nagalhard) Schweitzer) comprend des restes, pareils à des plantes de la flore Kungurienne du Cis-Oural, par exemple des peltoïdes déterminés faussement par Mädler comme des synanges des fougères *Asterotheca* sp., avec plusieurs (plus de dix) secteurs radiaux, aussi des graines *Cardiocarpus* sp., identiques aux représentants kunguriens de *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen. Les peltoïdes de Lit sont très pareils aux peltoïdes de *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naug. et Kerp de kungurien. Les graines *Cardiocarpus* sp. (Mädler, 1992) sont indistinguables de *Cardiocarpus cordatus* (on peut comparer par exemple Mädler, 1992, Taf. 1, Fig. 8 et Naugolnykh, 1998, Fig. 53, E, Fig. 54; Pl. XI, 1, 6, 9). D'une part, la situation intermédiaire de la Lit flore, selon la composition taxonomique, entre Rotliegend et Zechstein, et d'autre part – la présence dans son contenu des éléments kunguriens, tout cela prouve aussi l'âge kungurien d'au moins, Saxonien européen.

Dans la partie inférieure des dépôts oufimiens du Cis-Oural il existe un très bon niveau de répère avec de nombreux restes de lycopodes *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky. Ces restes permettent de corréler avec certitude l'horizon solikamskien de la région stratotypique avec le paquet M de la série Vorkutienne du bassin de Petchora et avec ses analogues d'âge dans l'Angaride centrale. La suite Intinskienne, se situant plus haut, a aussi l'âge oufimien; elle contient des restes de graines *Samaropsis vorcutana* Tschirkova, très proches morphologiquement à ceux *S. prokopievskiensis* Suchov de la suite Kemerovskienne du Kuzbasss (Betekhtina et al., 1988). Dans la suite Intinskienne on observe parfois des couches avec de nombreux restes de *Paracalamitina striata* (Schmalhausen) Zalessky emend. Naug. (Naugolnykh, 2002). Les restes de *Paracalamitina striata* sont connus de la suite Rechetnikovskienne du Primorié (Burago, 1983), se situant sur la suite Vesnjanskienne qui a l'âge kungurien (à voir ci-dessus). Ainsi, d'après des données macrofloristiques on peut comparer l'étage oufimien de la région stratotypique à la partie supérieure de la suite Lekvorkutskienne (à partir du paquet M), à la suite Intinskienne du Cis-Oural de Petchora et à la suite Kemerovskienne du Kuzbass, aussi qu' à la suite Rechetnikovskienne de Primorié.

Les types principaux des phytoorictocénoses des localités étudiées

Parmi des phytoorictocénoses étudiées on distingue clairement certains types principaux se

déterminant par la particularité du contenu taxonomique aussi que par leur appartenance faciale.

Type I. Il est caractéristique pour les dépôts des âges gzhelien, asselien et sakmarien du Cis-Oural. Il est lié avec des facies de fliches se déposant dans des conditions de l'accumulation sous-marine des roches terrigènes à la profondeur de dizaines à centaines de mètres et glissant ultérieurement sous leur propre poids dans une plus grande profondeur de la partie d'axe de la depression Cis-Ouralienne.

Au plan lithologique ces dépôts représentent des grès en gros grains, parfois gravelites. Dans certains cas (coupe Aidaralash) dans des grès se trouvent des concrétions ellipsoïdes de carbonates, à longueur jusqu' à 10–15 cm et diamètre 5–10 cm. Dans ces dépôts ont été trouvées de nombreuses coquilles des céphalopodes, le plus souvent, es goniatites et droits «nautiloïdées» (Pseudorthocerathoidea), aussi que conodontes et foraminifères. Avec des restes de plantes se trouvent aussi pollen et spores (Dunn, 1988).

Les restes de plantes représentent du bois, plus rarement – des pousses feuillées, graines et organes génératifs des plantes gymnospermes et cryptogames, c'est-à-dire les parties de plantes, méchaniquement solides et résistant à un déplacement assez long. Au plan taxonomique ici dominent des restes de gymnospermes conifères Walchiaceae, des graines et organes génératifs de gymnospermes (notamment des pteridospermes trigonocarpoides et peltaspermes).

Tous les restes végétaux se trouvant dans les phytoorictocénoses du I-er type sont sûrement allochtones et caractérisent, en général, les plantes des pentes de montagnes du Paléo-Oural, car la végétation poussant près des pièces d'eau, dans des conditions de glissement permanent et intensif des débris des pentes montagneuses dans le plus proche bassin marin, cette végétation ne pouvait pas se développer normalement.

Les localités les plus typiques avec des phytoorictocénoses du I-er type: Aidaralash (étages gzhelien et asselien); Kondourovka (étage sakmarien); Kozhim-1 (étage sakmarien).

Type II. Il est attaché aux facies de grès jaunâtres ou verdâtres, qui se trouvent dans l'intervalle de l'étage artien jusqu'au kungurien. Ce sont des grès d'habitude de larges couches ou de couches incertaines polymictes, parfois à couches penchées. Ces roches se sont, sans doute, formées dans des conditions des eaux peu profondes le plus souvent - celles des zones d'embouchure des fleuves du Paléo-Oural. Dans ces grès, on ne trouve jamais de restes des invertebrés marins, mais on observe souvent des traces de vagues littorales. En certains cas on voit des remparts littoraux de détrite végétal.

Dans l'aspect taxonomique les phytoorictocénoses du II-me type ne représentent que sphénophytes du genre *Paracalamites* Zalessky: *P. decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *P. Kutorgae* (Geinitz) Zalessky, dont dominent *P. decoratus* et *P. frigidus*. Des restes de *Paracalamites* dans des phytoorictocénoses du II-me type sont fréquemment inracinés, en état autochtone ou hypautochtone (hypallochtone selon M.V. Oshurkova) et forment des localités de seule espèce (voir, par exemple, Naugolnykh, 1998; etc).

Le II-me type est pratiquement identique, sous l'aspect génétique, aux phytoorictocénoses des tiges des sphénophytes des dépôts carbonifères du bassin de Karaganda (Oshurkova, 1974). Ces dépôts y sont interprétés comme autochtones. Les phytoorictocénoses correspondent à une végétation riveraine où dominent des sphénophytes poussant sur des rives de petits lacs et lagunes (Oshurkova, 1987). Dans un de ses ouvrages Oshurkova (1996) a remarqué que des phytoorictocénoses ayant des restes parautochtones de sphénophytes sont caractéristiques pour des dépôts carbonifères de l'Euramérique aussi pour l'Angaride (Oshurkova, 1996, Pl. V). Des phytoorictocénoses autochtones à des sphénophytes *Calamites* Brongniart dominants des dépôts carbonifères du Donbass ont été rattachées par A.K. Schegolev à une formation végétale de terres submercibles et de marais (Schegolev, 1991). Elles ont été aussi utilisées par O.S. Fisunenko comme base de reconstruire des végétations «A» ayant des associations monotaxones de plantes hydrophylles – *Calamites* (Fisunenko, 1979, 1987; Fisunenko, Snigirevskaya, 1981). Fisunenko remarque que l'aridisation du climat n'a pas considérablement influencé le développement de la végétation «A» à cause que des *Calamites* hygrophyles, habitant sur littoral des bassins peu ou pas salés ne subissent pas les conséquences de l'aridisation pendant carbonifère supérieur. L'aridisation est très forte dans des limites des localités placornes (Fisunenko, 1987).

Les localités les plus représentantes, caractérisées de phytoorictocénoses de II-me type sont: Urma-1 (couches 3 et 5), Urma-2 (couches 2 et 4), Shaidury (couche 8) se rapportant à l'étage artien, sous-étage artien supérieur, horizon sargien, suite Urminskienne, et à la localité Tchekarda-1, Bykovo, couche 1 (étage kungurien, sous-étage kungurien supérieur, horizon irenien, suite Koshelevskienne).

Type III. Les phytoorictocénoses de III-eme type sont rattachées à des concrétions de calcaire aphanite

solide, d'habitude de couleur grise-sombre, parfois brunâtre. Les concrétions forment des agglomérations, plus rarement – couches et horizons dans des argillites noires à des indices de se situer dans des eaux profondes. Dans les concrétions outre des restes végétaux on trouve de nombreuses coquilles de goniatites, plus rarement – nautiloïdes (par exemple, *Metacoceras piszovi* Kruglov, etc). Dans une concrétion se trouve d'habitude une grosse coquille de goniatite jusqu' à 15–20 cm diamètre (*Paragastrioceras jossae* (Vern.), *Medlicottia orbygnyana* (Vern.), *Artinskia artiensis* (Gruen.), etc), ou bien de nombreuses coquilles juveniles très bien conservées, parfois moins de 2 mm diamètre – cela indique à une brusque mort des animaux avec un vite enterrement. En certains cas dans la base d'une couche d'argillites sombres on voit des couches de breche et dans les argillites – des textures de glissement.

Les restes végétaux sont représentés de bois *Dadoxylon* sp., *Coenoxylon* cf. *scottii* Zalessky, de pousses de conifères *Walchia bardaeana* Zalessky, de feuilles des ptéridospermes peltaspermes *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp. et de fougères *Ptychocarpus* sp., *Pecopteris uralica* Zalessky, d'organes génératifs et de graines. Les restes sont à une conservation anatomique. Outre cela, selon le caractère fragmentaire de la majorité écrasante des restes végétaux il est possible de conclure qu' ils tous ont subi une certaine transportation et se sont trouvés dans des localités des cones proluviaux dont les parties distales se situaient parfois dans des dépôts sous-marins de pente flichoïde de la dépression du Cis-Oural. Les phytoorictocénoses du III-me type sont sans doute allochtones et caractérisent la végétation méso-xerophyle des pentes du Paléo-Oural, formée d'habitude de conifères de *Walchia*.

Les localités typiques avec des phytoorictocénoses du III-me type: Urma-1, couche 1; Shaidury, couche 6; Tchernaya Gora, Shamary (étage artien, sous-étage artien supérieur, horizon sargien, suite Urminskienne).

Type IV. Les phytoorictocénoses du IV-me type sont rattachées à des argillites à très fines couches, ayant du calcaire, aussi qu' à des marles avec des alevrolites. Outre des restes végétaux on trouve ici souvent des restes des insectes, parfois formant des agglomérations massives dans la zone de lignes de vagues de détrite et de petits restes de plantes.

Les dépôts contenants ont une génèse de lacs ou de lagunes où l'accumulation de dépôts se faisait dans des conditions très calmes. Dans le cas des étangs des côtes du lac les dépôts contenants connaissaient la formation de couches de charbon (par exemple, Bykovo, couche 2). Dans les dépôts de zones éloignées du littoral dans la partie centrale de lagunes ou lacs on trouve moins de restes végétaux, ils tous ont ont des indices de transportation. Plus près de la côte, où se trouvent des lignes de détrite végétal il y a beaucoup plus de restes de plantes. Ici on voit des restes autochtones de sphénophytes, le plus fréquemment – *Phyllotheca campanularis* Zalessky emend. Naug., d'habitude avec des systèmes de racines, conservés *in situ* (Naugolnykh, 1998, Pl. IV, 3, 5; Fig. 17, 1). Ici on trouve des restes autochtones *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naug. (Zalessky, 1937, Fig. 7). *Phyllotheca* et *Sphenophyllum*, qui évidemment, formaient une association hydro- ou hygrophyle et poussaient à côté ou même sur place de nouvelles tanatocénoses.

Les restes de plantes d'autres groupes taxonomiques, tout premièrement – ptéridospermes *Psygmophyllum* Schimper, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) spp., conifères *Kungurodendron* S.Meyen, *Bardella* Zalessky, *Bardospermum* S.Meyen, *Walchia* Sternberg et soidisant «cordaïtes angariens» (ordre Vojnovskyales): *Vojnovskya* Neuburg, *Gaussia* Neuburg, *Scirostrobus* Doweld et Naug., *Suchoviella* Ignatiev et S.Meyen, *Bardocarpus* Zalessky, *Rufloria* S.Meyen, *Nephropsis* Zalessky, et des fougères *Ptychocarpus* Weiss, *Corsinopteris* Doweld sont représentés dans des phytoorictocénoses du IV-me type de fragments de feuilles, plus rarement – de parts de pousses avec des feuilles attachées, grains et organes génératifs. Le caractère fragmentaire des restes indique leur transportation à la place de déposition des parties plus hautes du continent, c'est-à-dire, les restes sont allochtones. Ces plantes pourraient former des associations méso-xérophylles à certaine distance du bassin où se faisait l'accumulation des dépôts. Le pourcentage de chaque groupe nommé ci-dessous, pourcentage changeant d'une localité à l'autre, témoigne en faveur du fait que les niches écologiques des plantes maternelles se différaient de quelque facon.

Les localités les plus typiques avec les phytoorictocénoses du IV-me type: Bykovo, couche 2; Matveevo; Krasnaya Glinka; Krutaya Katouchka (étage kungurien, sous-étage kungurien inférieur, horizon filippovien, suite Lekskienne); Tchekarda-1, couches 7 et 10; Tchekarda-2; Julaevo (étage kungurien, sous-étage kungurien supérieur, horizon irenien, suite Koshelevskienne).

Type V. On y rattache des phytoorictocénoses de type intermédiaire, qui réunissent les indices des types III et IV. Ce type est représenté par des

localités appartenant aux grès de grains fins et moyens, où avec des restes hipautochtones dominants de sphénophytes existent aussi des restes des feuilles de psygmophylloïdes d'origine allochtone, très souvent *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper. Ces psygmophylloides poussaient, probablement, dans les zones de la catène les plus proches des rives ou côtes. On constate dans ce type aussi des feuilles de calliptérides représentées par des fragments de frondes du dernier ordre. Dans des phytoorictocénoses du V-me type on voit aussi des feuilles séparées des «cordaïtes angariens» (*Ruflo-ria, Nephropsis*), de rares fragments de pousses de conifères et graines.

Au plan génétique ce type est proche du 10-me groupe de phytoorictocénoses distingué par M.V. Oshurkova (1967). Ce groupe provient des dépôts du carbonifère supérieur du bassin d'houille de Karaganda (Kazakhstan).

Les localités les plus typiques de ce type: Mesyagutovo-1; Mesyagutovo-2 (étage artien, sous-étage artien supérieur, horizon sargien, suite Gabdrashitovienne), Rakhmangulovo (étage kungurien sous-étage kungurien inférieur, horizon saranien, suite Mysovienne); Atchit; Kriulino; Aleksandrovskoe (étage kungurien, sous-étage kungurien supérieur, horizon irenien, suite Koshelevskienne).

Type VI. Les phytoorictocénoses de ce type sont représentées des localités monodominantes avec la dominance des lycopodes *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, représentés de localités hipautochtones se composant de grandes agglomérations de troncs et leurs fragments, phylloïdes et sporophylles. Il se trouve aussi des mégaspores; dans les palynospectres de ces dépôts dominent des microspores *Densoisporites polaznaensis* Naug. et Zavialova (Naugolnykh, Zavjalova, 2004). Les phytoorictocénoses du VI-me type sont rattachées aux marles de la suite Solikamskienne d'origine de lagune. Des phytoorictocénoses analogues sont remarquées dans des calcaires de génèse marine (rivière Vishera; collection de P.A. Sofronitzky, Université d'Etat de Perm) et dans des grès probablement d'origine alluviale (rivière Tchussovaya, village Liady: Shomysov, 1949). Evidemment, les phytoorictocénoses du VI-me type sont liées à des dépôts facialement variables, généralement de lagunes, mais aussi de littoral et alluviaux.

Outre les restes de *Viatcheslavia vorcutensis* dans les mêmes phytoorictocénoses sont présents les bryophytes *Intia* cf. *variabilis* Neuburg, exclusivement rares pousses de sphénophytes *Paracalamites* sp. et *Phyllotheca* sp., et aussi les feuilles des «cordaïtes angariens» (Vojnovskyales). Rarement se trouvent des couches avec une grande quantité de pélécipodes des eaux demi-salées, des ailes de insectes *Arctotypus* de longueur jusqu'à 40 cm. On peut mentionner, comme indicateur des conditions climatiques, de faibles couches de gypses, des dolomites avec des stromatolites demi-sphériques et gliptomorphoses sur de sel et des empreintes des cristaux de gypse.

Les localités typiques avec les phytoorictocénoses de VI-me type: Khokhlovka, Polazna, Tchoumkassky carrière (étage oufimien, sous-étage oufimien inférieur, horizon solikamskien, suite Solikamskienne).

Type VII. Ce type est génétiquement très proche du II-me type de phytoorictocénoses et représente aussi des localités avec des restes dominants des sphénophytes déterminés préalablement dans la nomenclature ouverte comme *Paracalamites* ex gr. *frigidus* Neuburg et *P.* aff. *decoratus* (Eichwald) Zalessky. Les dépôts contenants sont des grès jaunes à grains moyens, polymictes, parfois de coloris verdâtre et gris-orange. Ces roches incluent parfois le gypse. On voit des éléments lithologiques des conditions de l'accumulation des dépôts dans des eaux très peu profondes. Dans ces phytoorictocénoses se trouvent des fragments de grandes (jusqu' à 10 cm diamètre) pousses de *Calamites gigas* Brongniart, des bois de *Dadoxylon* sp., et de rares feuilles des «cordaïtes angariens». Les restes de sphénophytes sont de caractère hipautochtone, forment parfois des agglomérations de plusieurs plantes. Les restes de gymnospermes sont allochtones.

Les localités les plus typiques de ce type de phytoorictocénoses: Sylva-1; Sylva-2 (partié supérieure de la couche 3: Naugolnykh, 1998, Fig. 7); Alébastrovo (étage oufimien, sous-étage oufimien supérieur, horizon cheshminskien).

Catènes et paléosuccessions

La notion centrale et principale dans la reconstruction des associations de plantes est celle de catène (Krassilov, 1972). Catène – la succession de groupements de plantes (associations) succédant l'un à l'autre à mesure de s'éloigner du bassin ou du courant d'eau, à mesure du changement de l'altitude. Dans la littérature géobotanique actuelle les catènes s'appellent aussi des complexes à dominance changeante.

Association – c'est un chaînon de la catène, un groupement de plantes ou relativement homogène

unité de plantes de bas rang. Le sol – c'est le résultat de l'érosion et de l'intéraction des plantes et autres organismes avec le substrat. Le paléosol – c'est le sol fossile.

On observe puis les méthodes de réconstruction des successions de catènes, ces méthodes sont divisées en celles visuelles et analytiques.

Les méthodes visuelles sont employées en cas exclusifs: quand on voit des localités insites ou hypautochtones des restes de plantes et on observe dans la coupe le changement du caractère des complexes floristiques ou des types de paléosols suivant le latéral.

Les plus importantes méthodes analytiques sont: (1) La détermination de la corrélation et du caractère de conservation des restes floristiques de différente appartenance taxonomique. (2) La distribution des restes paléofloristiques selon les facies aussi qu' utilisation des indices lithologiques marquant des situations de sédimentation. (3) Un élément important des méthodes analytiques est l'analyse des particularités anatomiques et morphologiques des plantes. Il existe des indices écologiquement importants s'employant très efficacement. Par exemple, la présence des racines–pneumatophores indique que la plante poussait dans l'ambiance hyperhumide. Il faut tout de même souligner que les méthodes analytiques nommées cidessus doivent être employées ensemble, car en certains cas le même indice résulte de plusieurs causes.

On examine ci-après le caractère des successions caténiales reconstruites sur la base de dufférentes méthodes pour de différents intervalles du permien. Malheureusement, les données sur les chaînes de catènes existent seulement encore pour l'hémisphère du nord et pas toutes les catènes sont reconstruites avec la même méticuleusité. C'est pourquoi l'auteur a choisi les reconstructions de catènes les plus exactes et les moins contradictoires.

Il faut commencer par la catène du carbonifère supérieur – permien inférieur. Actuellement sont publiées seulement les données pour la zone équatoriale et ses régions voisines d'une vaste partie de l'Amérique du Nord, Europe, Donbass et le Cis-Oural du Sud. Il y a certains ouvrages sur l'étude des catènes du carbonifère supérieur et permien inférieur de cette région, dont les plus détaillés sont: Cridland, Morris, 1963; Tschegolev, 1990. Les reconstructions proposées par leurs auteurs ont beaucoup de traits analogues malgré qu' elles sont basées sur de différentes méthodes.

La partie la plus basse de la catène se compose des hygro- et hydrophytes: le plus souvent – des calamites. Près de l'eau directement poussaient des sphénophylles. D'autres importants éléments de cette association étaient des lépidophytes présentés en général de *Subsigillaria brardii* (Brongniart) Weiss. Les buissons sont présentés de fougères hygrophyles. Le deuxième chaînon de catène est l'association des cordaïtes et ptéridospermes mésophyles, souvent de Trigonocarpales ou Medullosales (*Neuropteris* spp., *Odontopteris lingulata* (Goeppert) Schimper). L'association existait dans les conditions des pentes demi-sèches ou d'humidité modérée. Le troisième chaînon de la catène se composait des conifères Walchiaceae (*Walchia piniformis, Ernestiodendron filiciforme, Otovicia hypnoides* etc). Outre les conifères dans la même association existaient des ptéridospermes xérophyles, en général – calliptérides *Autunia* (al. *Callipteris*) *conferta, Rhachiphyllum, Dichophyllum* etc. Ce type de l'organisation d'une catène était caractéristique pour la plupart de la zone équatoriale pendant des étages asselien et sakmarien. D'après les données, encore pas très nombreuses, sur les flores gzhelienne, asselienne et sakmarienne de l'Oural du Sud, contenant des pousses calamites, graines de ptéridospermes Trigonocarpales et conifères Walchiaceae de morphologie euramérique (Vladimirovich, 1986; Naugolnykh, 1999, 2000) – il est très probable que de pareilles successions caténiales étaient caractéristiques aussi pour le plus tôt permien de l'Oural du Sud. La flore angarienne du tôt permien était, évidemment, organisée d'autre façon, mais nous n'avons encore aucunes données sur la structure des catènes des phytoorictocénoses du permien inférieur de l'Angaride.

Il faut, bien sûr, admettre, que des associations floristiques dans le passé géologique, aussi qu' aujourd'hui étaient organisées pas en ordre linéaire. Sur le schéma proposé par H. Kerp (1996) pour le permien inférieur de Saar-Pfalz (Allemagne) on voit clairement l'élément mozaïque dans l'organisation de la vegetation. Il dépend du caractère du relief, type du substrat et caractère de l'humidité. Sur la pente assez abrupte se développe l'unique chaînon de catène avec les conifères dominants; sur la pente plus douce, faiblement humide se trouvent deux associations: celle avec la dominance des conifères et celle avec des ptéridospermes mésophyles ayant de nombreux *Odontopteris lingulata.* Dans des conditions sémi-humides il y a un chaînon de plus – celui avec des lycopodes *Subsigillaria* dominantes.

Malheureusement, les données sur des flores plus jeunes de l'Europe et de l'Amérique sont encore insuffisantes, c'est pourquoi on ne sait pas comment étaient organisées les catènes de l'âge post-

sakmarien en Euramérique. Mais ce n'est que cet intervalle qui marque la richesse croissante au Cis-Oural, dans la zone écotone subangarienne (Angaride de l'Ouest).

Les flores conservent dans leur contenu plusieurs éléments euramériques, mais incluent aussi des endémiques et plantes, caractéristiques pour le Paléozoïque de l'Angaride.

L'auteur s'est déjà adressé à la question de reconstruction de la catène de l'âge artien au Cis-Oural Moyen (Naugolnykh, 1997) se basant sur les matériaux de localité Shaidury, bassin de la rivière Sylva. C'est un de ces rares cas où la seule localité donne la possibilité de supposer le caractère de la chaîne caténiale. Une grande différence du contenu taxonomique des plantes trouvées dans une couche faciellement atypique – argillites d'eaux profondes avec des ammonoïdes, rares entre des dépôts flichoides aux grès dominants – a permis de supposer l'association floristique avec des conifères *Tylodendron, Walchia, Coenoxylon* sensu Zalessky existant à une grande distance du bassin dans des régions plus hautes du Paléo-Oural.

Les restes végétaux de cette association tombaient dans des dépôts des eaux profondes. Le chaînon bas de la catène artienne se trouvant près de l'eau contenait des sphénophytes, en général, *Paracalamites decoratus.*

On étudiera puis la succession caténiale de la flore de l'âge kungurien au Cis-Oural, la catène kungurienne a été reconstruite à l'aide des méthodes analytiques. Premièrement, le changement du caractère des éléments dominants d'une localité à l'autre a été déterminé. Deuxièment, on a utilisé les indices marquant des préférences écologiques des plantes caractéristiques. Troisièmement, on a employé l'extrapolation typologique des données sur des catènes du permien inférieur de l'Euramérique, car entre la flore du Rotliegend européen et celle du kungurien du Cis-Oural existe une affinité considérable. Le plus bas, premier, chaînon de la catène était une association de hydro- et hygrophytes poussant près de l'eau. Les hydrophytes, d'après le caractère de la conservation étaient de l'espèce *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky. Cette espèce était hétérophyle, ce qui est très caractéristique pour des plantes ayant des pousses demi-plongées dans l'eau. Dans l'association près de l'eau poussaient des espèces *Phyllotheca campanularis* Zalessky emend. Naug., *Ph. stenophylloides* Zalessky, *Ph. scyphulifera* Zalessky. Les hygrophytes contenaient des *Paracalamites frigidus* Neuburg, *P. striatus* (Schmalhausen) Zalessky, *P. kutorgae* (Geinitz) Zalessky, *Paracalamitina* spp. Dans la même association étaient présentes des fougères hydrophyles, dont certaines avaient des hydatodes – des complexes spéciaux de celles dans des feuilles assurant aux plantes la secrétion de l'eau et des sels minéraux. Ces complexes sont souvent caractéristiques pour des plantes poussant dans des conditions humides.

Le chaînon suivant de la catène correspond à l'association mésophyle formée en général de ptéridospermes peltaspermes (calliptérides) aussi que de fougères marattiennes. Plusieurs de ces plantes possédaient des épidermes très différenciées des surfaces inférieures et supérieures de feuilles. L'épiderme supérieure portait un cuticule plus épais que celle inférieure et n'avait guère de stomata.

Le caractère du feuillage des ptéridospermes de ce chainon caténial variait très fortement d'une saison à l'autre: pendant des périodes de courte humidification ces plantes formaient des frondes avec de grandes pinnules séparées et bien développées (calliptérides) ou bien des feuilles profondement coupées avec des lobes larges (psygmophylloïdes). Dans des conditions plus sèches pour minimiser la transpiration la feuille diminuait sa taille (Naugolnykh, 1999).

Le troisième chaînon de la catène était une association avec des conifères Walchiaceae dominants. Ces plantes étaient bien adaptées aux conditions semi-arides et arides. Outre les conifères, probablement, dans la même association poussaient des «cordaïtes d'Angaride» (Vojnovskyales; sur le statut taxonomique du groupe voir: Neuburg, 1965; Naugolnykh, 2001). Les plantes étaient en général du genre *Rufloria* (à ces plantes appartenaient cataphylles *Lepeophyllum* et *Crassinervia*, bractées *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) et organes génératifs *Gaussia* (*Paravojnovskya*), *Scirostrobus, Vojnovskya*). Le fait que ces plantes avaient des cataphylles protégeant des pertes d'eau et de surchauffage témoignent que certains «cordaïtes d'Angaride» poussaient dans des conditions de stress aride avec de saisonnières secheresses. La présence à la base des feuilles de *Rufloria* kunguriennes des parties basales caractéristiques indique que les plantes maternelles étaient éffeuillantes aux saisons sèches. Une partie des Vojnovskyales avec de larges feuilles pouvait appartenir à l'association mésophylle. Ainsi, le taxocène de ce groupe était assez considérable.

La succession caténiale suivante – la catène de la première moitié de l'âge oufimien, notamment du temps solikamskien diffère tangiblement des catènes vues ci-dessus. La diversité de la flore solikamskienne est beaucoup plus pauvre que de celle kungu-

rienne. Ce ne sont que 3–4 espèces dont un appartien aux bryophytes *Intia* cf. *variabilis* Neuburg. Dominent les lépidophytes *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky dont les restes se trouvent dans des calcaires de génèse de bord de mer (localités sur les rivières Kolva et Vishera), dans des marles de génèse d'une lagune d'eau séreine pas profonde (localités Polazna, Khokhlovka, Tchumkassky carrière), et dans des grès de couches incertainement visibles (localités Alebastrovo et Ljady). Un spectre pareil, très large, de celles de littoral jusqu' aux celles alluviales indique que *V vorcutensis* poussait à différentes distances du bassin et occupait plusieurs biotopes. On peut dire que la catène de l'âge oufimien inférieur a été réduite jusqu' au seul chaînon présenté par une association *V. vorcutensis – Intia* cf. *variabilis*. Le changement de la riche végétation kungurienne contre celle pauvre d'espèces avec la dominance de *V. vorcutensis* marque une crise écologique régionale, provoquée évidemment par une fluctuation climatique (aridisation).

Au Cis-Oural au même niveau stratigraphique on voit souvent avec des restes de *Viatcheslavia* des chrystaux de gypse et sel, ce qui indique à un climat aride, où saisones humides étaient assez rares. Avec les dernières, peut-être, étaient liés des cycles reproductifs de *Viatcheslavia vorcutensis* dont les pousses gardent les traces de formation de zones fertiles. Ces zones se forment avec l'arrêt presque total de l'augmentation de la plante dont toutes les forces sont dépensées aux processus génératifs. Ainsi avec cela est liée à la diminution de la distance entre des bases voisines de sporophylles.

Paléophytogéographie du permien. Concept des flores mixtes

Dans l'ouvrage présent on considère dans le contenu du royaume floristique d'Angaride deux domaines floristiques: celui écotone de Sub-Angaride et celui de Sibérie. On attache à l'Angaride de l'Ouest des localités de l'âge permien inférieur du Cis-Oural du Sud, Moyen et de Petchora du Sud. Ces localiés appartiennent à la branche de l'Ouest de zone écotone de Subangaride et peuvent être considérées comme l'Angaride de l'Ouest.

Il apparaît récemment beaucoup de nouvelles publications sur les flores du permien dont sur l'intervalle frontalier entre les époques du permien inférieur et supérieur sont les plus intéressantes. Jusqu'au présent nous n'avons pas eu de bonnes données sur les flores européennes et américaines des âges kungurien, oufimien et kazanien. Le manque de l'information influait sur les schémas et cartes paléophytogéographiques.

Ainsi c'est actuel de proposer un nouveau schéma de régions paléophytogeographiques du globe terrestre pour les âges asselien-sakmarien, artien-kungurien et kazanien-tatarien en employant des données non seulement sur les flores et leur contenu taxonomique mais aussi avec l'analyse des types de végétation, c'est-à-dire, avec les données sur les formes de végétation et l'ordination des plantes. En construisant un tel schéma on attache une attention particulière aux soi-disant flores mixtes. La flore mixte inclut taxonomiquement des éléments de deux ou plus provinces phytogéographiques. Dans le chapitre on examine en détail toutes les flores de l'âge permien, connues maintenant, ayant le contenu taxonomique mixte.

Le méchanisme et le dynamisme de la formation des flores mixtes peuvent être étudiés à l'instar des flores permiennes du Cis-Oural. L'analyse de ces flores montre que leur groupes taxonomiques principaux (par exemple, des fougères marattiennes, ptéridospermes, conifères, Voinovskyales) étaient assez homogènes au plan de leur origine phytogéographique. Les groupes cités ci-dessus avaient des amplitudes écologiques très différentes. Il est probable qu'ils appartenaient à des associations floristiques différentes d'origine et se sont trouvés ensemble seulement dans des localités tanatocénotiques de contenu très divers. Avec ce fait on voit souvent que l'abondance de ces groupes qui avaient des taxocènes bien particuliers change largement d'une localité à l'autre, ce qui peut marquer de différentes distances des associations de tanatocénoses en étape de formation.

Evidemment, qu'avec la formation des flores mixtes les processus de migration et l'implantation d'éléments impropres dans de nouvelles associations étaient simplifiés par le fait que des plantes – migratrices soit occupaient des niches encore libres, soit réalisaient des licences écologiques grâce aux avantages physiologiques. C'est très important pour l'explication générale du phénomène des flores mixtes, car il est difficile de présumer une mixture méchanistique de components hétérogènes dans les mêmes associations flotistiques. La pénétration de nouveaux taxons dans une flore non-authentique pour eux témoigne de la nature écologique des plantes-migratrices (cénophobes ou cénotolerantes). Aussi, cela indique le degré de l'organisation des associations floristiques dans lesquelles pénétraient les migratrices. Elles étaient hors de situation d'équilibre.

Conclusion

1. Dans le travail sont analysées toutes les données en disposition sur les flores asselienne, sakmarienne, artienne, kungurienne, et in partie oufimienne et kazanienne de l'Angaride de l'Ouest (Cis-Oural). Comme les localités de restes végétaux de cet âge sont rattachées à la région stratotypique pour les étages cités, les données obtenues permet-tent de préciser la caractéristique paléontologique des étages du permien inférieur et élever leur potentiel corrélatif.

2. La caractéristique des complexes étudiés de restes végétaux (=complexes floristiques) est donnée dans l'intervalle de l'étage asselien jusqu'au celui kungurien; aussi sont considérés les complexes du carbonifère supérieur (l'étage gzhelien) et permien supérieur (l'étage kazanien) de cette région. Certains complexes floristiques sont réunis selon des taxons communs dans des surcomplexes de l'amplitude géographique et stratigraphique plus large. Sont analysées toutes les localités observées de restes végétaux, leur âge, situation stratigraphique et contenu taxonomique. Le travail contient les colonnes stratigraphiques des localités étudiées avec le rattachement d'une couche à l'autre des restes végétaux. Tous les complexes floristiques établis sont rattachés aux suites et horizons locaux et régionaux, aussi qu' aux étages de l'échelle commune, ce qui permet d'utiliser ces complexes pour des corrélations entrerégionales et pour la cartographie géologique. S'est faite la corrélation stratigraphique des dépôts contenants d'après les complexes examinés avec des dépôts de même âge dans d'autres régions (Europe de l'Ouest, bassin de Petchora, Kuzbass, Extrême-Orient).

3. Dans le travail sont examinées les flores mixtes du permien, on a analysé leur importance pour des reconstructions paléophytogéographiques. Dans le travail est donnée l'explication du phénomène de l'origine des flores mixtes. Pendant la formation des flores mixtes les processus de migration et l'intégration des éléments-migrateurs dans de nouvelles associations dépendaient du fait que les plantes-migratrices soit occupaient des niches encore vacantes soit réalisaient des licences écologiques grâce à leurs avantages physiologigues. La catistémie de nouveaux taxons dans une flore leur impropre indique, d'une part, la nature écologique des migrateurs (cénotolérants ou cénophobes), d'autre part, le degré d'organisation des associations dans lesquelles se réalisait l'intégration (elles se trouvaient en état non-équilibré).

4. L'auteur a proposé l'ordination paléophytocénotique de la flore du permien inférieur de l'Angaride de l'Ouest. Le dynamisme du changement des plantes est observé dans l'intervalle de l'étage asselien jusqu' au kazanien. C'est observé un brusque changement de la structure des associations de plantes dans les limites de la région mentionnée, causé de la crise écologique régionale (oufimien) liée aux modifications dans l'humidification saisonnière. Sont examinées des paléophytocénoses du permien inférieur du Cis-Oural. Sont établis des paléosyntaxons suivants: ordre Walchialia Naug., ord. nov., alliance Psygmophyllo-Ruflorion derzavinii Naug., all. nov., association Peltaspermum retensorium-Psygmophylletum cuneifolium Naug., ass. nov., classe Phyllotheco-Paracalamitea Naug. cl. nov., ordre Phyllotheco-Paracalamitalia Naug., ord. nov., alliance Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis Naug., all. nov., Equisetinostachys-Phyllothecetum campanularis Naug., ass. nov.; pour tous les paléosyntaxons sont données les clés diagnostiques.

5. Plus de quarante taxons de ptéridophytes et conifères permiens sont décrits, dont certains sont établis: *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov.; *Sakmarospermum uralicum* Naug., gen. et sp. nov.; *Paracalamites tubicinus* Naug., sp. nov.; *Permotheca bifurcata* Naug., sp. nov.; *P. deodara* Naug., sp. nov.; *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov.; *Praephylladoderma leptoderma* Naug., gen. et sp. nov. Sont proposées de nouvelles combinaisons *Equisetino-stachys peremensis* (Zalessky) Naug., comb. nov.; *Permotheca fimbriata* (Zalessky) Naug., comb. nov.

Les restes végétaux sont étudiés à l'aide de l'analyse épidermo-cuticulaire. Pour plusieurs plantes sont obtenues les données sur leur microstructure: *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zalessky) Naug., *Gaussia* (al. *Paravojnovskya*) *imbricata* Naug., *Scirostrobus ornatus* (Zalessky) Doweld et Naug., *Permoxylocarpus trojanus* Naug. L'auteur tâchait d'employer une large approche de la plante comme une unité inséparable. Cela en certains cas (*Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug., *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naug. et Kerp) a permis de passer d'une systématique formelle à un statut plus naturel des taxons étudiés, dont la diagnostique comprend les données sur la structure épidermale et des organes génératifs. Cette approche permet d'employer plus efficacement des données paléobotaniques dans des constructions communes de caractère paléobiogéographique, paléoclimatique et paléoécologique.

Литература

Алексеева И.А., Гроздилова Л.П., Ехлаков Ю.А., Изотова М.Н., Калмыкова М.А., Полозова Л.Н. Фузулиниды // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 9–10 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер., том 331).

Арефьев М.П., Наугольных С.В. Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.

Бабков К.В. К геолого-петрографической характеристике нижнеказанских отложений Пермско-Кунгурского района // Учен. зап. Пермского ун-та. Вып. к 17-ому Международн. Геолог. Конгрессу. 1937. С. 15–66.

Базилевская Н.А., Мейер К.И., Станков С.С., Щербакова А.А. Выдающиеся отечественные ботаники. М.: Госуд. учебно-педагогическое изд-во министерства просвещения РСФСР, 1957. 444 с.

Беккер-Мидисова Е.Э. О пермских равнокрылых родов *Protopincombea* и Proparix // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 86–91.

Бетехтина О.А., Горелова С.Г. Палеоландшафты зон угленакопления и методика их использования для корреляции (на примере Кузнецкого и Минусинского бассейнов) // Биостратиграфия и палеобиогеография девона и карбона Азиатской части СССР. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1978. С. 20–29.

Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л., Данилов В.И., Батяева С.П., Токарева П.А. Верхний палеозой Ангариды. Фауна и флора. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ие, 1988. 256 с.

Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми (под ред. Грунт Т.А., Есауловой Н.К., Канева Г.П.). М.: ГЕОС, 1998. 356 с.

Богов А.В., Игонин В.М. Уфимский ярус. Шешминский горизонт // Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми (под ред. Грунт Т.А., Есауловой Н.К., Канева Г.П.). М.: ГЕОС, 1998. С. 54–57.

Богословская М.Ф. Аммоноидеи // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра. 1986. С. 14–15 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 331).

Боярина Н.И., Щеголев А.К. Новые каллиптерис из верхов араукаритовой свиты Донбасса как показатель событийной границы карбона и перми // Геол. журн. 19897 № 3. С. 97–104.

Бураго В.И. К морфологии листа рода *Psygmophyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128–136.

Бураго В.И. Представители рода *Comia* в пермских отложениях Приморья // Палеоботаника и фитостратиграфия востока СССР. Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР. С. 17–43.

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.

Вахрамеев В.А., Долуденко М.П. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с. (Труды Геологического ин-та АН СССР, вып. 54).

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 Прикамья. Деп. в ВИНИТИ № 4571. 1984. 91 с.

Владимирович В.П. Типовая кунгурская флора Среднего Урала. Рукоп. депонир. в ВИНИТИ 29.12.85. № 377-В86. Л., 1985. 56 с.

Владимирович В.П. Высшие растения. Telomophyta // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 32–38. (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер. Т. 331).

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

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Труды Геологического ин-та РАН, вып. 401).

Горелова С.Г Новый позднепермский кузнецкий корэтрофиллит // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960. Ч. 1. С. 29–30.

Горский В.П. Белокатайская свита // Стратиграфический словарь СССР. Л.: Недра, 1977. С. 60–61.

Гусева Е.А. Остракоды морские // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 15–26, табл. 60–78. (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с. (Труды Геологического ин-та РАН, вып. 346).

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 182 с. (Труды Геологического ин-та РАН, вып. 365).

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. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1986. 176 с.

Есаулова Н.К. Сфенофиллы верхней перми Прикамья и вопросы систематики вегетативных побегов Sphenophyllaceae // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 100–114.

Есаулова Н.К. Материалы к ревизии таксонов верхнепермской флоры Прикамья из коллекции М.Д. Залесского. Рукоп. деп. в ВИНИТИ. № 4465-В89. 1989. 39 с.

Есаулова Н.К. Новые виды папоротников из казанских отложений Прикамья // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 121–126.

Есаулова Н.К. Макрофлора // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 303-333.

Есаулова Н.К. Флора и фитозональная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. Казань: Экоцентр, 1998а. 65 с.

Есаулова Н.К. Верхнепермские стратотипы и опорные разрезы Приказанского района. М.: ГЕОС, 1998б. С. 39–42.

Есин Д.Н., Машин В.Л. Ихтиолиты // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 270–293.

Жарков М.А., Чумаков Н.М. Палеогеография и обстановки седиментации во время пермо-триасовых биосферных перестроек // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. Т. 9. № 4. С. 29–54.

Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3–12.

Жизнь растений. Том IV. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения (под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина). М.: Просвещение, 1978. 448 с.

Залесский М.Д. О *Cordaites aequalis* Goeppert из Сибири и о тождестве его с *Neggerathiopsis hislopii* Bunbury sp. флоры Гондваны. С-Пб.: Труды Геол. Ком-та, 1912. Вып. 86. 43 с.

Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна реки Печоры. 1. Река Адзьва // Зап. Уральского общ. любителей естествознания. Т. XXXIII. Екатеринбург. 1914. С. 55–85.

Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас. Труды Геолкома. 1918. Нов. Сер. Вып. 174. 76 с.

Залесский М.Д. О новых видах пермских Osmundaceae // Известия Главного ботанического сада. Т. XXIV. 1925. С. 1–15.

Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды. Тр. Геолкома. Нов. сер. 1927. Вып. 176. 52 с. 46 табл.

Залесский М.Д. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естественн. наук. 1930. VII сер. № 9. С. 913–930.

Залесский М.Д. Анатомическое строение стебля *Chasmatopteris principalis* n. gen. et sp. – нового представителя пермских Osmundaceae // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. 1931а. С. 715–720.

Залесский М.Д. Анатомическое строение стебля *Petcheropteris splendida* n. gen. et sp. – нового представителя пермских Osmundaceae // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. 1931б. С. 705–710.

Залесский М.Д. О двух новых *Dicranophyllum* из артинских отложений Приуралья // Известия АН СССР. Отд. мат. и естественн. наук. 1932. № 9. С. 1361–1364.

Залесский М.Д. О нахождении представителя рода *Cardioneura* Zal. совместно с *Petscheria elongata* Zal. и *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) в пермских осадках р. Воркуты на Северном (Печорском) Урале // Palaeo-phytographica. Палеофитологический сборник. М., 1937.

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 Е.Ф. О выделении бардинского яруса в "артинских" отложениях Урала // Доклады АН СССР. 1940. Т. 26. № 6. С. 595–598.

Залесский Ю.М. К вопросу о возрасте свиты соликамских плитняков // ДАН СССР. Нов. сер. 1950. Т. 70. № 4. С. 683–685.

Зимина В.Г Первая находка *Vojnovskya* в пермских отложениях Южного Приморья // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 112–117.

Зимина В.Г О *Nephropsis* из пермских отложений Южного Приморья // Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток: Изд. АН СССР, Сиб. отд-ие, Дальневосточный Геологический институт, 1969. С. 79–94.

Зимина В.Г Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. М.: Наука, 1977. 127 с.

Золотова В.П., Барышников В.В. Фораминиферы кунгурского яруса стратотипической местности // Биостратиграфия артинского и кунгурского ярусов Урала. Свердловск, 1980. С. 72–109.

Золотова В.П., Миклухо-Маклай К.В., Ухарская Л.Б. "Мелкие" фораминиферы // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 10–11, табл. 20–24 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). Деп. в ВИНИТИ. № 6126-85 Деп. М., 1983. 62 с.

Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). Часть 2. Деп. в ВИНИТИ 17.12.86. № 591-В87. 1986 (1987). 87 с.

Игнатьев И.А. Морфология и систематическое положение *Pholidophyllum ornatum* Zal. (кунгур Приуралья). Рукоп. депонир. в ВИНИТИ 28.06.88. № 5791-В88. М., 1988а. 26 с.

Игнатьев И.А. Pukhontella – новый род руфлориевых из перми Ангариды // Палеонтол. журн. 1988б. № 1. С. 83–91.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 3–8.

Калашников Н.В. Брахиоподы // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 29–30 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Канев Г.П. Двустворчатые моллюски – пелециподы // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 12–14 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Карпинский А.П. Геологические исследования в Оренбургском крае // Зап. С.-Петербургск. минер. обва. 1874. Сер. 2. 4.9.

Кашеварова Н.П., Молостовская И.И. Остракоды неморские // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 26–28 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Кованько Н.Д., Ларионова Е.Н., Софроницкий П.А. Кунгурские и казанские отложения Пермского Прикамья // Изв. АН СССР. Сер. Геол. 1939. № 5. С. 111–127.

Копорулин В.И., Пухонто С.К., Наугольных С.В., Пискарев А.Ю. Литология и фации кожимрудницкой свиты Кожимского разреза (Печорское Приуралье) // Осадочные бассейны: закономерности строения и эволюции, минерагения. Екатеринбург, 2000. С. 55–57.

Котляр Г.В. Опорные корреляционные уровни пермской системы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997. Т. 5. № 2. С. 35–50.

Кочеткова Н.М., Гусева Е.А. Раннепермские остракоды Южного и Среднего Приуралья. М.: Наука, 1972. 180 с.

Красилов В.А. Мезозойская флора р. Буреи (Ginkgoales и Czekanowskiales). М.: Наука, 1972а. 151 с.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972б. 208 с.

Красилов В.А., Зубаков В.А., Шульдинер В.И., Ремизовский В.И. Экостратиграфия. Теория и методы. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1985. 147 с.

Красилов В.А., Наугольных С.В. Пермские биомы, экотоны и климатические зоны // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М., 2001. С. 53–63.

Краснопольский А. Общая геологическая карта России. Лист 126-й. Пермь-Соликамск. СПб: Изд. Геол. Ком-та, 1889. 522 с. (Труды Геол. Ком-та. Т. 11. № 1).

Кротов П.И. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чердынского Урала // Тр. Геол. Ком-та. Т. 6. СПб. 1888. 534 с.

Круглов М.В. Новые наутилиды из верхнего карбона Уфимского плато // Изв. Геол. Ком-та. Л.: Изд. Геол. Ком-та, 1926. С. 775–783.

Круглов М.В. Верхнекаменноугольные и артинские наутилоидеи Урала // Труды Геологического музея. Т. III. Л.: Изд. Академии наук СССР, 1928. С. 63–206.

Лапо А.В., Давыдов В.И., Пашкевич Н.Г., Петров В.В., Вдовец М.С. Геологические объекты всемирного значения Европейской части России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 92–101.

Лихарев Б.К. Основное деление пермской системы в СССР // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 13–38.

Мазарович А.Н., Фениксова В.В. История исследований пермских отложений Русской платформы и Приуралья. Изд. МОИП, 1949. 147 с.

Малышева Е.О., Канев Г.П., Колода Н.А. Палеогеография и фации Тимано-Печорского региона на рубеже кунгурского и уфимского веков // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 9. № 4. С. 16–28.

Марков А.В., Наугольных С.В. Количественный анализ эволюции голосеменных растений порядка Peltaspermales // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 103–109.

Международный стратиграфический справочник (под ред. Ю.Б. Гладенкова; ред. русск. версии; Мерфи М.А., Сальвадора А.). М.: ГЕОС, 2002. 38 с.

Мейен С.В. Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1962. № 2. С. 133–144.

Мейен С.В. Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 96–107.

Мейен С.В. Дополнительные данные к морфологии *Tschernovia* // Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть II. Членистостебельные (Sphenopsida) // Тр. Геол. ин-та. Вып. III. 1964а. С. 77–78.

Мейен С.В. О морфологии, анатомии и номенклатуре ангаро-гондванского рода *Noeggerathiopsis* // Гондвана. М.: Наука, 1964б. С. 87–100.

Мейен С.В. Ангарские кордаиты (методы исследования, принципы систематики и основные этапы эволюции) // Тезисы докладов на X сессии Всес. Палеонтол. об-ва. 1964в. С. 26–28.

Мейен С.В. Дополнение об эпидермальном строении печорских кордаитов // Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть III. Труды Геол. ин-та АН СССР. 1965. Вып. 116. С. 39–41.

Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение) // Труды Геол. ин-та АН СССР. 1966. Вып. 150. 184 с.

Мейен С.В. Новые роды *Entsovia* и *Slivkovia* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. 1969а. № 4. С. 93–100.

Мейен С.В. О роде *Zamiopteris* Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1969б. Вып. 190. С. 85–104.

Мейен С.В. Пермские флоры // Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. С. 111–157.

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 130. С. 294–308.

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

Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.

Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитаитовых Ангариды // Палеоитол. журн. 1982а. № 2. С. 109–120.

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

Мейен С.В. Новые данные о спороношениях верхнепалеозойских папоротников Ангариды // Палеоитол. журн. 1983а. № 4. С. 108–111.

Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1983б. Том 88. № 1. С. 3–14.

Мейен С.В. Наземная флора // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984а. С. 270–272.

Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // Палеоитология. 27-й Международный Геологический Конгресс. Секция 02. Доклады. Т. 2. М.: Наука, 1984б. С. 75–80.

Мейен С.В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. 1986. № 11. С. 47–57.

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

Мейен С.В. Методы палеогеоботанических реконструкций // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 44–56.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990а. С. 76–124.

Мейен С.В. Phyllotheca-подобные растения из верхнепалеозойской флоры Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990б. С. 17–49.

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

Мейен С.В., Меньшикова Л.В. Систематика верхнепалеозойских членистостебельных семейства Tchernoviaceae // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 721–729.

Мейен С.В., Мигдисова А.В. Эпидермальное изучение ангарских *Callipteris* и *Compsopteris* // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1969. Вып. 190. С. 59–83.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники, ВИНИТИ. Сер. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1989. Т. 9. 128 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Мовшович Е.В. Конодонты // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 30–31, табл. 131–134. (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Могучева Н.К. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. М.: Недра, 1973.160 с.

Могучева Н.К. О раннетриасовой флоре северного Верхоянья // Ежегодник Всесоюзного Палеонтологического общества. 1984. Т. 27. С. 88–102.

Морозова И.П. Мшанки // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 28–29 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Наливкин В.Д. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрюзано-Сылвенской депрессии. Л., М.: Гостоптехиздат, 1949. 204 с. (Труды Всесоюзного нефтяного НИИ. Н.С.; Вып. 46).

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

Наугольных С.В. Каллиптериды перми Приуралья: некоторые аспекты морфологии и систематики. Рукоп. деп. в ВИНИТИ, № 2953-В92. М., 1992а. 47 с.

Наугольных С.В. Реконструкция палеофитоценозов: тафономические аспекты // Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии (систематика, тафономия, биостратиграфия, палеобиогеография). М.: Изд. ПИН РАН, 1992б. С. 12–13.

Наугольных С.В. Экологическая катастрофа в пермском периоде? // Природа. 1992в. № 4. С. 64-66.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья и ее корреляция с флорами Центральной Ангариды // Стратиграфия. Геологическая 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 // Палеоитол. журн. 1995а. № 3. С. 106–116.

Наугольных С.В. Первые данные об эпидермальном строении *Psygmophyllum expansum* // Палеонтология и стратиграфия коитинентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Авторефераты докладов. М.: Изд. ПИН РАН, 1995б. С. 25–26.

Наугольных С.В. Анатомическое строение семян из урминской свиты (артинский ярус, нижняя пермь) Урала // Геологические исследования литосферы. Москва: ин-т литосферы РАН. 1996а. С. 34–37.

Наугольных С.В. Таксономический состав нижнекосьинской флоры (сакмарский ярус Приполярного Урала) и ее значение для фитостратиграфии // Геологические исследования литосферы. М.: Ин-т литосферы РАН, 1996б. С. 38–42.

Наугольных С.В. Новые тригонокарпоидные семена бардинской флоры // Палеонтол. журн. 1997а. № 3. С. 80–87.

Наугольных С.В. Остатки растений анатомической сохранности из урминской свиты (артинский ярус) Среднего Урала // Чтения памяти С.В. Мейена. Сборник тезисов. М.: Геологический ин-т РАН, 1997б. С. 14–17.

Наугольных С.В. Новый папоротник из верхней перми (уфимский ярус) Западной Субанагриды // Верхнепермские стратотипы Поволжья. Казань: Изд-во "Мастер Лайн", 1998а. С. 124–127.

Наугольных С.В. Описание растительных остатков. *Orthotheca semilibera* Naugolnykh, sp. nov. // Биота востока европейской России на рубеже ранней и поздней перми (коллективная монография, под ред. Н.К. Есауловой, Т.А. Грунт, Г.П. Канева). М.: ГЕОС, 1998б. С. 253–255.

Наугольных С.В. Сравнительный анализ пермских флористических комплексов кожимского разреза (Печорское Приуралье) и стратотипического региона (Среднее Приуралье) // Урал: фундаментальные проблемы геодинамики и стратиграфии. М.: Наука, 1998г. С. 154–182 (Труды ГИН РАН, вып. 500).

Наугольных С.В. Стратотип кунгурского яруса и его корреляционный потенциал // Биота востока европейской России на рубеже ранней и поздней перми (коллективная монография, под ред. Н.К. Есауловой, Т.А. Грунт, Г.П. Канева). М.: ГЕОС, 1998д. С. 19–32.

Наугольных С.В. Субангарская растительность ранней перми: палеофитоценозы и климат // Верхнепермские стратотипы Поволжья. Казань: Изд-во "Мастер Лайн", 1998е. С. 127–128.

Наугольных С.В. Флора // Биота востока европейской России на рубеже ранней и поздней перми (коллективная монография, под ред. Н.К. Есауловой, Т.А. Грунт, Г.П. Канева). М.: ГЕОС, 1998ж. С. 199–214, табл. XXXI–XLIII.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998з. 201 с. (Труды ГИН РАН, вып. 509).

Наугольных С.В. Экваториальная колыбель пермских папоротников Приуралья // Природа. 2000. № 3. С. 66–72.

Наугольных С.В. Морфология и систематическое положение представителей порядка Vojnovskyales // Палеонтологический журнал. 2001а. № 5. С. 95–105.

Наугольных С.В. Растительные остатки пермского возраста из коллекции Ф.Ф. Вангенгейма фон Квалена в Геологическом музее им. В.И. Вернадского // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2001б. № 6. 32 с. 10 табл.

Наугольных С.В. Viatcheslavia vorcutensis Zalessky (плауновидные): морфология, систематика, палеоэкология // Палеонтологиеский журнал. 2001в. № 2. С. 97–102.

Наугольных С.В. Гинкго – история в четверть миллиарда лет // Природа. 2002а. № 12. С. 62–71.

Наугольных С.В. Ископаемая флора мелистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002б. № 8. 48 с.

Наугольных С.В. Морфология и систематическое положение семейства Vojnovskyaceae // XI Международное совещание по филогении растений. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003а. С. 71–72.

Наугольных С.В. Морфологические особенности и таксономический статус вида *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, 1937 (нижняя пермь Приуралья) // Палеоитологический журнал. 2003б. № 2. С. 99–108.

Наугольных С.В. Палеопочвы перми и раннего триаса // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек (Коллективная монография под ред. М.А. Семихатова и Н.М. Чумакова). М.: Наука, 2004а. С. 221–229.

Наугольных С.В. Палеофитогеография пермского периода. // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек (Коллективная монография под ред. М.А. Семихатова и Н.М. Чумакова). М.: Наука, 2004б. С. 194–220.

Наугольных С.В. Юговская флора (уфимский ярус, верхняя пермь) Приуралья // Проблемы региональной геологии: музейный ракурс. Материалы научно-практической конференции, посвященной 150-летию со дня рождения основателя Московской геологической школы академика А.П. Павлова (1854–1929) и почетного академика М.В. Павловой (1854–1938). М.: Акрополь, 2004в. С. 168–172.

Наугольных С.В. Ископаемые растения из верхней перми Пермского Приуралья (коллекция Г.Т. Мауэра) в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2005а. № 13. 44 с.

Наугольных С.В. Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтологический журнал. 2005б. № 3. С. 94–103.

Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с.

Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложний Ангариды. М.: Изд-во АН СССР, 1960а. 104 с. (Труды Геологического ин-та, вып. 19).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть I. Плауновидные и гинкговые (Lycopo-

diales et Ginkgoales). М.: Изд-во АН СССР, 1960б. 64 с. (Труды Геологического ин-та, вып. 43).

Нейбург М.Ф. Pleuromeia Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960в. С. 65–90. (Труды Геологического ин-та, вып. 43).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть II. Членистостебельные (Sphenopsida). М.: Наука, 1964. 137 с. (Труды Геологического ин-та, вып. 111).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть III. Кордаитовые (Cordaitales), войновскиевые (Vojnovskyales), семена голосеменных неопределенного систематического положения (Semina gymnospermarum incertae sedis). М.: Наука, 1965. 144 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 116).

Нечаев А.В. Казанский и уфимский ярусы пермской системы // Геол. вестник. 1915. Т. 1. № 1. С. 4–6.

Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. Москва: Изд-во АН СССР. 1952. 468 с.

Новик Е.О. Флора и фитостратиграфия верхнего карбона Северного Кавказа. Киев: Наукова Думка, 1978. 164 с.

Осадочные породы. Состав, текстуры, типы разрезов (Казанский Ю.П., Бетехтина О.А., Ван А.В. и др.). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ие, 1990. 269 с.

Основы палеонтологии. 1963. Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники (под ред. В.А. Вахрамеева, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджяна). М.: Гос. научно-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1963. 699 с.

Ошуркова М.В. Фациально-палеоэкологический подход к изучению фоссилизированных остатков растений // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 87–96.

Ошуркова М.В. Фитоориктоценозы как показатели смены ландшафтов в ходе формирования угольных месторождений // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Труды XXIX сессии ВПО. Л.: Наука, 1987. С. 29–34.

Палеонтологический словарь. М.: Наука, 1965. 615 с.

Полетаева Е.И., Пухонто С.К. Флора // Угленосная формация Печорского бассейна. Л.: Наука, 1990. С. 37–43.

Пухонто С.К. Граница верхней и нижней перми в Печорском и Кузнецком угольных бассейнах // Кузбасс – ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангариды? Т. 1. Новосибирск: ротапринтное изд-ие СНИИГГиМСа, 1996. С. 36–43.

Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научный мир, 1998. 312 с.

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

Радченко Г.П. Критерии и методы палеогеографических реконструкций прежних условий в областях древней суши по палеонтологическим данным // Методы палеогеографических исследований. М., 1964. С. 167–183.

Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. II. (под ред. Л.Л. Халфина). М.: Гос. научно-техн. изд-во лит-ры по геологии и охране недр, 1955. С. 42–153.

Радченко Г.П. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна (под ред. В.И. Яворского). М.: Гос. научно-техн. изд-во лит-ры по геологии и охране недр, 1956. С. 110–206.

Рассказова Е.С. Членистостебельные верхнего палеозоя Тунгусского бассейна // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Тр. НИИ Геологии Арктики. 1961. Вып. 23–24. С. 1–73.

Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.) Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 256 с. (Труды Палеонтологического ин-та. Т. 178).

Ротай А.П. Новые данные по угленосности южной части Печорского бассейна // Материалы геолого-угольного совещания. М., 1946. С. 111–133 (Тр. ИГН АН СССР, вып. 90).

Руженцев В.Е. К вопросу о стратиграфии верхнего палеозоя Актюбинской и Оренбургской областей // Проблемы советской геологии. 1936а. № 1. С. 49–58.

Руженцев В.Е. Новые данные по стратиграфии каменноугольных и нижнепермских отложений Оренбургской и Актюбинской областей // Проблемы советской геологии. 1936б. №. 6. С. 470–507.

Руженцев В.Е. Ассельский ярус пермской системы // Докл. АН СССР. 1954. Т. 99. № 6. С. 1079–1082.

Савицкая Л.И., Искандарходжаев Т.А. Описание растений и некоторые материалы к истории развития растительности в позднем палеозое Средней Азии // Стратиграфия каменноугольных и пермских континентальных отложений восточного Узбекистана и прилегающих территорий (под ред. В.А. Арапова). Ташкент: Фан, 1984. С. 68–80.

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.

Семихатов М.А., Чумаков Н.М. (ред.) Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. 299 с. (Труды Геологического института РАН, вып. 550).

Сивчиков В.Е. Палеоэкосистемная реконструкция взаимоотношений палеофита и мезофита в Ангариде // Эволюция жизни на Земле. Материалы II-го Международного симпозиума, 12–15 ноября 2001 г. Томск. 2001. С. 397–400.

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.

Сикстель Т.А., Худайбердыев Р. О флорах прошлого Средней Азии. Каменноугольный (карбоновый) период. Пермский период // Палеоботаника Узбекистана. Т. 1. Ташкент: Фан. 1968. С. 11–26.

Силантьев В.В. Соликамский горизонт Пермского Приуралья // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 13–55.

Симакова М.А. Четырехлучевые кораллы – ругозы // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 11–12 (Труды ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 331).

Софроницкий П.А., Золотова В.П. Лоны артинского и кунгурского ярусов Пермского Прикамья // Биостратиграфия и литология верхнего палеозоя Урала. Свердловск, 1988. С. 79–84.

Софроницкий П.А., Золотова В.П., Грайфер Б.И., Ларионова Е.Н., Оборин А.А., Пнев В.П., Хурсик В.З., Ехлаков Ю.А., Проворов Ю.А., Красильников Б.В., Щербакова М.В., Лукин В.С. Путеводитель экскурсии по нижнепермским отложениям по рекам Косьве, Сылве и Каме. Пермь: Изд. Пермского ун-та, 1974. 102 с.

Софроницкий П.А., Ожгибесов В.П. Международный конгресс "Пермская система Земного шара". Путеводитель геологических экскурсий. Часть 3. Пермская геологическая система Пермского Приуралья. Свердловск: Полиграфист, 1991. 152 с.

Степанов Д.Л. Верхний палеозой западного склона Урала (опыт биостратиграфического анализа). Л.-М.: Гостоптехиздат, 1951. 223 с. (Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 54).

Степанов Д.Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л: Гос. научн.-техн. изд. нефт. и горно-топл. лит-ра, 1958. 180 с.

Степанов Д.Л., Горский В.П., Липатова В.В., Лихарев Б.К. Средняя и южная части Уральской складчатой области и Приуральский краевой прогиб // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 186–243.

Стратиграфическая классификация. Материалы к проблеме. (Под ред. Б.С. Соколова). Л.: Наука, 1980. 168 с.

Стратиграфический кодекс. (Под ред. А.И. Жамойды). Изд. второе, дополненное. СПб.: Изд. ВСЕГЕИ, 1992. 120 с.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.

Тефанова Т.А. Казанская флора района Тарловки на Каме // Геология Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1971. С. 74–122.

Тихвинская Е.И., Тихвинский И.Н., Игонин В.М., Золотова В.П., Хурсик В.З. Пермская система. Кунгурский ярус, его объем и распространение // Материалы по геологии востока Русской платформы. Вып. 27. Казань: Изд. Казанского ун-та, 1967. С. 3–53.

Угленосная формация Печорского бассейна (ред. В.А. Дедеев). Л.: Наука, 1990. 176 с.

Фаддеева И.З. Миоспоры и акритархи // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С. 38–39.

Фаддеева И.З. Палиностратиграфия пермских отложений // Практическая палиностратиграфия. Л.: Недра, 1990. С. 59–80.

Фефилова Л.А. Некоторые папоротники из пермских отложений Печорского Приуралья // Биостратиграфия палеозоя северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар. 1967. С. 56–74.

Фефилова Л.А. Еврамерийские папоротники в пермских отложениях Печорского Приуралья // Доклады АН СССР. 1968. Т. 183. № 3.

Фефилова Л.А. Новые пермские папоротники Печорского Приуралья // Фауна и флора палеозоя северо-востока европейской части СССР. Л., 1970.

Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральского прогиба. Л.: Наука, 1973. 192 с.

Фефилова Л.А. Растительные остатки из уфимских отложений стратотипа и разрезов севера Предуральского прогиба // Геология и палеогеография северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар, 1977. С. 39–47.

Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1978. 120 с.

Фефилова Л.А. Макрофлора // Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми севера Европейской части СССР. Л.: Наука, 1981а. С. 16–18, 25–29, 74–83, 101–103, 109–114.

Фефилова Л.А. Макрофлора // Пермские отложения Новой Земли. Л.: Наука, 1981б. С. 67–120.

Фисуненко О.П. Растительные палеосукцессии в карбоне на территории Донецкого бассейна и их возможные причины // Ежегодник ВПО. Т. XXII. Л.: Наука, 1979. С. 210–227.

Фисуненко О.П. Ландшафты среднего карбона Донецкого бассейна // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Труды XXIX сессии ВПО. Л.: Наука, 1987. С. 92–99.

Фисуненко О.П., Снигиревская Н.С. Торфообразующие растительные сообщества среднего карбона Донецкого бассейна // Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л.: Наука, 1981. С. 98–106.

Храмова С.Н. Триасовая флора бассейна Печоры и ее значение для стратиграфии. Л.: Недра, 1977. 71 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 380).

Чернов В.Г Геологи Московского Университета. М.: Изд-во Моск. Ун-та. 1989. 357 с.

Чувашов Б.И. Кунгурский ярус пермской системы (проблемы выделения и корреляции) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 10–28.

Чувашов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1973. 208 с.

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.

Чувашов Б.И., Канев Г.П., Колода Н.А., Чермных В.А. Терригенные отложения нижней и верхней перми // Путеводитель экскурсии на пермские отложения р. Кожим. М.: Изд-ие Палеонтологического ин-та РАН, 1995. С. 21–40.

Чувашов Б.И., Черных В.В., Богословская М.Ф. Биостратиграфическая характеристика стратотипов ярусов нижней перми // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2002. Т. 10. № 4. С. 3–19.

Шаров В.Г Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Доклады на 24-м ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского. Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, 1973. С. 49–63.

Шиманский В.И. Каменноугольные Nautilida. М.: Наука, 1967. 258 с. (Труды Палеонтологического ин-та АН СССР. Т. 115).

Шмальгаузен И.Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений // Тр. Геол. ком-та. Т. II. № 4. СПб., 1887. 42 с. 7 табл.

Шомысов Н.М. О новом местонахождении пермской плауновой флоры на реке Чусовой // Учен. зап. Горьковского ун-та. 1949. Вып. 14. С. 365–369.

Шорохова С.А. Новые осмундовые папоротники из верхнего триаса Приморья // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 106–110.

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: Изд-во Харьковского ун-та, 1961. С. 175–182.

Щеголев А.К. Плауновидные и клинолистники позднего карбона. Киев: Наукова Думка, 1991. 128 с.

Эйхвальд Э.И. Палеонтология России: Древний период. 1: Флора граувакковой, горноизвестковистой и медистосланцевой формаций России. СПб., 1854. 245 с.

Эйхвальд Э.И. Атлас к "Палеонтологии России (Древний период)". 1861.

Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии (палеоихнология, палеоэкология, тафономия). М.: Изд-во МГУ, 1990. 136 с.

Ярошенко О.П. Каватные споры нижнего триаса и их связь с плауновидными растениями // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 113–119.

Aassoumi M.H. Les paleoflores du Permien du Maroc Central. Thèse du Dr. de l'Univ. Paris 6. 1994. 227 p.

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

Anderson J., Anderson H.M. Paleoflora of Southern Africa, Molteno formation (Triassic). Volume 2. Gymnosperms (excluding *Dicroidium*). Rotterdam: A.A.Balkema, 1989. 567 p.

Andrews H.N. Dichophyllum moorei and certain associated seeds // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1941. Vol. 28. № 4. P. 375–385.

Andrews H.N. Some American petrified calamitean stems // Ann. Missouri Bot. Gad. 1952. № 39. P. 189–218.

Archangelsky S. Fossil Ginkgoales from the Tico flora, Santa-Cruz province, Argentina // Bull. of British Museum of Natural History. Geology. 1965. 10 (5). P. 119–137.

Archangelsky S., de la Sota E. Contribucion al conocimiento de las filices permicas de Patagonia extraandina // Acta Geol. Lilloana. 1960. Vol. 3. P. 85–126.

Archangelsky S., Wagner R.H. Glossopteris anatolica sp. nov. from uppermost Permian strata in south-east Turkey // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.) 1983. Vol. 37 (3). P. 81–91.

Arnold C.A. Petrified cones of the genus *Calamostachys* from the Carboniferous of Illinois // Univ. Mich. Contr. Mus. Paleont. 1958. Vol. 14. № 1. P. 149–165.

Asama K. Two types of evolution in *Sphenophyllum* // Bull. Nat. Sci. Mus. 1966. Vol. 9. № 4. P. 577–608.

Asama K., Jwai J., Vecraburas M., Hongnusonthi A. Permian plants from Loei, Thailand // Geol. and Paleontol. Southeast Asia. Vol. 4. Tokyo, 1968. P. 82–99.

Ash S., Tidwell W.D. Notes on the Upper Paleozoic plants of Central New Mexico // New Mexico Geological Society guidebook. 33rd Field conference. Albuquerque Country. II. 1982. P. 245–248.

Bain F., Dawson J.W. Notes on the geology and fossil Flora of Prince Edward Island // The Canadian Record of Sciences. Vol. I. 1885. P. 154–161.

Barkman J.J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1986. Vol. 67. № 3. P. 145–195.

Barthel M. Calamiten aus dem Oberkarbon und Rotliegenden des Thuringer Waldes // Museum fur Naturkunde, 100 jahre Arboretum. 1980. S. 237–257.

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

Barthel M. Ein Calamit, den schon Goethe kannte // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Naturwiss, 1989. R. 38. S. 346–352.

Barthel M. Epidermal structures of sphenophylls // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95. P. 115-127.

Barthel M., Rossler R. Palaeontologische Fundschichten in Rotliegend von Manebach (Thuringer Wald) mit *Calamites gigas* (Sphenophyta) // Veroffentlichunge Naturhist. Museum Schleusingen. 1996. № 11. S. 3–21.

Baxter R.W. Palaeostachya andrewsii, a new species of calamitean cone from the American Carboniferous // Amer. J. Bot. 1955. № 42. P. 342–351.

Baxter R.W. Calamocarpon insignis, a new genus of heterosporous petrified calamitean cones from the American Carboniferous // Amer. J. Bot. 1963. № 50. P. 469–476.

Baxter R.W., Leisman G.A. A Pennsylvanian calamitean cone with *Elaterites triferens* spores // Amer. J. Bot. 1967. № 54. P. 748–754.

Berthelin M., Broutin J., Kerp H., Crasquin-Soleau S., Platel J.-P., Roger J. The Oman Gharif mixed paleoflora: a useful tool for testing Permian Pangea reconstructions //

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2003. Vol. 196. P. 85–98.

Boureau E. Traite de Paléobotanique. T. III. Sphenophyta, Neggerathiophyta. Paris: Masson et Cie, ed. 1964. 544 p.

Bojarina N. Callipterid pteridosperms from the Early Permian of Ukraine // Acta Palaeontologica Polonica. 1994. Vol. 39. № 1. P. 117–133.

Boeger H. Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Palaeoekologie // Lethaia. 1970. Vol. 3. P. 243–269.

Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien. 1964. 865 S.

Brongniart A. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris: G.Dufour et E. d'Ocagne, 1828. 488 p.

Brongniart A. Végétaux // Murchison R.I., Verneuil E., Keyserling A. Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. London, Paris: John Murray, 1845. T. 2. Pt. 3. P. 5–13.

Broutin J. Sur quelques plantes fossiles du bassin Autun-Stephanien de Guadalcanal (province de Seville, Espagne) // Lagascalia. 1974. Vol. 4. № 2. P. 221–237.

Broutin J. Nouvelles données sur la flore des bassins Autun-Stephaniens des environs de Guadalcanal (province de Seville-Espagne) // Guaderns Gelogia Iberica. 1977. Vol. 4. P. 91–98.

Broutin J. Ginkgophyllum boureaui, nouvelle espèce de ginkgophyta du Permien inférieur du Sud-Ouest de l'Espagne // Bull. de la section des sciences. T. VIII. Paléobotanique recherches nouvelles sur l'évolution végétale. Paris: C.T.H.S., 1985. P. 125–132.

Broutin J. Etude paléobotanique et palynologique du passage Carbonifère-Permien dans le Sud-Ouest de la Peninsula Ibérique. Paris: Ed. CNRS, 1986. 165 p.

Broutin J., Doubinger J., El Hamet M.O., Lang J. Palynologie comparée du Permien Nigerien (Afrique occidentale) et Peritethysen. Implications stratigraphiques et phytogéographiques // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 66. P. 243–261.

Broutin J., El Wartiti M., Freytet P., Heyler D., Lazhrib M., Morel J.-L. Nouvelles découvertes paléontologiques dans le bassin détritique carbonate Permien de Tiddas (Maroc Central) // C.R. Acad. Sci. Paris. 1987. T. 305. Ser. II. P. 143–148.

Broutin J., Ferrandini J., Saber H. Implications stratigraphiques et paléogeographiques de la découverte d'une flore permienne euraméricaine dans le Haut-Atlas occidental (Maroc) // C.R. Acad. Sci. Paris. 1989. T. 308. Serie II. P. 1509–1515.

Broutin J., Kerp H. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. XIV. A new form-genus of broad-leaved Late Carboniferous and Early Permian Northern hemisphere conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 83. P. 241–251.

Broutin J., Roger J., Platel J.P., Angiolini L., Baud A., Bucher H., Marcoux J., Al Hasmi H. The Permian Pangea. Phytogeographic implications of new paleontological discoveries in Oman (Arabian Peninsula) // C.R. Acad. Sci. Paris. 1995. T. 321. Ser. IIa. P. 1069–1086.

Brush G.S., Barghoorn E.S. Kallostachys scottii; a new genus of sphenopsid cones from the Carboniferous // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. № 2, 3. P. 346–356.

Bunopas Sangad. Paleogeographic history of Western Thailand and adjacent parts of South-East Asia: a plate tectonics interpretation. // Geol. Surv. Paper. 1981. № 5 (special issue). Bangkok, Thailand. P. 192–197.

Busche R., Haas H., Remy R. Moglichkeiten und Grenzen der deutung Okologie und Klima mit Hilfe disperser Kutikulen aus dem Autun des Nahe-Raumes (Pfalz) // Argumenta Palaeobotanica. 1978. Vol. 5. P. 149–160.

Chaloner W.G., Meyen S.V. Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // Hallam A. (ed.): Atlas of Paleobiogeography. Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1973. P. 169–186.

Chandra S. Changing patterns of the Permian Gondwana vegetation // Palaeobotanist. 1992. № 40. P. 73–100.

Chandra S., Keqin S. Evolution and comparison of the Gondwana flora and the Cathaysia flora // Palaeobotanist. 1997. Vol. 46. № 3. P. 35–46.

Chaphekar M. Some calamitean plants from the lower Carboniferous of Scotland // Palaeontology. 1963. № 6. P. 408–429.

Chaphekar M. On the genus *Pothocites* Paterson // Paleontology. 1965. № 8. P. 107–112.

Chow T.Y., Chang S.J., Chang L.C. An additional specimen of forked frond of *Protoblechnum wongii* Halle // Acta Palaeontologica Sinica. 1955. Vol. 3. № 3. P. 167–171.

Chuvashov B.I., Chernykh V.V. Interzonation of Artinskian fusulinids and conodonts (western Urals, Russia) // Permophiles. 1998. Vol. 31. P. 21–25.

Cichan M.A. Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. III. *Arthropitys* (Equisetales; Calamitaceae) // Can. J. Bot. 1986. № 64. P. 688–695.

Cichan M.A., Taylor T.N. A systematic and developmental analysis of *Arthropitys deltoides* sp. nov. // Bot. Gaz. 1983. № 144. P. 285–294.

Ctyroky P. Permian flora from the Ga'ara region (western Iraq) // N. Jahrbuch f. Geologie und Paläontologie. Monatshefte 1973. № 1. S. 383–388.

Daber R. Palaeobotanische Bemerkungen zur Kupferschieferpalaeogeographie // Geologie. 1960. Bd. 9. S. 930–934.

Daber R. 280 Millionen Jahre *Ginkgo* – Belegstucke zur Geschichte des Taxons *Ginkgo* L. aus den Sammlungen und Anlagen der Humboldt-Universität // 100 Jahre Arboretum (1879–1979). Berli Museum fur Naturkunde, 1980. S. 259–279.

Darrah E.L. A remarkable branching *Sphenophyllum* from the Carboniferous of Illinois // Palaeontographica. 1968. Abt. B. Bd. 121. Liefg. 4-6. S. 87–101.

Darrah W.C. Permian elements in the fossil flora of the Appalachian province. II. *Walchia* // Botanical Museum Leaflets, Harward University. 1936. Vol. 4. № 2. P. 9–19.

Dawson J.W., Harrington B.J. Report on the geological structure and mineral resources of Prince Edward Island // P.E.I.: John Lovell. 1871. 51 p.

Davydov V.I., Glenister B.F., Spinosa C., Ritter S.M., Chernykh V.V., Wardlaw B.R., Snyder W.S. Proposal of Aidaralash as Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Permian system // Episodes. 1998. Vol. 21. № 1. P. 11–18.

Davydov V.I., Snyder W.S., Spinosa C. Upper Paleozoic Fusulinacean Biostratigraphy of the Southern Urals // Permophiles. 1997. Vol. 30. P. 11–14.

Del Fueyo G.M., Archangelsky S. New studies on *Karkenia incurva* Archang. from the Early Cretaceous of Argentina. Evolution of the seed cone in Ginkgoales // Palaeontographica. Abteilung B. 2001. Lief. 256. S. 111–122.

Delevoryas T. A *Palaeostachya* from the Pennsylvanian of Kansas // Amer. J. Bot. 1955. № 42. P. 481–488.

Delevoryas T., Taylor T.N., Taylor E.L. A marattialean fern from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol.. 1992. Vol. 74. P. 101–107.

DiMichele W.A., Mamay S.H., Chaney D.S., Hook R.W., Nelson W.J. An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from North-central Texas // Journ. Paleontology. 2001. Vol. 75. N 2. P. 449–460.

Doubinger J. Contribution à l'étude des flores Autun-Stephaniennes. Memoires de la société géologique de France (nouvelle serie). 1956. № 75. 180 p.

Doubinger J., Roy-Dias C. La paléoflore Autun-Stephanienne de la région de Demnate (est de Marrakech-Maroc) // Geobios. 1986. № 19. Fasc. 6. P. 549–571.

Doubinger J., Vetter P. Sur la présence de *Sphenophyllum costae* Sterzel dans le bassin houiller de Decazeville (Aveyron) // Bulletin de la Société géologique de France. 6-e ser. 1953. T. III. P. 493–502.

Doubinger J., Vetter P., Langiaux J., Galtier J., Broutin J. La flore fossile du bassin houiller de Saint-Etienne. Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle. T. 164. Paris, 1995. 358 p.

Doweld A. Prosyllabus tracheophytorum. Tentamen systematis plantarum vascularum (Tracheophyta). M.: GEOS, 2001. 110 p.

Dunn M.T. Preliminary palynological assessment of selected horizons across the Carboniferous/Permian boundary, Aidaralash Creek, Kazakhstan // Permophiles. 1998. № 31. P. 10–11.

Duran M., Hunicken M.A., Anton A.M. Novedosos hallazgos de Sphenopsida en la formacion Bajo de Veliz, provincia de san Luis, Argentina // Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.). 1997. Vol. 34. № 3. P. 259–264.

Eggert D.A. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida // Palaeontographica. 1962. Vol. 110 B. P. 99–127.

Ekowski A.B., Josten K.-H. Calamitina goeppertii Ettingshausen aus dem Westfal D des Piesberges bei Osnabruck // Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. 1964. № 12. S. 235–238.

El-Khayal A.A., Chaloner W.G., Hill C.R. Palaeozoic plants from Saudi Arabia // Nature. 1980. Vol. 285. № 1. P. 33–34.

El-Khayal A.A., Wagner R.H. Upper Permian stratigraphy and megafloras of Saudi Arabia: palaeogeographic and climatic implications // C.R. 10e Congres Carbonifere. Madrid, 1983. Vol. 3. P. 17–26.

El Wartiti M., Broutin J., Freytet P. Première découvertes paléontologiques dans les series rouges carbonatées permiennes du bassin de Tiddas (Maroc Central) // C.R. Acad. Sci. Paris. 1986. T. 303. Serie II. № 3. P. 263–268.

Fischer von Waldheim G. Notice sur quelques plantes fossiles de la Russie // Bull. Soc. Imp. de Naturalistes de Moscou. 1840. № II. P. 234–240.

Fischer von Waldheim G. Note sur les plantes fossiles du système Permien recueillies et communiquées à la société par Mr. le capitaine Planer // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1847. Vol. 20. Teil 2. P. 513–516.

Florin R. Uber die Calamitaceen-Gattung *Dicalamophyllum* Sterzel aus dem Sachsischen Rotliegenden // Svenska Vet. Akad. Handl. 1939. № 18. P. 3–18.

Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica B. 1938–1945. Bd. 85. 729 p.

Fontaine J.-M., Bruton C.H.C., Lys M., Rauscher R., Balkas O. Données nouvelles sur la stratigraphie des formations paléozoïques de la plate-forme Arabe dans la région d'Hazro (Turquie) // C.R. hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris, 1980. Vol. 291 (D). P. 917–920.

Fuchs G., Grauvogel-Stamm L., Mader D. Une remarquable flore à *Pleuromeia* et *Anmopteris* in situ du Buntsandstein Moyen (trias inférieur) de l'Eifel (R.F. Allemagne). Morphologie, paléoécologie et paléogeographie // Palaeontographica. Abt. B. 1991. Bd. 222. Lfg. 4–6. S. 89–120.

Galtier J. Recherches sur les végetéux à structure conservée du Carbonifere inférieur français // Paleobiol. Continentale. 1970. № 1. P. 1–221.

Galtier J., Broutin J. La flore de la zone de transition de l'Autunien Supérieur de Lodève // Sci. Geol. Bull. Strasbourg. 1995. Vol. 48. № 1–3. P. 83–93.

Gand G., Kerp H., Passons C., Martinez-Garcia E. Palaeoenvironmental and stratigraphic aspects of animal traces and plant remains in Spanish Permian red beds (Pena Sagra, Cantabrian Mountains, Spain) // Geobios. 1997. Vol. 30. № 2. P. 295–318.

Gao Zhifeng, Zodrow E.L. A new strobilus *Tetraphyllostrobus broganensis* gen. et sp. nov. from the Upper Carboniferous, Sydney Coalfield, Nova Scotia, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 66. P. 3–11.

Gastaldo R.A. Palaeostachya dircei n. sp., an authigenically cemented equisetalean strobilus from the Middle Pennsylvanian of southern Illinois // Amer. J. Bot. 1981. № 68. P. 1306–1318.

Geinitz H.B. Die Leitpflanzen des Rotliegenden und des Zechsteingebirges oder der permischen Formation in Sachsen. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 1858. 28 S.

Gillespie W.H., Hennen G.J., Balasco C. Plant megafossils from Dunkard strata in Northwestern West Virginia and sothwestern Pennsylvania // The Age of the

Dunkard. First I.C.White Memorial Symposium. 1975. P. 223–244.

Good C.W. The ontogeny of Carboniferous articulates; calamite leaves and twigs // Palaeontographica. 1971a. Vol. 133 b. P. 137–158.

Good C.W. The ontogeny of Carboniferous articulates: *Calamostachys binneana* // Bot. Gaz. 1971b. № 132. P. 337–346.

Good C.W. Pennsylvanian-age calamitean cones, elater-bearing spores, and associated vegetative organs // Palaeontographica. 1975. Vol. 153 B. P. 28–99.

Good C.W. The anatomy and three-dimensional morphology of *Annularia hoskinsii* sp. n. // Amer. J. Bot. 1976. № 63. P. 719–725.

Good C.W., Taylor T.N. The establishment of *Elaterites triferens* spores in *Calamocarpon insignis* microsporangia // Trans. Amer. Micros. Soc. 1974. № 93. P. 148–151.

Good C.W., Taylor T.N. The morphology and systematic position of calamitean elater-bearing spores // Geosci. Man. 1975. № 11. P. 133–139.

Grauvogel-Stamm L. Pleuromeia sternbergii (Munster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias. Eine ganz andere Welt. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 1999. S. 271–282.

Guerra Sommer Margot. *Rufloria* Meyen em sedimentos gondvanicos sulriograndensis (Formacao Rio Bonito, Super Grupo Tubarao) // Resquisas. Inst. geoscienc. UFRGS. 1989. № 22. P. 129–184.

Gutbier A. Die Versteinerungen des Rothliegenden in Sachsen. Dresden und Leipzig: Arnoldische Buchhandlung. 1849. 32 S.

Halle T.G. Palaeozoic plants from Central Shansi. Palaeontologica Sinica. 1927. Ser. A. Vol. II. Fasc. 1. P. 1–316.

Halle T.G. The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to pteridosperms // K. Svenska vetensk. akad. Handl. 1933. Band 12. P. 1–103.

Hatchell W.O., Blagbrough J.W., Hill J.M. Stratigraphy and Copper deposits of the Abo formation, Abo canyon Area, Central New Mexico // New Mexico Geological Society guidebook. 33rd field Conference. Albuquerque Country. II. 1982. P. 249–260.

Haubold H., Schaumberg G. Die Fosilien des Kupferschiefers. Wittenberg Lutherstadt: A.Ziemsen Verlag, 1985. 223 S.

Hetterscheid W.L.A., Batenburg L.H. Sphenophyllum miravallis Vetter and *Bowmanites cupulatus* sp. n. from the "Illinger Flozzone" ("Heusweiller Schichten", Lower Stephanian, Saar Basin, German Federal Republic) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1983/1984. V. 40. P. 263–293.

Hibbert F.A., Eggert D.A. A new calamitean cone from the middle Pennsylvanian of southern Illinois // Palaeontology. 1965. № 8. P. 681–686.

Hill C.R., Wagner R.H., El-Khayal A.A. Qasimia gen. nov., an early *Marattia*-like fern from the Permian of Saudi Arabia // Scripta Geol. 1985. Vol. 79. P. 1–50.

Hirmer M. Handbuch der Palaeobotanik. Bd. 1. Berlin: Oldenbourg. 1927. 708 p.

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 geologiques. Vol. 32. 106 p.

Holden R. Some fossil Plants from Eastern Canada // Annals of Botany. 1913. Vol. 27. P. 243-255.

Huang B. Permian flora from the southeastern part of the Xiao Hiaggan-lin (Lesser Khingan M.T.) NE China. Beiging: Geol. Publ. House, 1977. 79 p.

Jennings J.R. Preliminary report on fossil plants from the Chester series (Upper Mississipian) of Illinois // Trans. Illinois Acad. Sci. 1970. Vol. 63. P. 167–177.

Jongmans W.J. Anleitung zur Bestimunng der Karbonpflanzen westeuropas // Thallophytae, Equisetales, Sphenophyllales. Freiberg. 1911.

Jongmans W.J. Beitrage zur Kenntnis der Karbonflora von Niederlandisch Neu-Guinea // Meded. Geol. Sticht. 1940. P. 263–274.

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. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. V. On the nature of *Asterophyllites dumasii* Zeiller, its correlation with *Calamites gigas* Brongniart and the problem concerning its sterile foliage // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. Vol. 41. P. 301–317.

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

Kerp H. The Study of Fossil Gymnosperms by Means of Cuticular Analysis // Palaios. 1990. Vol. 5. P. 548–569.

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

Kerp H., Fichter J. Die Makrofloren des saarpfalzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon – Unter-Perm; SW-Deutschland) // Mainzer geowiss. Mitt. 1985. Bd. 14. S. 159–286.

Kerp H., Poort R.J., Swinkels H.A., Verwer R. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. IX. Conifer dominated Rotliegend floras from the Saar-Nahe Basin (?Late Carboniferous-Early Permian; SW-Germany) with special reference to the reproductive biology of early conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 62. P. 205–248.

Kidston R., Cantrill T.C., Dixon R.E.L. The forest of Wyre and the Titterstone Clee Hill coal fields // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1917. № 51. P. 999–1084.

Kirchner M., Van Konijnenburg-Van Cittert J.H.A. Schmeissneria microstachys (Presl, 1833) Kirchner et Van Koni-

jnenburg-Van Cittert comb. nov. and *Karkenia hauptmannii* Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert, sp. nov., plants with ginkgoalean affinities from the Liassic of Germany // Rev. Palaeobot. Palynol.. 1994. Vol. 83. P. 199–215.

Kon'no E. Contributions to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia, V. 12. Some Permian plants from Thailand // Japanese Journ. Geol. and. Geogr. 1963. Vol. XXXIV. № 2–4. P. 139–159.

Kon'no E. Some connection between the Cathaysian flora and the *Glossopteris* flora in India during the Later Permian age // Palaeobotanist. 1966. Vol. XIV. № 1–3. P. 26–35.

Kosanke R.M. Mazostachys – a new calamite fructification // Illinois State Geological Survey, report of Investigations. 1955. Vol. 180. P. 7–37.

Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica. Abteilung B. 1982. Bd. 181. S. 1–43.

Krassilov V.A. Terrestrial Paleoecology and Global Change. Sofia-Moscow: Pensoft. 2003. 464 p.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Lozovsky V.R. Floristic evidence of transitional Permian-Triassic deposits of the Volga-Dvina region // Permophiles. 1999. № 34. P. 12–14.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V. Permotheca with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals // Palaeobotanist. 1999. Vol. 48. P. 19–25.

Krausel R. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder-Osterreich und von Neue Welt bei Basel // Palaeontographica. 1943. Abteilung B. Vol. 87. P. 59–93.

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 Beitrage zur Palaontologie Russlands // Verhandl. Russ.-Kais. Mineralog. Gesell. 1844. S. 62–104.

Langiaux J., Marguerier J. Paleoxylologie du bassin Stephanien de Blanzy. 2. Découverte d'une structure d'*Arthropytis communis*, considérations taxonomiques et phylogeniques // La Physiophile. 1980. Vol. 92. № 89–102.

Lausberg S., Kerp H. Eine Coniferen-dominierte Flora aus dem Unterrotliegend von Alsenz, Saar-Nahe-Becken, Deutschland // Feddes Repertorium. 2000. Bd. 111. № 7-8. S. 399–426.

Lemoigne Y. Flore mixte au Permien supérieur en Arabie Saoudite // Geobios. № 14. Fasc. 5. P. 611–635.

Lemoigne Y., Meyen S.V. Dicksonites pluckenetii (Schlotheim) Sterzel and its affinity with Callistophytales // Geobios. 1986. № 19 P. 87–97.

LePage B.A., Beachamp B., Pfefferkorn H.W., Utting J. Late Early Permian plant fossils from the Canadian High Arctic: a rare paleoenvironmental/climatic window in northwest Pangea // Palaeogegraphy, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2003. Vol. 191. P. 345–372.

LePage B.A., Pfefferkorn H.W. Did ground cover change over geologic time? // Phanerozoic terrestrial Ecosystems (eds. R.A. Gastaldo, W.A. DiMichele). Paleontological Society Special Papers. 2000. Vol. 6. P. 171–182.

Lesnikowska A., Galtier J. Permineralized Marattiales from the Stephanian and Autunian of central France: a reinvestigation of *Grandeuryella renaultii* (Stur) Weiss emend. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 72. P. 299–315.

Li Xingxue, Rigby J., Wu Yiming. A biostratigraphical comparison between the Lower Gondwana floras of Southern Xizang (Tibet) and Kashmir // Gondwana Seven Proceedings. Edited by H.Ulbrich and A.C. Rocha-Campos. Instituto de Geociencias. USP. Sao Paulo. 1991. P. 533–538.

Li Xinqxue, Wu Xiuyuan. Late Paleozoic phytogeographic provinces in China and its adjacent regions // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 90. P. 41–62.

Lindley J., Hutton W. The fossil flora of Great Britain, or figures and description of the vegetable remains found in a fossil state in this country. 1833 (1831–1837). 205 p.

Litwin R.J. Fertile organs and *in situ* spores of ferns from the Late Triassic Chinle formation of Arizona and New Mexico, with discusion of the associated dispersed spores // Rev. Palaeobot. Playnol. 1985. Vol. 44. P. 101–146.

Maheshwari H.K., Meyen S.V. Cladostrobus and the systematics of cordaitalean leaves // Lethaia. 1975. № 8. P. 103–123.

Mamay S.H. Lower Permian plants from the Arroyo formation in Baylor county, North-Central Texas // Geological Survey research. 1967. Paper 575-C. P. 120–126.

Mamay S.H., Bateman R.M. Archaeocalamites lazarii, sp. nov.: the range of Archaeocalamitaceae extended from the lowermost Pennsylvanian to the Mid-Lower Permian // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. P. 489–496.

Mamay S.H., Breed W.J. Early Permian plants from the Cutler formation in Monument Valley, Utah // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. Vol. 700 B. P. 109–117.

Mamay S.H., Mapes G. Early Virgilian plant megafossils from the Kinney Brick Company Quarry, Manzanita Mountains, New Mexico // New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources Bulletin. 1992. Vol. 138. P. 61–85.

Mamay S.H., Miller J.M., Rohr D.M. Late Leonardian Plants from West Texas: the Youngest Paleozoic plant Megafossils in North America // Science. 1984. Vol. 223. P. 279–281.

Mamay S.H., Read C.B. Additions to the Flora of the Spotted Ridge Formation in Central Oregon // Geological Survey Professional Paper. 1956. Washington. Vol. 274-1. P. 211–226.

Mamay S.H., Reed B.L. Permian plant megafossils from the conglomerate of Mount Dall Central Alaska range // US Geol. Surv. Circ. 1984. Vol. 868. P. 98–102.

Mapes G., Gastaldo R.A. Late Paleozoic non-peat accumulating floras // Land plants. Notes for a short course. University of Tennessee. Department of Geological Sciences, Studies in Geology. 1986. № 15. P. 115–133.

Mapes G., Mapes R.N. Vertical plant succession in a Virgilian (Pennsylvanian) paper coal in Kansas // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. Suppl. P. 169–170.

Mapes G., Rothwell G.W., Haworth M.T. Evolution of seed dormancy // Nature. 1989. Vol. 337. № 6208. P. 645–646.

Mädler K.A. Die Rotliegend-Zechsteinflora von Lieth bei Elmshorn, Schleswig-Holstein // Geologisches Jahrbuch. 1992. Reihe A. Heft 133. S. 3–31.

McLoughlin S. Permian sphenophytes from the Collie and Perth Basins, Western Australia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 75. P. 153–182.

McLoughlin S., Drinnan A.N. Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from east Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 92. P. 207–227.

Melchior R.C., Hall J.A. A calamitean shoot apex from the Pennsylvanian of Iowa // Amer. J. Bot. 1961. № 48. P. 811–815.

Meyen S.V. Phyllotheca-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. 1971. Abt. B. Bd. 133. Lief. 1–3. S. 1–33.

Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. 1976. Abt. B. Bd. 157. Lief. 5–6. S. 112–157.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // Fourth Int. Gondwana Symposium, Calcutta, India. Gondwana flora. 1977. Sec. 2. 10 p.

Meyen S.V. Interpretation of *Cardiolepis* – an unfortunate error // IOP Newsletter. 1979a. № 9. P. 11–12.

Meyen S.V. Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in western Angaraland, USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979b. Vol. 28. № 2. P. 191-201.

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

Meyen S.V. Trichopitys, Medullopteris and *Autunia* revisited // IOP Newsletters. 1983. № 18. P. 4–6.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50. № 1. P. 1–111.

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

Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of Gymnosperms (ed. Ch.B. Beck). New York: Columbia University Press, 1988. P. 338–381.

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

Meyen S.V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.

Meyen S.V., Lemoigne Y. Dicksonites pluckenetii (Schlotheim) Sterzel and its affinity with Callistophytales // Geobios. 1986. № 19. P. 87–97.

Milde J. Beitrage zur Kenntniss der *Equisetum* // Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol. 1852. Bd. 23. № 2. P. 557–612.

Millay M.A. Acaulangium gen. n., a fertile marattialean from the Upper Pennsylvanian of Illinois // American Journal of Botany. 1977. Vol. 64. P. 223–239.

Millay M.A. A review of permineralized Euramerican Carboniferous tree ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95. P. 191–209.

Millay M.A., Taylor T.N. Paleozoic seed fern pollen organs // The Botanical Review. 1979. Vol. 45. № 3. P. 301–375.

Moore R.C., Elias M.K., Newell N.D. A "Permian" flora from the Pennsylvanian rocks of Kansas // Jour. Geol. 1936. Vol. 44. P. 1–31.

Murchison R.I., Verneuil E., Kauserling A. Géologie de l'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. London, Paris: John Murray, 1845. T. 2. Pt. 3.

Naugolnykh S.V. Peltaspermaceous Pteridosperms from the Lower Permian of the Middle Fore-Urals // Occasional publication of Earth Sciences and Resources Institute. Univ. 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 // Palaeontol. journ. Scripta Technica Inc. 1995. Vol. 29. № 1 A. P. 44–62.

Naugolnykh S.V. Paleobotany of the Upper Carboniferous/Lower Permian of the Southern Urals. Part 1. Seeds and enigmatics // Permophiles. 1999. Iss. 33. P. 27–31.

Naugolnykh S.V. Paleobotany of the Upper Carboniferous/Lower Permian of the southern Urals. Part 2. Roots and woods // Permophiles. 2000a. № 36. P. 24–27.

Naugolnykh S.V. Subangaraland: Permian palaeocommunities and their succession // The Sixth Conference of International Organisation of Palaeobotany (IOPC-VI). China. 2000b. Qinhuangdao of Hebei. P. 93–94.

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

Naugolnykh S.V. Paleobotany of the Upper Carboniferous/Lower Permian of the Southern Urals. Part 3. Generative organs of gymnosperms // Permophiles. 2001b. Vol. 39. P. 19–23.

Naugolnykh S.V. A new species of *Todites* (Pteridophyta) with *in situ* spores from the Upper Permian of Pechora Cis-Urals (Russia) // Acta Palaeontologica Polonica. 2002a. Vol. 47 (3). P. 469–478.

Naugolnykh S.V. Paracalamitina striata – a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // Journal of Paleontology. 2002b. Vol. 76 (2). P. 377–385.

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

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. № 91. P. 35–62.

Naugolnykh S.V., Zavialova N.E. Densoisporites polaznaensis sp. nov.: with comments on its relation to *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky // Palaeobotanist. 2004. Vol. 53. P. 21–33.

Oshurkova M.V. Paleoecological parallelism between the Angaran and Euramerican phytogeographic provinces // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 90. P. 99–111.

Pant D.D., Mehra B. On the epidermal structure of *Sphenophyllum speciosum* (Royle) Zeiller // Palaeontographica. 1963. Abt. B. Bd. 112. Liefg. 1–3. S. 51–57.

Pant D.D., Nautiyal D.D., Misra L. Giridia indica gen. et sp. nov. The possible cone of *Phyllotheca indica* Bunbury // Palaeontographica. 1981. Vol. 176 B. № 5, 6. P. 174–178.

Pant D.D., Nautiyal D.D., Srivastava P.C. The occurence of Cathaysian elements in *Glossopteris* flora of Kashmir // Phyta. 1984. № 4–5. P. 47–52.

Pfefferkorn H.W., Gastaldo R.A., DiMichele W.A. Ecological stability during the Late Paleozoic cold interval // Phanerozoic Terrestrial Ecosystems (eds. Gastaldo R.A., DiMichele W.A.). Paleontological Society Special Papers. 2000. Vol. 6. P. 63–78.

Phillips T.L., DiMichele W.A. Paleoecology of Middle Pennsylvanian age coal swamps in southern Illinois, Herrin Coal Member at Sahara Mine no. 5 // Paleobotany, Paleoecology and Evolution (ed. K.J. Niklas). N.Y.: Praeger, 1981. Vol. 1. P. 231–285.

Ravn R.L. Paleobotanical relationships and stratigraphic importance of the Carboniferous miospore genus *Vestispora* and questionably allied genera // Palaeontology. 1983. № 57. P. 56–580.

Read C.B., Mamay S.H. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States // Geol. Surv. prof. pap., 454-K. USA government printing office. Washington, 1964. P. 1–35.

Remy R. Beitrage zur Flora des Autunien III. *Bowmanites simoni* n. sp. // Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1961. Bd. 3. Heft 5–6. S. 331–336.

Remy W., Remy R. Pflanzenfossilien. Berlin: Akademie Verlag, 1959. 285 S.

Remy W., Remy R. Die Flora des Perms im Trompia-Tal und die Grenze Saxon/Thuring in den Alpen // Argumenta Palaeobotanica. 1978. Bd. 5. S. 57–90.

Retallack G.J. Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland // Alcheringa. 1977. Vol. 1. P. 247–278.

Retallack G. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin // A guide to the Sydney Basin. 1980. Bull. Geol. Surv. NSW. Vol. 26. P. 385–430.

Retallack G. Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand // Journal of the Royal Society of New Zealand, 1981. 11(3):167–200.

Retallack G.J. Carboniferous Fossil Plants and Soils of an Early Tundra Ecosystem // Palaios. 1999. Vol. 14. P. 324–336.

Rigby J.F. Austroannularia gen. nov., an asymmetrical Permian sphenopsid leaf whorl from Gondwanaland // Palaeobotanist. 1989. Vol. 37. № 2. P. 189–191.

Rigby J.F. The significance of a Permian flora from Irian Jaya (West New Guinea) containing elements related to coeval floras of Gondwanaland and Cathaysialand // Palaeobotanist. 1996. Vol. 45. P. 295–302.

Rossler R. Der Versteinerte Wald von Chemnitz. Chemnitz: Museum fur Naturkunde. 2001. 252 S.

Rothwell G.W. Phylogenetic relationships among ferns and gymnosperms; an overview // Journal of Plant Research. 1994. Vol. 107. P. 411–416.

Rothwell G.W., Mapes G. Vegetation of a Paleozoic conifer community // Regional geology and paleontology of Upper Paleozoic Hamilton quarry area in southeastern Kansas. Guidebook 6. Lawrence, Kansas: Geological Survey, 1988. P. 213–223.

Rothwell G.W., Mapes G., Mapes R.H. Late Paleozoic conifers of North America: structure, diversity and occurrences // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95. P. 95–113.

Rothwell G.W., Taylor T.N. Studies of Paleozoic calamitean cones: *Weissia kentuckiense* gen. et sp. nov. // Bot. Gaz. 1971a. № 132. P. 215–224.

Rothwell G.W., Taylor T.N. Weissistachys kentuckiensis: A new name for *Weissia kentuckiense* Rothwell and Taylor // Bot. Gaz. 1971b. № 132. P. 371–372.

Rouvre I. Sur l'âge des flores paléozoïques nouvellement découvertes sur la bordure ouest de l'Air (Niger) // C.R. Acad. Sci. Paris, 1988. T. 306. Serie II. P. 1057–1061.

Scott A.S. A review of the ecology of Upper Carboniferous plant assemblages, with new data from Strathclyde // Palaeontology. 1977. Vol. 20. № 2. P. 447–473.

Scott A.C. The ecology of coal measure floras from northern Britain // Proc. Geologists Assoc. 1979. Vol. 90. P. 97–116.

Shaver J.M. Ferns of the Eastern Central States. NY: Dover publications, Inc. 1970. 502 p.

Schenk A. Uber die Fruchtstande fossiler Equisetineen. 1. *Annularia* // Bot. Zeit. 1876. № 34. S. 529–540.

Schiappa T.A., Snyder W.S. Stratigraphy and Sequence Stratigraphy of Kondurovka and Novogafarovo, the Potential Sakmarian Boundary Stratotype, Southern Ural mountains, Russia // Permophiles. 1998. № 32. P. 2–6.

Schimper W.P. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. 1870. T. 2. P. 523–968.

Schirmer B. Beitrag zur Kenntnis von *Annularia spicata* Gutbier und *Annularia galioides* (L. et H.) Kidston // Geologie. 1969. Vol. 18. № 7. P. 844–851.

Schmalhausen J. Beitrage zur Jura-Flora Russlands. Mem. l'Acad. Impériale des Sciences de St.-Peterbourg. VII Serie. 1879. T. XXVII. № 4. 96 S. XVI Tab.

Schmalhausen J. Die Pflanzenreste der artinskien und permischen Ablagerungen im Osten des Europaischen Russlands. Mem. du Comité géologique. 1887. Vol. II. № 4. SPb. 42 S. 7 Tf.

Schweitzer H.-J. Die Makroflora des Niederrheinischen Zechsteins // Senckenbergiana leth. 1960. Bd. 41. S. 37–57.

Schweitzer H.-J. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung fur die Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica. 1963. Bd. 113. S. 1–29.

Schweitzer H.-J. Die Flora des Oberen Perms in Mitteleuropa // Naturwiss. Rundsch. 1968. Bd. 21. S. 93–102.

Schweitzer H.-J., Kirchner M. Die Rhaeto-Jurassichen Floren des Iran und Afghanistan: 8. Ginkgophyta // Palaeontographica. Abteilung B. 1995. Bd. 237. S. 11–58.

Schweitzer H.-J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., van der Burgh J. The Rhaeto-Jurassic flora of Iran and Afganistan. 10. Bryophyta, Lycophyta, Sphenophyta, Pterophyta – Eusporangiatae and Protoleptosporangiatae // Palaeontographica. Abt. B. 1997. Band 243. S. 103–192.

Seward A. Fossil plants. Cambridge University Press. Vol. 1. 1898. 452 p.

Seward A. Fossil plants. Cambridge University Press. Vol. 3. 1917. 656 p.

Silantiev V.V. Solikamskian Horizon of the Permian in the Fore-Urals // Stratotypes and reference sections of the Upper Permian in the regions of the Volga and Kama Rivers. M.: GEOS, 1998. P. 11–31.

Simunek Z., Drabkova J. Palaeobotany and palynology of the Haje Horizon (Autunian) in the Krknose Piedmont Basin, Czech Republik // Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste geowetenschappen TN. 1997. № 58. P. 53–53.

Singh G., Maithy P. K., Bose M.N. Upper Palaeozoic flora of Kashmir // Palaeobotanist. 1982. Vol. 30. № 2. P. 185–232.

Stewart W.N. Paleobotany and the Evolution of Plants. New York: Cambridge University Press, 1983. 405 p.

Stidd B.M. The current status of medullosan seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981a. Vol. 32. P. 63–101.

Stidd B.M. Perspectives on Paleozoic seed ferns: concluding remarks // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981b. Vol. 32. P. 123–125.

Storch D. Ergebnisse der Neubearbeitung der *Sphenophyllum*-Arten aus dem Angara-Florengebiet // Z. Geol. Wiss. 1983. Bd 7. S. 927–935.

Stubllefield S.P. Taxonomic delimitation among Pennsylvanian marattialean fructifications // Journal of Paleontology. 1984. Vol. 58. № 3. P. 793–803.

Sun Fu-Sheng. On subdivision of Angara floral province in light of cluster analysis // Acta Palaeontol. Sinica. 1989. Vol. 28. № 6. P. 773–785.

Surange K.R., Chandra S. Fructifications of Glossopteridae from India // Palaeobotanist. 1974. Vol. 21. № 1. P. 1–17.

Sze H.C. On two specimens of *Bowmanites* from the Shihhotze series of Northern Shensi // Acta Palaeontologica Sinica. 1955a. Vol. 3. № 2. P. 115–124.

Taylor T.N. On the structure of *Calamostachys binneyana* from the Lower Pennsylvanian of North America // Amer. J. Bot. 1967. № 54. P. 298–305.

Taylor T.N., Taylor E.L. The Biology and Evolution of Fossil Plants. New Jersey: Prentice Hall, Inc., 1993. 982 p.

Thomas B.A. A new British Carboniferous calamite cone, *Paracalamostachys spadiciformis* // Paleontology. 1969. Vol. 12. № 2. P. 253–261.

Tidwell W.D. A new Upper Pennsylvanian or Lower Permian flora from Southeastern Utah // Brigham Young University, Geology Studies. 1988. Vol. 35. P. 33–56.

Tidwell W.D., Jennings J.R., Call V.B. Flora of Manning Canyon Shale. Part III: Sphenophyta // Brigham Young University, Geology Studies. 1988. Vol. 35. P. 15–32.

Townrow J.A. On species of *Phyllotheca* // Roy. Soc. New South Wales J. Proc. 1955. № 89. P. 39–63.

Townrow J.A. The Peltaspermaceae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // Palaeontology. 1960. Vol. 3. № 3. P. 333–361.

Tschudy R.H. The significance of certain abnormalities in *Equisetum* // Amer. J. Bot. 1939. Vol. 26. P. 744–749.

Van Amerom H.W.J., Pagnier H.J.M. Palaeoecological studies of Late Carboniferous plant macrofossils from borehole Kemperkoul-1 (Sittard, the Netherlands) // Mededelingen rijks geologische dienst. 1990. Vol. 44. № 4. P. 43–61.

Villar De Seoane L. Comparative study between *Ginkgoites tigrensis* Archangelsky and *Ginkgo biloba* Linn. Leaves // Palaeobotanist. 1997. V. 46. № 3. P. 1–12.

Vogellehner D. 1964. Untersuchungen zur Anatomie und Systematik der Verkieselten Holzer aus dem frankischen und sudthuringischen Keuper: Erlanger Geol. Abh. № 59. P. 1–76. 14 pls.

Wagner R.H. On a mixed Cathaysia and Gondwana flora from S.E. Anatolia (Turkey) // C. R. 4-e Congr. Carbonifere. Heerlen. T. 3. Maestricht. 1962. P. 745–752.

Wagner R.H., Hill C.R., El-Khayal A.A. Gemellitheca gen. nov., a fertile pecopteriid fern from the Upper Permian of the Middle East // Scripta Geol. 1985. Vol. 79. P. 51–74.

Wagner R.H., Lausberg S., Naugolnykh S.V. The Permian Angara flora from North Greenland: a progress report // XIV International Congress on the Carboniferous and Permian. Calgary: University of Calgary Press, 1999. P. 150.

Wagner R.H., Lausberg S., Naugolnykh S. The Permian Angara flora from North Greenland: a progress report // Carboniferous of the World (Eds. L.V. Hills, C.M. Henderson, E.W. Bamber). Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 19. 2002. P. 382–392.

Wagner R.H., Soper N.J., Higgins A.K. A Late Permian flora of Pechora affinity in North Greenland // Groenlands geol. Unders. 1982. Vol. 108. P. 5–13.

Wan Zhihui, Basinger J.F. On the fern *Pectinangium* Li et al., emend. (Marattiales), with spores in situ from the Permian of southern China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 75. P. 219–238.

Wang H., Yang G. Microscopical study of *Qasimia* from the Permian of western Henan Province, Central China // Palaeobotanist. 1996. Vol. 45. P. 255–258.

Wang Z.-Q. Palaeovegetation and plate tectonics: palaeophytogeography of North China during Permian and Triassic times // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1985. Vol. 49. P. 25–45.

Wang Z.-Q. Late Permian fossil plants from the lower part of the Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // Bulletin Tianjin Institute Geol. Min. Res. 1986. № 15. P. 1–120.

Wang Z.-Q. Gigantic palaeobotanical events in North China // Acta Palaeontologica Sinica. 1989. Vol. 28. № 3. P. 314–343.

Wang Z.-Q. Evolutionary ecosystem of Permian-Triassic redbeds in North China: a historical record of

global desertification // The Nonmarine Triassic. 1993. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bull. № 3. P. 471–476.

Wang Z.-Q. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Palaeontology. 1996a. Vol. 39. Part 1. P. 189–217.

Wang Z.-Q. Recovery of vegetation from the terminal Permian mass extinction in North China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996b. Vol. 91. P. 121–142.

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

Wang Z.-Q., Wang L. Late Permian fossil plants from the lower part of the Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // Bulletin Tianjin Institute Geol. Min. Res. 1986. № 15. P. 1–120.

Weigelt J. Die Pflanzenwelt des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment // Fortschr. Geol. Palaeont. 1928. Bd. 6. № 19. S. 395–592.

Weigelt J. Neue Pflanzenfunde aus dem Mansfelder Kupferschiefer // Leopoldina. 1930. Bd. 6. S. 643–668.

Weiss C.E. Fossile Flora der jungsten Steinkohlenformation und des Rotliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. 1 // Kongl. Akad. Wiss. Berlin. 1870. 250 S.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach. Classification of plant communities // The Hague (ed. R.H. Whittaker). 1978. P. 287–399.

Westwood M. An aberrant form of *Equisetum telmateia* (Pteridophyta) from the west of Ireland // Fern Gaz. 1989. Vol. 13. № 5. P. 277–281.

Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig-Wien: F.Dueticke. 1935.

White D. Flora of the Hermit Shale in the Grand Canyon, Arizona. Publ. of the Carnegie Inst. Washington. 1929. Vol. 405. 221 p.

Wilson M.L., Eggert D.A. Root phloem of fossil tree-sized arthrophytes // Bot. Gaz. 1974. № 135. P. 319–328.

Winston R.B. A Late Pennsylvanian upland flora in Kansas: systematics and environmental implications // Rev. Palaeobot. Palynol. 1983. Vol. 40. P. 5–31.

Winston R.B. The Upper Pennsylvanian conifer *Walchia garnettensis*: structure and affinities // Palaeontographica. Abt. B. 1984. № 5–6. P. 97–108.

Witham H.T.M. The internal structure of fossil vegetables found in the Carboniferous and oolitic deposits of Great Britain. Edinburgh: Adam and Charles Black, 1833. 84 p. 16 pls.

Yang G., Wang H., Sheng A. Morphological and microscopical study on *Scolecopteris* from China // Palaeobotanist. 1996. Vol. 45. P. 238–246.

Yao Z.-Q. Psygmophylloids of the Cathasia flora // Acta Paleontologica Sinica. 1989. Vol. 28. № 2. P. 171–191.

Yao Z.-Q., Liu L.-J., Mapes G., Rothwell G.W. Leaf morphology and cuticular features of *Sphenophyllum* in the *Gigantopteris* flora from South China // Rev. Palaeobot. Palynol. 2000. V. 110. P. 67–92.

Zajic J., Simunek Z., Brabkova J. The fossil fauna, mega- and microflora of the Krknose Piedmont Basin // Proceedings of the XIII International Congress on the Carboniferous and Permian. 1997. P. 197–204.

Zalessky M.D. Flore Permienne des limites Ouraliennes de l'Angaride. Atlas. Mem. du Comité Géologique. Nuvelle série. 1927. Vol. 176. 52 p. XLVI pl.

Zalessky M.D. Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux // Bull. Soc. Geol. France. 1929a. 4 ser. T. XXIX. Fasc. 3–5.

Zalessky M.D. Observations sur de nouveaux spécimens du *Psygmophyllum expansum* Brongniart et sur une nouvelle plante fossile *Idelopteris elegans* n. g. et sp. // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-math. 1929b. Ser. 7. № 8. P. 717–727.

Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permiennes // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929c. № 6. P. 677–689.

Zalessky M.D. Sur le *Syniopteris nesterenkoi* n. g. et sp. et la *Syniopteris demetriana* n. g. et sp. nouveaux végétaux permiens // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929d. № 8. P. 729–736.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. I // Bull. de l'Acad. des Sci. de l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math. 1933. № 2. P. 283–298.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. II // Bull. de l'Academie des Sci. de l'URSS, 1934a. № 7. P. 1093–1102.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permiens du bassin de la Petchora. I. // Bull. de l'Académie des Sci. de l'URSS, 1934b. № 2–3. P. 241–290.

Zalessky M.D. Sur deux nouvelles lycopodinées permiennes // Problems of Palaeontology. 1936. Vol. I. P. 237–243.

Zalessky M.D. Flores permiennes du la plaine Russe, de l'Oural et du bassin de Kousnetzk et les correlations des dépôts qui les contiennent // Problems of Paleontology. 1937a. Vol. II–III. P. 9–35.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. 1937b. Vol. 2–3. P. 37–101.

Zalessky M.D. Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terrains Carbonifere et Permien du bassin du Donetz // Problems of Paleontology. Vol. II–III. 1937c. P. 155–193.

Zalessky M.D. Végétaux Permiens du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. 1939. Vol. V. P. 329–374.

Zavialova N.E., Naugolnykh S.V. Morphology and ultrastructure of lycophyte spores from the Permian deposits of the Ural mountains (Russia) // Polen (antes an. Asoc. Palinol. Leng. Esp.). 2004. Vol. 14. P. 41.

Zeiller R. Bassin houiller et permien de Brive. Fasc. 2. Flore fossile. Et. Gites minéraux France. Paris. 1892. 132 p.

Zhang Hong, Schen Guang-long. A sphenophyllalean plant with heterophyllous foliage of "*Sphenophyllum thonii*" group from Shansi formation in Northern Shanxi // Acta Palaeontologica Sinica. 1990. V. 29. № 3. P. 270–283.

Zhou Z., Zhang B. Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China // Palaeontogr. Abt. B. 1989. V. 211. Lief. 4–6. P. 113–133.

Zhou Z., Zhang B. Baiera hallei Sze and associated ovule-bearing organs from the Middle Jurassic of Henan, China // Palaeontogr. Abt. B. 1992. V. 224. Lief. 4–6. P. 151–169.

Zhou Z., Zhang B., Wang Y., Guignard G. A new *Karkenia* (Ginkgoales) from the Jurassic Yima formation, Henan, China and its megaspore membrane ultrastructure // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. Vol. 120. P. 91–105.

Zhu Jia-Nan, Hu Yu-fan, Li Zheng-ji. Upper Permian plants of Junlian area, South Sichuan // Professional papers of Stratigraphy and Palaeontology. 1983. № 11. P. 133–147. (in Chinese with English summary)

Ziegler A.M., Gibbs M.T., Hulver M.L. A mini-atlas of oceanic water masses in the Permian Period // Proceedings of the Royal Society of Victoria. Thematic issue: Strzelecki International Symposium on Permian of Eastern Tethys: Biostratigraphy, Palaeogeopgraphy and Resources. 1998. Vol. 110. № ½. P. 323–343.

Ziegler A.M., Rees P.M., Naugolnykh S.V. The Early Permian floras of Prince Edward Island, Canada: differentiating global from local effects of climate change // Canadian Journal of Earth Sciences. 2002. Vol. 39. P. 223–238.

Zodrow E.L. Revision of Silesian sphenophyll biostratigraphy of Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 1989. V. 58. P. 301–331.

Zodrow E.L., Gao Zhifeng. Leeites oblongifolis nov. gen. et sp. (Sphenophyllalean, Carboniferous), Sydney coalfield, Nova Scotia, Canada // Palaeontographica. 1991. Abt. B. Bd 223. Liefg. 1–3. S. 61–80.

Zodrow E.L., McCandlish K. Upper Carboniferous Fossil Flora of Nova Scotia in the Collections of the Nova Scotia Museum, with Special Reference to the Sydney Coalfield. Halifax: Nova Scotia Museum. 1980. 275 p.

Объяснения к таблицам I–LXXII

Таблица I

Ископаемая древесина *Dadoxylon* sp. Строение пикноксиличсеской древесины кордаита или хвойного. Экз. 4856/10. Увеличение: х 900 (4, 6); х 1800 (1 ,2, 5); х 4500 (3). Местонахождение Айдаралаш, слой 17/2, верхний карбон, гжельский ярус (1–6).

Таблица II

Генеративные органы птеридоспермов (1, 2) и ископаемая древесина *Dadoxylon* sp. (3–6) 1 – *Peltaspermum goniacanthus* Naug., sp. nov., голотип 4856/4; 2 – *Permotheca* sp., экз. 4856/14. 3–6 – строение пикноксиличсеской древесины кордаита или хвойного, экз. 4856/215. Увеличение: х 10 (1, 2), х 900 (3); х 1800 (4, 6); х 4500 (5). Местонахождения: Айдаралаш, слой 17/2, верхний карбон, гжельский ярус (1); Сим, сакмарский ярус (2), Стерлитамак, Шиханы, сакмарский ярус (3–6).

Таблица III

Radicites sp. Микрорельеф поверхности корня с корневыми волосками. Экз. 4856/9. Увеличение: х 10 (1); х 200 (2); х 450 (3, 5, 6); х 2000 (4). Местонахождение Айдаралаш, слой 21, нижняя пермь, ассельский ярус (1–6).

Таблица IV

Cornucarpus (?) sp. Микрорельеф поверхности склеротесты. На 5 хорошо заметно двуслойное строение склеротесты. Экз. 4856/1. Увеличение: х 180 (1, 3); х 450 (2, 5, 6); х 900 (4). Местонахождение Айдаралаш, слой 17.2, верхний карбон, гжельский ярус (1–6).

Таблица V

Членистостебельные артинского (1, 2, 5, 6, 8) и кунгурского (3, 4, 7, 9) ярусов Приуралья. *Paracalamites* sp. (1–6), *P. decoratus* (Eichw.) Zal. (7, 8), *Paracalamitina* sp. (9). Экземпляры: 1 – 4856/31; 2 – 4856/25; 3 – 4856/73; 4 – 4856/69; 5 – 4856/18; 6 – 4856/27; 7 – 4856/71; 8 – 4856/24; 9 – 3773(11)/404(96). Увеличение: х 1,6 (9), х 1,8 (8), х 2 (1, 4–7), х 2,2 (2, 3). Местонахождения: Месягутово-2 (Гриб) (1, 2, 5, 6, 8); Новый Бугалыш (3, 4, 7); Крутая Катушка (9).

Таблица VI

Членистостебельные артинского (1) и кунгурского (2–7) ярусов Приуралья. *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (1, 6, 7), *Paracalamitina* sp. (2), *Paracalamites frigidus* Neub. (3); *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug. (4); *Paracalamitina* sp. (5). Экземпляры: 1 – 4856/23; 2 – 3773(11)/405(96); 3 – 3773(11)/156(89); 4 – 3773(11)/282(91); 5 – 4856/40; 6, 7 – 4856/61. Увеличение: х 1 (4, 5); х 1,5 (1, 2, 3); х 2 (6, 7). Местонахождения: Месягутово-2 (Гриб) (1); Чекарда-1, слой 7 (2); слой 10 (3, 4); Криулино (5–7).

Таблица VII

Членистостебельные артинского (1, 4, 5) и кунгурского (2, 3, 6) ярусов Приуралья. *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (1, 4); *Paracalamitina ignatievii* Naug., голотип (2), *Equisetinostachys peremensis* (Zal.) Naug. (3); *Paracalamites frigidus* Neub. (5); *Equisetina* (?) sp. (6). Экземпляры: 1 – 4031/6; 2 –

3773(11)/87(89); 3 – 2009/53; 4 – 4031/16; 5 – 4031 б/н; 6 – 3773(11)/88(89). Увеличение: x 1,5 (1, 4–6); x 1,9 (2, 3). Местонахождения: р. Сылва, д. Черная Гора (1, 4, 5); Чекарда-1, слой 7 (6); Чекарда-1, слой 10 (2, 3).

Таблица VIII

Птеридофиты и растения неопределенного систематического положения кунгурского и уфимского ярусов Приуралья. Растение incertae sedis (1); плауновидное *Sadovnikovia belemnoides* Naug. (2–4): средняя часть спорофилла с двумя хорошо заметными продольными устьичными полосами (2), базальная часть спорофилла с рубцом, образованным отделительным слоем (3), филлоид с двумя продольными устьичными полосами (4); папоротник *Pecopteris* sp. (5); членистостебельное *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (6); мараттиевый папоротник *Ptychocarpus distichus* Naug. (7); филлоид плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. (*Viatscheslaviophyllum vorcutense* Neub.) (8); членистостебельное *Paracalamitina ignatievii* Naug., голотип, противоотпечаток (9). Экземпляры: 1 – 3773(11)/263(92); 2, 3 – 3773(11)/313(92); 4 – 4856/94; 5 – 3773(11)/200(90); 6 – 4856/96; 7 – 3773(11)/27(89); 8 – 4859/28; 9 – 3773(11)/87а(89). Увеличение: x 1,5 (9); x 2 (1, 4–6, 8); x 3 (2, 3); x 4 (7). Местонахождения: Красная Глинка (4); Сылва-1 (6); Чекарда-1, слой 10 (1–3, 5, 7, 9); Полазна-1 (8).

Таблица IX

Птеридофиты артинского и кунгурского ярусов Приуралья. Членистостебельное *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. (1); бовманитовое *Sphenophyllum biarmicum* Zal. (2, 7) (2 – отдельный лист, 7 – модифицированный побег); папоротник *Pecopteris* cf. *filatovae* Sixtel (3); мараттиевый папоротник *Ptychocarpus distichus* Naug. (4); *Pecopteris uralica* Zal. (5); листовая мутовка каламостахиевого *Annularia* sp. (6); папоротник *Sphenopteris (Eusphenopteris)* aff. *neuropteroides* (Boulay) Novik (8); *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zal. (9). Экземпляры: 1 – 4856/36; 2 – 3773(11)/275(91); 3 – 3773(11)/292(91); 4 – 3737/130; 5 – 3773/375; 6 – 2009/37; 7 – 3773(11)/240(91); 8 – 4856/90; 9 – 3737/116. Увеличение: x 1,2 (3, 6, 9); x 1,5 (8); x 1,8 (1); x 2 (2, 4, 7); x 3 (5) Местонахождения: Месягутово-2 (Гриб; 1); Матвеево (6); Чекарда-1, слой 7 (5, 7); Чекарда-1, слой 10 (2–4, 8, 9).

Таблица X

Членистостебельные кунгурского яруса Приуралья. "*Phyllotheca*" *biarmica* Zal. (1); *Sachyogyrus multifarius* Zal. (2–4); *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. (5); *Calamites gigas* Brongn. (6, 7). Экземпляры: 1 – 3773(11)/191(90); 2 – 4856/187; 3 – 4856/188; 4 – 4856/189; 5 – 3773(11)/398(92); 6 – 4856/135; 7 – 4856/135а. Увеличение: x 2 (1, 2); x 2,5 (3, 5); x 3,5 (4); x 4 (6, 7). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1–5); Крутая Катушка (6, 7).

Таблица XI

Бовманитовые (1–5) и черновиевые (6) кунгурского яруса Приуралья. *Sphenophyllum biarmicum* Zal. emend. Naug. (1–5): 1 – стробил [*Bowmanites biarmensis* Naug., голотип], 2 – гипертрофированный лист с краевыми зубцами, 3 – псевдотризигоидная мутовка листьев, 4 – комбинированная фотография с использованием остатков двух листьев: апикальная часть листа с терминальной бахромчатостью и основание другого листа с хорошо заметным жилкованием, 5 – стробил *Bowmanites biarmensis* в прикреплении к побегу *Sphenophyllum biarmicum* с псевдотризигоидным расположением листьев в мутовках; голотип; *Phyllotheca campanularis* Zal. emend. Naug. (6), несколько молодых побегов, растущих из одного основания. Экземпляры: 1, 5 – 3773(11)/217(90); 2 – 3773(11)/309(91); 3 – 3773(11)/265(91); 4 – 3773(11)/268(91)(верхний экземпляр), 3737/146 (нижний экземпляр); 6 – 3773(11)/105а(89). Увеличение: x 1 (5); x 1,2 (3); x 1,8 (4, верхний экзмепляр); x 2 (2); x 2,2 (1, 6); x 3 (4, нижний экземпляр). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица XII

Sphenophyllum biarmicum Zal. emend. Naug. 1, 2 – один и тот же лист при разном освещении; 3 – *Bowmanites biarmensis* Naug., стробил, принадлежавший растению с листьями *S. biarmicum*; 4 – побег с изофильными радиально-симметричными листовыми мутовками; 5, 6 – фрагмент побега с листьями, у некоторых из них (5, справа внизу) видны апикальные зубчики; 7 – *S. comiense* Tschirk., листовая мутовка и частично сохранившееся междоузлие (см. рис. 46 в настоящей работе); 8 – фрагмент побега с двумя сохранившимися листовыми мутовками, края листьев у этого побега меняются от ровных до волнистых. Экземпляры: 1, 2 – 4856/138; 3 – 3773(11)/217(90); 4 – 3773(11)/192(90); 5, 6 – 3737/175; 7 – б/н; 8 – 4856/136. Увеличение: x 1,5 (3, 6, 7); x 2 (4); x 2,5 (8); x 3,5 (1, 2); x 7 (5). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–8).

Таблица XIII

Птеридофиты артинского (7) и кунгурского (1–6) ярусов Приуралья. *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zal. (1), *Pecopteris* sp. (2); *P. tchekardensis* Vlad. (3); мараттиевый папоротник *Ptychocarpus distichus* Naug., рубец от опавшей споровой тетрады (4), *Gen* et sp. nov. (5); *Thamnopteris* sp., ствол древовидного папоротника с рубцами от опавших листьев (6); членистостебельное *Paracalamites frigidus* Neub. (7), монодоминантный ориктоценоз с преобладанием побегов, принадлежавших этому виду. Экземпляры: 1 – 3773(11)/190(91); 2 – 3773(11)/216(90); 3 – 3773(11)/441(96); 4 – 3773(11)/27(90)A; 5 – 3773(11)/318(92); 6 – 4856/48; 7 – 4031/14. Увеличение: x 1 (6, 7); x 1,2 (3); x 2 (2); x 2,7 (1); x 3 (5), x 500 (4). Местонахождения: Рахмангулово (6); Черная Гора, р. Сылва (7); Крутая Катушка (2); Чекарда-1, слой 10 (1, 3–5).

Таблица XIV

Папоротники кунгурского яруса Приуралья. *Pecopteris uralica* Zal. (1), перо последнего порядка; *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal. (2, 4–6): 2 – базальная часть пера последнего порядка, сохранившаяся в прикреплении к рахису вайи, 4 – фрагмент дваждыперистого листа со слабо лопастными перышками, 5 – фрагмент дваждыперистого пера с относительно короткими и широкими перышками, 6 – фрагмент дваждыперистого листа с хорошо выраженным окрылением рахиса; *Ptychocarpus distichus* Naug. (3, 7): 3 – средняя часть фертильного пера последнего порядка с частично сохранившимися синангиями, 7 – апикальная часть фертильной вайи с частично сохранившимися синангиями. Экземпляры: 1 – 4856/142; 2 – 4856/147; 3 – 4856/141; 4 – 4856/192; 5 – 4856/192; 6 – 4856/144; 7 – 4856/140. Увеличение: x 2 (3); x 2,5 (2, 5–7); x 3 (1, 4). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–7).

Таблица XV

Высшие растения артинского (6) и кунгурского (1–5, 7) ярусов Приуралья. 1 – отдельное перышко (сегмент последнего порядка) птеридофилла, напоминающего *Neuropteris obliqua* Brongn. или *Neuropteris* (?) sp. SVN-1 (Наугольных, 1997а, рис. 1, р); 2, 4 – *Thamnopteris* sp., ствол древовидного папоротника с основаниями рахисов листьев, вид с двух сторон; 3 – *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zal., средняя часть развитой вайи; 5 – *Pecopteris* aff. *anthriscifolia* (Goeppert) Zal., часть вайи, сочетающая перышки с заостренной и закругленной верхушками, образец В.Г. Новокшонова (г. Пермь); 6 – *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., подземная часть побега; 7 – *Phyllotheca stenophylloides* Zal., средняя часть побега с хорошо развитыми листовыми влагалищами и длинными свободными частями листьев. Экземпляры: 1 – 3773(11)/421(96); 2, 4 – 4856/44; 3 – 3773(11)/415(96); 5 – б/н; 6 – 4031/16; 7 – 3773(11)/418(96). Увеличение: x 1,5 (2, 6); x 1,8 (1); x 2 (3, 4, 7); x 4 (5). Местонахождения: Черная Гора, р. Сылва (6); Криулино (2, 4); Чекарда-1, слой 10 (1, 3, 5, 7).

Таблица XVI

Птеридофиты артинского (3–6) и кунгурского (1, 2) ярусов Приуралья. *Sphenopteris* sp., фрагмент триждыперистой вайи с двумя перьями последнего порядка, одно из которых сохранилось полностью (1); мараттиевый папоротник *Ptychocarpus distichus* Naug., кутикула стенки спорангия, удлиненные

клетки слева возможно соответствуют месту прикрепления плаценты (2), справа – рубец от споровой тетрады; *Pecopteris* sp. (3); поперечное сечение перышка, обратите внимание на дифференциацию нижней и верхней эпидермы, слева – проводящие ткани осевой части перышка; 4–6 – *Ptychocarpus* sp., поперечное сечение фертильного перышка мараттиевого папоротника. Экземпляры: 1 – 3737/18; 2 – 3773(11)/27(90)A; 3 – 4856/98; 4–6 – 4856/86. Увеличение: x 1,5 (1); x 30 (3); x 40 (4); x 70 (5, 6); x 200 (2). Местонахождения: Шайдуры, слой 6 (3–6), Чекарда-1, слой 7 (2); Чекарда-1, слой 10 (1).

Таблица XVII

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp. SVN-1; общая топография кутикулы (1), строение устьичных аппаратов (2, 3, 5), отдельное перышко с краевым погрызом, сделанным представителем членистоногих (4). Экземпляры: 1–3, 5 – 3773/386-1A; 4 – 3773/598. Увеличение: x 1 (4); x 600 (1); x 900 (2, 3, 5). Местонахождение: Крутая Катушка (1–5).

Таблица XVIII

Плауновидное (4) и различные голосеменные (1–3, 5–7) кунгурского яруса Приуралья. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp [=*Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *retensorium* (Zal.) Naug.], перо последнего порядка с коалесцентно слившимися перышками (1); *Peltaspermum* sp., семеносный диск (2); *Bardospermum rigidum* S.Meyen, молодой облиственный побег хвойного (3); *Viatscheslaviophyllum* sp., предполагаемый филлоид плауновидного *Sadovnikovia belemnoides* Naug. (4); *Walchia appressa* Zal. (= *Cyparissidium appressum* (Zal.) S.Meyen; *Kungurodendron sharovii* S.Meyen), облиственный побег с двумя порядками ветвления (5); *Neuropteris* (?) sp. SVN-1 (6), катадромный край перышка; *Vojnovskya* sp., репродуктивный орган обратноконической формы (7). Экземпляры: 1 – 3737/98; 2 – 3737/29; 3 – 3773(11)/330(93); 4 – 3737/195; 5 – 3773/695; 6 – 3773(11)/29(89); 7 – 3773(11)/214(90). Увеличение: x 1,2 (3, 5); x 2 (4, 7); x 3 (2); x 4 (1); x 4,8 (6). Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (6); Чекарда-1, слой 10 (1–4, 7); Чекарда-2 (5).

Таблица XIX

Голосеменные (каллиптериды, семейство Peltaspermaceae) кунгурского яруса Приуралья. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, стерильные листья (1, 2, 4); *Rhachiphyllum* sp. (3, 7); этот экземпляр ранее был отнесен автором к виду *R. retensorium*, но, скорее всего, в действительности он относится к самостоятельному виду; похожее растение было описано М.Д. Залесским (Zalessky, 1937b) как *Sylvia striata* Zal. (между перышками изображенного экземпляря лежит семеносный диск *Peltaspermum* sp., отмеченный стрелкой); *Gracilopteris lonchophylloides* Naug. (5); *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. (6, 8). Экземпляры: 1 – 3773(11)/114(89); 2 – 4856/59; 3 – 3773(11)/67a(89); 4 – 3773(11)/65(89); 5 – 3773/658; 6 – 3773(11)/328(92); 7 – 3773(11)/67(89); 8 – 377311)/329(92). Увеличение: x 1 (1, 6, 8); x 1,2 (3); x 1,5 (5); x 1,7 (7), x 2 (2, 4). Местонахождения: Криулино (2); Чекарда-1, слой 10 (1, 3–8).

Таблица XX

Вегетативные (3, 4) и репродуктивные органы различных птеридоспермов кунгурского яруса. *Peltaspermum* (?) sp. (1, 2); gen. et sp. nov. (3); *Mauerites confertus* Zal. (4); gen. et sp. nov. (5). 1, 2 – кистевидное собрание мегаспорофиллов с семенами, сохранившимися в прикреплении; 3 – *Psygmophyllodendron uralensis* Naug., побег предположительно принадлежавший растению с листьями *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper; 4 – дваждыперистый лист с линейными сегментами последнего порядка; 5 – фолиарный семеносный орган *Cheirocladus longicheirus* Naug. Экземпляры: 4856/148 (1); 4856/148a (2); 4856/80 (3; голотип); б/н (4) 4856/159 (5). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 2, 4, 5), Криулино (3).

Таблица XXI

Кутикулярное строение фолиарного семеносного органа *Cheirocladus longicheirus* Naug., изображенного на табл. XX, 5. Экз. 4856/159. Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–4).

Таблица XXII

Rhachiphyllum artipinnatum (Zal.) Naug., эпидермально-кутикулярное строение. Устьице, вид изнутри, видны сохранившиеся внутренние гребни, расположенные на замыкающих клетках (2); фрагмент кутикулы с двумя устьичными аппаратами (3), с бóльшим увеличением показанными на 1 и 2; удлиненные клетки эпидермы, располагавшиеся над жилками (4); интеркостальное поле с изометричными клетками (5); устьичный аппарат (6). Экз. 3773/368. Увеличение: x 400 (5); x 800 (3, 4, 6); x 1600 (1, 2). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица XXIII

Rhachiphyllum artipinnatum (Zal.) Naug., эпидермально-кутикулярное строение. Устьице с сомкнутыми замыкающими клетками, вид с внешней стороны (1); клетки костального ряда (2); общая топография кутикулы, костальные (наджилковые) ряды отмечены стрелками (3); предположительно, основание трихомы (4); интеркостальное поле эпидермы с разным увеличением (5, 6). Экз. 3773/368. Увеличение: x 160 (3); x 400 (5); x 800 (2, 6); x 1600 (1, 4). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица XXIV

Rhachiphyllum artipinnatum (Zal.) Naug., эпидермально-кутикулярное строение. Покровные клетки эпидермы с изометричными очертаниями, вид с внутренней поверхности кутикулы (1); две устьичные ямки, частично видны замыкающие клетки (2); костальные (наджилковые) клетки удлиненных очертаний (3, 5); общая топография эпидермы, стрелками отмечены костальные ряды, сложенные клетками удлиненных очертаний (4). Экз. 3773/368. Увеличение: x 160 (4); x 400 (1); x 800 (5); x 1600 (2, 3). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–5).

Таблица XXV

Пельтаспермовые птеридоспермы (порядок Peltaspermales, 2–8) и предполагаемые гинкговые (1) артинского (6, 8) и кунгурского (1–5, 7) ярусов Приуралья. *Kerpia macroloba* Naug., целый лист (1); *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (2, 5, 7, 8); *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp. (3, 6); стерильный лист *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp (тип "*Comia*" с уникогерентным жилкованием, 4). Экземпляры: 1 – 4856/38; 2 – 3773(11)/420(96); 3 – 3773/655; 4 – 4856/45; 5 – 3773(11)/419(96); 6 – 3773(11)/8(89); 7 – 4856/39; 8 – 2763/2. Увеличение: x 1 (1), x 1,2 (3, 6); x 1,5 (2, 5, 7, 8); x 2 (4). Местонахождения: Рахмангулово (1); Молебка (6, 8); Матвеево (3); Криулино (4); Александровское (7); Чекарда-1, слой 10 (2, 5).

Таблица XXVI

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Peltaspermum retensorium* (Zal.) Naug. et Kerp, строение семеносного диска: макроморфология отпечатка и противоотпечатка (1, 2) и микроструктура эпидермы под ультрафиолетовым облучением (3–8). Экземпляры: 1 – 3773/410a; 2–8 – 3773/410. Увеличение: x 3 (1, 2); x 63 (4); x 100 (3, 5, 6, 7); x 300 (8). Местонахождение: Крутая Катушка (1–8).

Таблица XXVII

Птеридоспермы артинского и кунгурского ярусов Приуралья. *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (1, 2, 4, 5) и *Alternopsis stricta* Naug., голотип (3). Экземпляры: 1 – 4856/77; 2, 5 – 3773(11)/182(90); 3 – 3773(11)/32(89); 4 – 3773(11)/181(89). Увеличение: x 0,7 (4); x 2 (1–3, 5). Местонахождения: Молебка (2, 5); Красный Луг (4); Чекарда-1, слой 10 (3); Сосновое-2 (1).

Таблица XXVIII

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Dichophyllum* sp. (1); *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (2, 3, 6, 7); *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper (4); *Rhachiphyllum artipinnatum* (Zal.) Naug. (5). Экземпляры: 1 – 3773/554a; 2 – 4856/47; 3 – 3773(11)/96(89); 4 – 3773(11)/243(90); 5 – 3737/97; 6 – 3773/579a; 7 – 3773/579. Увеличение: x 1 (1–7). Местонахождения: Рахмангулово (2); Матвеево (1); Крутая Катушка (4); Чекарда-1, слой 10 (3, 5–7).

Таблица XXIX

Psygmophyllum expansum (Brongn.) Schimper, эпидермально-кутикулярное строение. Экземпляры: 1, 2 – 3773(11)/341(93); 3, 4 – 3773(1)/377(93)A; Увеличение: x 150 (4); x 300 (3); x 500 (1, 2). Местонахождение: Чекарда-1, слой 7 (1–4).

Таблица XXX

Psygmophyllum expansum (Brongn.) Schimper, эпидермально-кутикулярное строение. Экземпляры: 1–5 – 3773(1)/377(93)A; 6, 7 – 3773(11)/341(93). Увеличение: x 200 (2, 5, 7); x 300 (1, 6); x 500 (3); x 1000 (4). Местонахождение: Чекарда-1, слой 7 (1–7).

Таблица XXXI

Птеридоспермы артинского и кунгурского яруса Приуралья. *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (1, 3, 7); *Mauerites gracilis* Zal. (2); *Psygmophyllum* cf. *cuneifolium* (Kutorga) Schimper (6); *Gracilopteris lonchophylloides* Naug. (4); *Flabellofolium* sp. (5). Экземпляры: 1 – 3737/104; 2 – 3773(11)/293(91); 3 – 3737/194; 4 – 3737/238; 5 – 3773(11)/227(90); 6 – 4031/15a; 7 – 3737/169. Увеличение: x 1 (4, 5); x 1,3 (1, 3); x 1,5 (2, 6); x 1,8 (7). Местонахождения: Черная Гора, р. Сылва (6); Чекарда-1, слой 7 (3, 5); Чекарда-1, слой 10 (1, 2, 4, 7).

Таблица XXXII

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Biarmopteris pulchra* Zal. (1, 2), *Psygmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (3). Экземпляры: 1 – 4856/84; 2 – 4856/84a; 3 – 3773(11)/182(90). Увеличение: x 1 (3); x 2 (1); x 4 (2). Местонахождение Чекарда-1, слой 7 (1–3).

Таблица XXXIII

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Mauerites gracilis* Zal. (1–5); *M.* aff. *confertus* Zal. (6). Экземпляры: 1 – 3773(11)/293(91); 2 – 3773(11)/90(89); 3 – 3773(11)/416(96); 4 – 3773(11)/414(96); 5 – 3773(11)/384(93); 6 – 3773(11)/28(89). Увеличение: x 1,5 (1–6). Местонахождения: Крутая Катушка (2); Чекарда-1, слой 7 (6); Чекарда-1, слой 10 (1, 3–5).

Таблица XXXIV

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. Мужские фруктификации *Permotheca*, макроморфология, Отдельные спорангии (1, 13), фрагменты синангиев (7), целые синангии (2–4, 6, 8–10), фрагменты осей (5, 11–13), ось с сохранившимися синангиофорами (5). Экземпляры: 1–7, 11–13 – 3773(11)/147(89); 8 – 3737/159; 9 – 3737/173; 10 – 3773(11)/310(91). Увеличение: x 3 (10); x 4 (1–9, 11–13). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–13).

Таблица XXXV

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. Мужские фруктификации *Permotheca*, макроморфология и эпидермально-кутикулярное строение. Строение стенки спорангия, сложенной удлиненными клетками со слегка извилистыми центриклинальными стенками (1, 2), на 1 виден смоляной тяж (канал); отдельный спорангий (3); целые синангии (4–6); скопление синангиев, принадлежавших од-

ной фруктификации, на поверхности наслоения (7). Экземпляры: 1, 2 – 3773(11)/283(91)A; 3, 5–7 – 3773(11)/147(89); 4 – 3737/235. Увеличение: x 1 (7); x 3 (4); x 4 (3, 5, 6), x 250 (1, 2). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–7).

Таблица XXXVI

Гинкгофиты кунгурского яруса Приуралья. *Kerpia macroloba* Naug. Целый молодой лист (1); молодой лист с несохранившимся черешком (2); кутикула нижней стороны листа с мелкими папиллами (3); устьица с проксимальной кутинизацией побочных клеток (4–6). Экземпляры: 1 – 3773 (11)/244(90); 2 – 3737/182; 3–6 – 3773(11)/157a(89)B. Увеличение: x 1,5 (1, 2); x 500 (3–6). Местонахождение: Чекарда-1, слой 1 (1); Чекарда-1, слой 7 (3–6); Чекарда-1, слой 10 (2).

Таблица XXXVII

Птеридоспермы кунгурского яруса Приуралья. *Permoxylocarpus trojanus* Naug., gen. et sp. nov. (4; голотип); близкие формы (gen. et sp. nov.; 1, 3); *Peltaspermum* spp. (2, 5, 6). Экземпляры: 1 – 4856/162; 2 – 4856/149; 3 – 4856/161; 4 – 3773(11)/224(90); 5 – 4856/123a; 6 – 4856/123. Увеличение: x 3 (5, 6); x 4 (2); x 7 (1, 4): x 9 (3). Местонахождения: Крутая Катушка (4–6); Чекарда-1 слой 10 (1–3).

Таблица XXXVIII

Permoxylocarpus trojanus Naug., gen. et sp. nov., полузамкнутая семеносная капсула (1, 2, 3); *Praephylladoderma leptoderma* Naug., gen. et sp. nov., облиственный побег (4), отдельный лист (5), проросток (6). Экземпляры: 1 –3737/204; 2, 3 – 3737/67; 4 – 3773(11)/275(91) (голотип); 5 – 3773(11)/130 (89); 6 – 3773(11)/446(93). Увеличение: x 1,5 (4, 5); x 2 (6); x 3 (2); x 5 (1, 3). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица XXXIX

Permoxylocarpus trojanus Naug., gen. et sp. nov., строение голотипа под электронно-сканирующим микроскопом. Трахеиды с порами (3–5), спиральными (1) и лестничными (2) утолщениями; покровные клетки эпидермы (6). Экз.: 3737/204. Увеличение: x 750 (4, 6); x 1500 (1–3, 5). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6)

Таблица XL

Permoxylocarpus trojanus Naug., gen. et sp. nov., эпидермально-кутикулярное строение. Покровные клетки эпидермы округлых (1) и удлиненных полигональных (2, 3, 6–9) очертаний, располагавшиеся на внешней поверхности семеносной капсулы; тонкая гладкая кутикула с неясными очертаниями клеток и редкими крупными папиллами (4), располагавшаяся на внутренней поверхности капсулы; более толстая кутикула с шагреневой поверхностью, располагавшаяся вблизи края щитка капсулы (5). Экз.: 3737/204. Увеличение: x 100 (5); x 150 (1, 3, 8); x 300 (2, 4, 7); x 450 (6, 9). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–9).

Таблица XLI

Коniферофиты кунгурского яруса. Побег хвойного с короткими и широкими листьями. ?*Ullmannia* sp. (1); семенная чешуя хвойного, gen. et sp. indet (2); головчатый репродуктивный орган войновскиевого, *Gaussia imbricata* Naug. (3); побег с терминальным собранием мужских стробилов, *Walchia appressa* (4); *Bardella splendida* Zal. (5, 6), на 5 стрелкой отмечен мужской стробил, сохранившийся в прикреплении. Экземпляры: 1 – 4856/177; 2 – 4856/160; 3 – 4856/163; 4 – 3773(11)/193(90); 5 – 4856/179; 6 – 4856/178. Увеличение: x 1 (4, 6); x 1,6 (5); x 2 (1, 3); x 5 (2). Местонахождения: Крутая Катушка (5, 6); Красная Глинка (1, 2); Чекарда-1, слой 10 (3, 4).

Таблица XLII

Хвойные кунгурского яруса Приуралья, семейство Walchiaceae. *Walchia* (al. *Taxodiella*) *bardaeana* Zal., эпидермально-кутикулярное строение (1, 2) и макроморфология (3, 4). Кутикула нижней стороны листа (верхняя часть снимка 1) и верхней стороны листа (нижняя часть снимка 1 и снимок 2), верхняя сторона кутинизирована сильнее; ветвь предпоследнего порядка с сохранившимся облиственением (3, 4). Экз. 2009/44. Увеличение: x 1 (4); x 3 (3); x 150 (1, 2). Местонахождение Крутая Катушка.

Таблица XLIII

Хвойные кунгурского яруса Приуралья, семейство Walchiaceae. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (1–3, 5, 6); *Walchia* (al. *Cyparissidium*) *appressa* Zal. (7) и *Tylodendron speciosum* Weiss (4). Экземпляры: 1 – 4856/85; 2 – 3773(11)/402a(96); 3 – 3773(11)/402b(96); 4 – 4856/55; 5 – 3773(11)/407(96); 6 – 3773(11)/315(92); 7 – 3773(11)/177(89). Увеличение: x 1,5 (6), x 2 (1, 4, 7); x 3 (2, 3, 5). Местонахождения: Крутая Катушка (6); Криулино (4), Чекарда-1, слой 10 (1–3, 5, 7).

Таблица XLIV

Хвойные кунгурского яруса Приуралья, семейство Walchiaceae. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, эпидермально-кутикулярное строение. Экз.: 3773(11)/173(89). Увеличение: x 250 (6); x 500 (2, 4, 5, 7, 9); x 1000 (1, 3, 8). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–9).

Таблица XLV

Хвойные нижней перми Приуралья, семейство Walchiaceae (1–7), стробил коniферофита Incertae sedis (8, 9). *Tylodendron* sp. (1); *Walchia* (al. *Taxodiella*) *bardaeana* Zal. (2); облиственный побег *Bardospermum rigidum* S.Meyen (морфотип "*Voltzia*" *prisca* Zal., 3); *Walchia* (al. *Cyparissidium*) *appressa* Zal. (4–7); *Strobilites* sp. (8, 9). Экземпляры: 1 – 4856/7; 2 – 3773(11)/171(89); 3 – 3773(11)/169(89); 4 – 3773(11)/158(89); 5, 7 – 3773(11)/147(89); 6 – 3773(11)/173(89)1; 8 – 3773(11)/179a(89); 9 – 3773(11)/179(89). Увеличение: x 1,4 (2); x 2 (1, 8); x 2,2 (9); x 2,8 (3); x 2,5 (4, 5); x 5 (7); x 500 (6). Местонахождения: Айдаралаш, слой 21 (1); Чекарда-1, слой 7 (8, 9); Чекарда-1, слой 10 (2–7).

Таблица XLVI

Хвойные кунгурского яруса Приуралья, семейство Walchiaceae. *Bardella splendida* Zal., макроморфологическое строение голотипа (1, 2): 1 – общий вид, 2 – дихотомия листьев. *Walchiostrobus* (?) sp. (3). Увеличение: x 1,5 (1, 3); x 3 (2). Экземпляры: 1, 2 – 2009/35; 3 – 3773(11)/422(96). Местонахождения: Крутая Катушка (1, 2), Красная Глинка (3).

Таблица XLVII

Bardella splendida Zal., эпидермально-кутикулярное строение голотипа, 2009/35. Увеличение: x 150 (1–3, 6); x 300 (4, 5). Местонахождение Крутая Катушка (1–6).

Таблица XLVIII

Нижнепермские представители порядка Vojnovskyales (2, 3, 5, 6) и листья растений Incertae sedis (1, 4). Лист неясного систематического положения с сетчатым жилкованием (1); чешуевидный лист *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova (2); *Scirostrobus pterocerus* (Naug.) Doweld et Naug. (3); *Zamiopteris* sp. (4); *Scirostrobus ornatus* (Zal.) Doweld et Naug. (5); *Rufloria* (*Alatorufloria*) *derzavinii* (Neub.) S.Meyen (6). Экземпляры: 1 – 3773(11)/372(93); 2 – 3737/31; 3 – 3773(11)/82(89); 4 – 2009/45; 5 – ПОКМ; 6 – 4856/62. Увеличение: x 1 (4); x 1,5 (6); x 1,8 (2); x 3 (3); x 4 (1, 5). Местонахождения: Новый Бугалыш (6); Красная Глинка (4); Чекарда-1, слой 10 (1–3, 5).

Таблица XLIX

Генеративные органы войновскиевых: *Gaussia imbricata* Naug., строение голотипа, 3773(11)/316(92). Увеличение: x 2 (1); x 150 (4); x 300 (5, 6); x 500 (2, 3). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица L

Вегетативные (1, 2, 4–8) и генеративные (3) органы растений порядка Vojnovskyales. Чешуевидные листья (брактеи) *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova (1, 2; экземпляр на снимке 1 был ранее определен автором как *N. rhomboidea* Neub., поскольку по макроморфологическим признакам он неотличим от этого вида, однако по эпидермально-кутикулярным признакам данный экземпляр идентичен виду *N.* (*S.*) *crinitus*); *Vojnovskya* sp. (3); *Rufloria* sp (4–7); *R.* cf. *synensis* (Zal.) S.Meyen (8). Экземпляры: 1 – 3773(11)/319(92); 2 – 4856/63; 3 – 3773(11)/349(93); 4 – 4856/70; 5 – 4856/64; 6 – 3773(11)/20(89); 7 – 4856/54; 8 – 3773(11)/299(91). Увеличение: x 1,5 (1, 6); x 2 (2, 4, 5, 7); x 2,6 (8); x 5 (3). Местонахождения: Новый Бугалыш (2, 4, 5); Криулино (7); Чекарда-1, слой 7 (1); Чекарда-1, слой 10 (6, 8); Юлаево (3).

Таблица LI

Чешуевидные листья представителей порядка Vojnovskyales из нижней перми Приуралья. *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova, общий вид листа (1), у которого было изучено эпидермально-кутикулярное строение (2–4); второй лист близок по морфологии роду *Lepeophyllum* (5). Экземпляры: 1–4 – 3737/190; 5 – 3773/382a. Увеличение: x 2,5 (5); x 3 (1); x 150 (3); x 300 (2, 4). Местонахождения: Крутая Катушка (5); Чекарда-1, слой 10 (1–4).

Таблица LII

Представители порядка Vojnovskyales (1–5) и растение Incertae sedis (6) из нижней перми Приуралья. *Scirostrobus ornatus* (Zal.) Doweld et Naug. (1, 3, 4); *Rufloria* cf. *rasskasovae* S.Meyen (2); *Scirostrobus pterocerus* (Naug.) Doweld et Naug. (5); побег неизвестного растения со спирально располагающимися рубцами от опавших листьев (6). Экземпляры: 1, 3, 4 – ПОКМ; 2 – 3773(11)/401(96); 5 – 3773(11)/82a(89); 6 – 4856/100. Увеличение: x 2 (2, 6); x 3 (4); x 4 (5); x 150 (1, 3). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–6).

Таблица LIII

Представители порядка Vojnovskyales из нижней перми Приуралья. *Scirostrobus pterocerus* (Naug.) Doweld et Naug. (1); *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova (2); *Gaussia imbricata* Naug. (3, 6): скопление пыльцы в пыльцевой камере (3) и общий вид генеративного органа (6); бисаккатное пыльцевое зерно, возможно, конспецифичное пыльце из пыльцевой камеры *Gaussia imbricata* (7); семя *Bardocarpus* sp. (4); семя *Samaropsis rectialata* Neub. (5). Экземпляры: 1 – 3773/457a; 2 – 3773/190; 3 – 3737/205; 4 – 3773(11)/147(89)h; 5 – 3737/164; 6 – ПОКМ; 7 – 3773(11)/412(96). Увеличение: x 2 (1, 6); x 3 (5); x 5 (4); x 100 (2); x 200 (3); x 750 (7). Местонахождения: Крутая Катушка (1); Чекарда-1, слой 10 (2–7).

Таблица LIV

Представители порядка Vojnovskyales из нижней перми Приуралья. *Scirostrobus pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug. (1); *Lepeophyllum* sp. SVN-1 (2); *Rufloria* (*Alatorufloria*) *recta* (Neub.) S.Meyen (3, 4): эпидермально-кутикулярное строение (3), общий вид листа (4); *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova (5); *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp. (6). Экземпляры: 1 – 3773/457; 2 – 3773(11)/320(92); 3, 4 – 3773(11)/127(89); 5 – 3737/190; 6 – 3773(11)/125(89). Увеличение: x 1,5 (4); x 2 (1); x 3 (2, 6); x 200 (3); x 300 (5). Местонахождения: Крутая Катушка (1); Чекарда-1, слой 7 (2–4); Чекарда-1, слой 10 (5, 6).

Таблица LV

Представители порядка Vojnovskyales из нижней перми Приуралья. Брактея *Nephropsis* aff. *rhomboidea* Neub. (1); *Bardocarpus spicatus* Naug. (2), генеративный орган войновскиевого (?) рядом с листом *Mauerites*; *Rufloria* sp. (3); *Rufloria* (*Alatorufloria*) sp. (4); *R.* (*A.*) ex gr. *derzavinii* (Neub.) S.Meyen (5); *Paravojnovskya* (al. *Gaussia*) *imbricata* (Naug.) Naug. et Doweld, общий вид генеративного органа (6); адаксиальная поверхность листа *Entsovia inornata* Gluchova (7). Экземпляры: 1 – 3773(11)/311(91); 2 – 3773(11)/326(92); 3 – 4856/70; 4 – 4856/50; 5 – 3737/127; 6 – ПОКМ; 7 – 3773(11)/111(89)1. Увеличение: x 1 (2, 5); x 1,5 (3, 4); x 2 (6); x 3,5 (1); x 100 (7). Местонахождения: Новый Бугалыш (3); Криулино (4); Чекарда-1, слой 7 (7); Чекарда-1, слой 10 (1, 2, 5, 6).

Таблица LVI

Gaussia imbricata Naug. Макроморфология (1), строение пыльцы, сохранившейся в пыльцевой камере (3, 4). *Rufloria* sp. Строение эпидермы «вентральной» стороны листа (2), моносаккатное пыльцевое зерно, прилипшее к поверхности листа (5). Экземпляры: 3737/205 (1, 3, 4), 3773(11)/125 (89) (2, 5). Увеличение: x 2 (1); x 150 (2); 300 (4); x 400 (3, 5). Местонахождение Чекарда-1, слой 10 (1–5).

Таблица LVII

Изолированные семена (1–7, 9, 10) и побег хвойного (8) из нижней перми Приуралья. *Samaropsis* (?) *complanata* Naug. (1, 2, 4, 6); *S. rectialata* Neub. (3); Gen. et sp. nov. (5); *Sylvella* sp. (sp. nov., 7); *Tylodendron speciosum* Weiss (8); *Samaropsis triquetra* Zal. (9); *Cardiocarpus cordatus* (Eichw.) Schmalh. (10). Экземпляры: 1 – 3773(11)/116(89); 2 – 3773(11)/272(90); 3 – 3737/164a; 4 – 3773(11)/231(90); 5 – 3773(11)/1(89); 6 – 3773(11)/53a(89); 7 – 3773(11)/347(93); 8 – 4031/20; 9 – 3773(11)/168(89); 10 – 3773/433a. Увеличение: x 1 (5); x 1,5 (8); x 2 (7); x 2,5 (9); x 3 (1–4, 6); x 3,5 (10).

Таблица LVIII

Изолированные семена из нижней перми Приуралья. Gen. et sp. nov. (1, 10); *Demetrocarpus limbatus* Naug. (2, 3); *Cordaicarpus* sp. (4); *Carpolithes* cf. *ruminatus* Dombr. (5, 6); *Samaropsis* ex gr. *dombrovskae* Vlad. с оборванной крылаткой (7); Gen. et sp. nov. (8); *Cordaicarpus uralicus* Dombr. (9). Экземпляры: 1, 10 – 3773(11)/163(89); 2 – 3737/278; 3 – 3737/161; 4 – 3773(11)б/н; 5, 6 – 3773(11)/126(89); 7 – 3773(11)/118(89); 8 – 3773(11)/126(89); 9 – 3737/251. Увеличение: x 1,5 (6); x 2,5 (1); x 2,8 (4); x 3 (5); x 4 (8); x 4,5 (10); x 5 (2, 3); x 5,5 (7, 9); Местонахождения: Чекарда-1, слой 7 (1, 5–7, 10); Чекарда-1, слой 10 (2–4, 8, 9).

Таблица LIX

Семена (1, 2, 4–9) и женский репродуктивный орган (3) из кунгурского яруса Приуралья. *Samaropsis* spp. (1, 2, 4–7, 9); *Suchoviella triquetraphora* Naug., кистевидное собрание семян *Samaropsis triquetra* Zal., сохранившихся в прикреплении к прямой неветвящейся генеративной оси (3); *Cordaicarpus* sp., семя пельтаспермового (8). Экземпляры: 1 – 3737/189; 2, 6 – 4856/156; 3 – 3773(11)/147(89); 4, 5 – 4856/151; 7, 9 – 3773(11)/210(90); 8 – 4856/154. Увеличение: x 3 (3, 9); x 4 (1); x 5 (2, 4, 8); x 9 (7); x 13 (5, 6). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–9).

Таблица LX

Семена из кунгурского яруса Приуралья. Gen. et sp. nov. (1, 2); *Cordaicarpus* sp. (3); *Sylvella alata* Zal. (4–9). Экземпляры: 1, 2 – 4856/155; 3 – 4856/154; 4 – 3773(11)/80(89); 5 – 3737/11; 6 – 3737/8; 7 – 3737/277; 8 – 3773(11)/71(89); 9 – 3773(11)/433(96). Увеличение: x 2 (5); x 2,5 (8); x 3 (4, 9): x 4 (6, 7); x 5 (3); x 8 (2); x 20 (1). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–9).

Таблица LXI

Семена из кунгурского яруса Приуралья. *Sylvella alata* Zal., изменчивость семян. Экземпляры: 1 – 3773(11)/71(89); 2 – б/н; 3 – 3737/277; 4 – 3773(11)/199(90); 5 – 3773(11)/433(96); 6 – 3737/8; 7 – 3773(11)/425(96); 8 – 37739110/424(96); 9 – 3737/28; 10 – 3773(11)/430(96); 11 – 3773(11)/76(89). Увеличение: x 1,5 (3, 4); x 2 (1, 6); x 2,5 (2, 7, 8, 10); x 3 (5); x 4,5 (11); x 7 (9). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–11).

Таблица LXII

Семена из кунгурского яруса Приуралья. *Sylvella alata* Zal. с оборванной крылаткой. Экземпляры: 1 – 3773(11)/81(89); 2, 9 – 3737/10; 3, 10 – 3737/84; 4, 7 – 3773(11)/323(92); 5 – 3737/84; 6 – 3737/28; 8 – б/н. Увеличение: x 2 (4); x 2,5 (1, 5); x 3 (2, 3, 6); x 6 (7, 8); x 8 (9, 10). Местонахождение: Чекарда-1, слой 10 (1–10).

Таблица LXIII

Семена из кунгурского яруса Приуралья. Gen. et sp. nov. (1); *Craspedosperma* spp. (2–7); Gen. et sp. nov. ("*Samaropsis*" sp.; 8); *Sylvella alata* Zal. (9). Экземпляры: 1 – 3773(11)/271(91); 2 – 4856/108; 3 – 4856/106; 4, 7 – 4856/109 (фотографии сделаны с разным углом освещения); 5 – 3773(11)/356(93); 6 – 3773(11)/356а(93); 8 – 3773(11)/364(93); 9 – 3773(11)/79(89). Увеличение: x 2 (9); x 2,5 (1); x 4 (5, 6); x 4,5 (4, 7); x 5 (3); x 6 (2); x 7 (8). Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (2–9); Чекарда-2 (1).

Таблица LXIV

Viatcheslavia vorcutensis Zal., морфология вегетативных побегов. Экземпляры: 1, 8 – 4859/6; 2, 3 – 4859/7; 4, 10 – 4859/4; 5, 6 – 4859/1; 7 – 4859/3; 9 – 4859/5. Увеличение: x 1,5 (1, 2, 4, 6, 7, 9); x 3 (3, 5, 8, 10). Местонахождение Полазна-1 (1–10).

Таблица LXV

Анатомическое строение изолированных проводящих элементов (трахеид с окаймленными порами) из интинской свиты (соликамский горизонт уфимского яруса) Печорского Приуралья (р. Кожим). Увеличение: x 1000 (2, 3); x 2000 (1, 4–6).

Таблица LXVI

Анатомическое строение изолированных проводящих элементов (трахеид с окаймленными порами и/или спиральными утолщениями на стенках) из интинской свиты (соликамский горизонт уфимского яруса) Печорского Приуралья (р. Кожим). Увеличение: x 1000 (1, 3–5); x 2000 (2, 6).

Таблица LXVII

Листья псигмофиллоидов из верхнепермских (казанских) отложений Приуралья: *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (1, 3, 4), *Psygmophyllum* sp. (2). Экземпляры: 1 – 3373 б/н; 2 – 1/3476; 3 – 1/3477; 4 – 1/3479; коллекция СпбГУ. Увеличение: x 0,8 (1, 3); x 1 (2, 4). Местонахождения: Каргалинский рудник (1–3); г. Пермь, предположительно, Мотовилихинский рудник (4).

Таблица XLVIII

Листья псигмофиллоидов (1, 4), каллиптерид (3) и близких форм (2) из нижней (2) и верхней (1, 3, 4) перми Приуралья: *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (1, 4); *Rhachiphyllum* sp. (="*Callipteris*" *erosa* Morris; 3); *Alternopsis stricta* Naug. (2). Экземпляры: 1 – 1/3480; 2 – 3773/525; 3 – 1/3441; 4 – 1/3479; 1, 3, 4 – коллекция СпбГУ. Увеличение: x 0,8 (1, 2); x 1 (3, 4). Местонахождения: Матвеево (2); Каргалинский рудник (3, 4); Белебей (1).

Таблица LXIX

Ископаемые растения из отложений казанского яруса Приуралья. *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug. (1, 5); *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug. (2–4, 6, 7). Экземпляры (ГГМ): 1 – П(2)59/79; 2 – П(2)5/80 (=ГГМ 260-5; ФЛ 02139); 3 – П(2)22/79; 4 – П(2)43/79; 5 – П(2)15/79; 6 – П(2)32/79; 7 – П(2)27/79. Увеличение: х 0,8. Местонахождения: г. Белебей, р. Дема, ручей Мельчак (1–7).

Таблица LXX

Анатомическое строение рахиса вайи *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangemheimii* (Fischer) Naug. Экземпляр: ГГМ 469-30 ФЛ-02618. Увеличение: х 375 (1); х 750 (2–4); х 1500 (5, 6). Местонахождение: Южное Приуралье, г. Белебей, Белебеевские медные рудники, долина р. Кармы, г. Нижне-Троицк, Нижнетроицкий рудник (1–6).

Таблица LXXI

Анатомическое строение рахиса вайи *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangemheimii* (Fischer) Naug. Экземпляр: ГГМ 469-30 ФЛ-02618. Увеличение: х 750 (4); х 1500 (1–3, 5, 6). Местонахождение: Южное Приуралье, г. Белебей, Белебеевские медные рудники, долина р. Кармы, г. Нижне-Троицк, Нижнетроицкий рудник (1–6).

Таблица LXXII

Листья псигмофиллоидов (1, 2, 4, 5) и гинкгофитов (3, 6) из верхней перми (казанский ярус) Приуралья: лист, занимающий промежуточное положение между *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper и *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper (1); *P. expansum* (Brongn.) Schimper (2, 4, 5); *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen (? = "*Lycopodites furcatus*" Fischer; 3); *Kerpia belebeica* Naug. (6). Экземпляры (ГГМ): 1 – П(2)38/79; 2 – П(2)41/79; 3 – П(2)27/79; 4 – П(2)35/79; 5 – П(2)4/81 (ГГМ 261-3; ФЛ 02161); 6 – П(2)9/81. Увеличение: х 0,3 (6); х 0,8 (1–5). Местонахождение: г. Белебей, р. Дема, ручей Мельчак (1–6).

Объяснения к цветным таблицам I–VIII

Таблица I

Листья птеридосперма *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, находящиеся на разных стадиях онтогенетического развития: 1 – почти целый ювенильный лист; 2 – отдельное перо крупного развитого листа; 3 – апикальная часть пера, принадлежавшего крупному развитому листу; 4 – черешок крупного листа с двумя частично сохранившимися базальными лопастями; 5 – основание листа, изображенного на фигуре 1; видны два главных и несколько вторичных проводящих пучков, входящих в основание листа. 1, 5 – экз. ПГУ 133/1; 2 – 135/1-3; 3 – 156/1-3; 4 – 156/1-4. Увеличение: x 0,6 (4); 0,8 (1, 3); 1,2 (2, 5). Местонахождения: Молебка (1, 2, 5), Тис (3, 4); кунгурский ярус.

Таблица II

Листья птеридосперма *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, находящиеся на разных стадиях онтогенетического развития: 1 – отдельная базальная лопасть (?); 2 – сегмент последнего порядка молодого листа; 3 – отдельное перо с уникогерентным жилкованием; 4 – апикальная часть пера развитого листа; 5 – сегмент последнего порядка развитого листа; 6 – отдельное перо с уникогерентным жилкованием. 1 – экз. ПГУ 114/1; 2 – 194/1; 3 – 156/1-1; 4 – 135/1-5; 5 – 133/1; 6 – 136. Увеличение: x 1. Местонахождения: Молебка (1, 2, 4–6), Тис (3); кунгурский ярус.

Таблица III

Птеридофиты и голосеменные нижней перми Приуралья: 1 – апикальная часть сложноперистой вайи пельтаспермового птеридосперма *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) sp.; 2 – базальная часть вайи каллиптеридной морфологии *Rhachiphyllum* spp. (al. *Callipteris* spp.), предположительно относящейся к растению, описанному под промоцированным до естественного статуса видовым названием *Peltaspermum retensorium* (Zalessky) Naug. et Kerp; 3 – фертильное перо последнего порядка, принадлежащее мараттиевому папоротнику *Ptychocarpus distichus* Naug.; 4 – *Psygmophyllum* sp. (sp. nov.?), почти целый крупный лист (филлокладий?) псигмофиллоидной морфологии. 1 – экз. 4856/217; 2 – 3773(11)/340(92); 3 – 3737/130; 4 – 4856/233. Увеличение: x 0,9 (2); x 1 (1); x 1,2 (4); x 3,4 (3). Местонахождения: Молебка (1)Чекарда-1 (2–4); кунгурский ярус.

Таблица IV

Голосеменные кунгурского яруса Приуралья: 1 – *Entsovia inornata* Gluchova, кутикула листа «кордаитоподобной» морфологии; обратите внимание на сочетание удвоенных (слева) и одиночных (справа) дорзальных желобков; 2 – *Rufloria* (*Praerufloria*) *duvanica* Vlad., средняя часть листа руфлории с узким оттянутым основанием; 3 – *Scirostrobus pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., строение уплощенного семеносного органа голосеменного, принадлежавшего порядку Vojnovskyales; 4 – *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) *crinitus* Gluchova, почти целый чешуевидный лист (брактея) с частично оборванной верхушкой, принадлежавший голосеменному порядка Vojnovskyales. 1 – экз. 3773(11)/111(89); 2 – 4572; 3 – 3773(11)/82a(89); 4 – 3737/190. Увеличение: x 1,9 (2); x 2,5 (3); x 3,8 (4); x70 (1). Местонахождения: станция Шаля, Свердловская обл.; артинский ярус (2); Чекарда-1; кунгурский ярус (1, 3, 4).

Таблица V

Птеридофиты (3, 4) и голосеменные (1, 2) кунгурского (1, 2) и уфимского (3, 4) ярусов Приуралья: 1 – *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, отдельный сегмент развитого листа; 2 – *Kerpia macroloba*

Naug., почти целый ювенильный лист; 3 – *Calamites gigas* Brongniart, средняя часть побега; 4 – *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, отпечаток коры; в верхней части листовых подушек, соответствующей пазухе филлоида, сохранилась фитолейма. 1 – экз. ПГУ 195; 2 – ПГУ; 3 – ГГМ; 4 – ГГМ. Увеличение: x 0,7 (1); x 1,5 (2, 3); x 3 (4). Местонахождения: Березовка (1), Молебка (2), кунгурский ярус; Малый Бым, Култыши (3); Чердынь (4), уфимский ярус.

Таблица VI

Птеридофиты (1, 3) и голосеменные (2, 4, 5) казанского яруса Приуралья: 1 – *Paracalamites frigidus* Neuburg, средняя часть побега паракаламита; 2 – *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., средняя часть пера последнего порядка с коалесцентно слившимися перышками; 3 – *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, средняя часть побега паракаламита; 4 – *Tylodendron speciosum* Weiss, декортицированный побег хвойного; 5 – лист, занимающий промежуточное положение между видами *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper и *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper. 1 – экз. ГГМ-261-24 ФЛ-02153; 2 – ГГМ-469-1 ФЛ-02589; 3 – ГГМ-260-15 ФЛ-02154; 4 – ГГМ-507-17 ФЛ-02693; 5 – ГГМ б/н. Увеличение: x 1 (1, 2, 4, 5); x 1,2 (3). Местонахождения: Южное Приуралье, Башкирия (1); ручей Мельчак, Сантагуловский рудник (2, 5); Каргалинские рудники (3); Приуралье (4); казанский ярус.

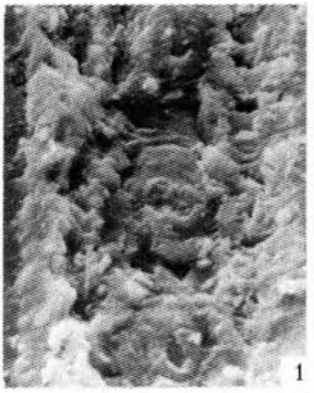
Таблица VII

Птеридофиты (1) и голосеменные (2–6) уфимского и казанского ярусов Приуралья: 1 – *Pecopteris* sp. (ex gr. *anthriscifolia* (Goepp.) Zalessky), средняя часть вайи; 2–6 – *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper: 2, 3 – *P. expansum* var. *cuneata* Naug., 2, 3, 5 – почти целые листья, 4 – сегмент предпоследнего порядка крупного развитого листа, 6 – лист с почти полностью сохранившимся левым (по положению на фотографии) главным сегментом и частично оборванным правым главным сегментом. 1 – экз. ГГМ-469-55 ФЛ-02643; 2 – ГГМ 469-13 ФЛ-02601; 3 – ГГМ-469-34 ФЛ-02622; 4 – ГГМ-469-32 ФЛ-02619; 5 – ГГМ-469-38 ФЛ-2626; 6 – ГГМ-260-2 ФЛ-02168. Увеличение: x 0,7 (3, 4, 6), x 0,8 (1), x 0,9 (5), x 1 (2). Местонахождения: г. Пермь, Мотовилиха (2, 3), Юговская группа рудников (Юговская дистанция), Богородский рудник (6), уфимский ярус; Оренбургская губерния, Павло-Августовский рудник (1), Благовещенский рудник (4), р. Дема, руч. Мельчак (5), казанский ярус.

Таблица VIII

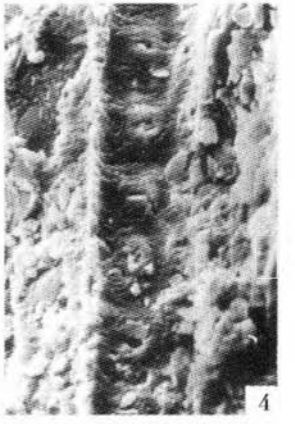
Птеридофиты (2) и голосеменные (1, 3–5) казанского яруса Приуралья: 1, 3–5 – *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., аберрантный сегмент предпоследнего порядка ("*Pecopteris trifolium*" Fischer): 3 – апикальная часть вайи с перевершиниванием (псевдодихотомией), 4 – молодая, почти полностью сохранившаяся вайя, 5 – часть крупной хорошо развитой вайи; 2 – *Phyllotheca* sp. ("*Flabellaria petiolata*" Fischer), часть побега членистостебельного с крупными гипертрофированными листовыми влагалищами. 1 – экз. ГГМ-469-21 ФЛ-02609; 2 – ГГМ-469-49 ФЛ-02637; 3 – ГГМ-469-18 ФЛ-2606; 4 – ГГМ-469-10 ФЛ-02598; 5 – ГГМ-260-5 ФЛ-02139. Увеличение: x 0,5 (5); x 1 (1–4). Местонахождения: Оренбургская губерния, Михайловский рудник (1, 2), Белебеевский уезд (3), Благовещенский рудник (4), Воскресенский рудник (5), казанский ярус.

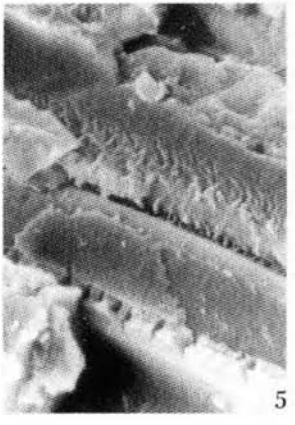
Таблица I


1


2


3


4


5

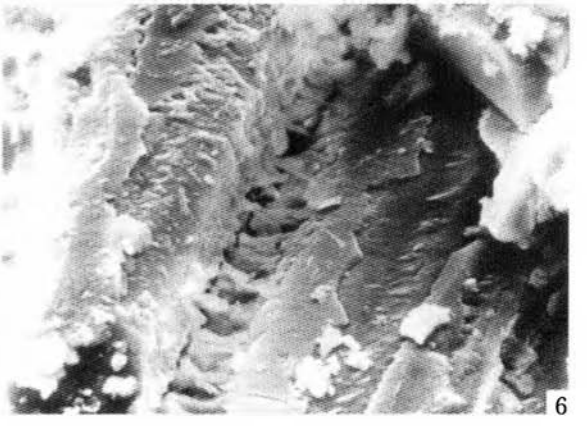
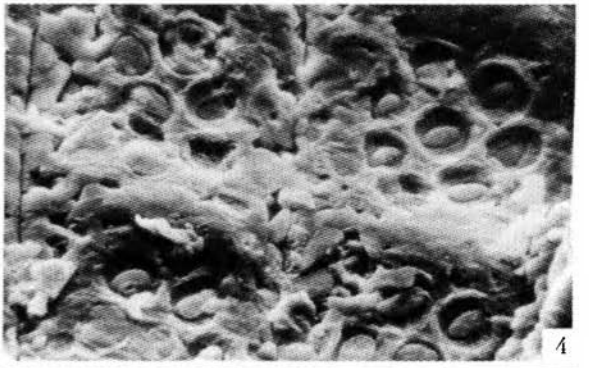

6

Таблица II


1


2


3


4

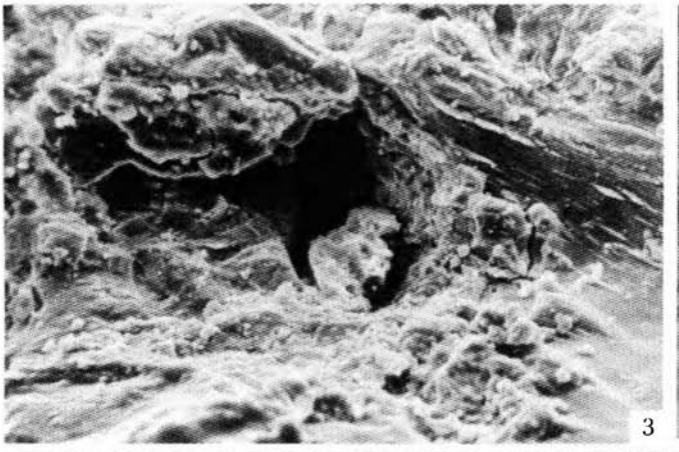

5


6

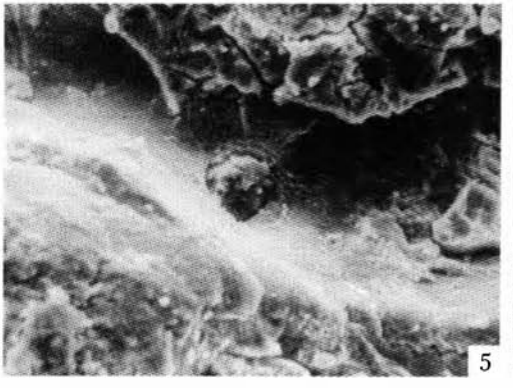
Таблица III


1


2


3


4


5


6

Таблица IV

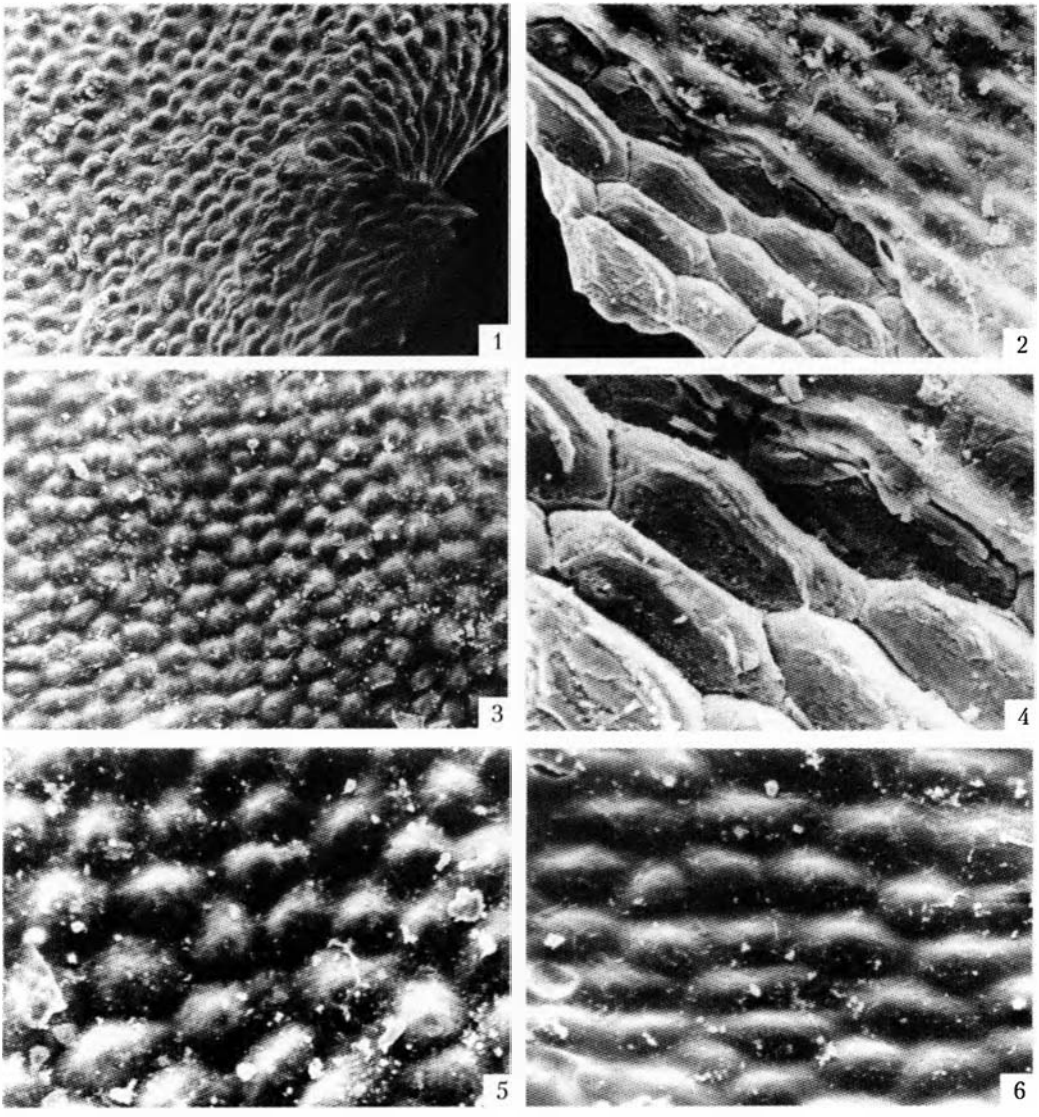


Таблица V

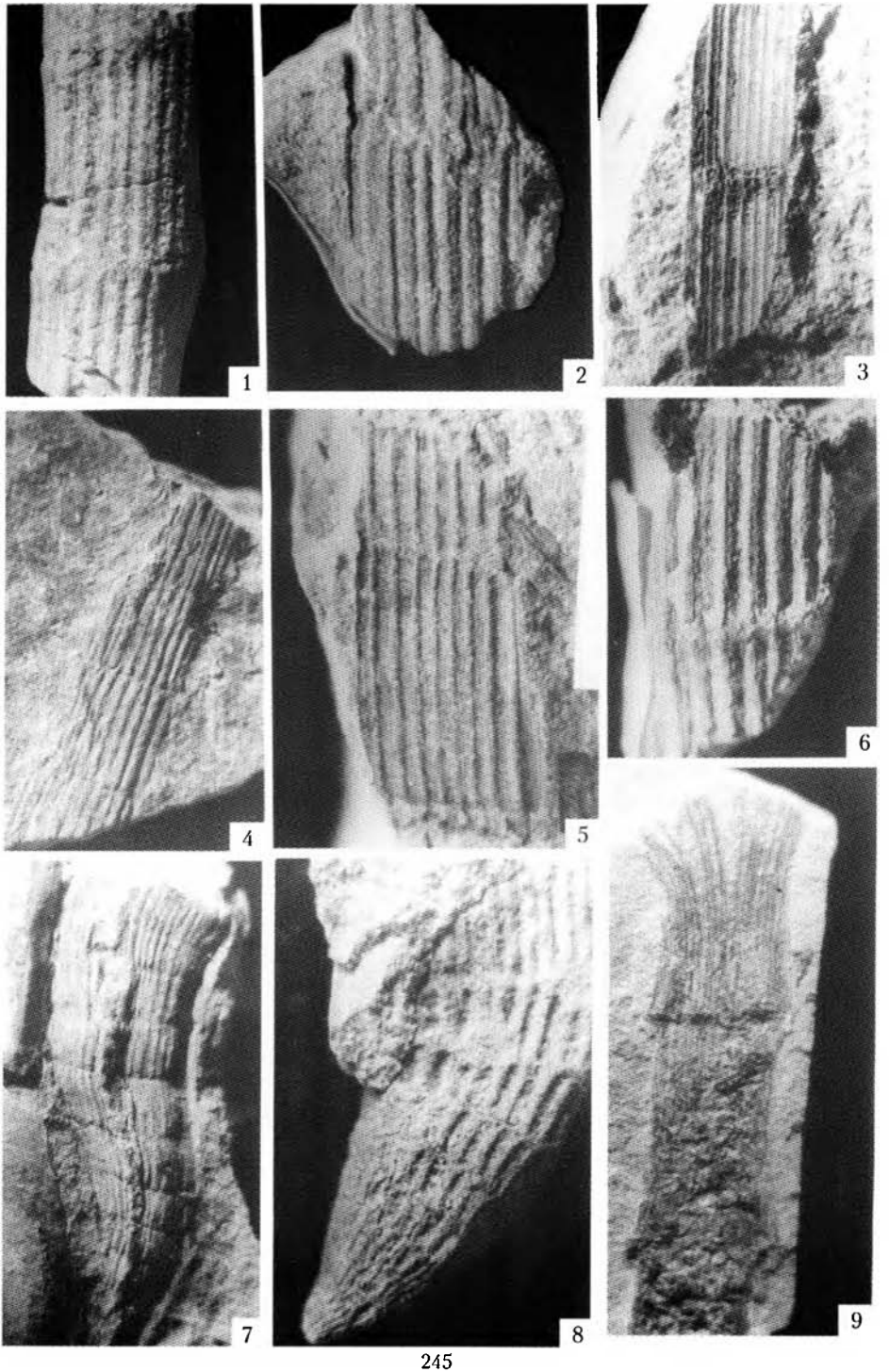


Таблица VI

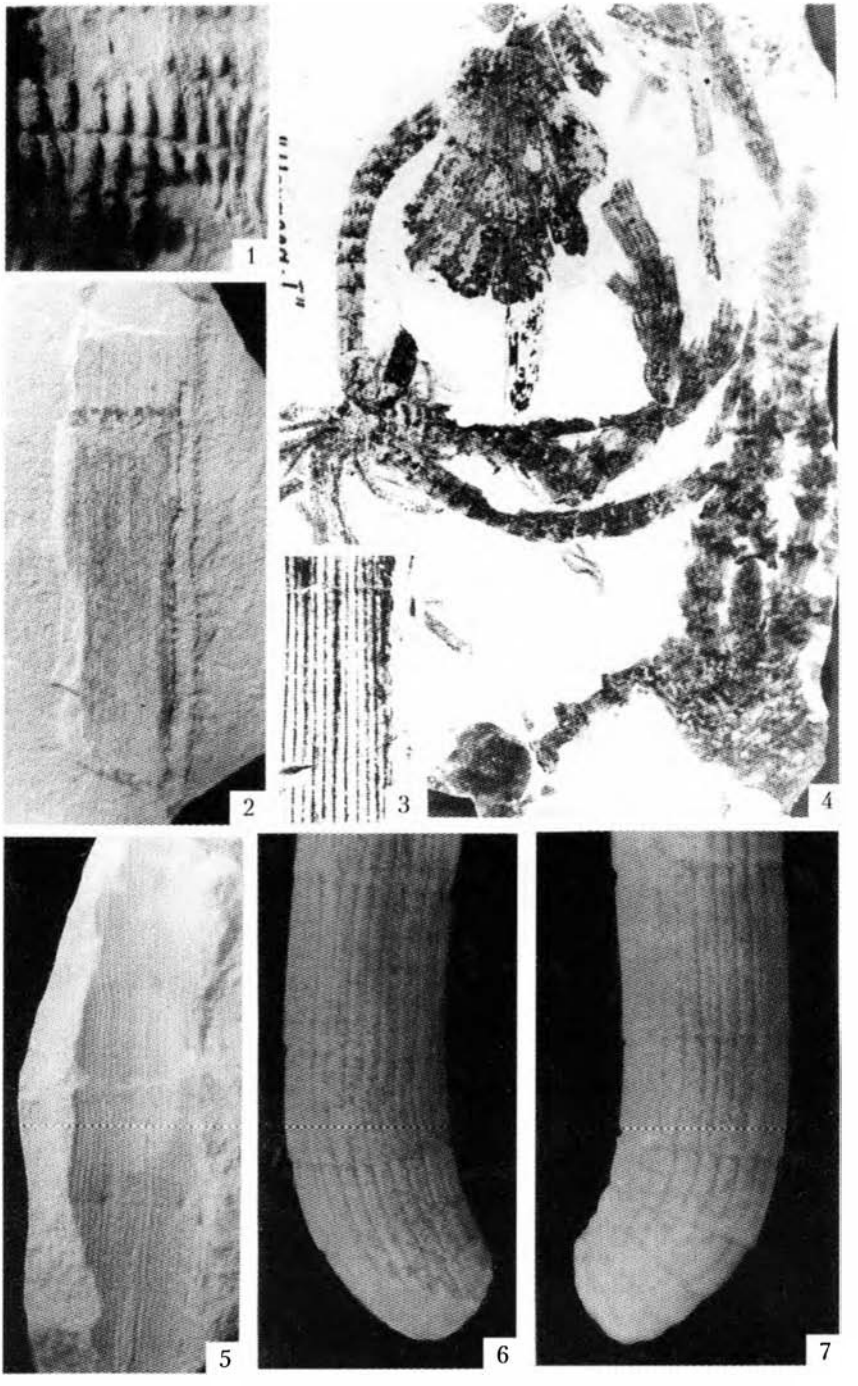
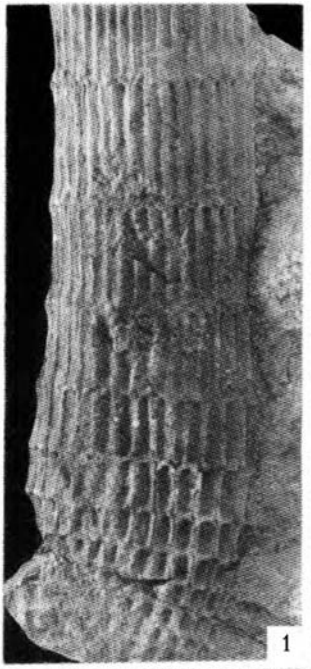
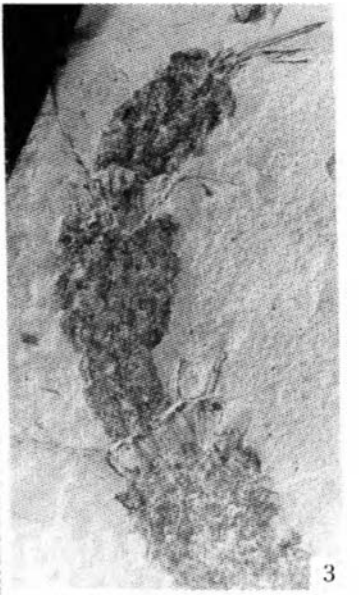


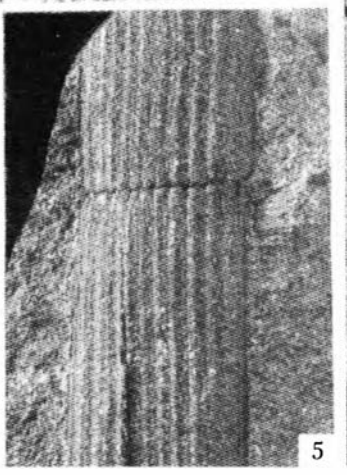
Таблица VII


1


2


3


4


5

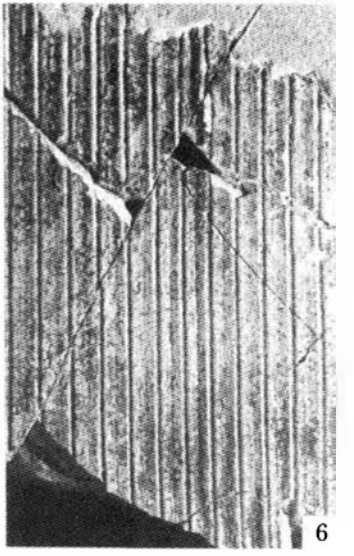
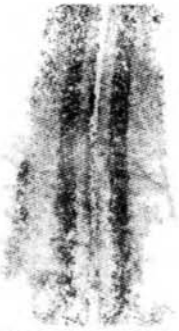
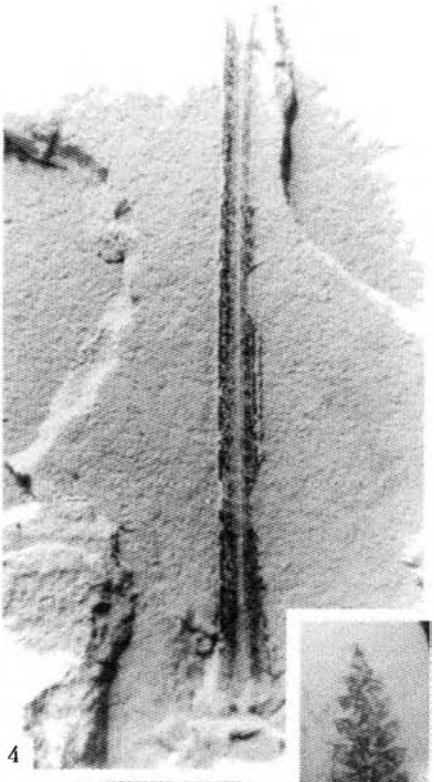

6

Таблица VIII

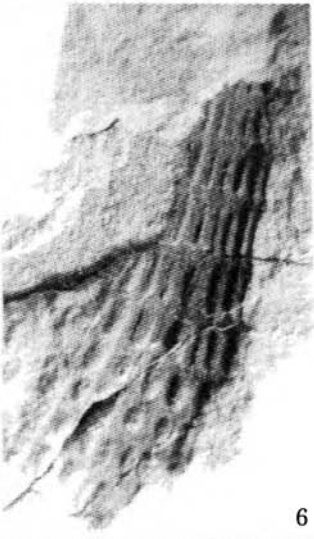

1

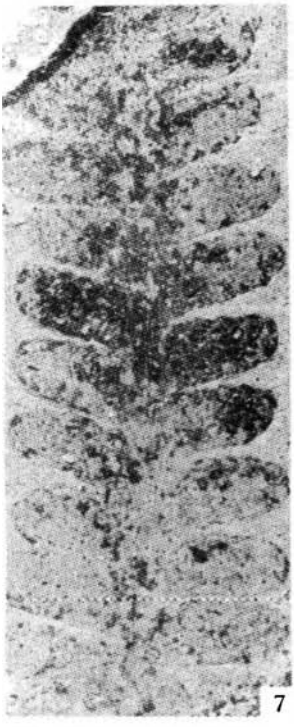

2

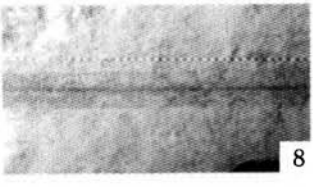

3


4

5


6


7


8

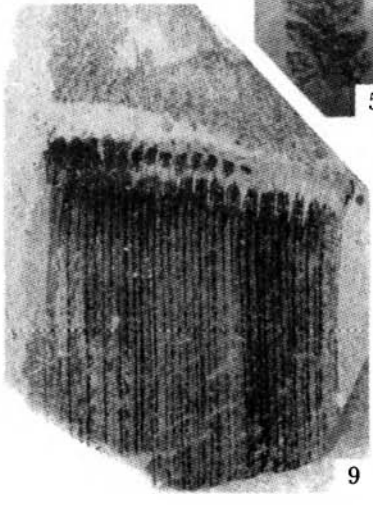
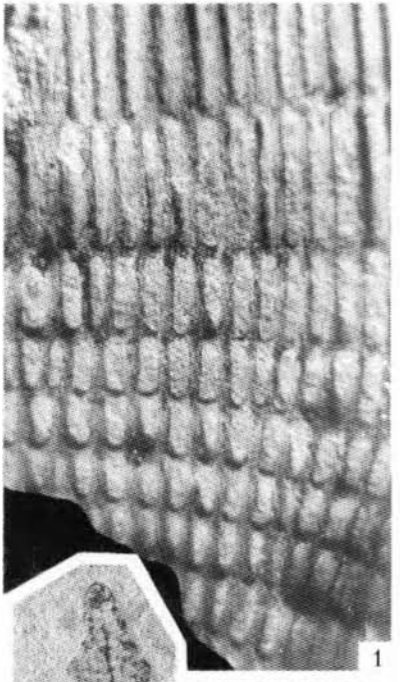
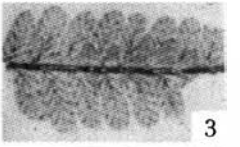
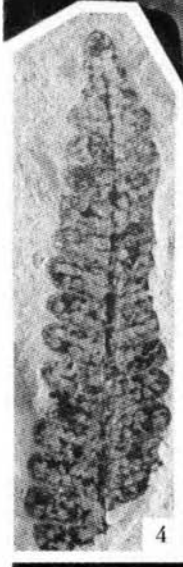

9

Таблица IX

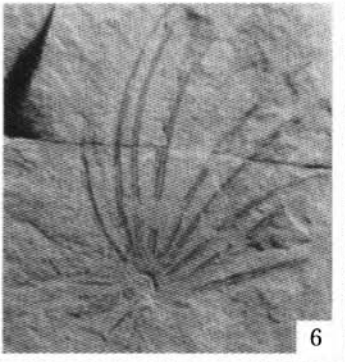

1

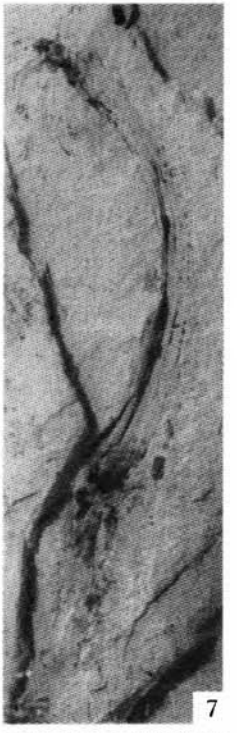

2

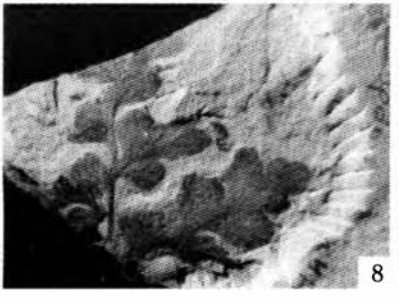

3


4


5


6


7


8

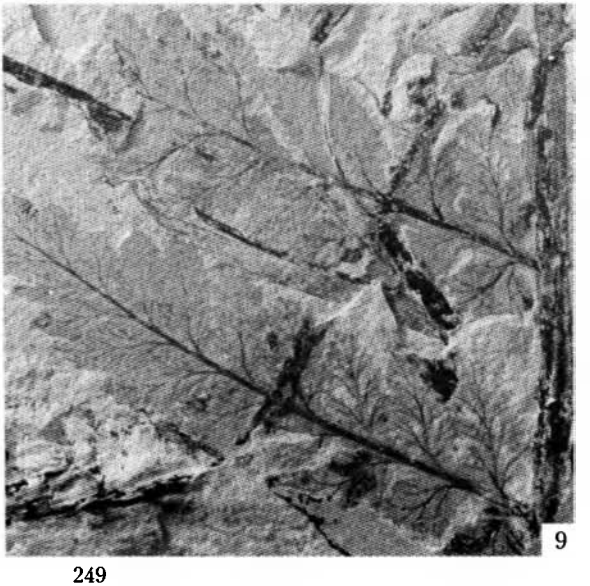
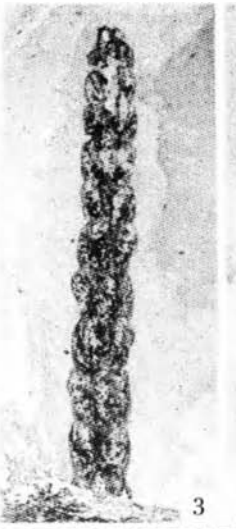

9

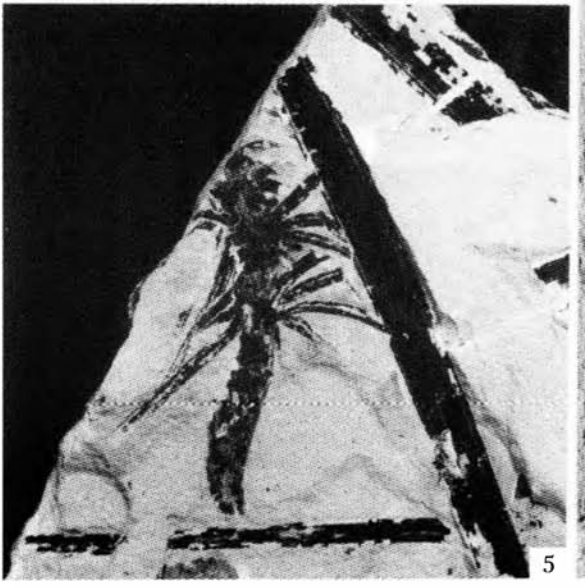
Таблица X


1

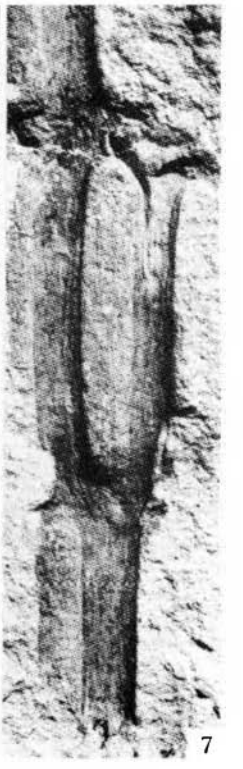

2


3


4


5


6


7

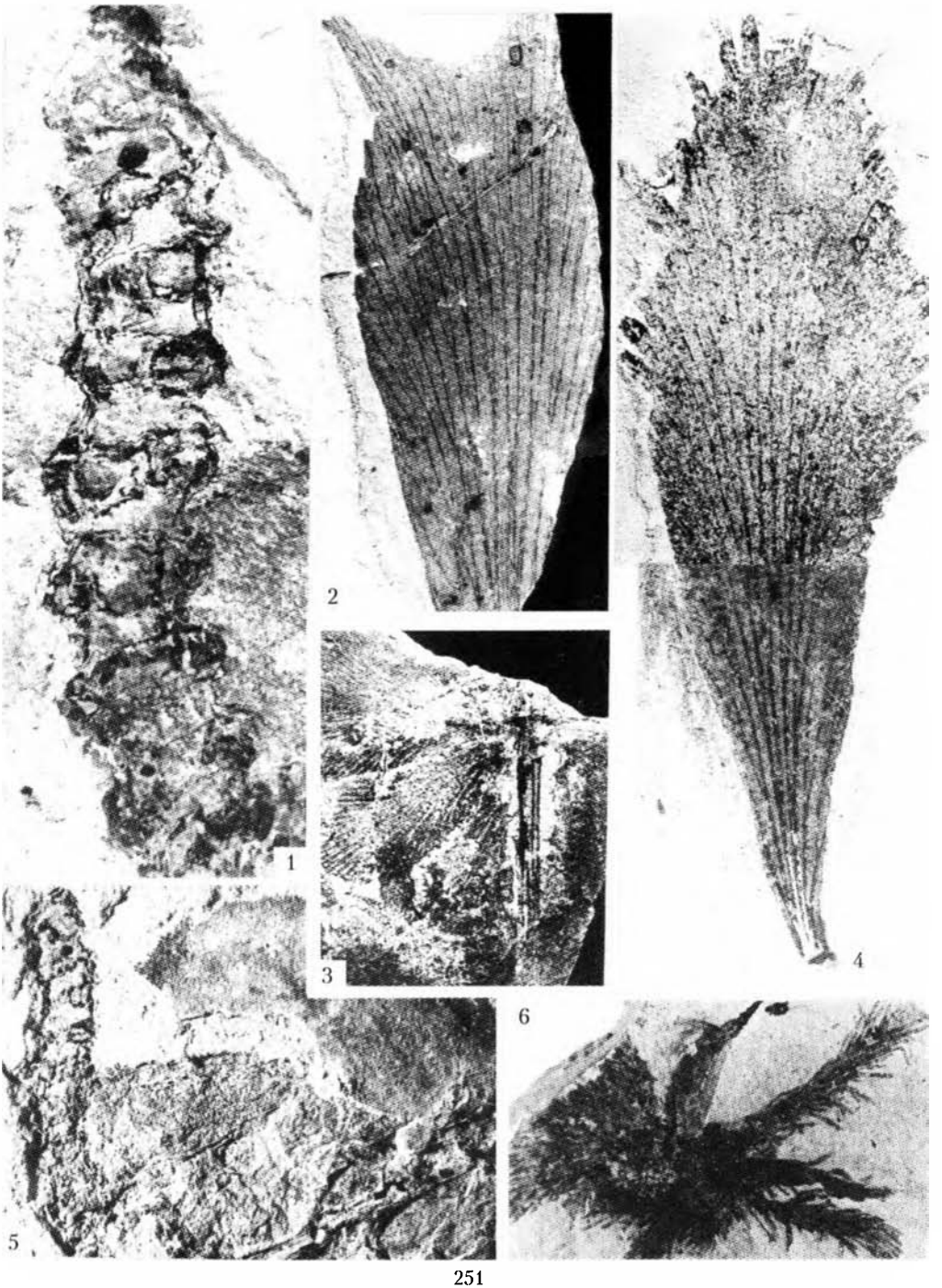

1
2
3
4
5
6

Таблица XII

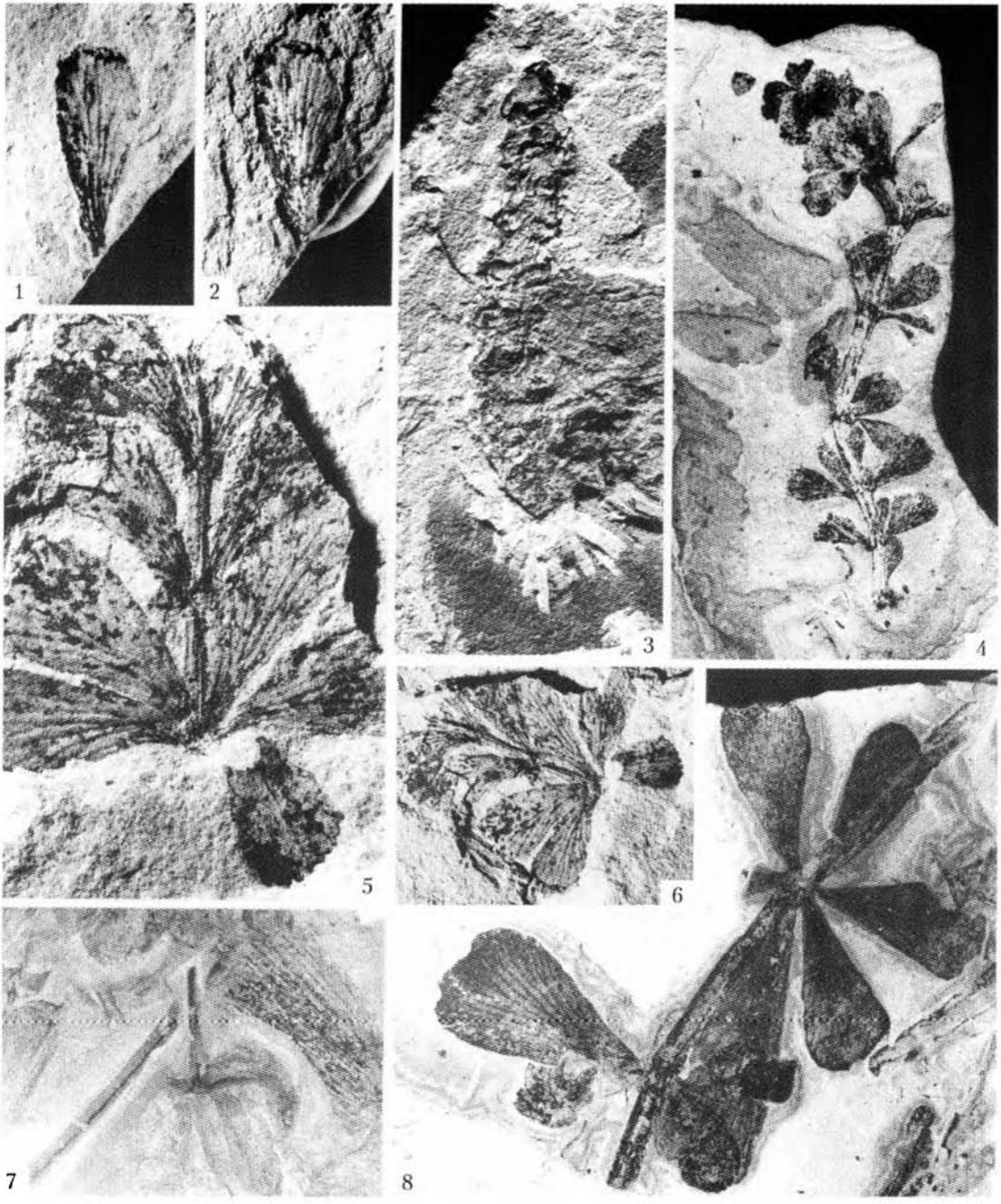
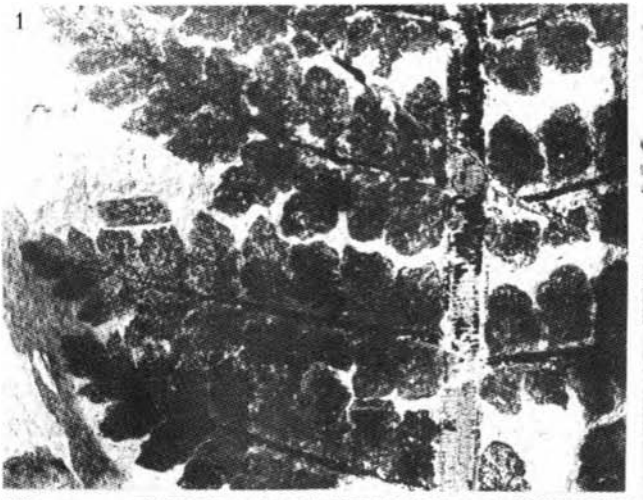
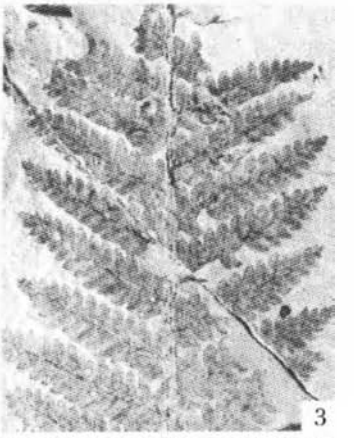
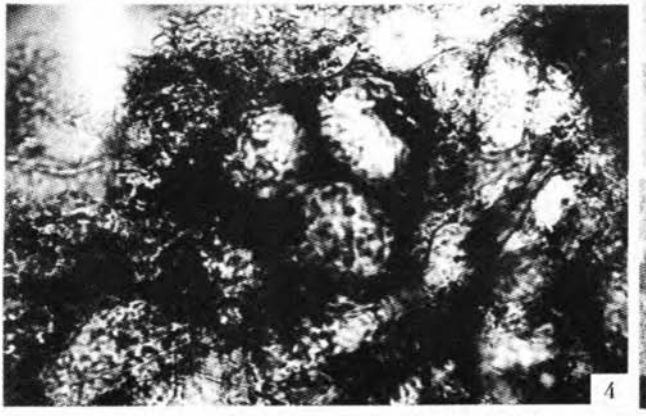


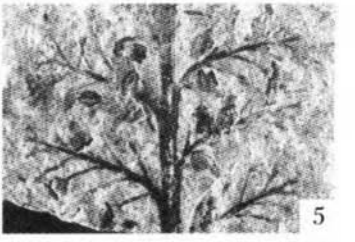
Таблица XIII


1


2


3


4


5


6

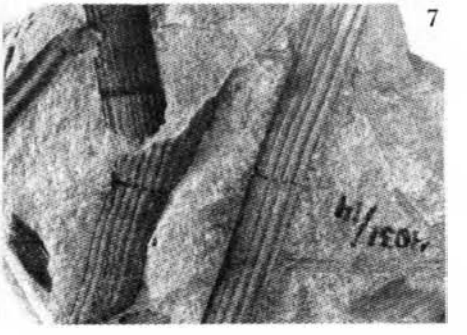

7

Таблица XIV

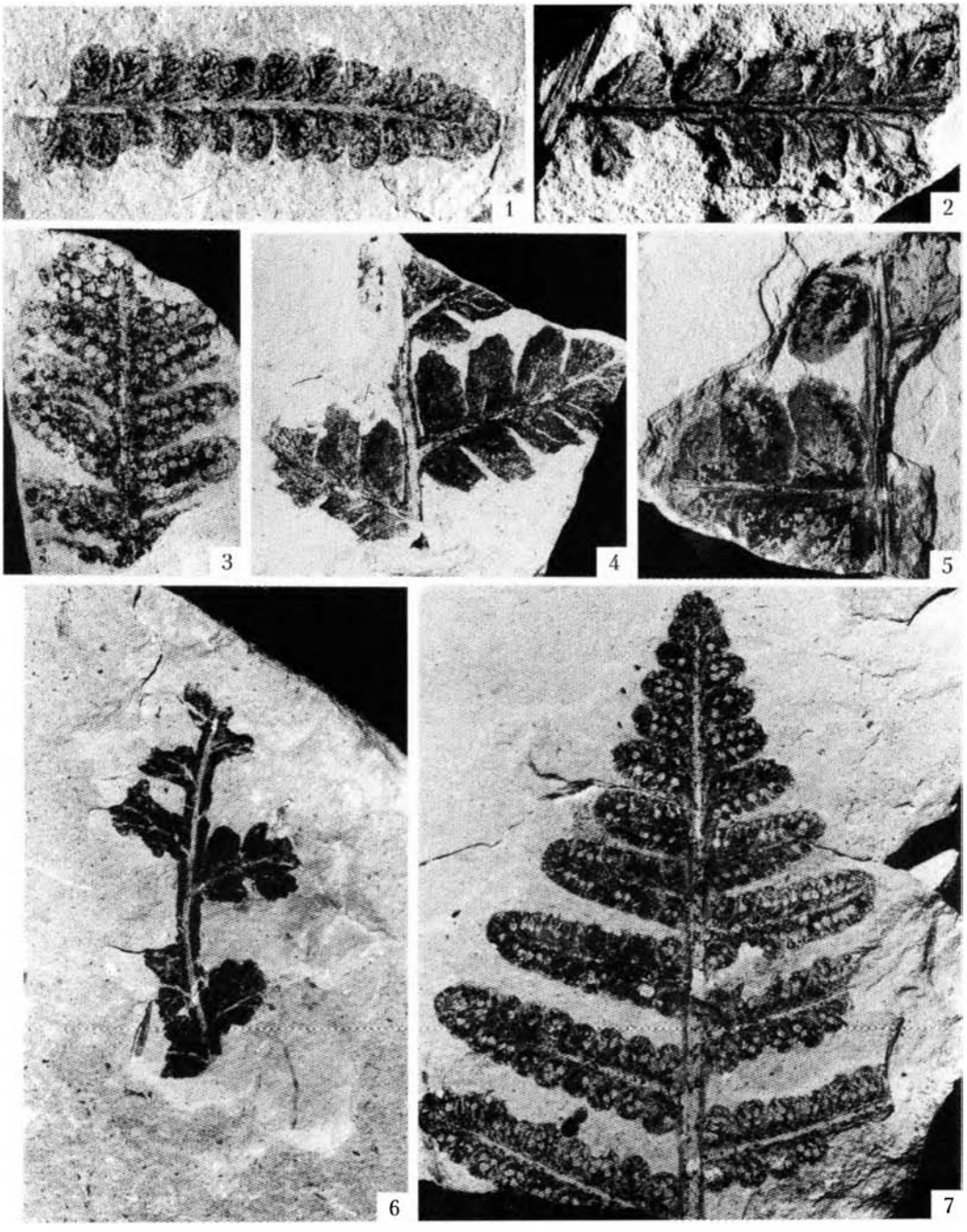
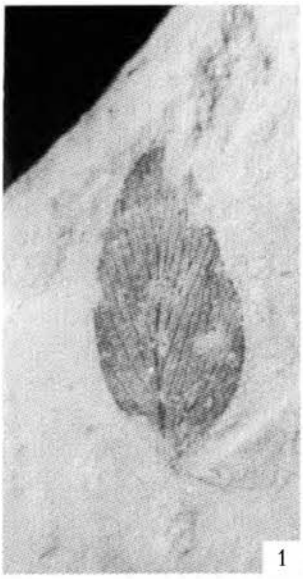
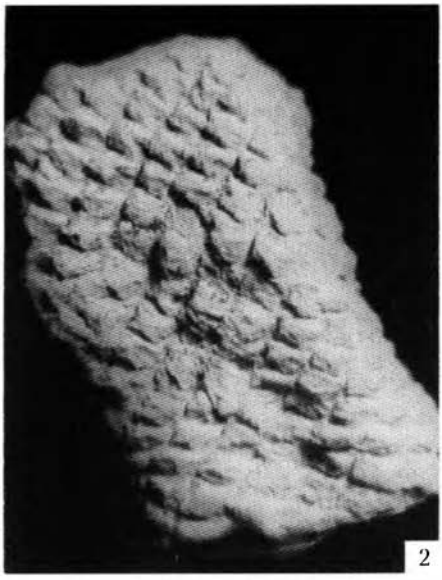
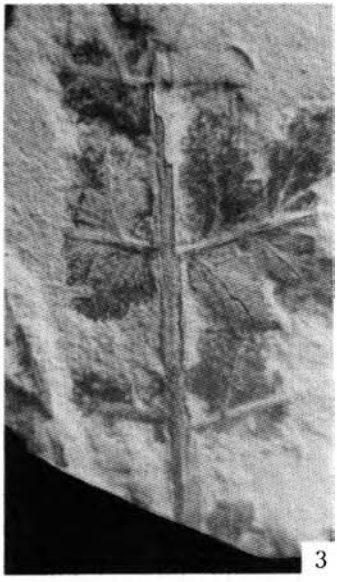
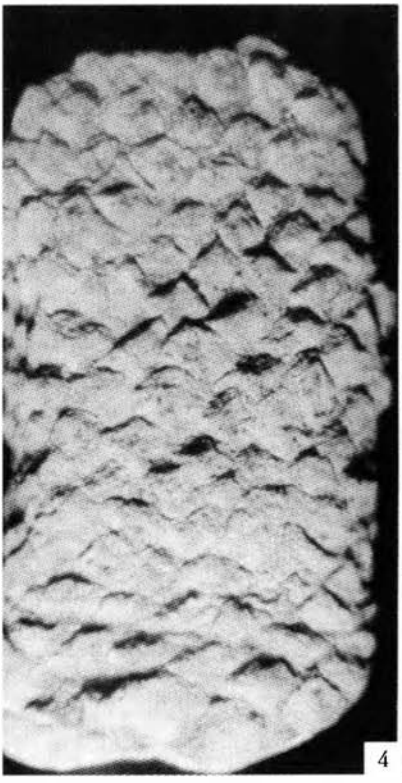


Таблица XV


1


2


3


4


5


6

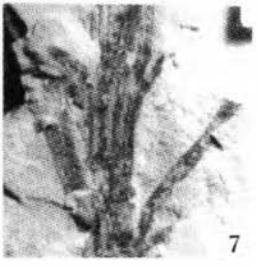
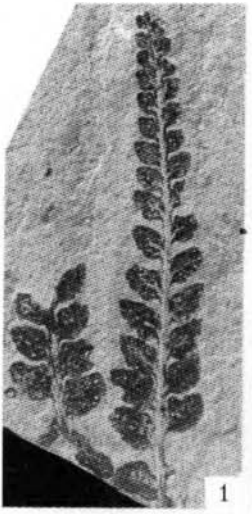
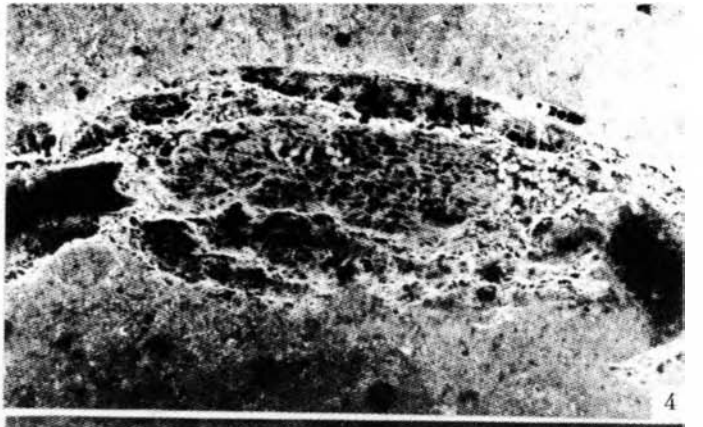
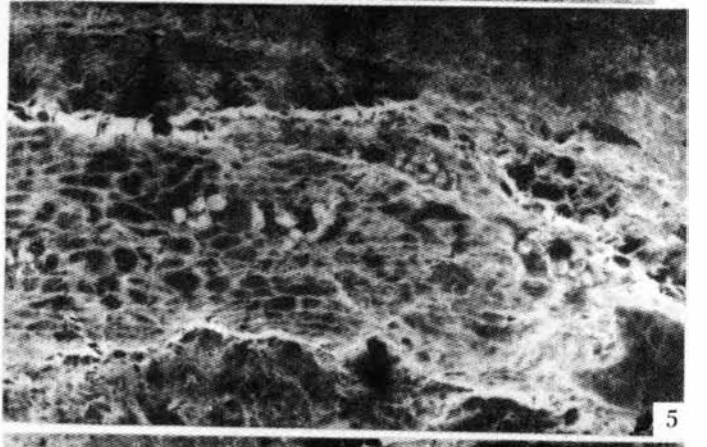

7

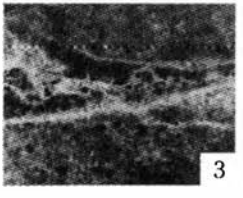
Таблица XVI


1

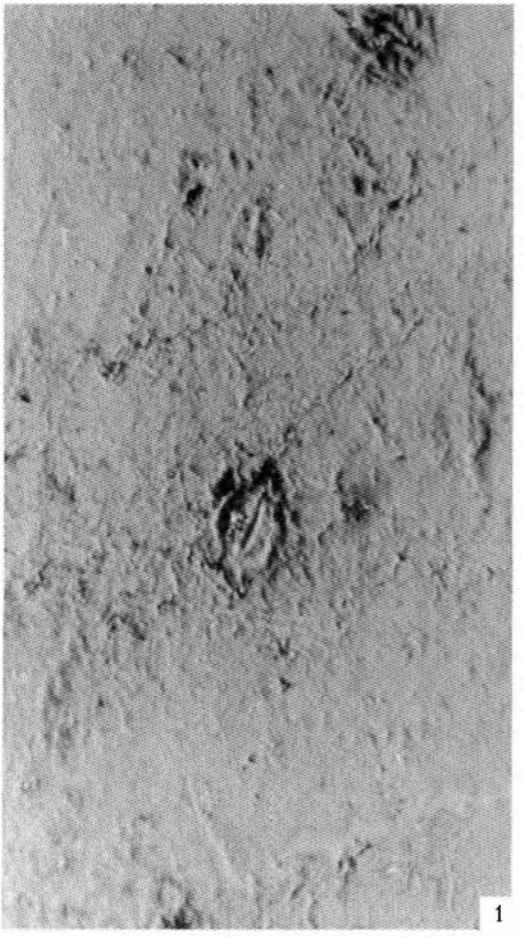

4


2


5


3


6



1



2



3



4



5

Таблица XVIII

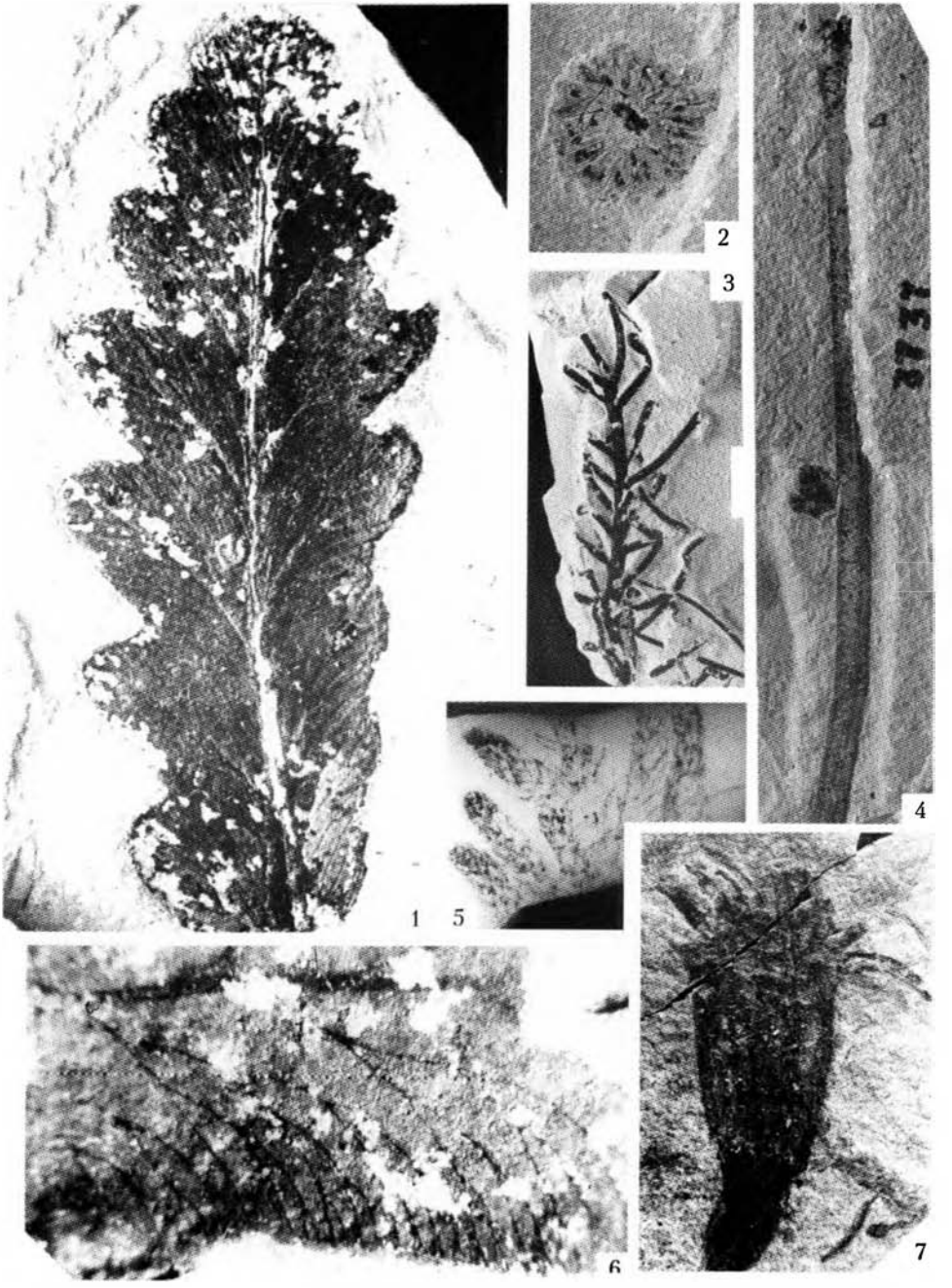
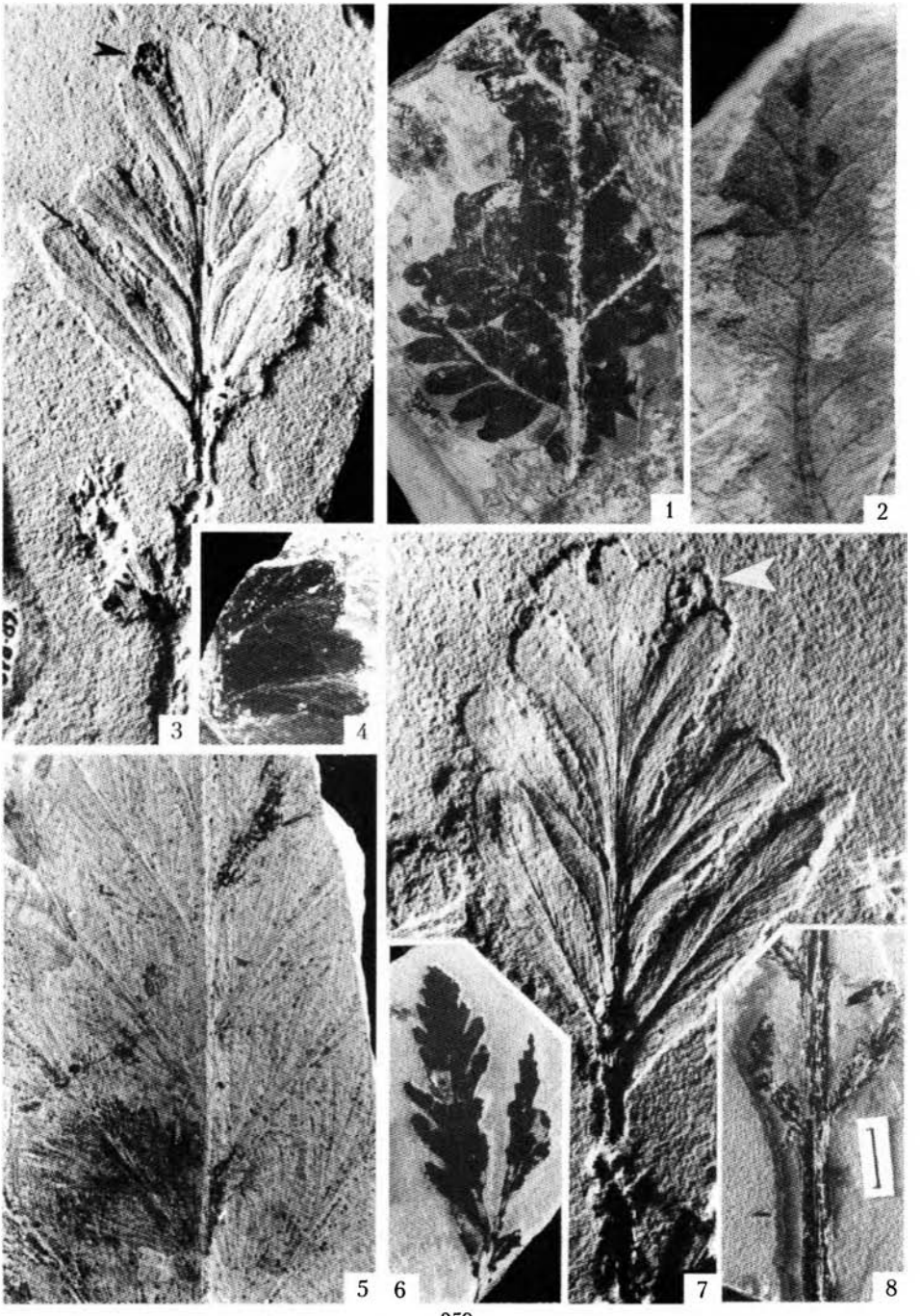


Таблица XIX



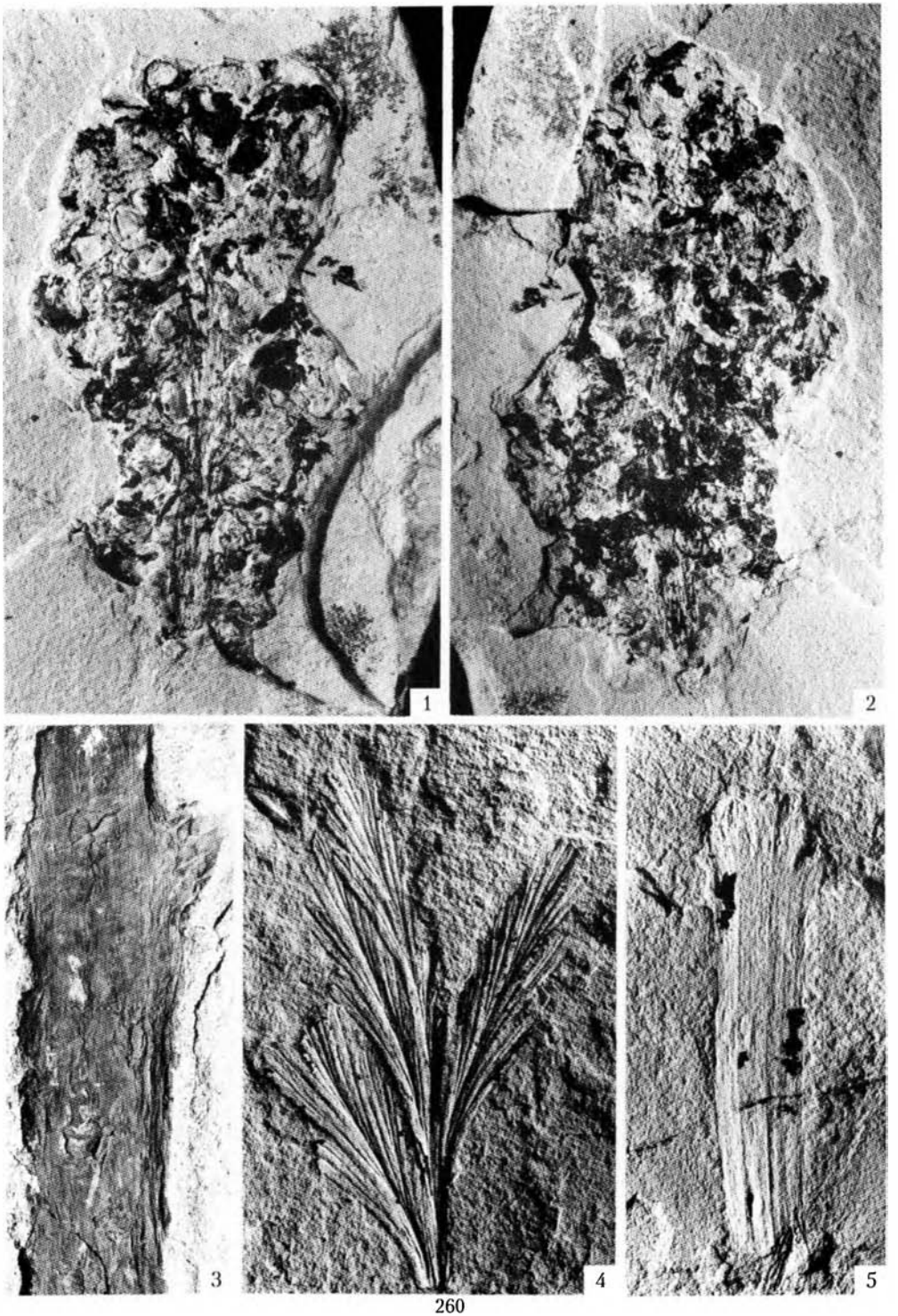
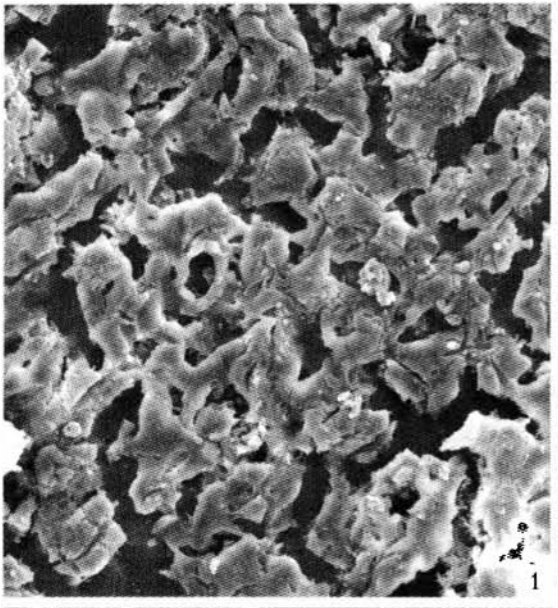
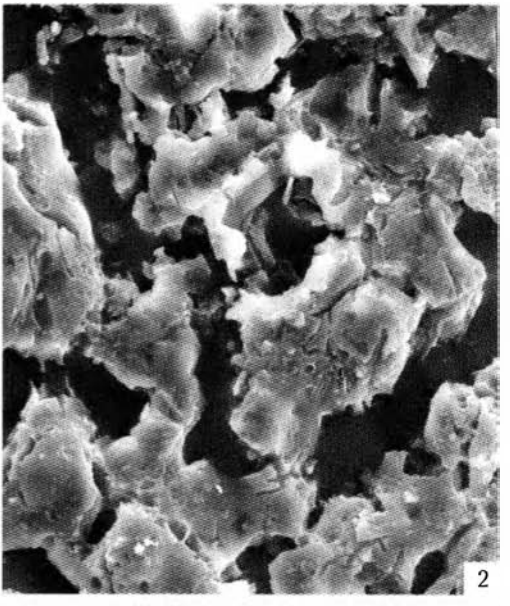
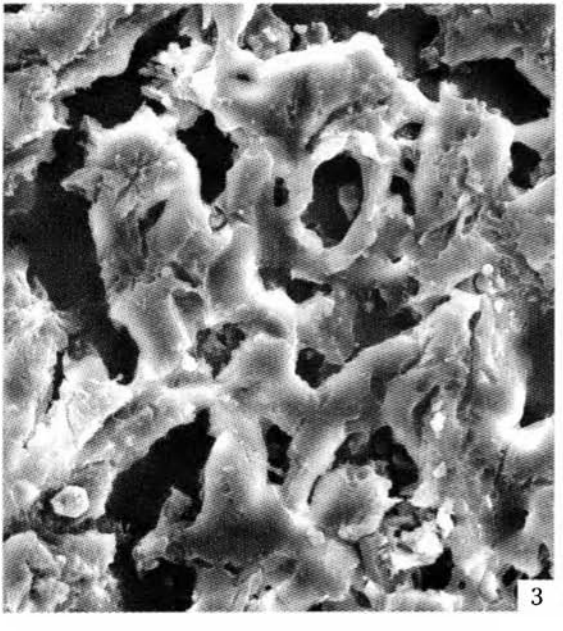

1
2
3
4
5

Таблица XXI


1


2


3

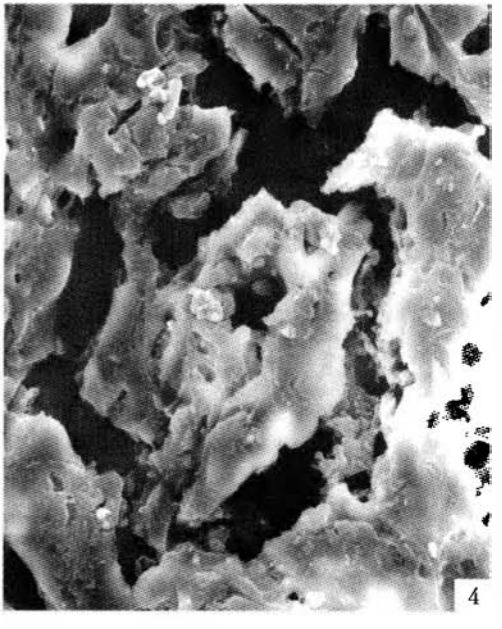
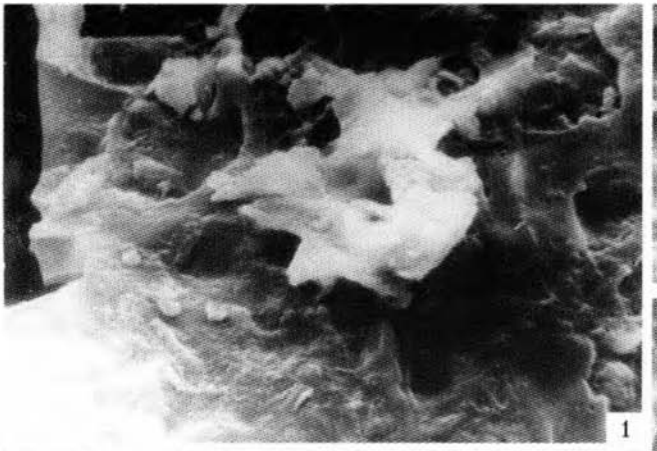
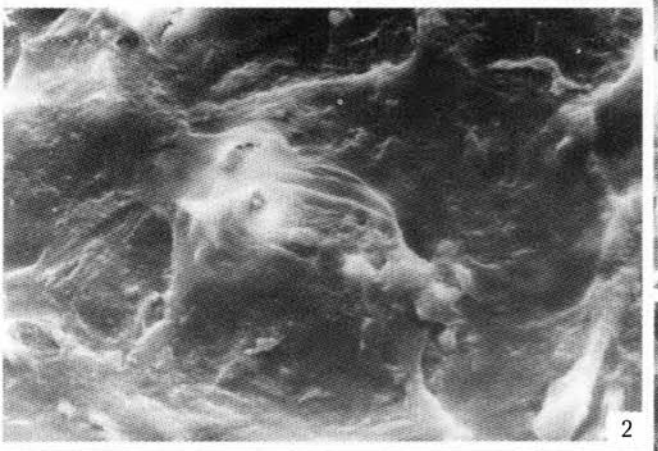
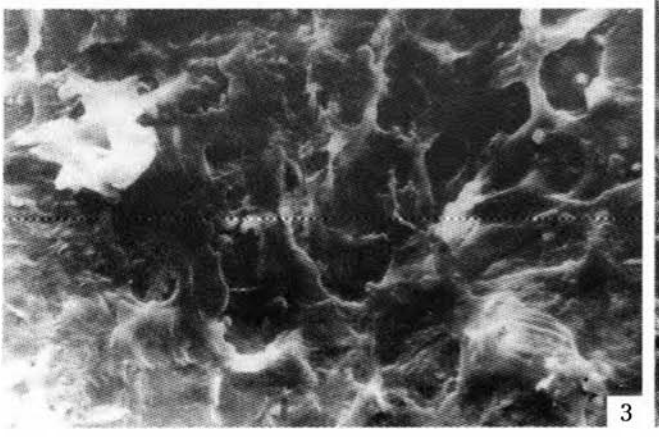
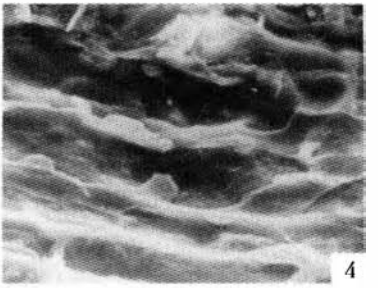

4

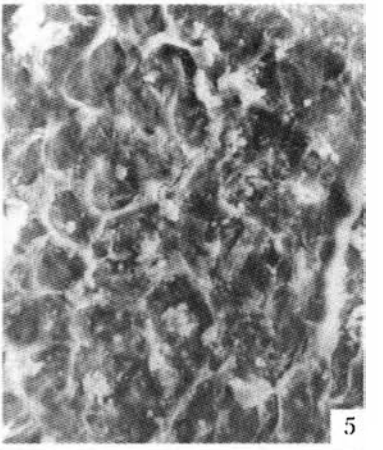
Таблица XXII


1


2


3


4


5

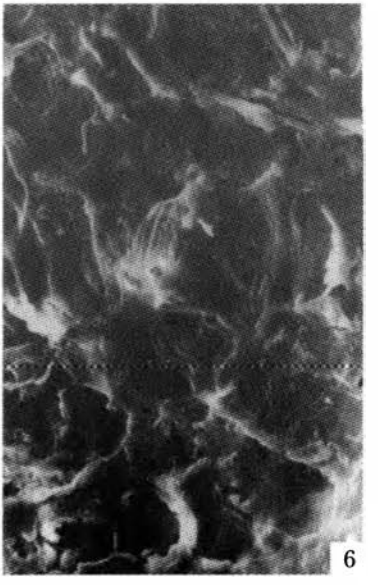
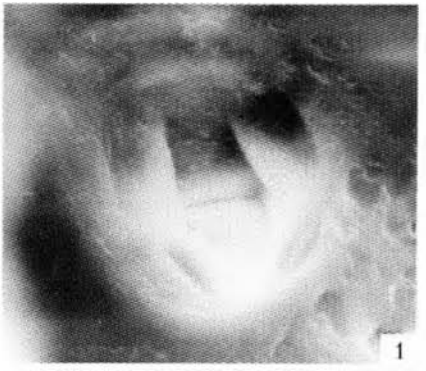
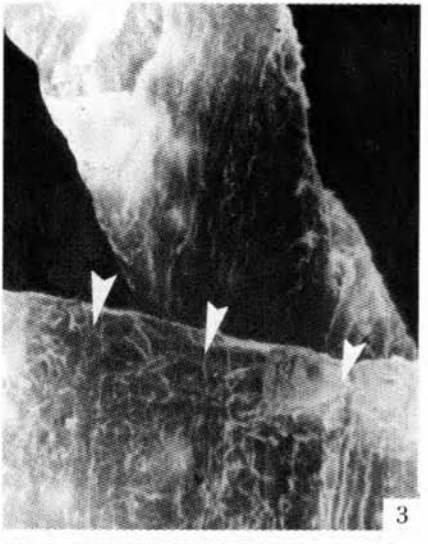

6

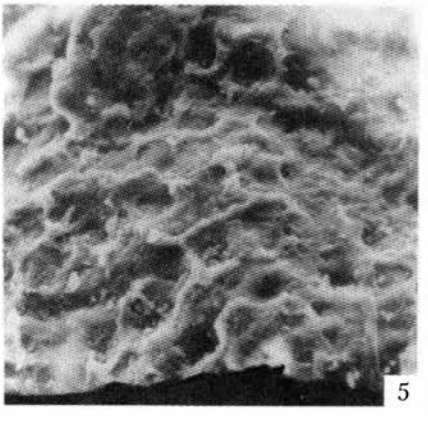
Таблица XXIII


1


2

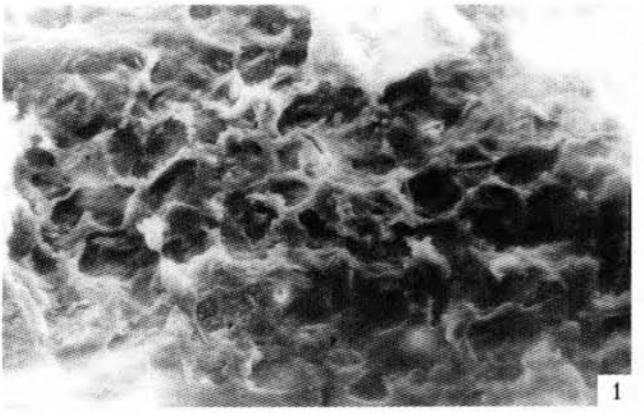

3

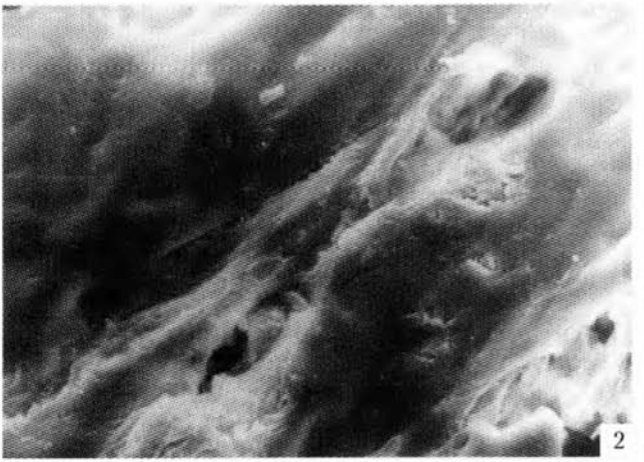

4


5

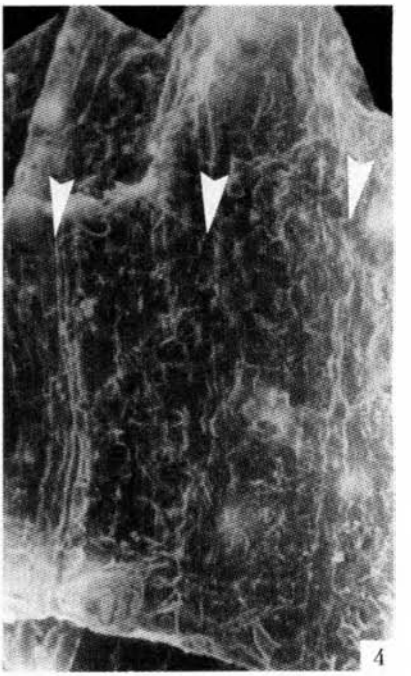

6

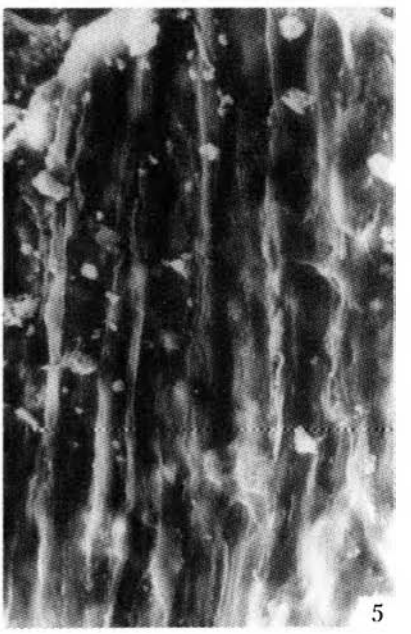
Таблица XXIV


1

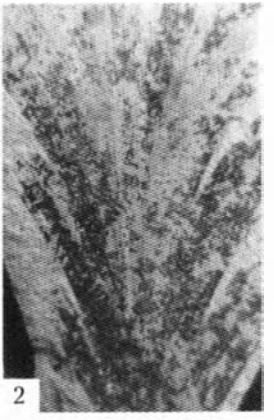

2

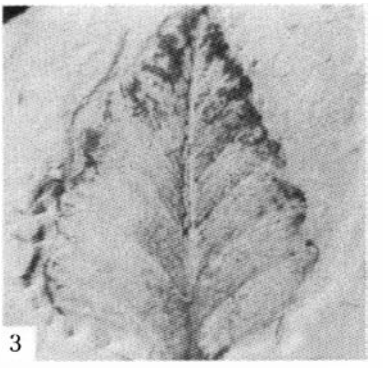

3

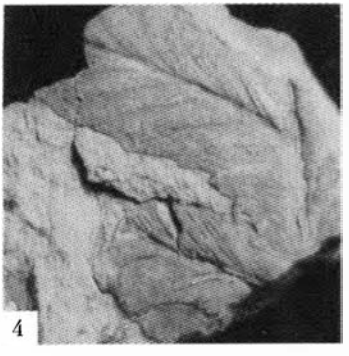

4


5


1


2


3


4


5

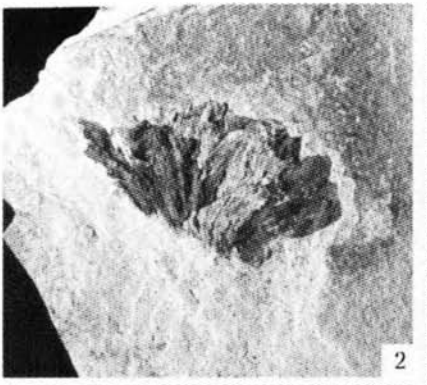

6

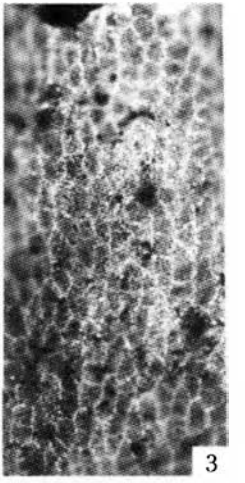

7

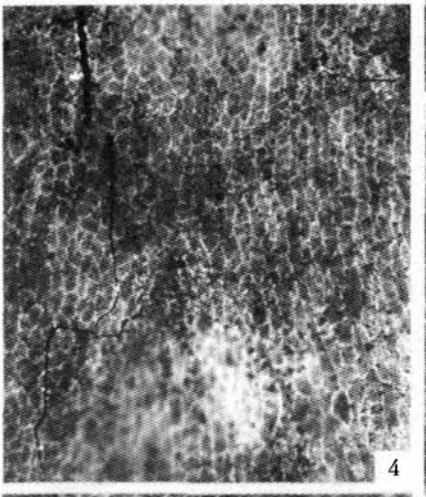

8

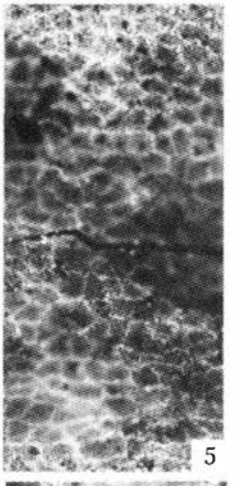
Таблица XXVI

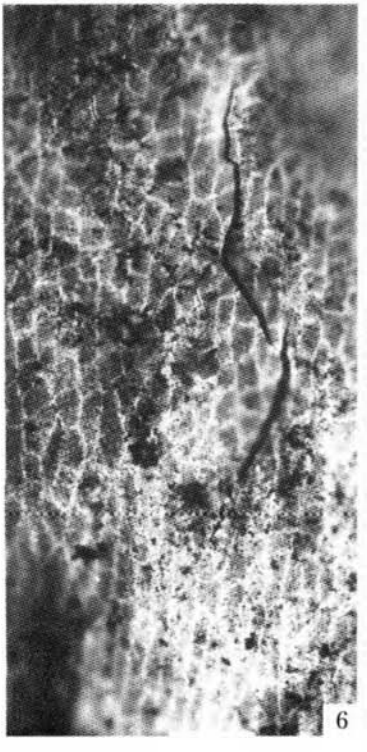

1

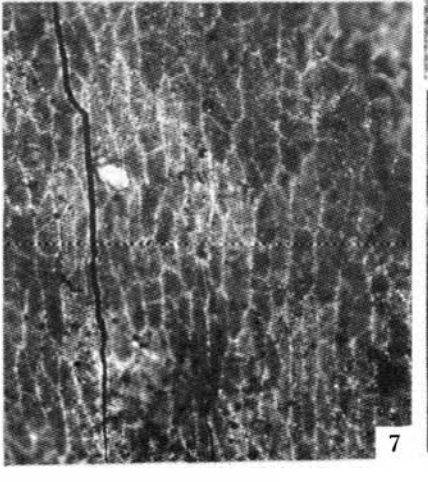

2

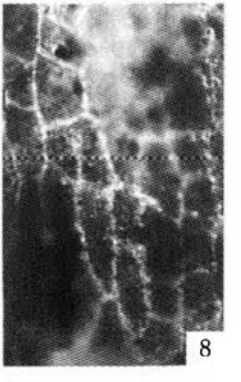

3

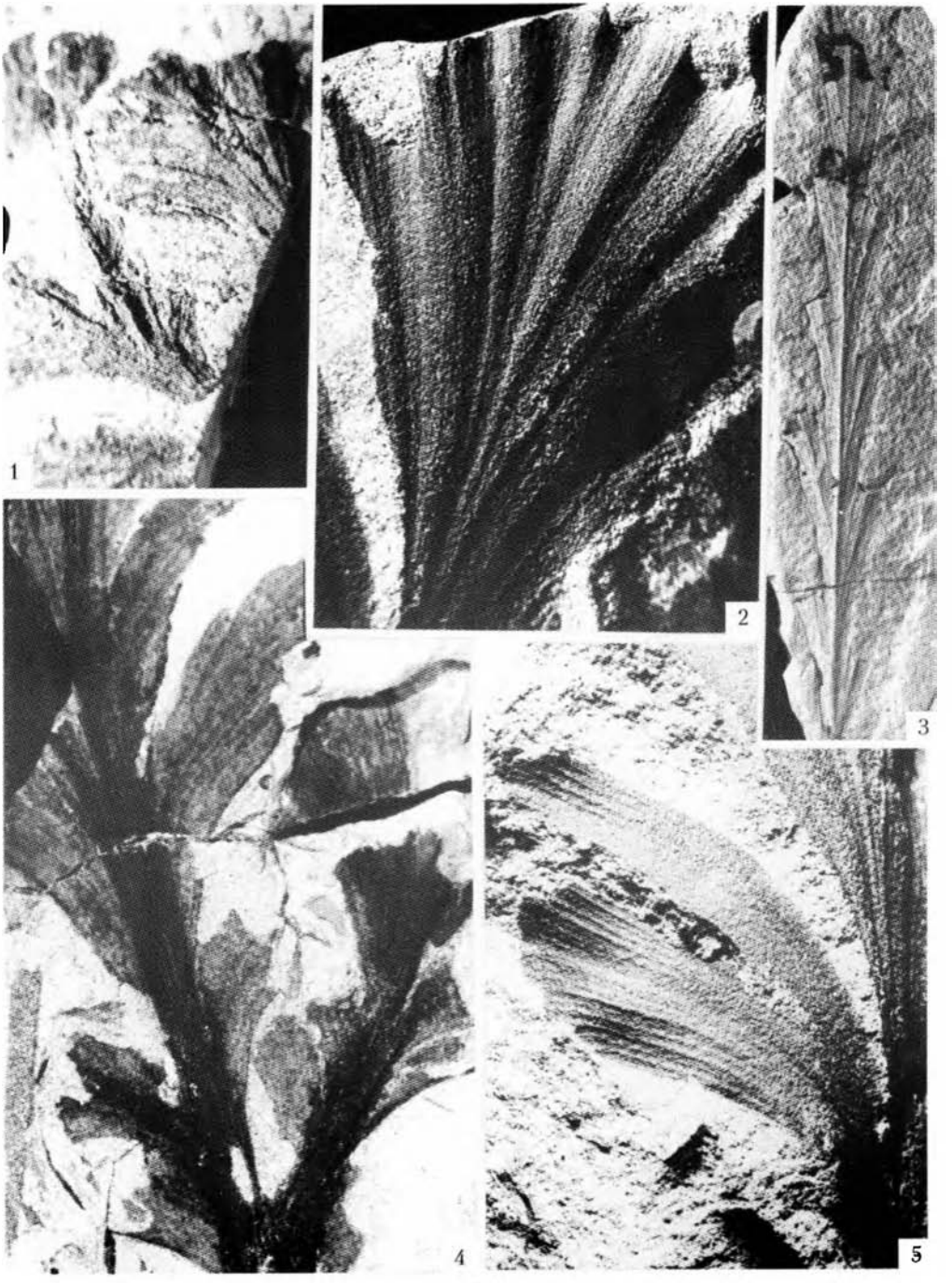

4

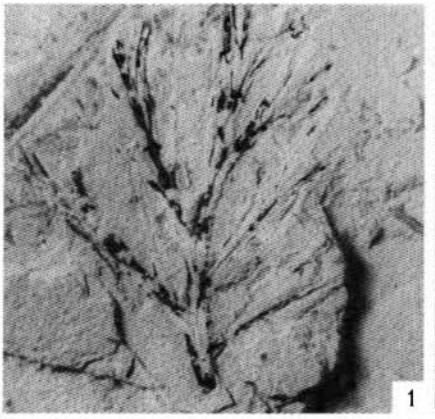

5

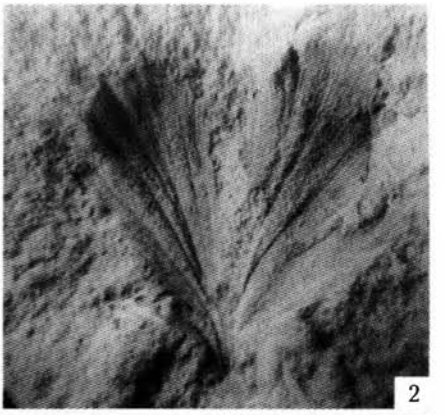

6


7


8


1
2
3
4
5


1


2


3


4


5


6

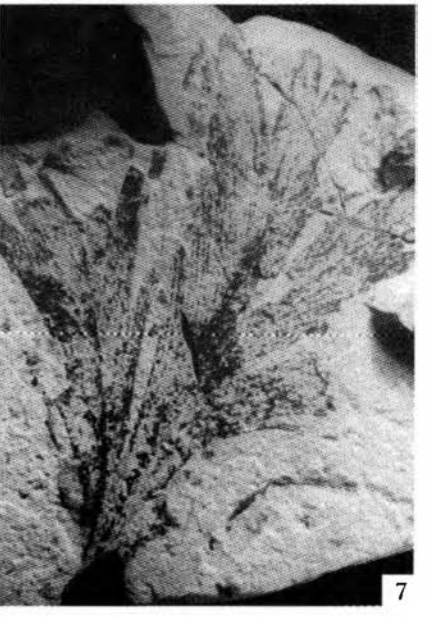
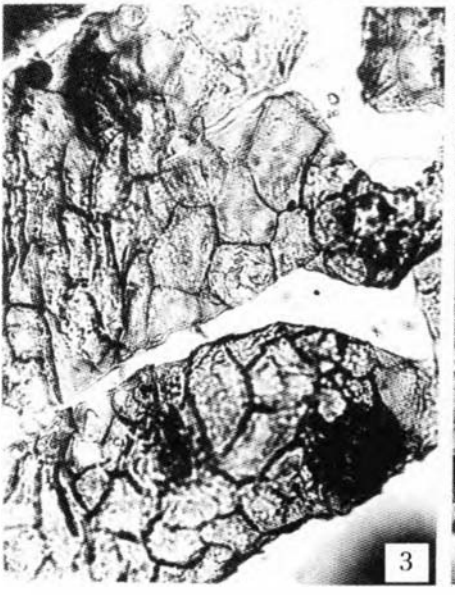

7

Таблица XXIX







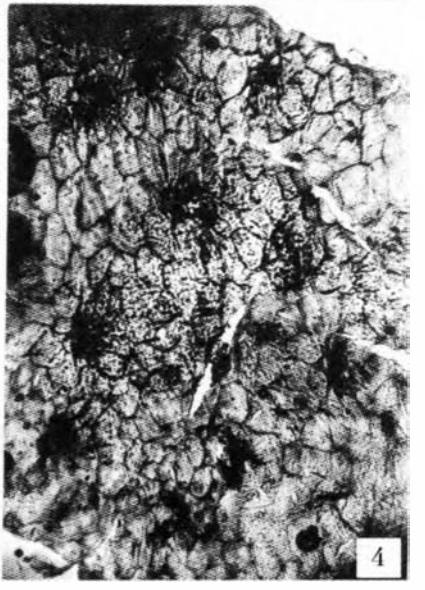
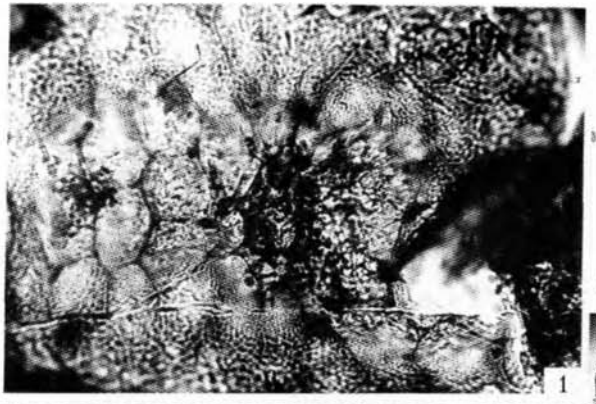
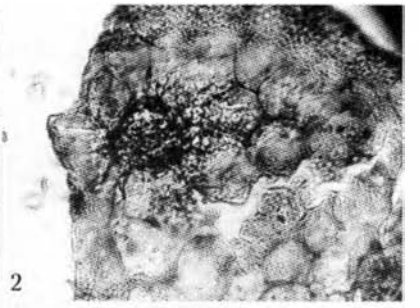


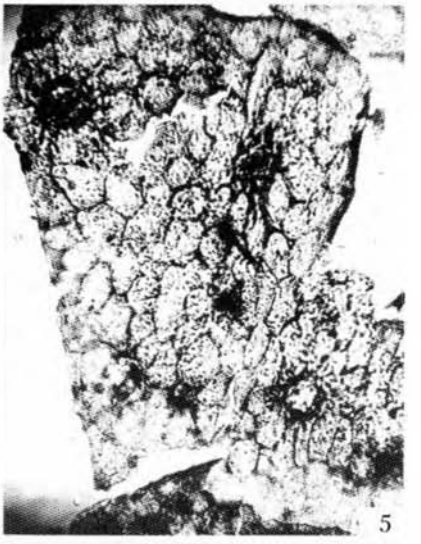
Таблица XXX

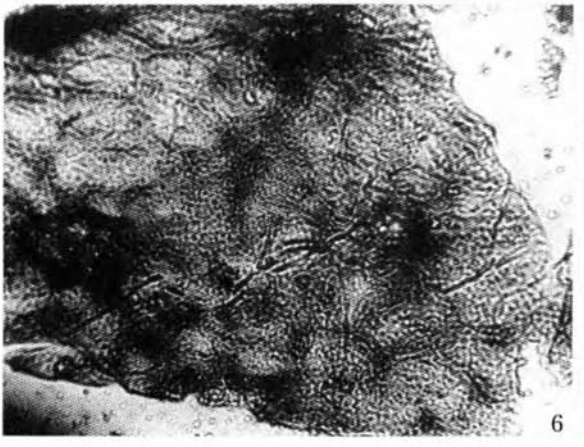

1


2


3


4


5


6

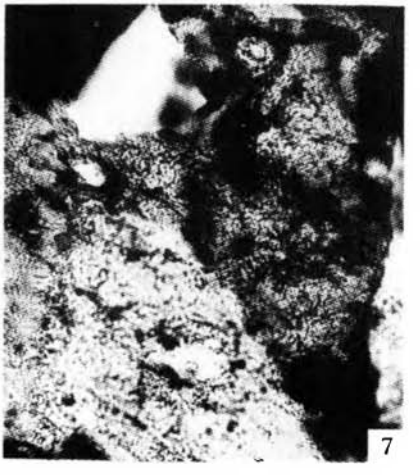

7

Таблица XXXI

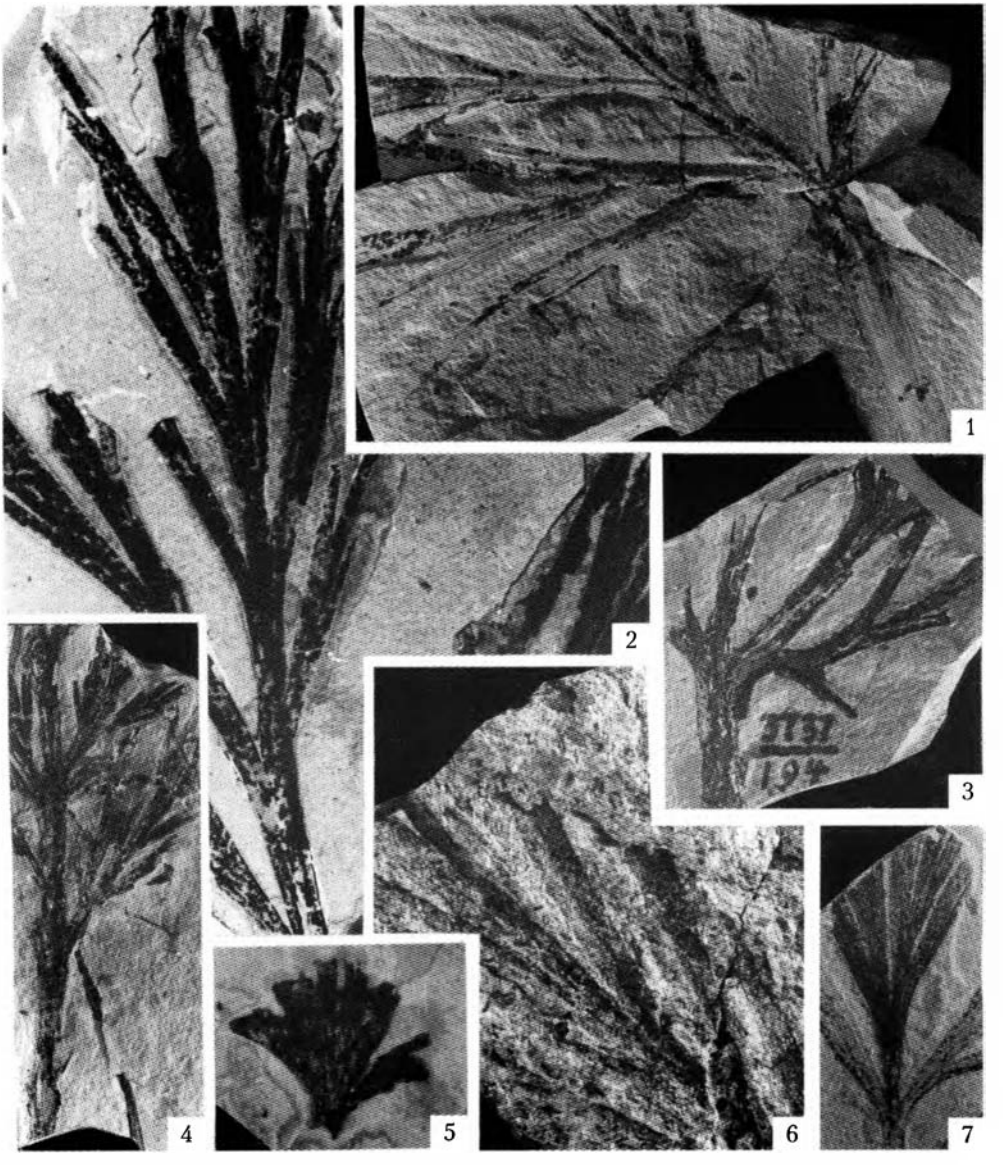


Таблица XXXII

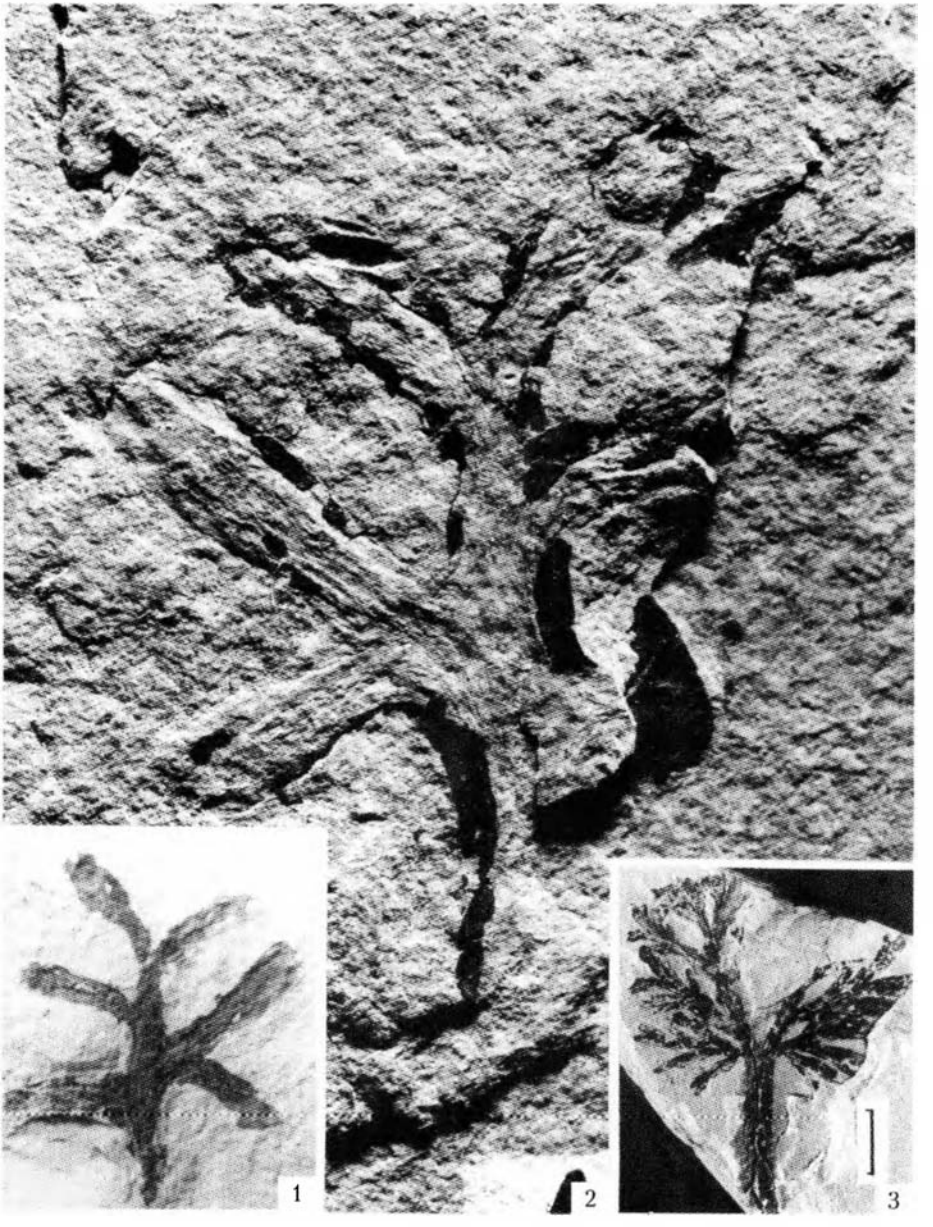


Таблица XXXIII

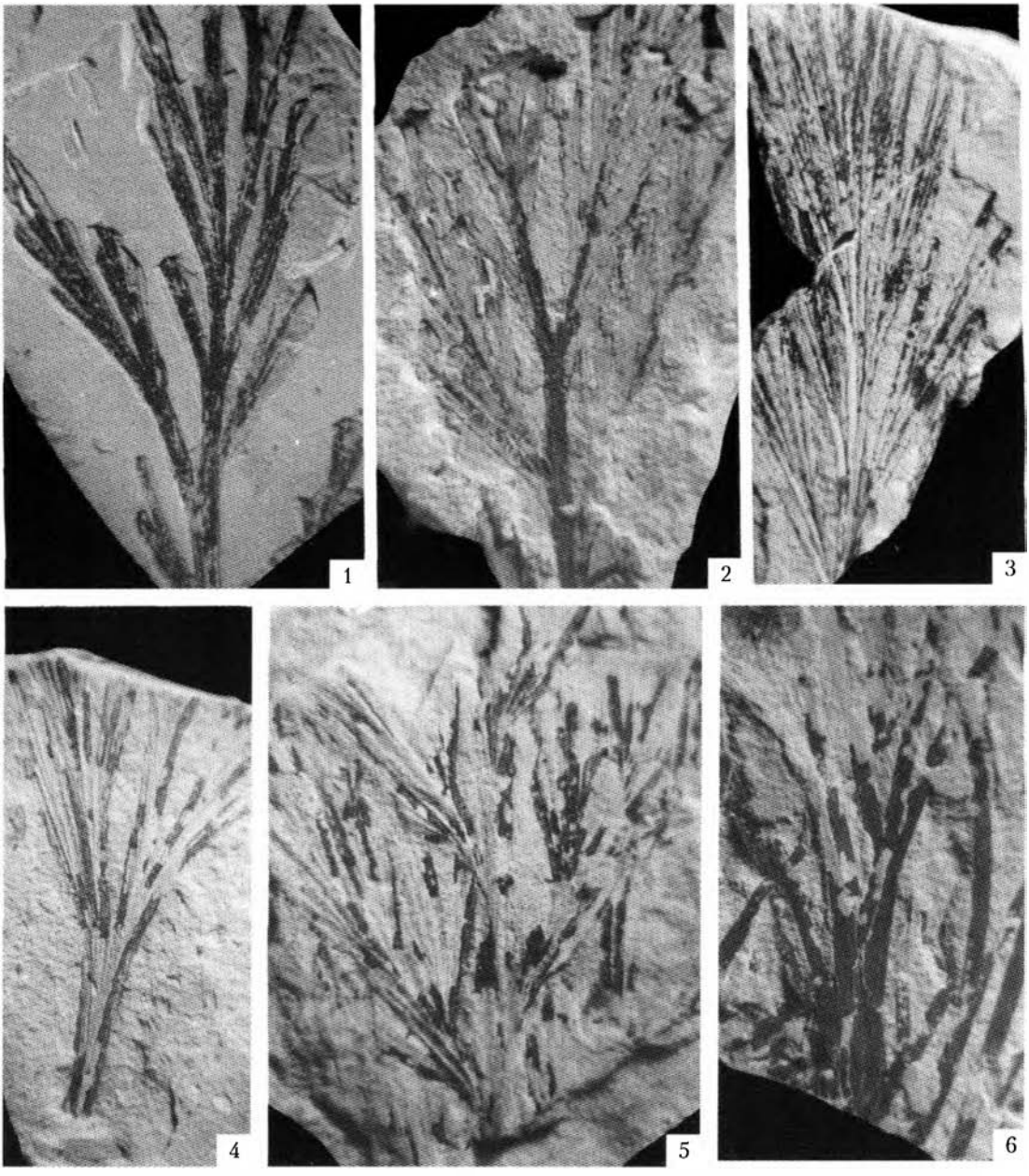
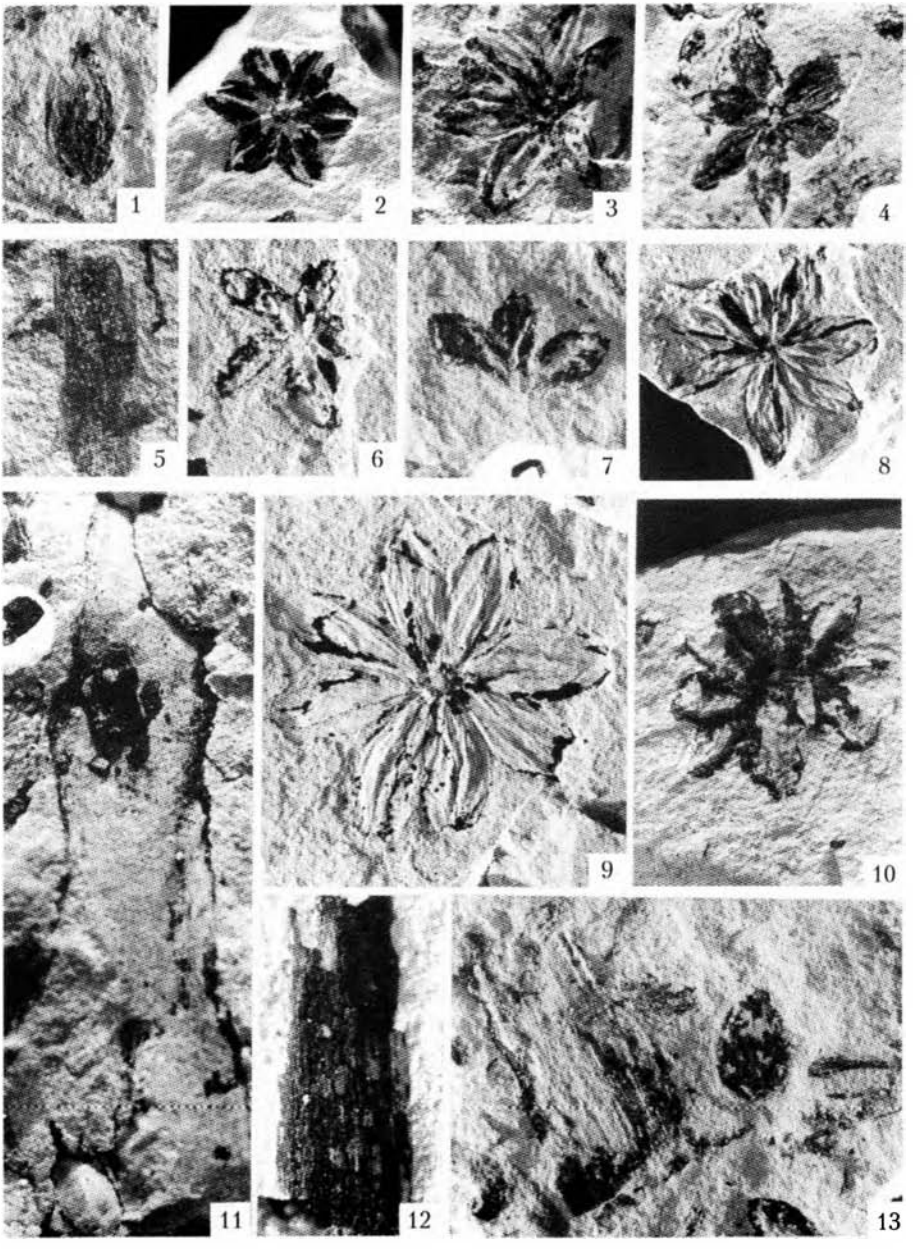
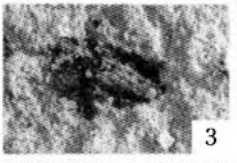


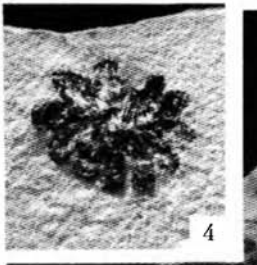
Таблица XXXIV




1


2


3

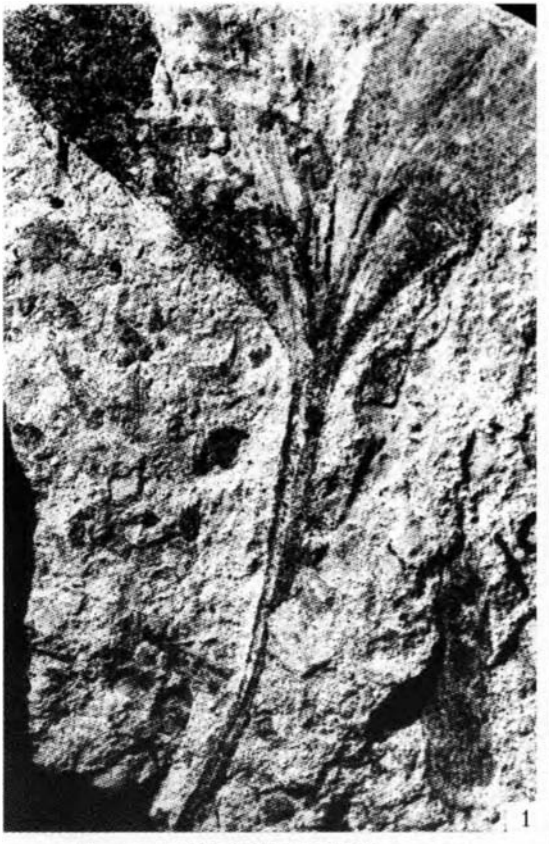

4

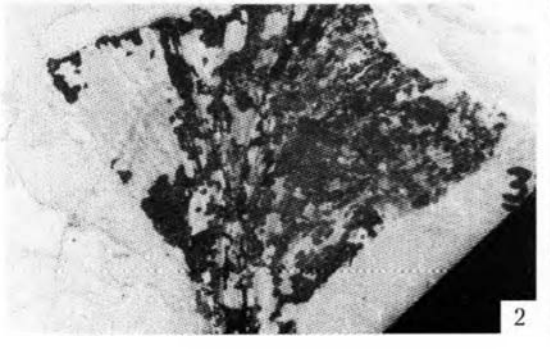

5

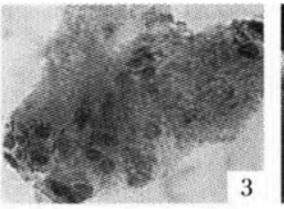

6

7

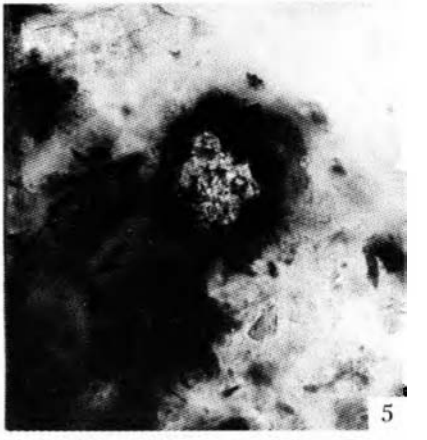
Таблица XXXVI


1


2


3


4


5

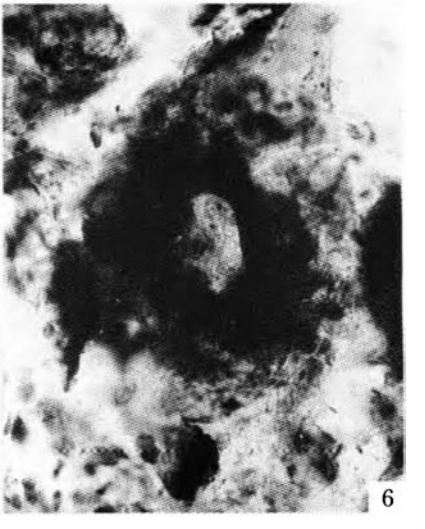
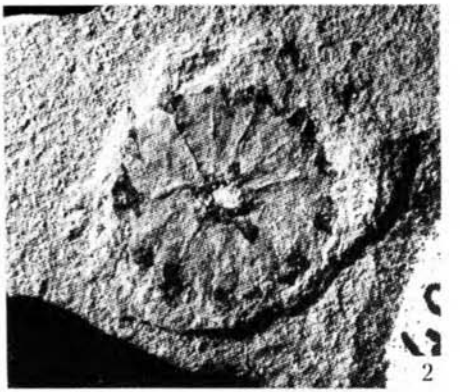

6

Таблица XXXVII


1


2


3


4


5

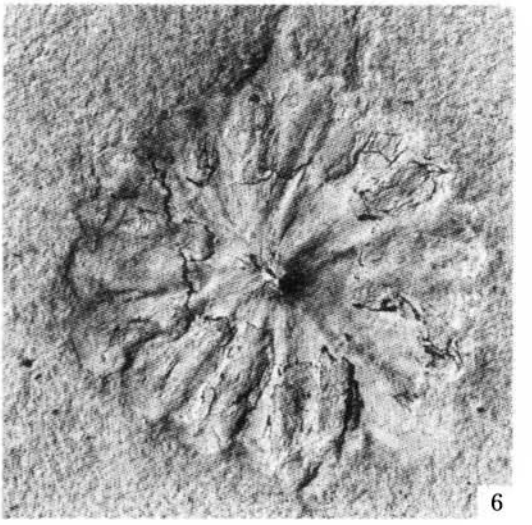
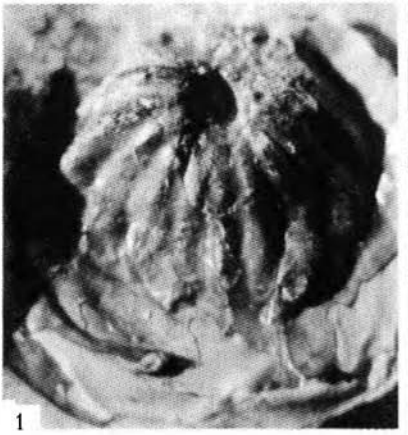
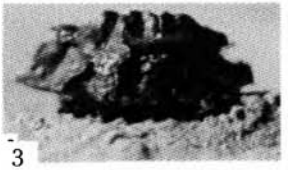

6

Таблица XXXVIII


1


2


3

4


5

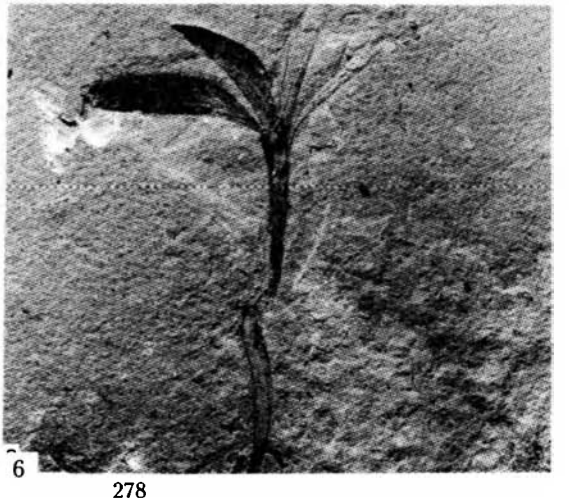
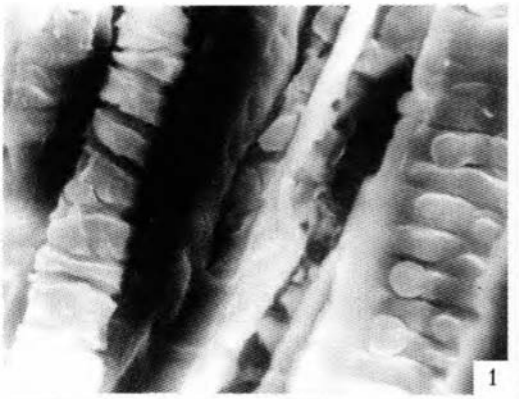
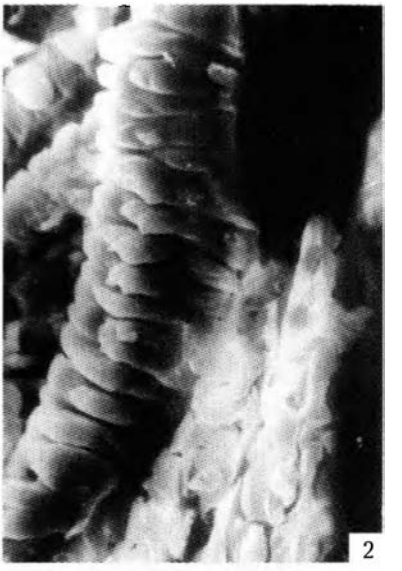
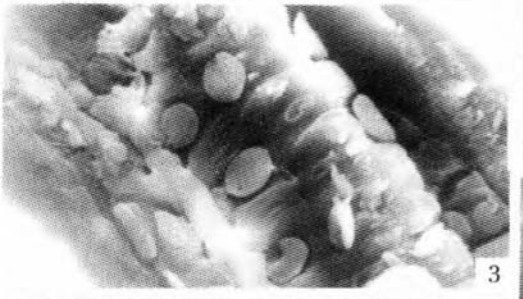

6

Таблица XXXIX


1


2

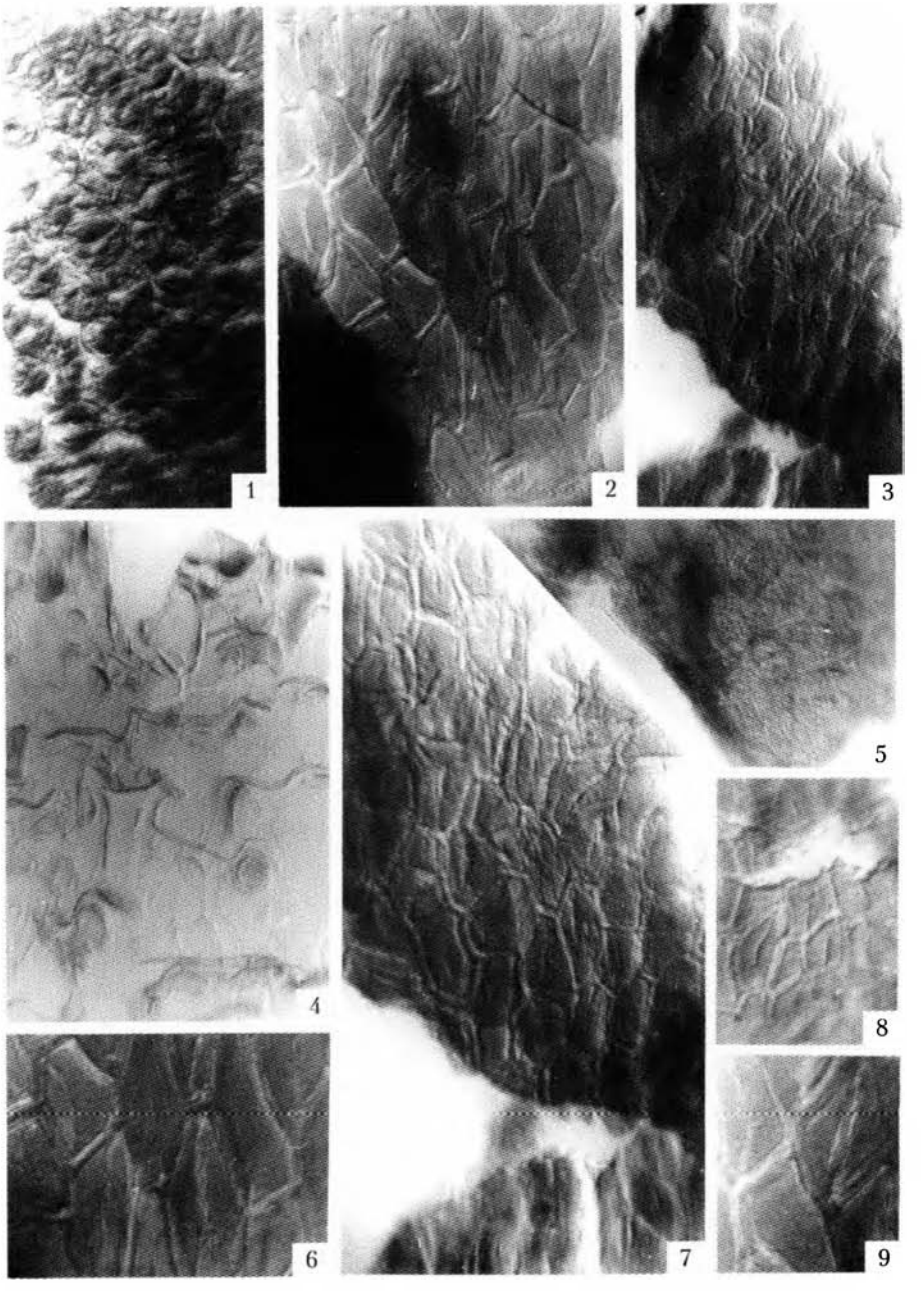

3


4


5


6

Таблица XL



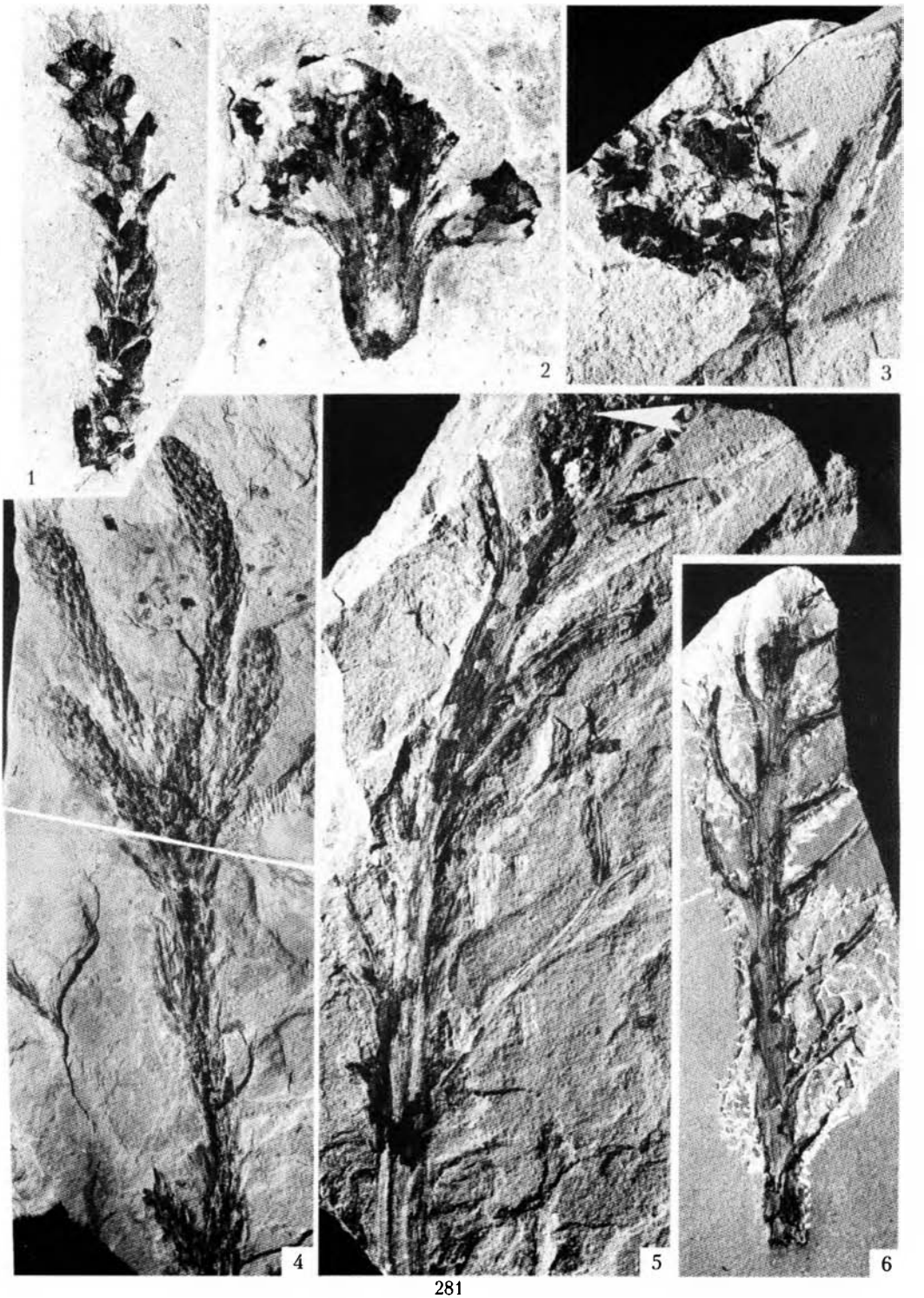

1
2
3
4
5
6

Таблица XLII

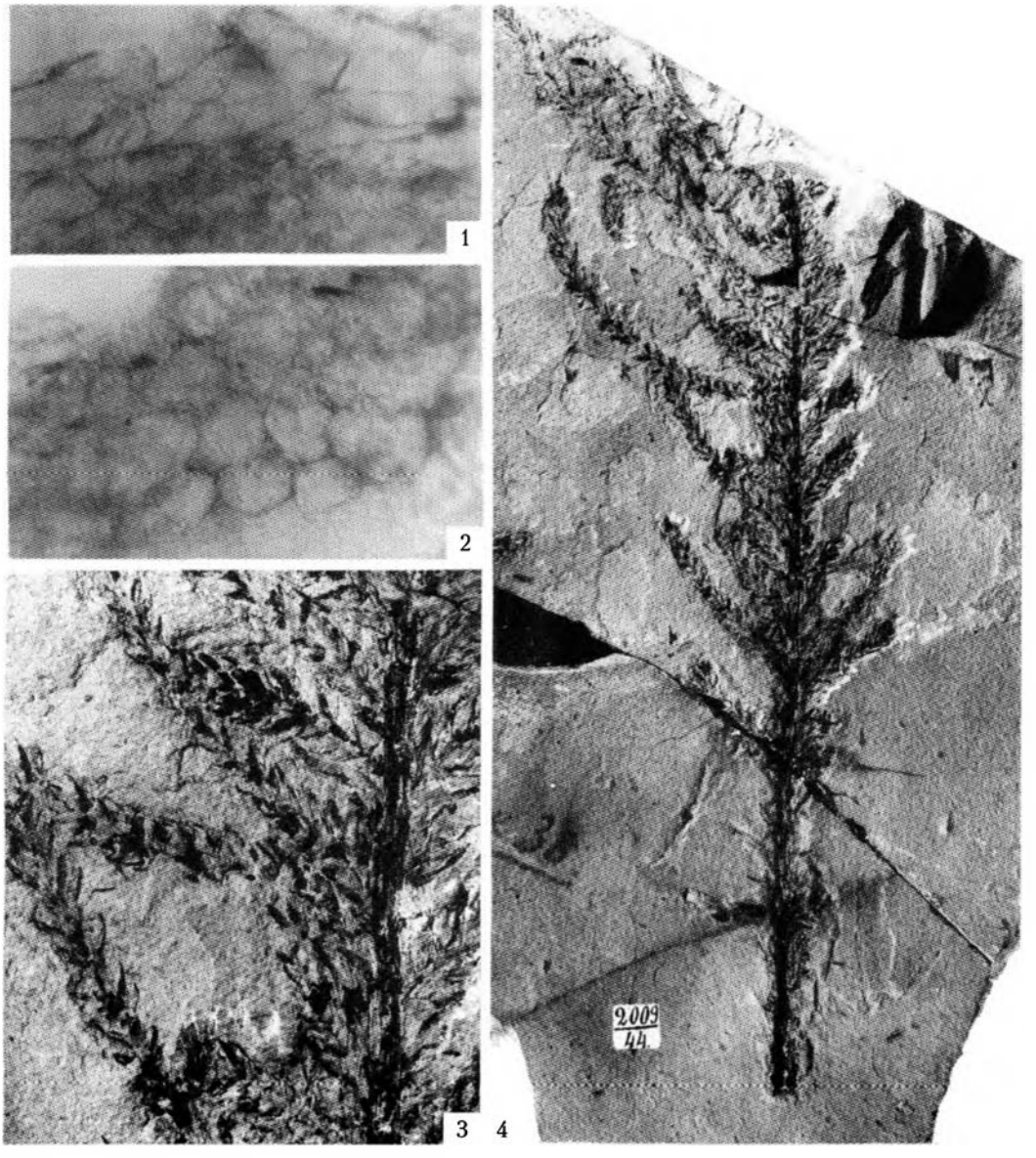


Таблица XLIII

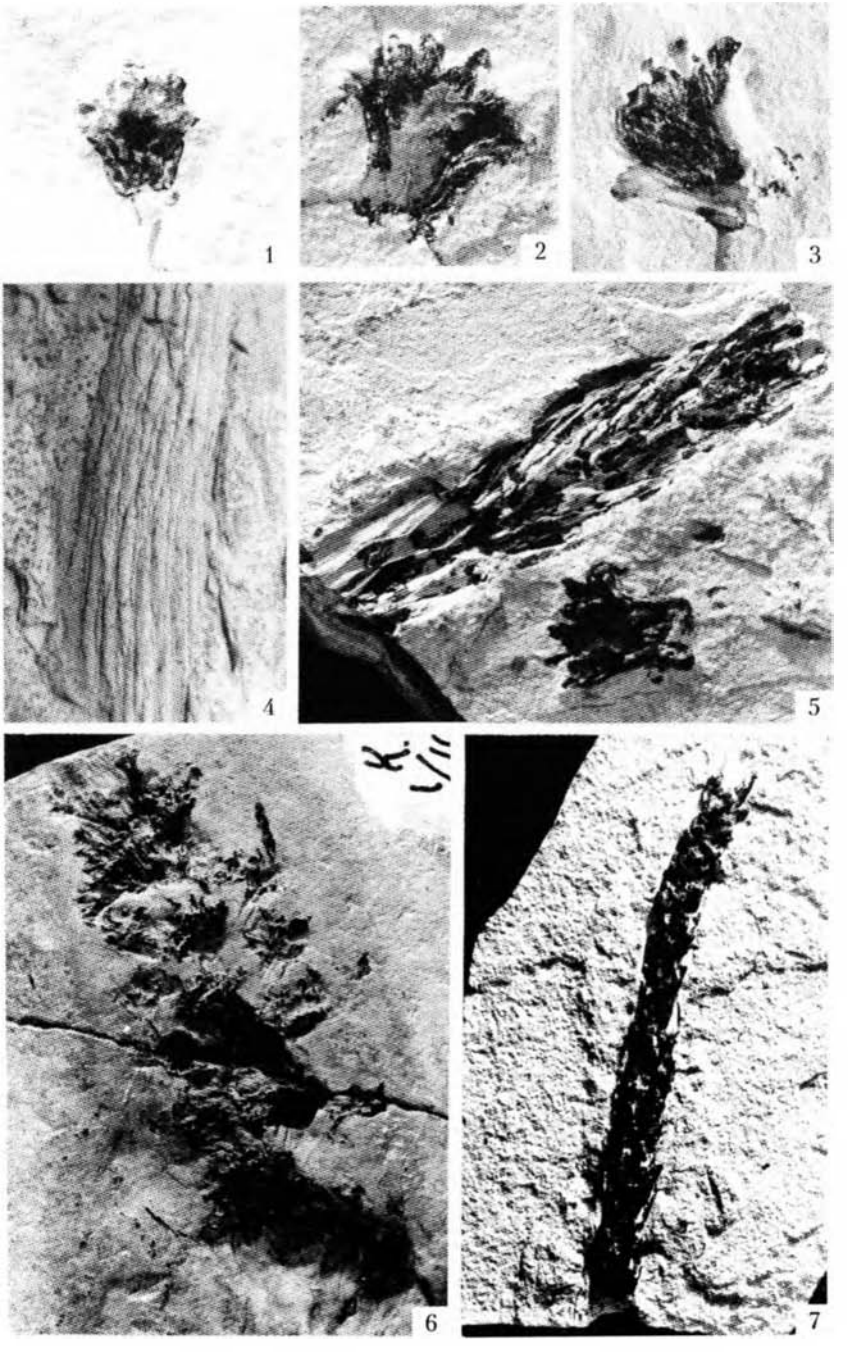


Таблица XLIV

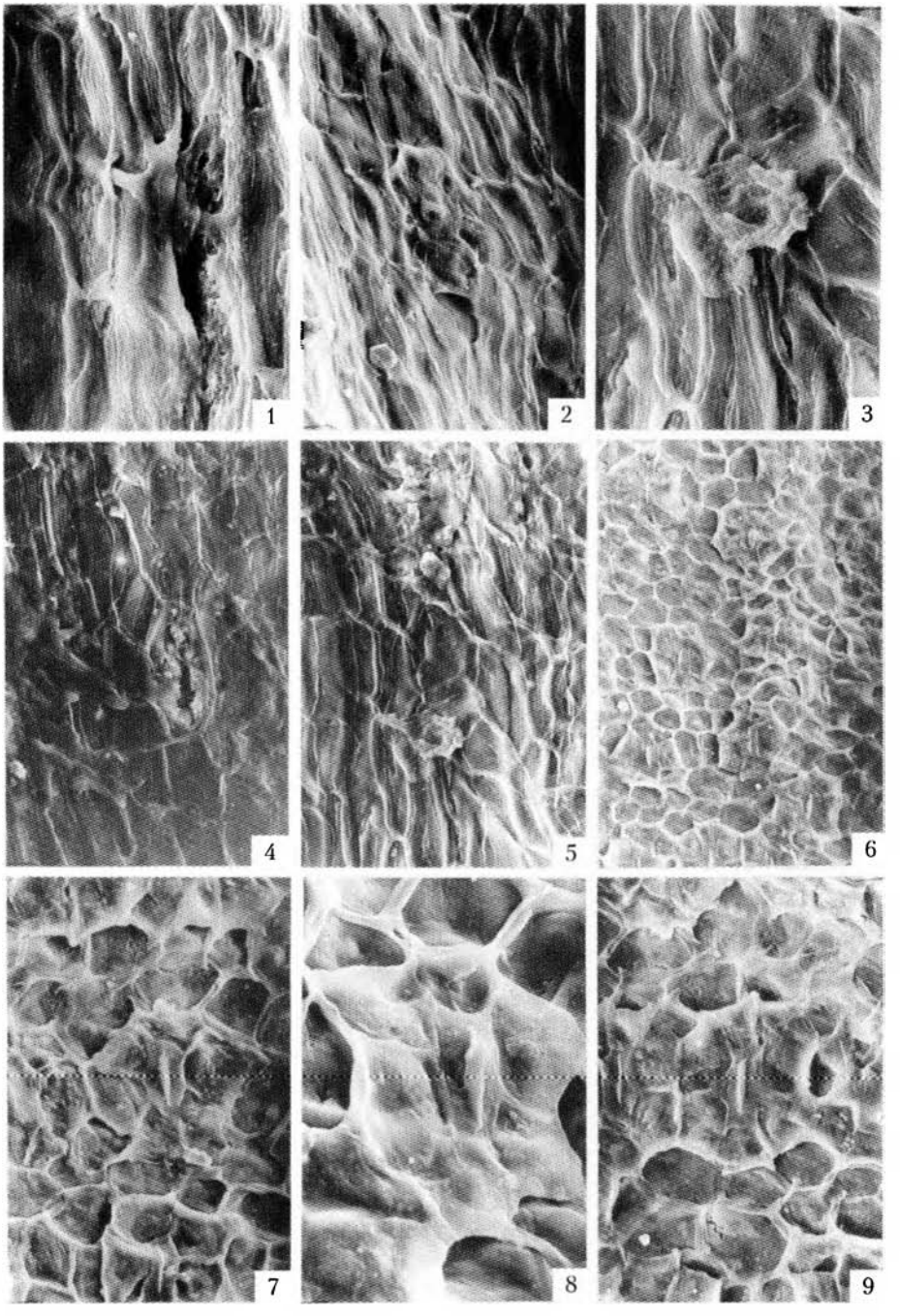
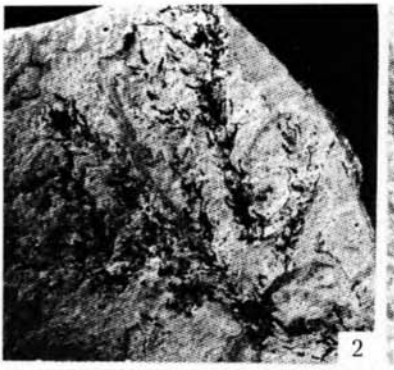
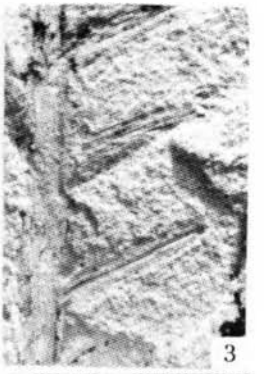


Таблица XLV



1

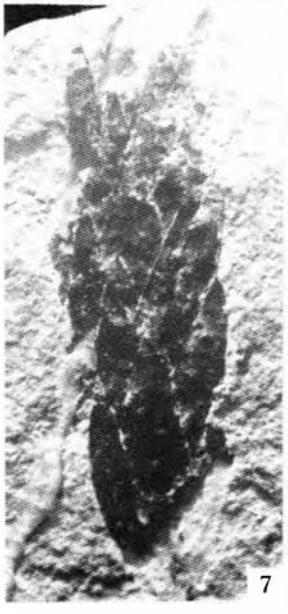

2

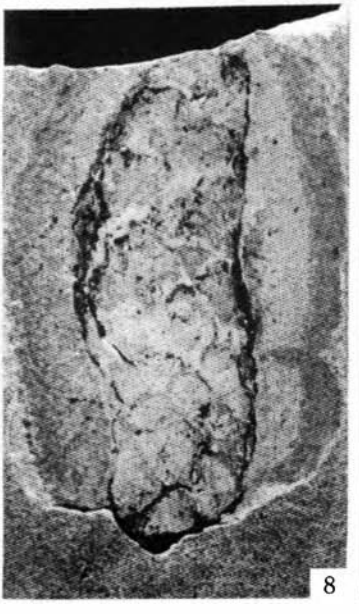

3


4


5


6

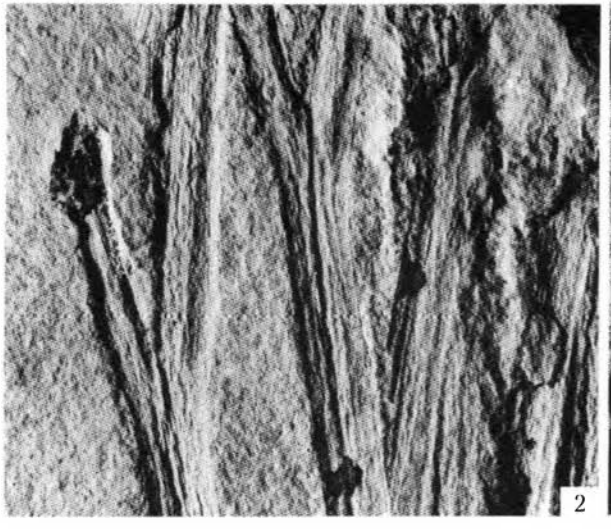

7


8


9

Таблица XLVI


1


2

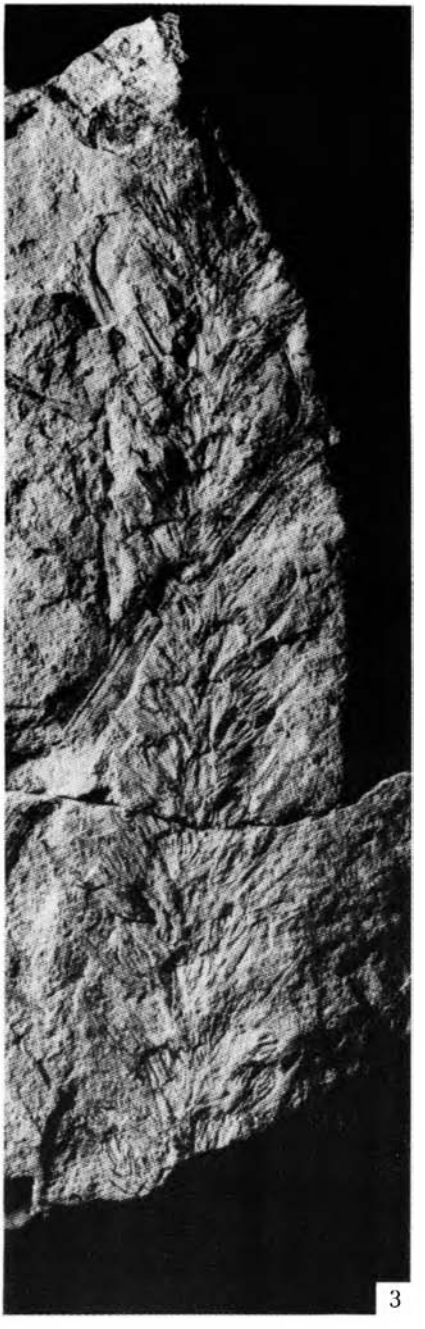
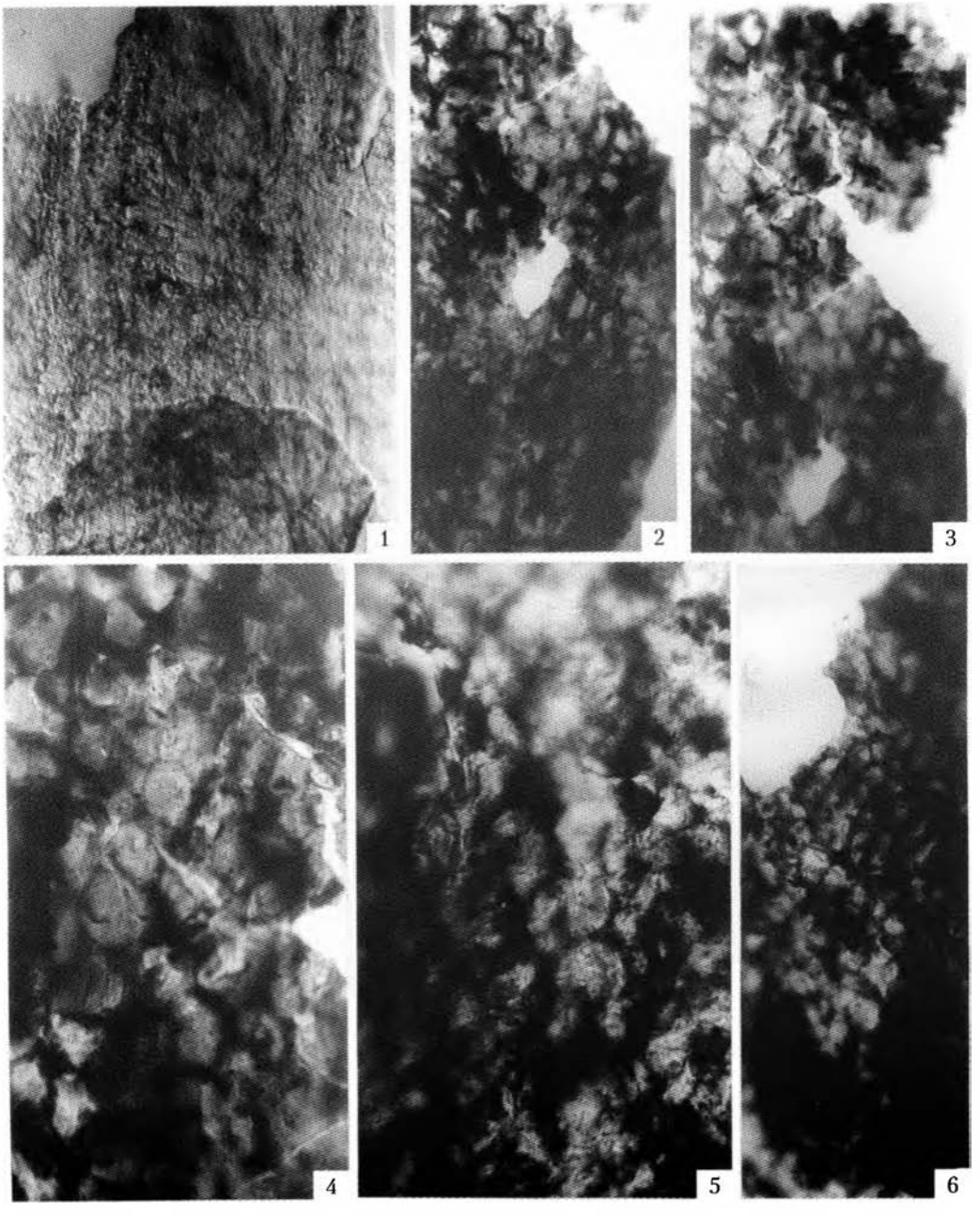
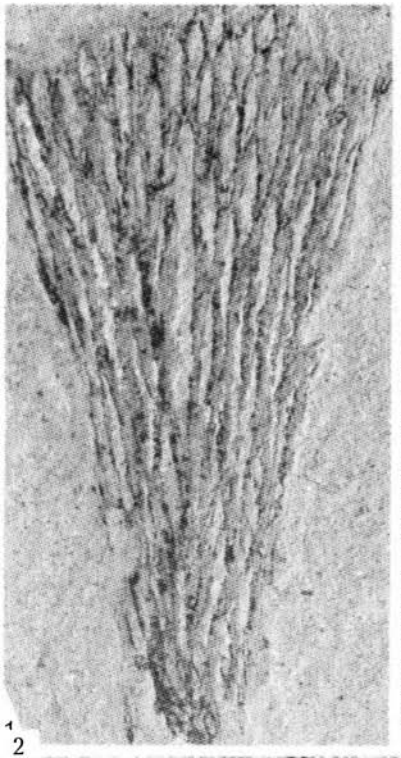
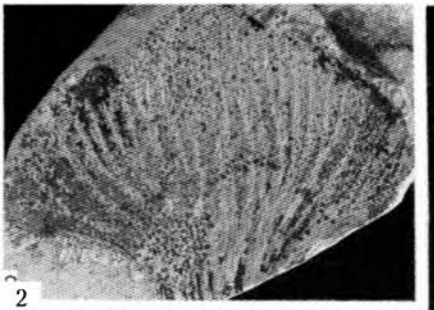

3

Таблица XLVII

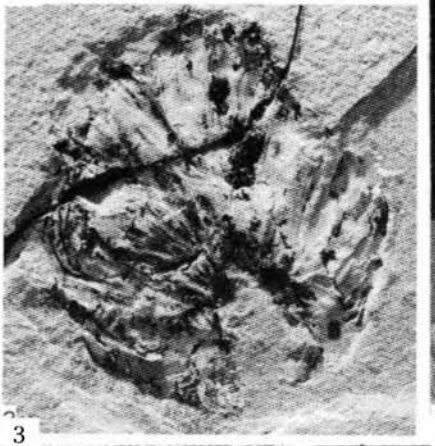




2



2



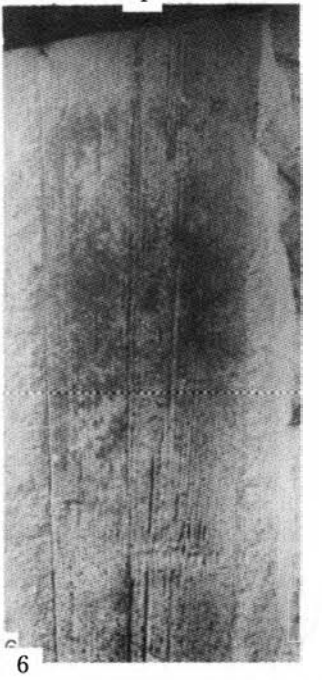
3



4



5



6

Таблица XLIX

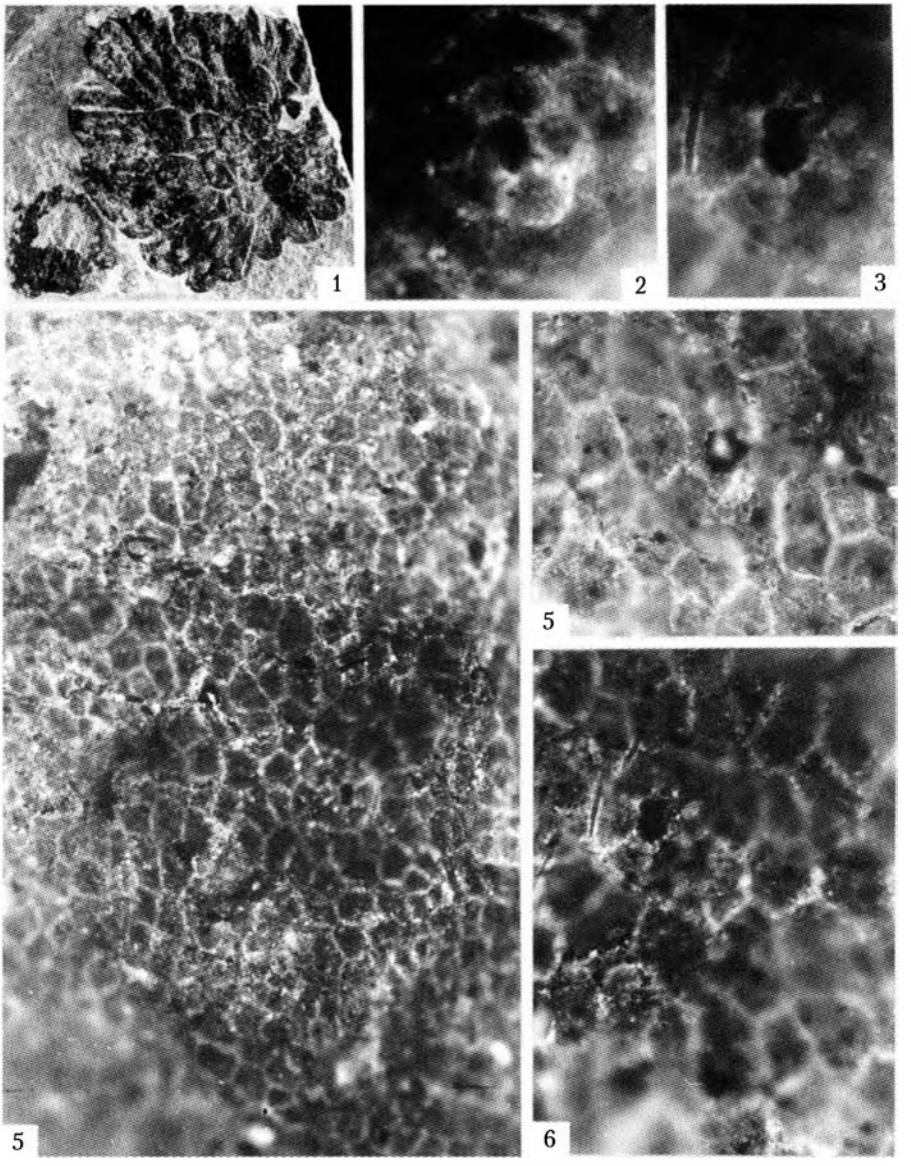


Таблица L

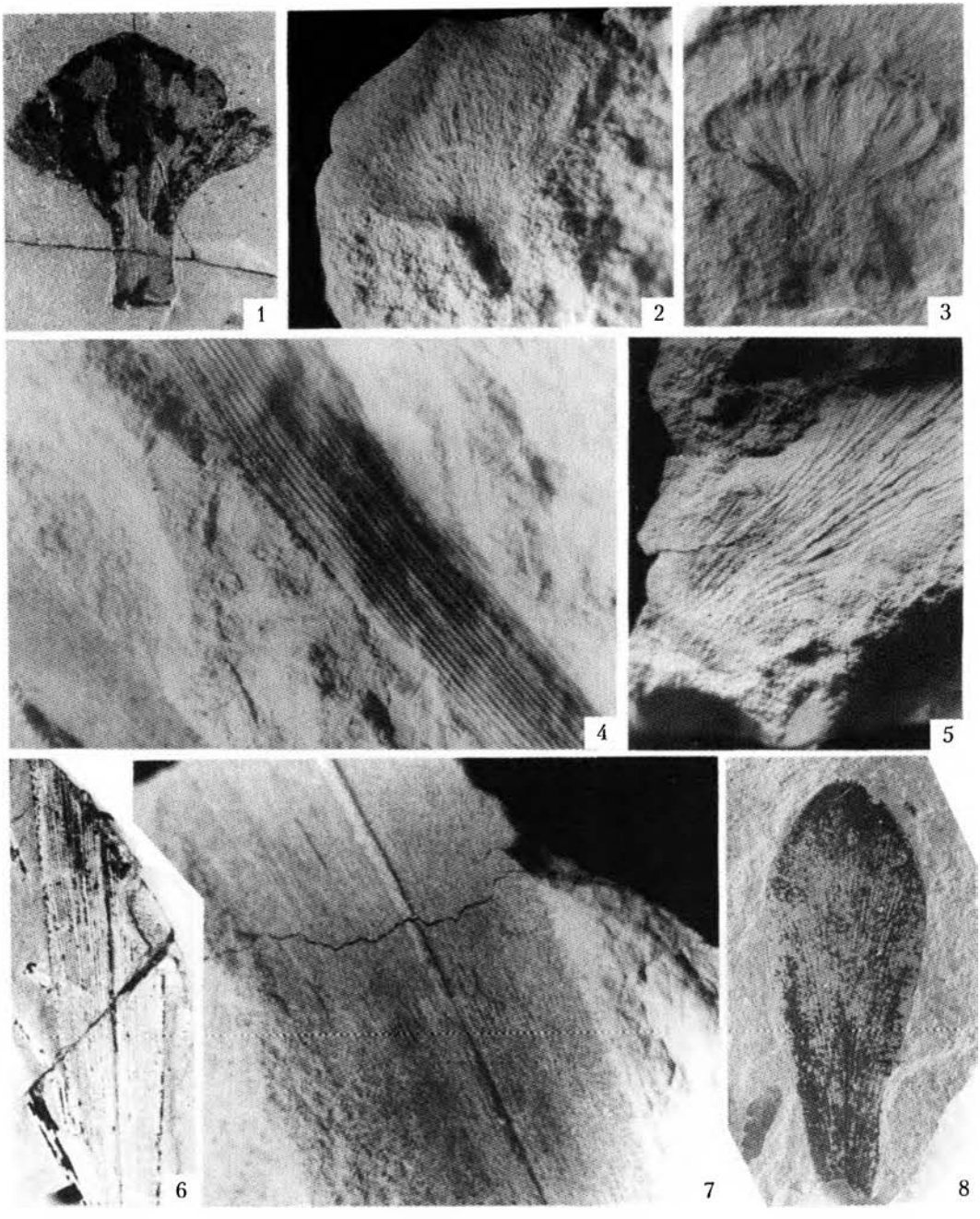
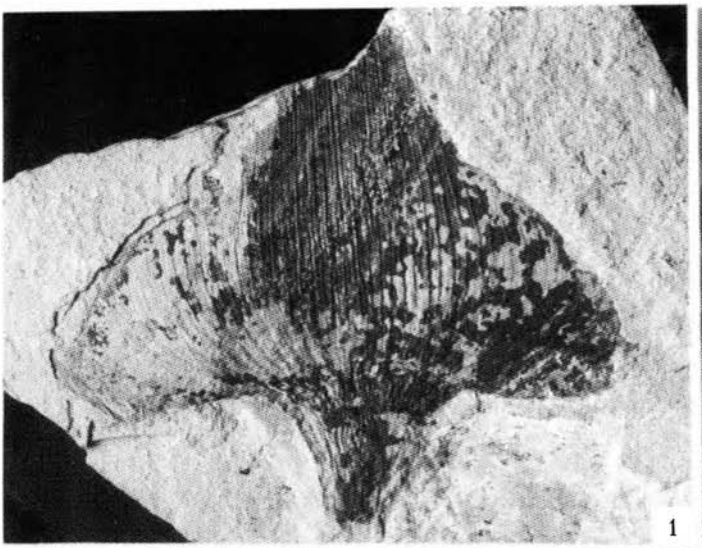
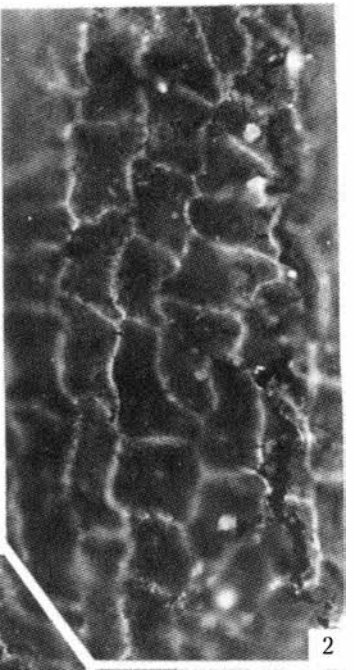
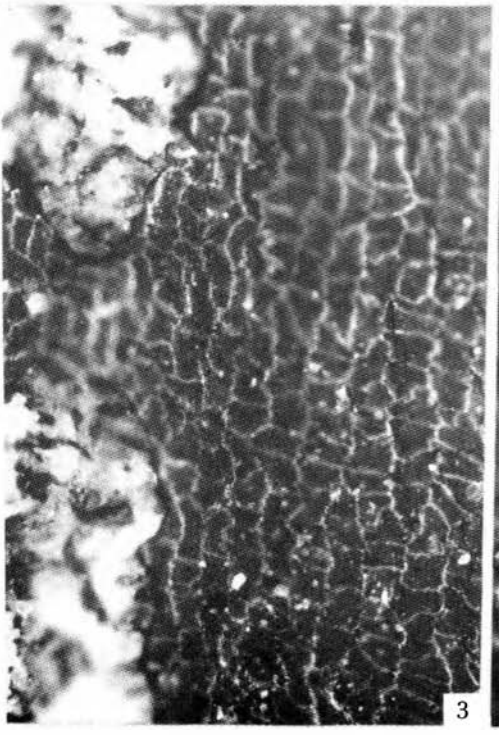
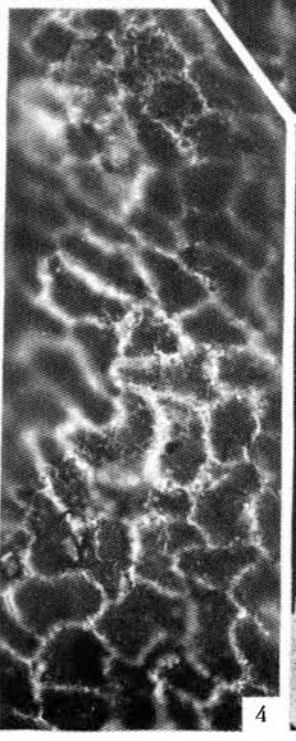


Таблица LI


1


2


3


4

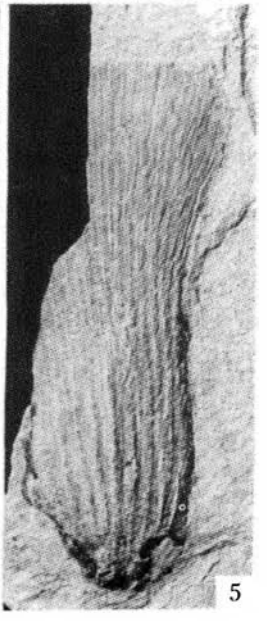
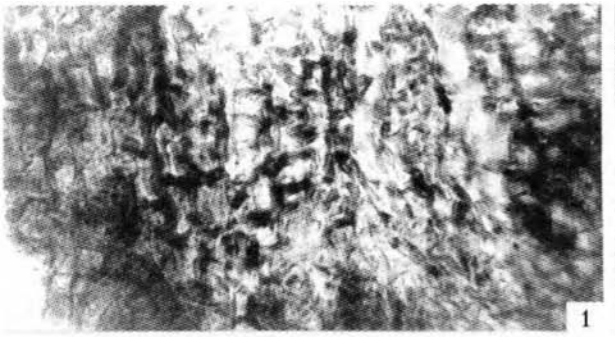
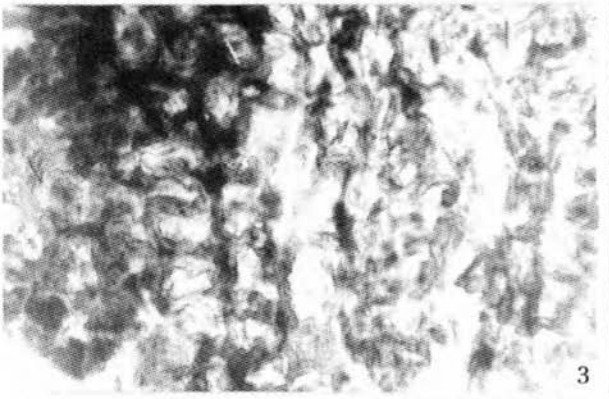
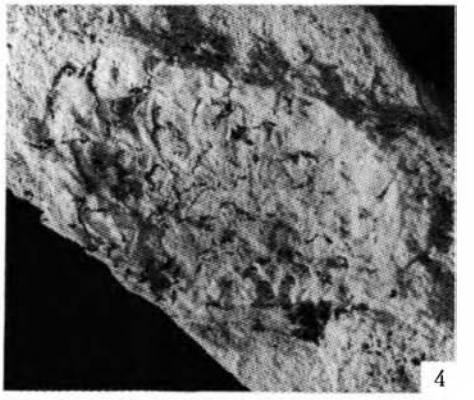

5

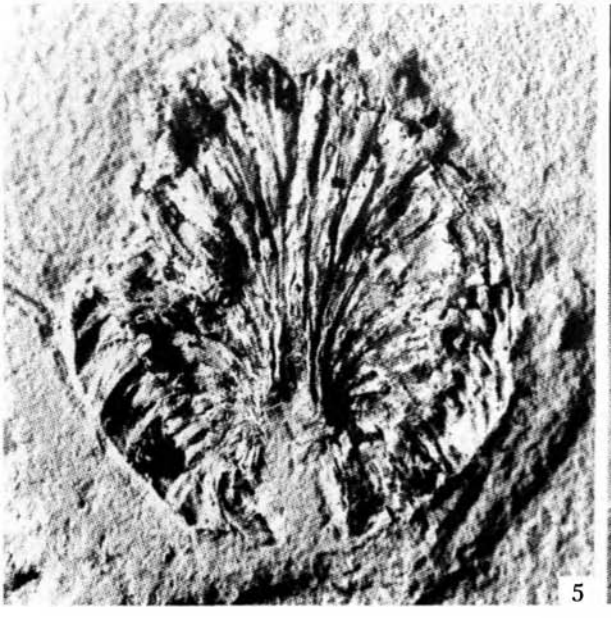
Таблица LII


1


2

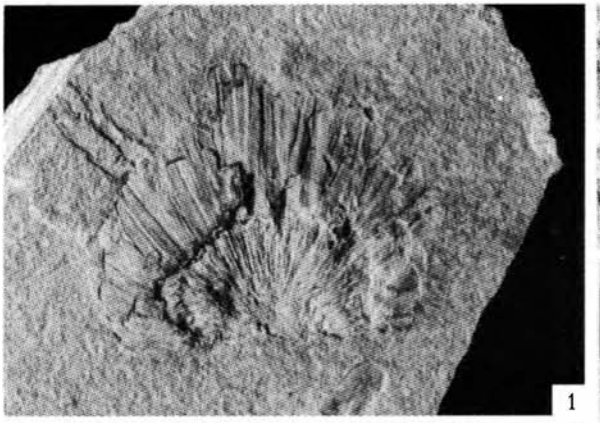

3

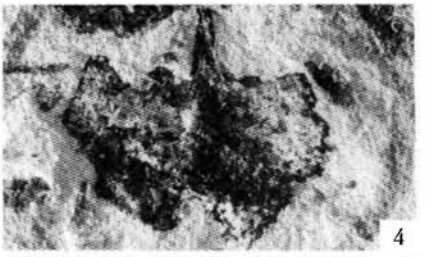

4

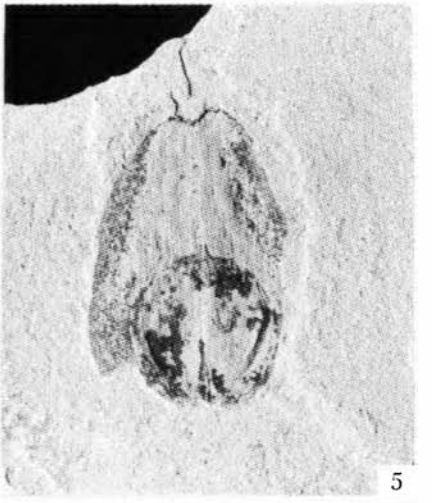

5

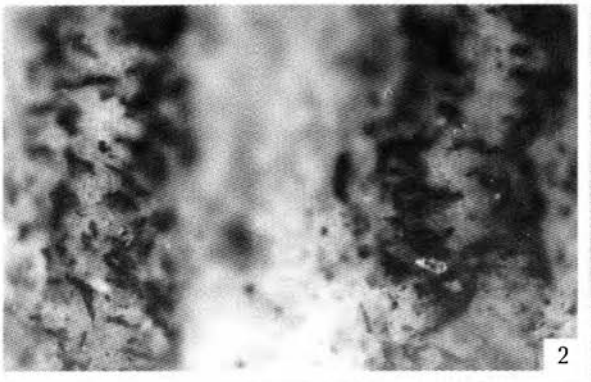

6

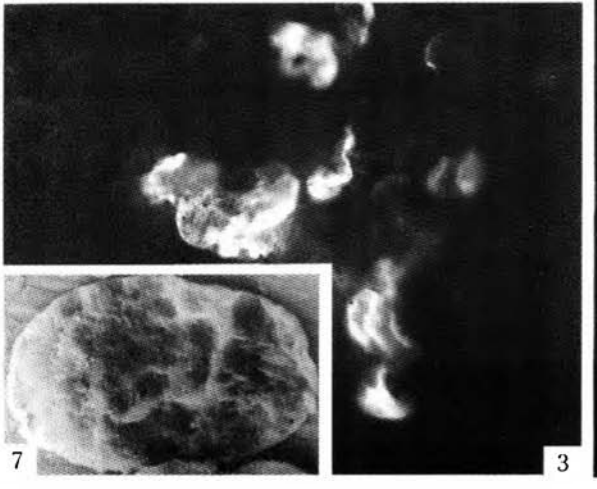
Таблица LIII


1


4


5


2


3

7

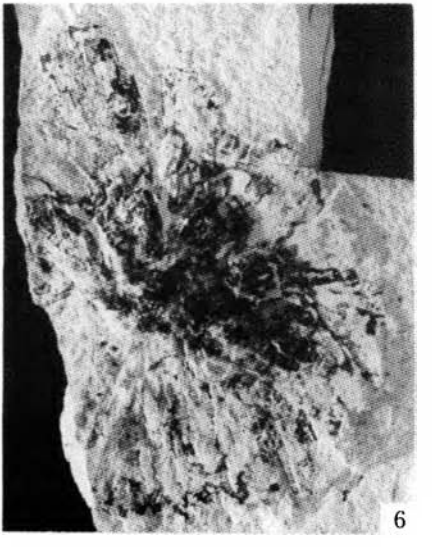
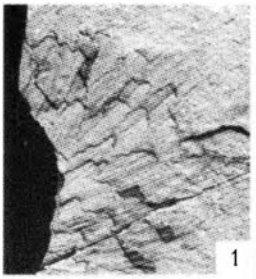
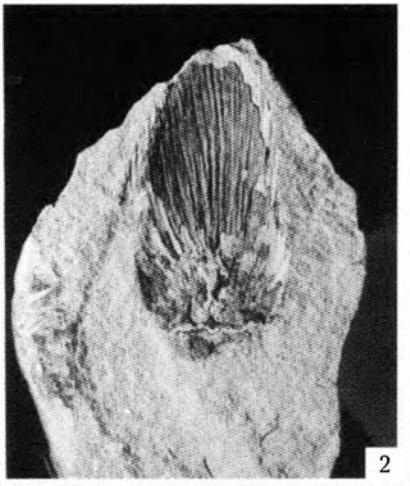
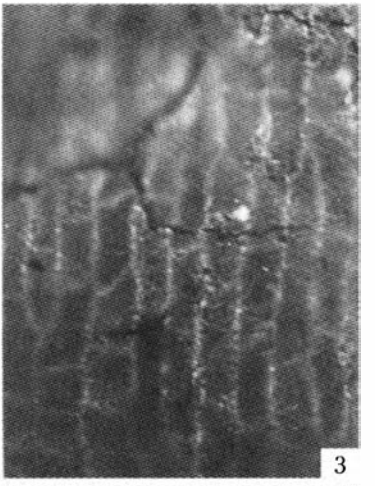

6

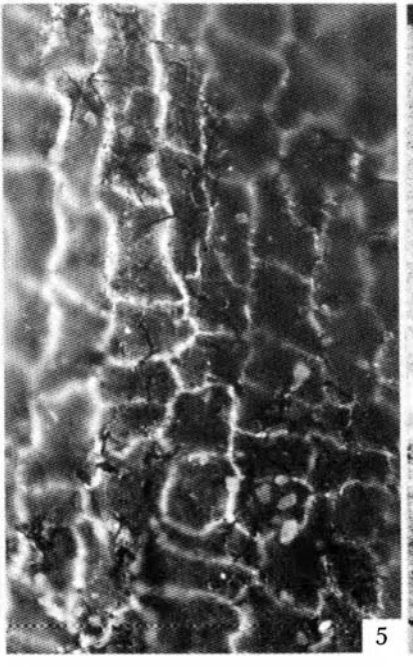
Таблица LIV


1


2

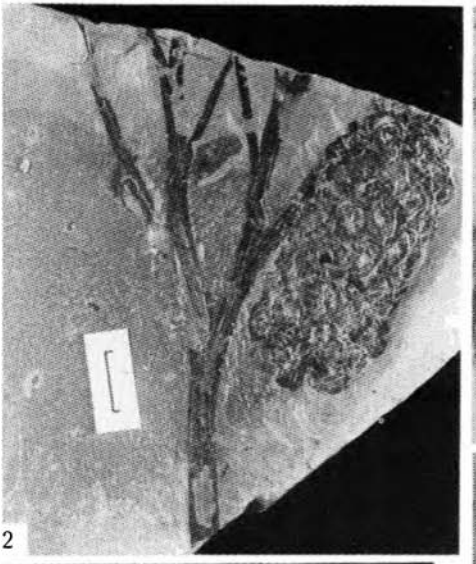

3

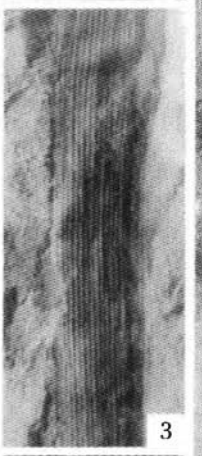

4

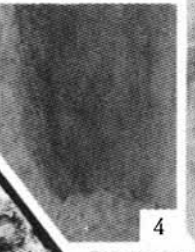

5

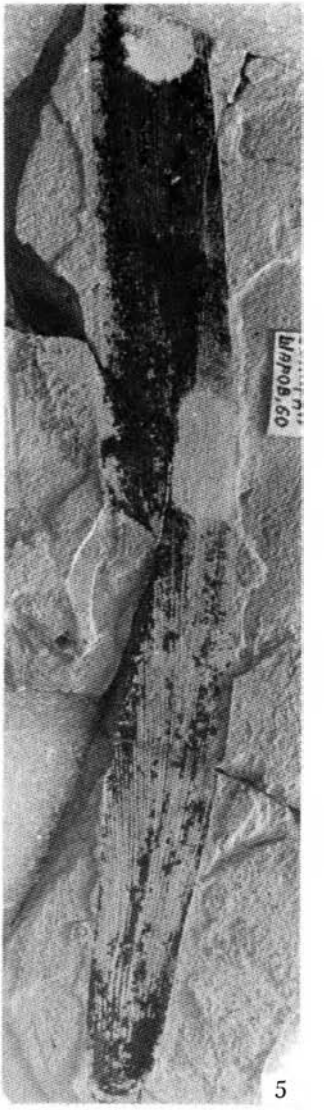

6


1


2


3


4


5


6

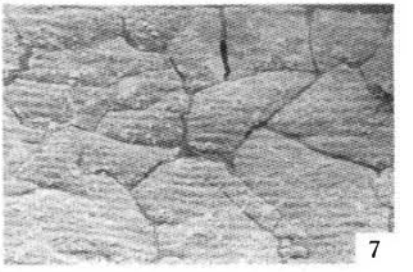
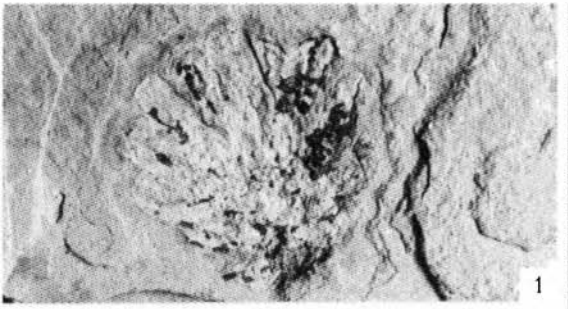
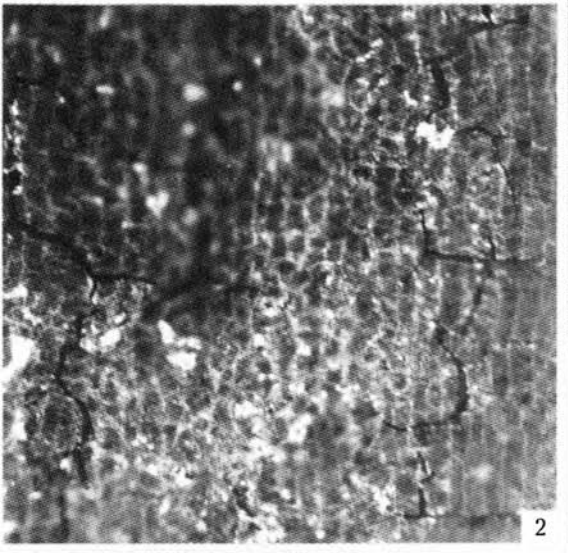
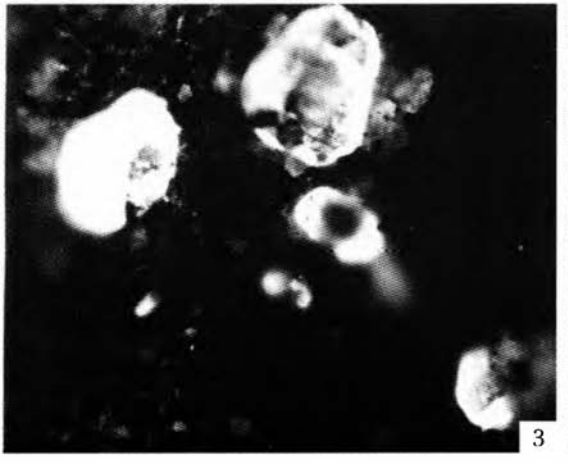
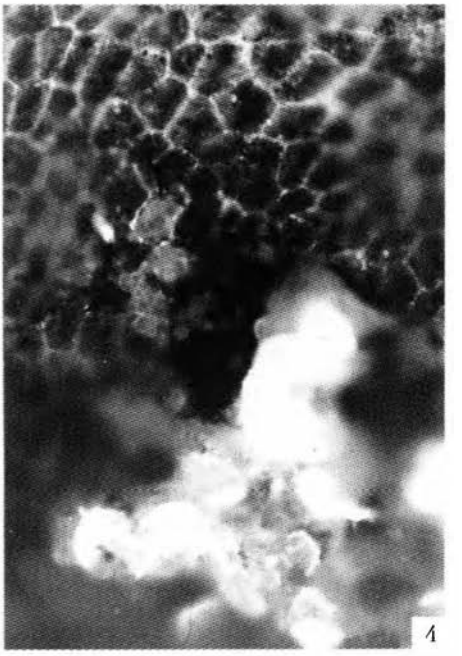

7

Таблица LVI


1


2


3


4

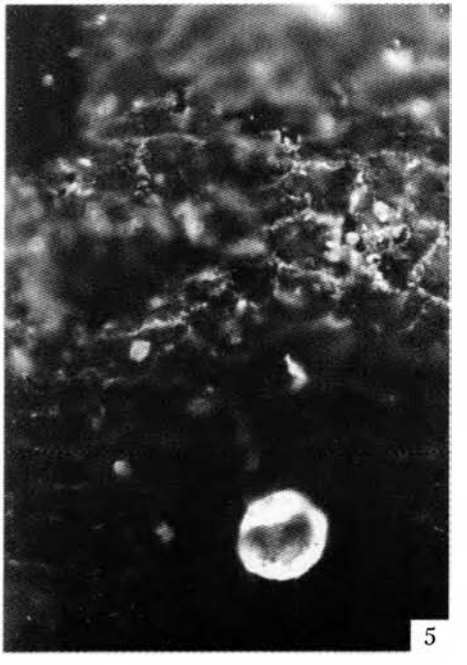

5

Таблица LVII

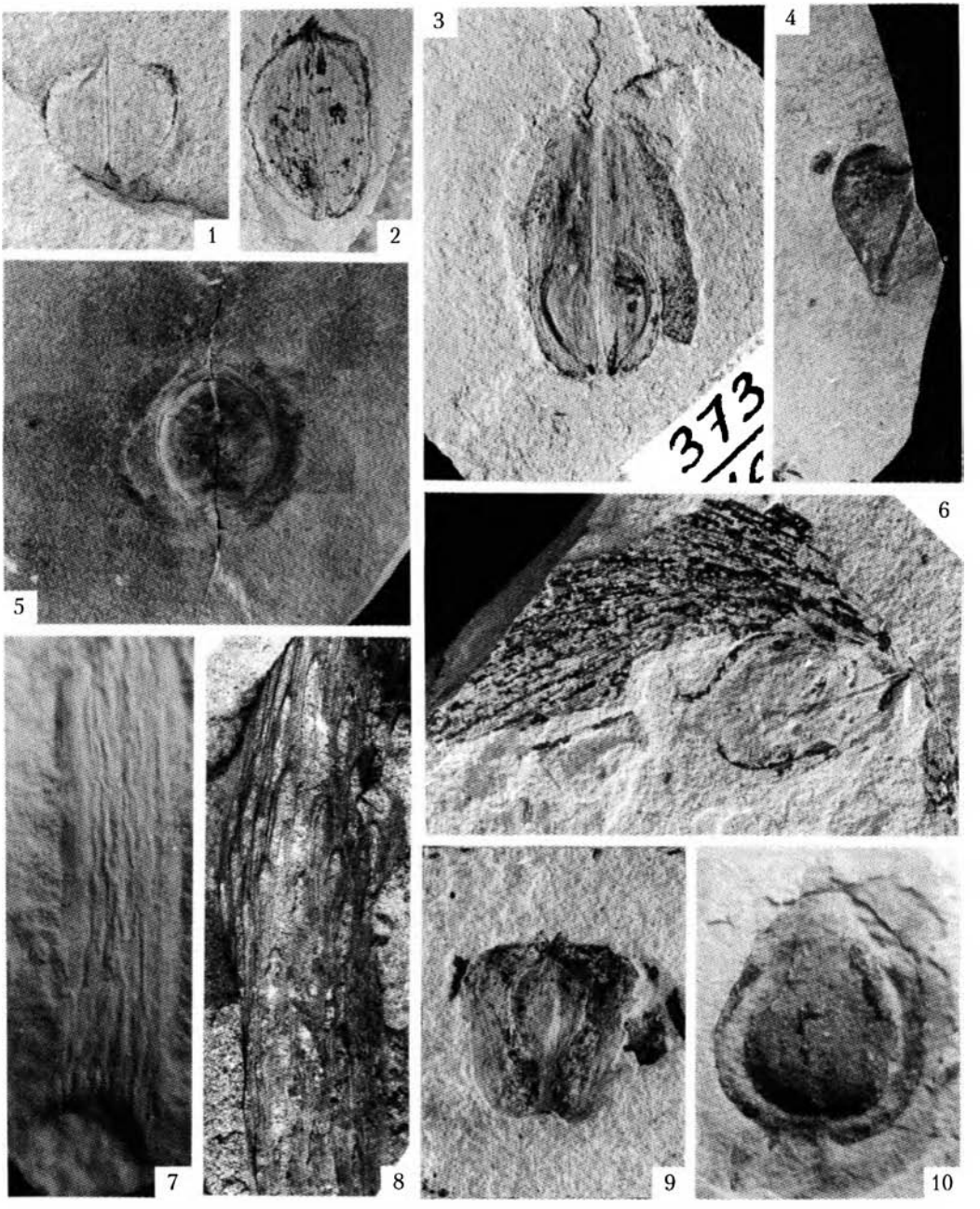
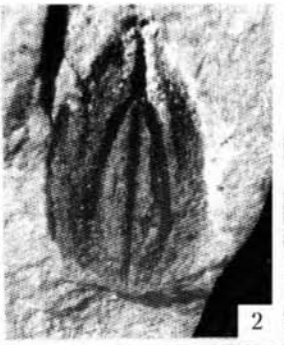
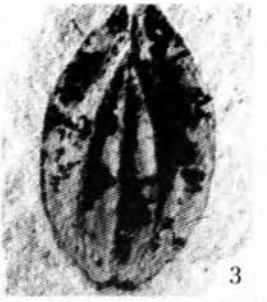


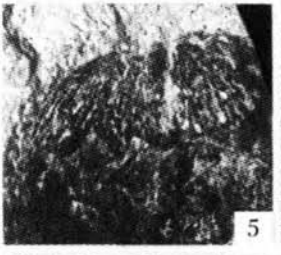
Таблица LVIII


1


2

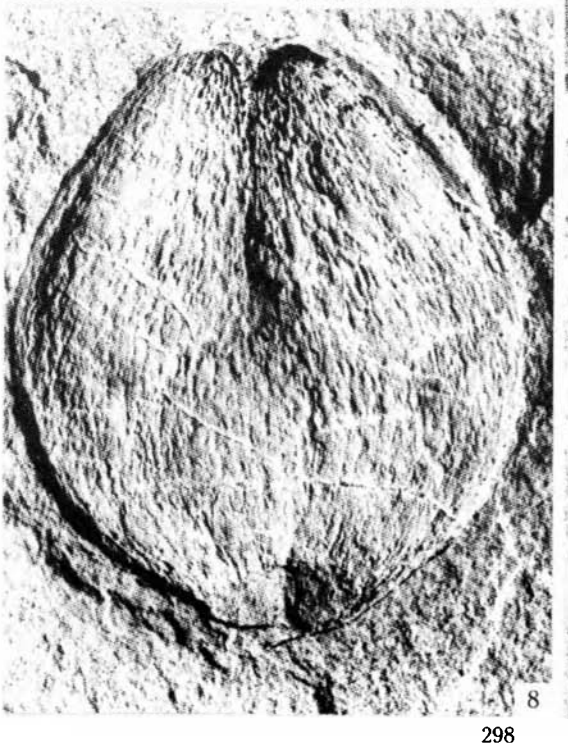

3


4


5


6


7


8


10

9


1


2


3


4

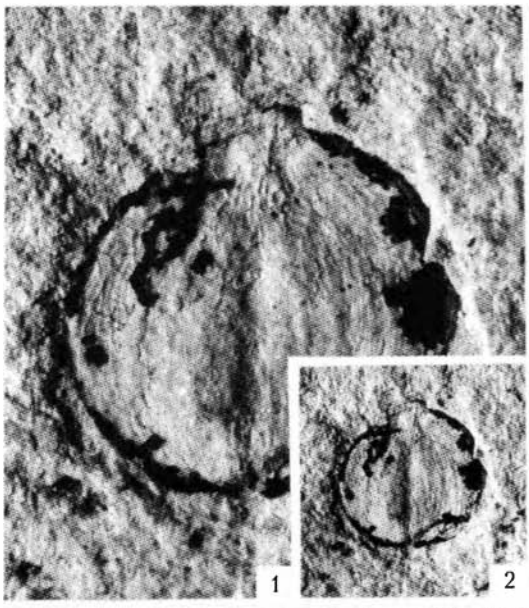

5


6

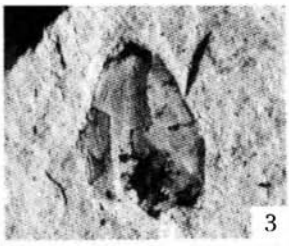

7


8


9


1

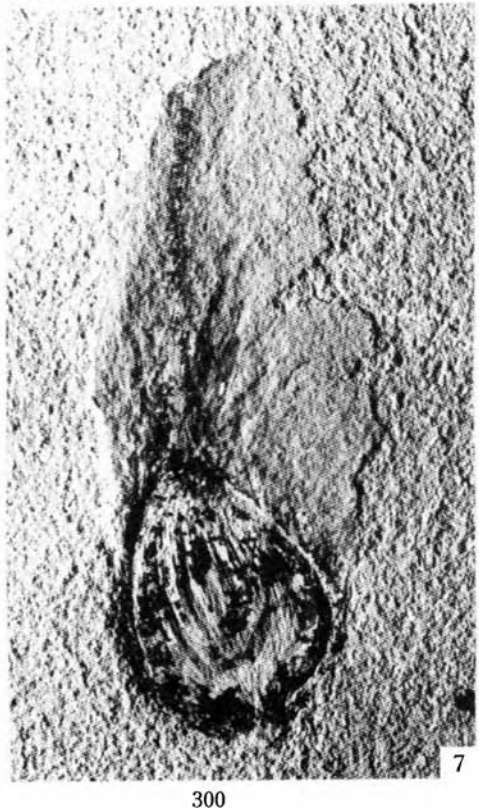
2


3


4


5


6


7


8


9

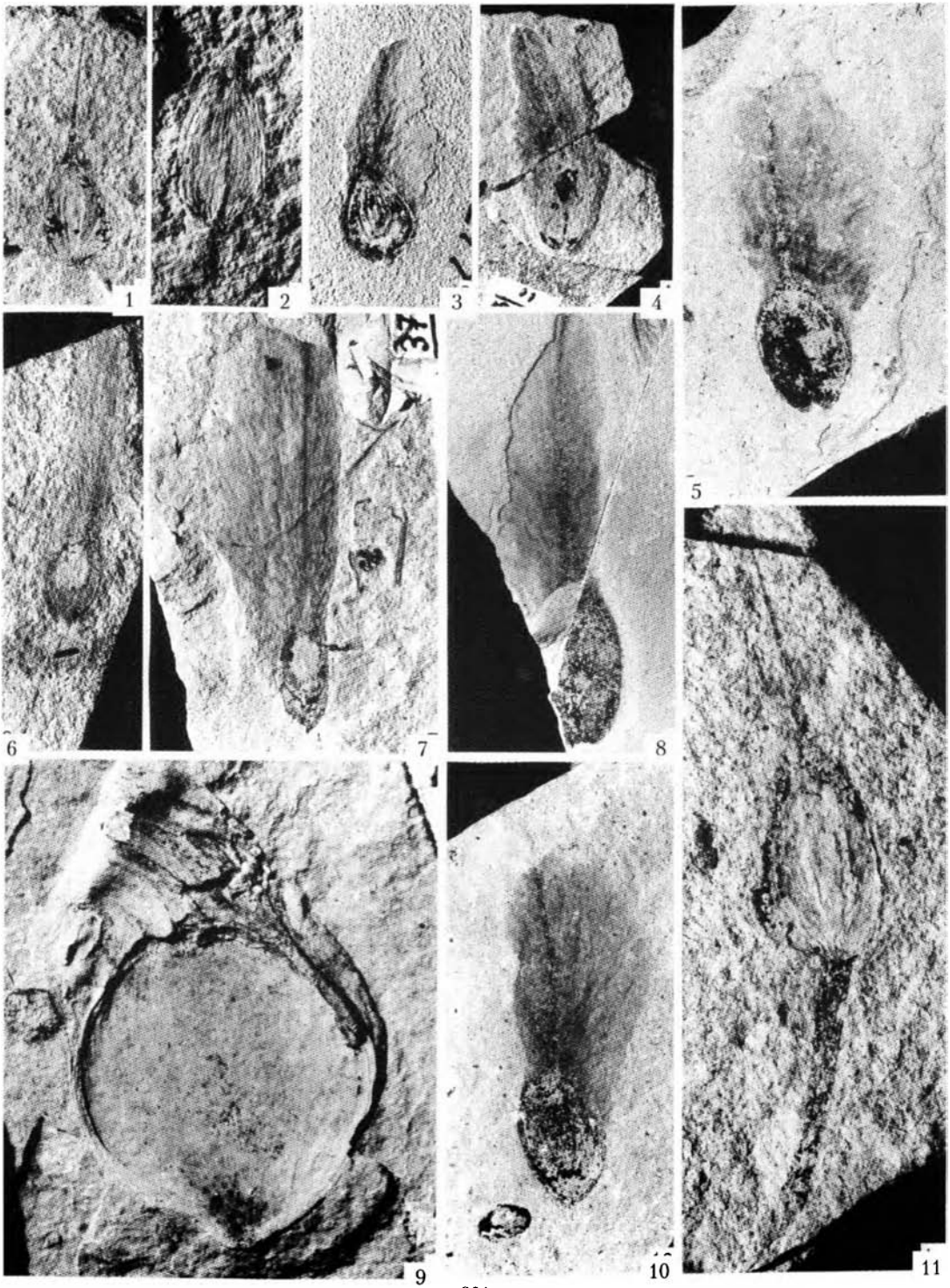


Таблица LXII

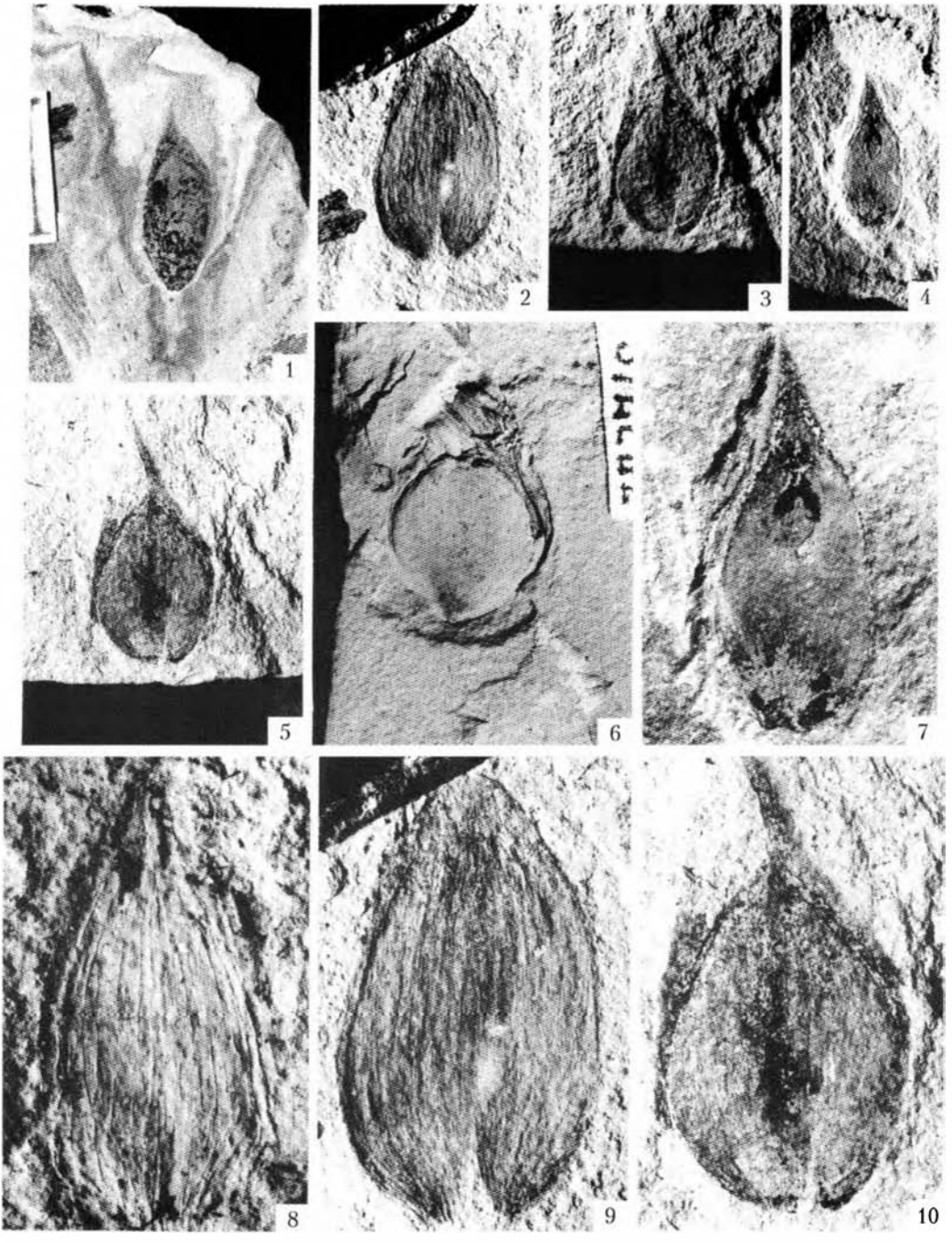
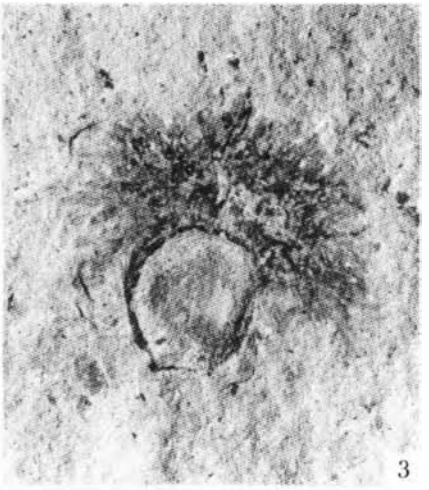


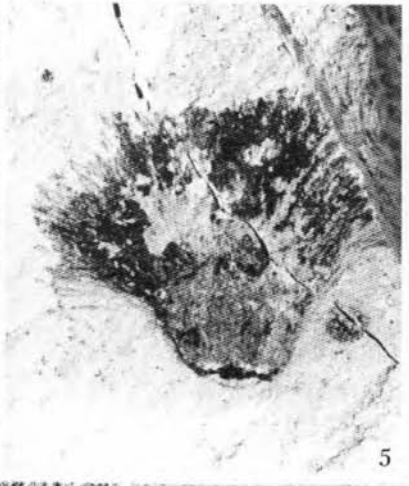
Таблица LXIII

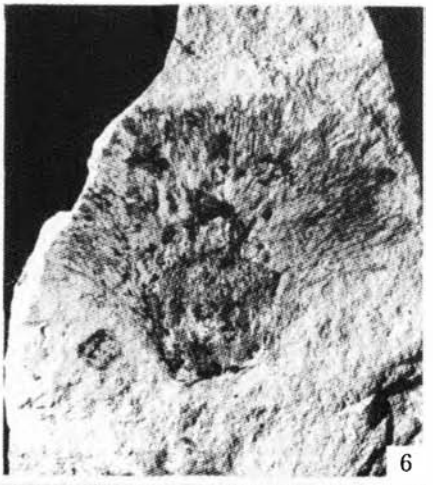

1


2

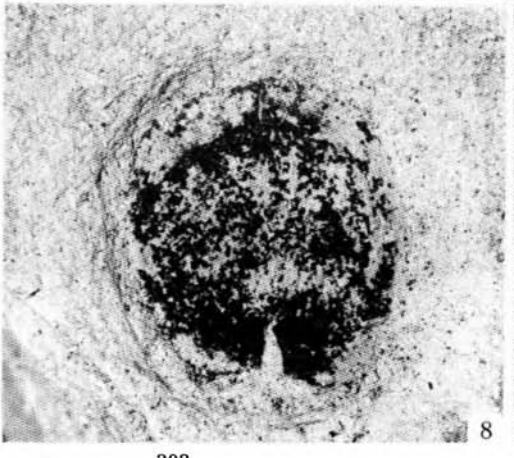

3


4


5


6


7


8

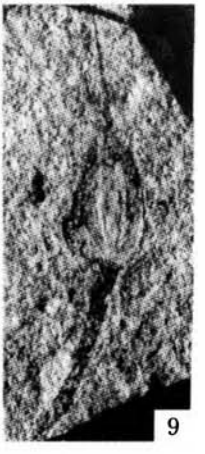
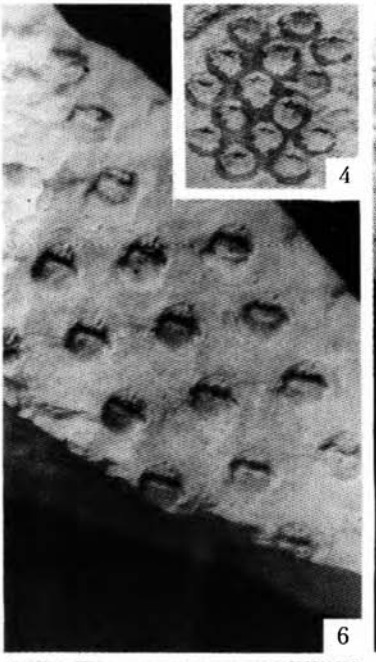

9

Таблица LXIV


1


2

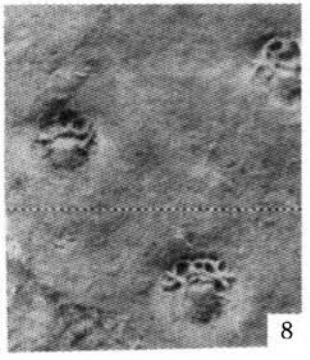

3

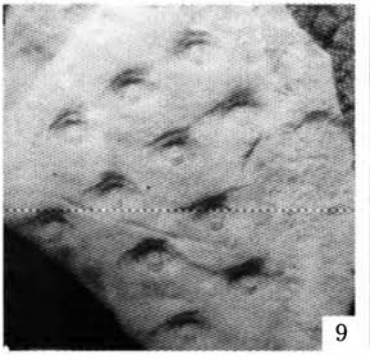

4


5

6


7


8


9

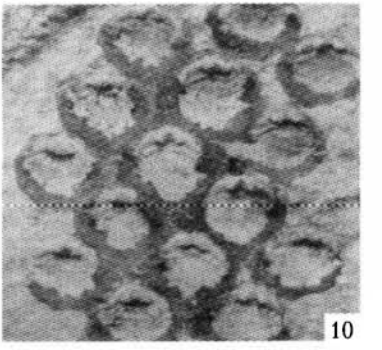
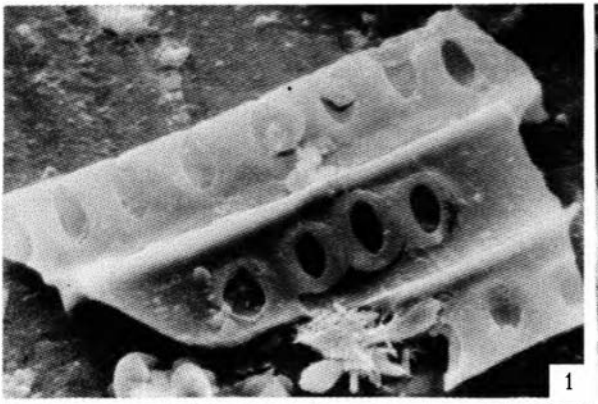
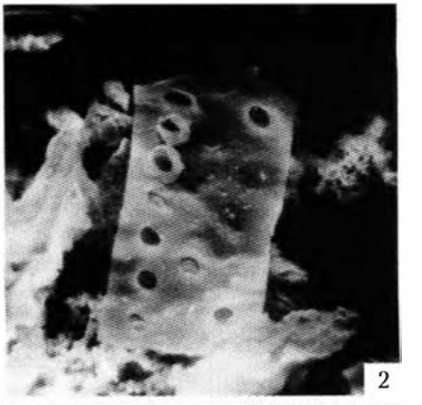
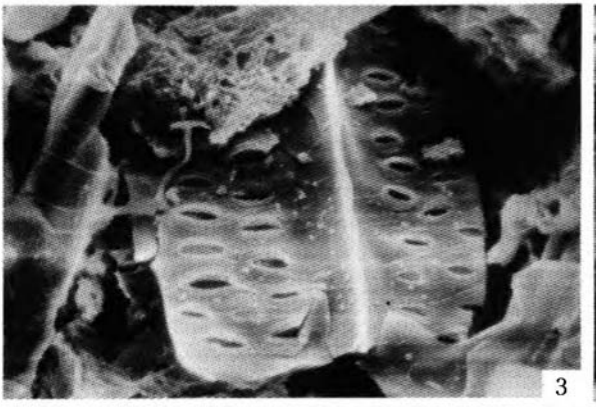
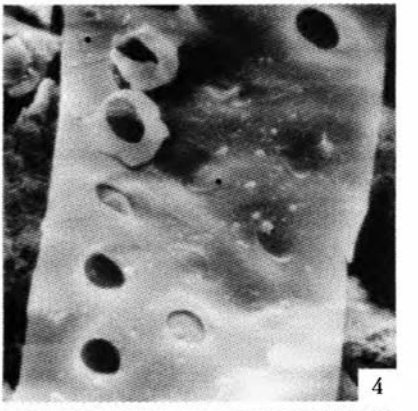

10

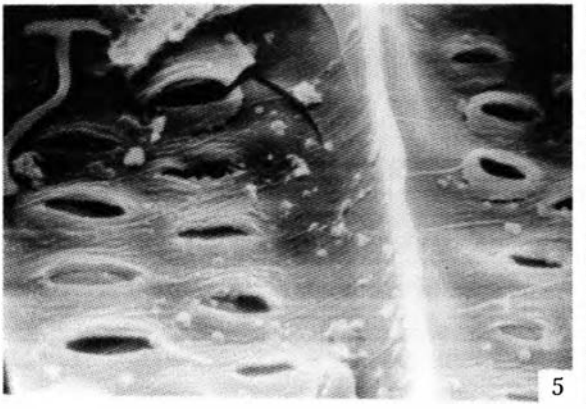
Таблица LXV


1


2


3


4


5

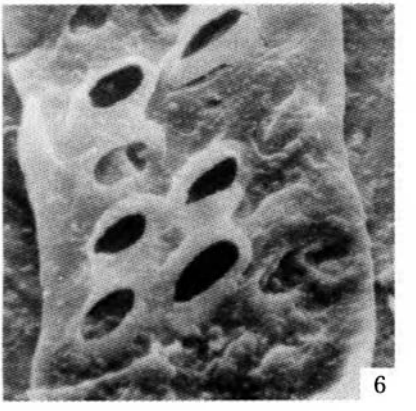
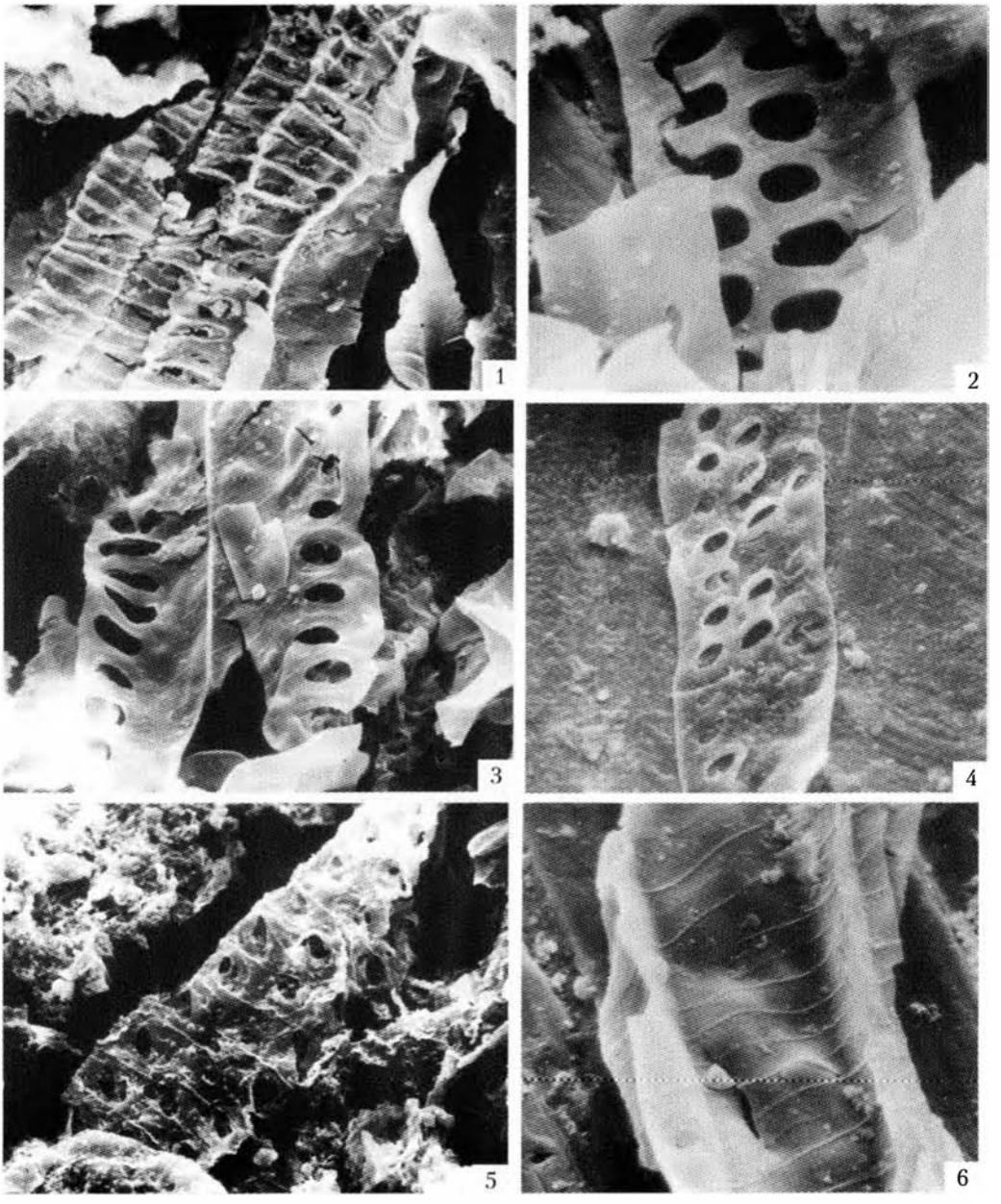
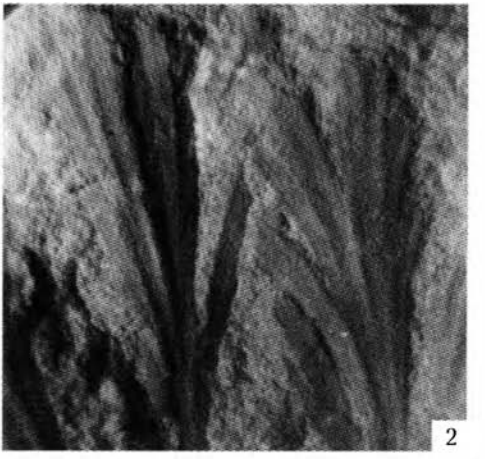

6

Таблица LXVI




1


2


3

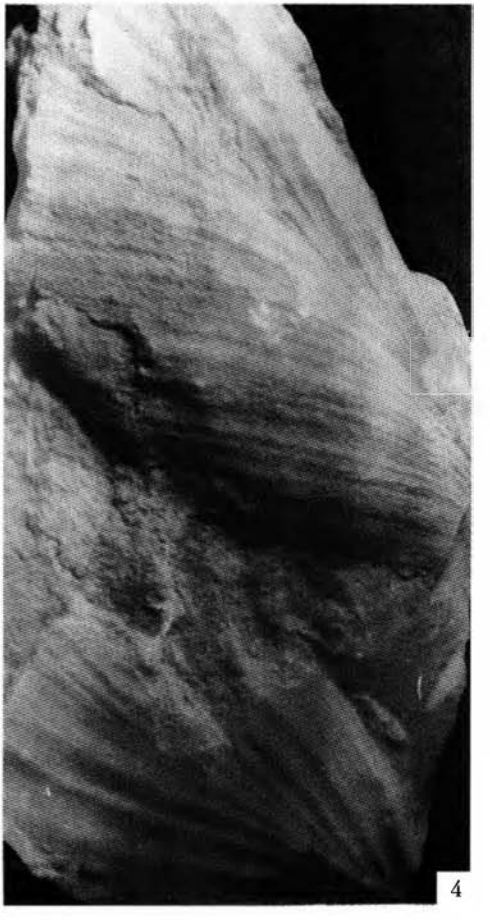

4

Таблица LXVIII



Таблица LXIX

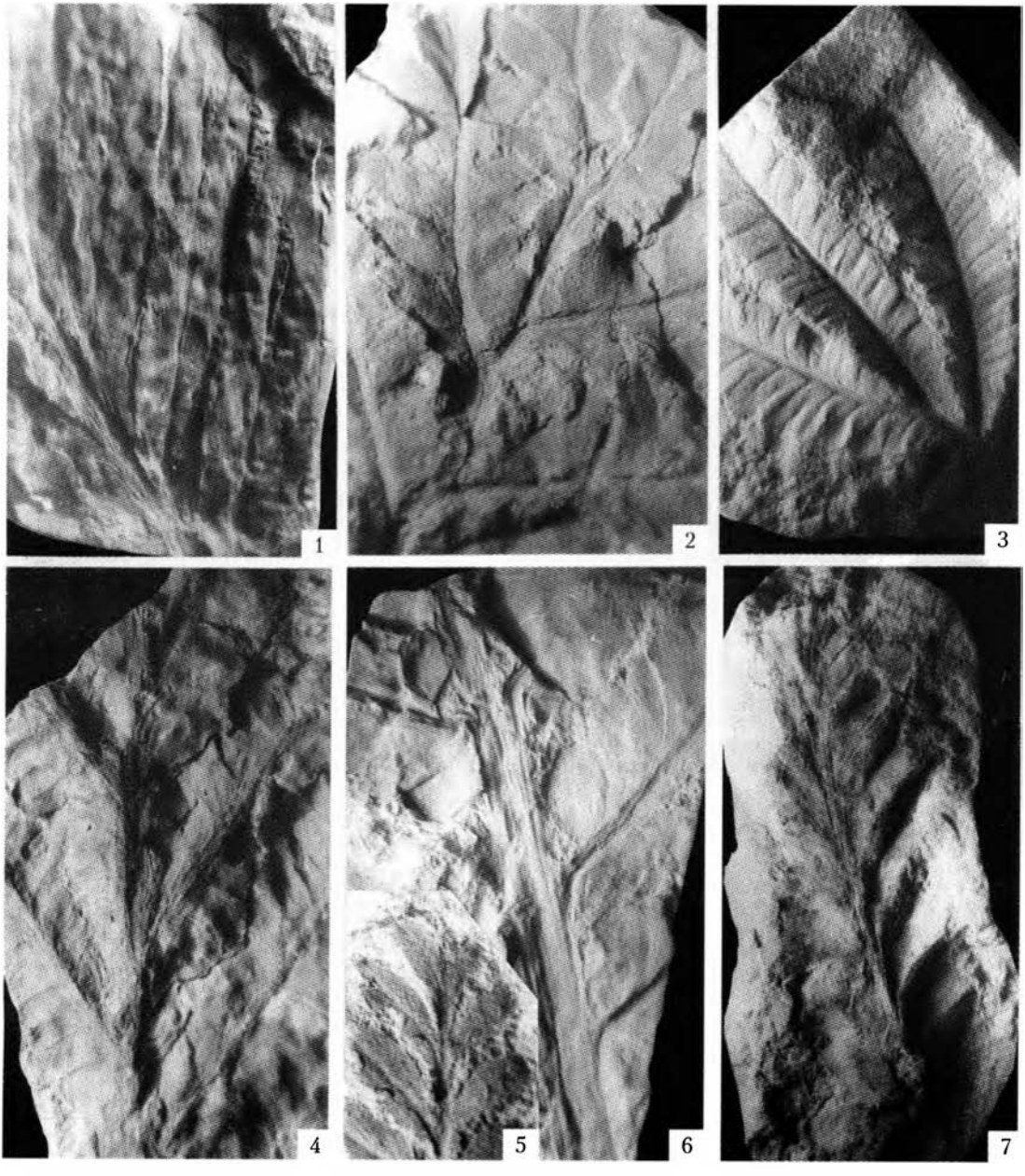


Таблица LXX

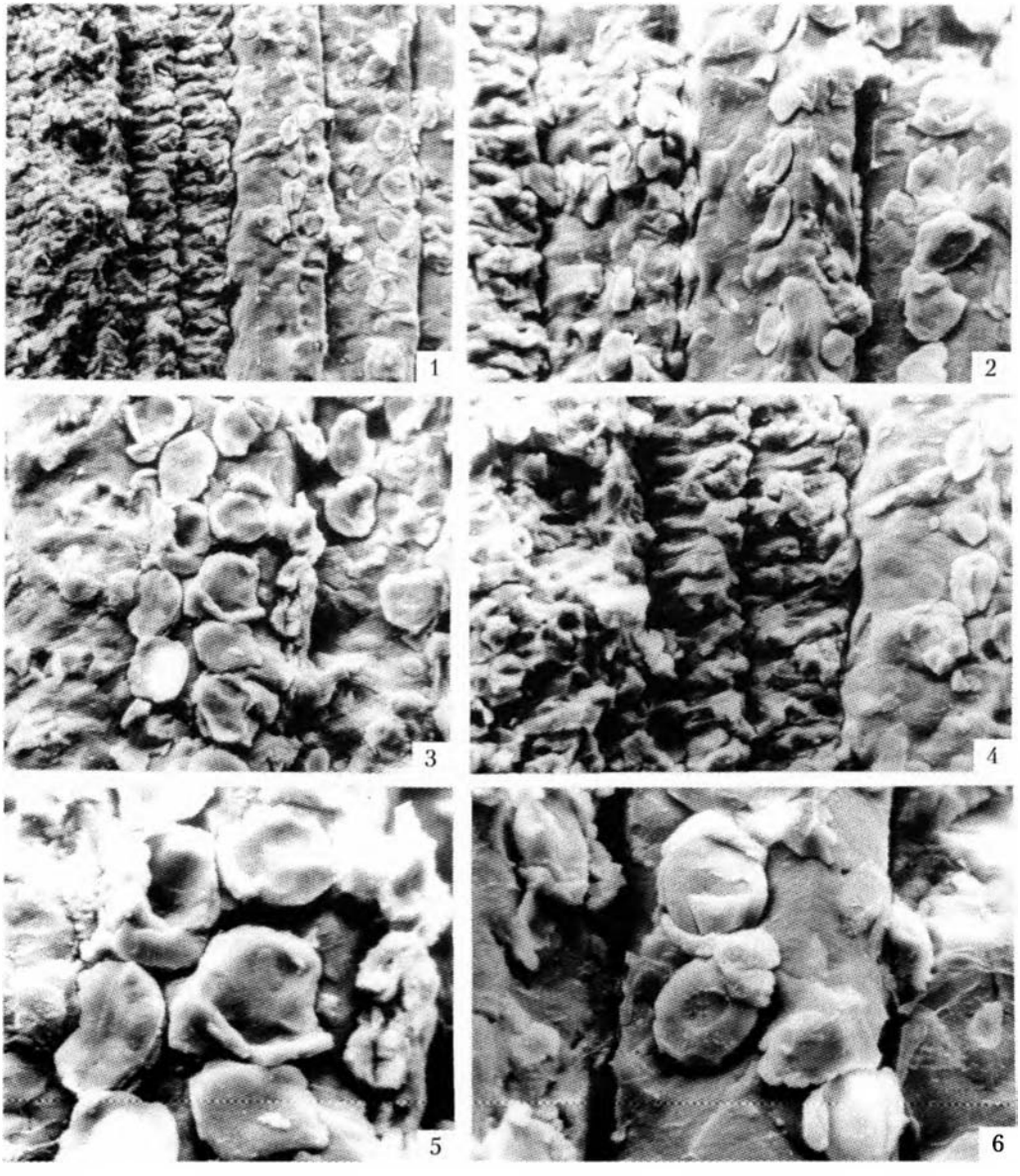


Таблица LXXI

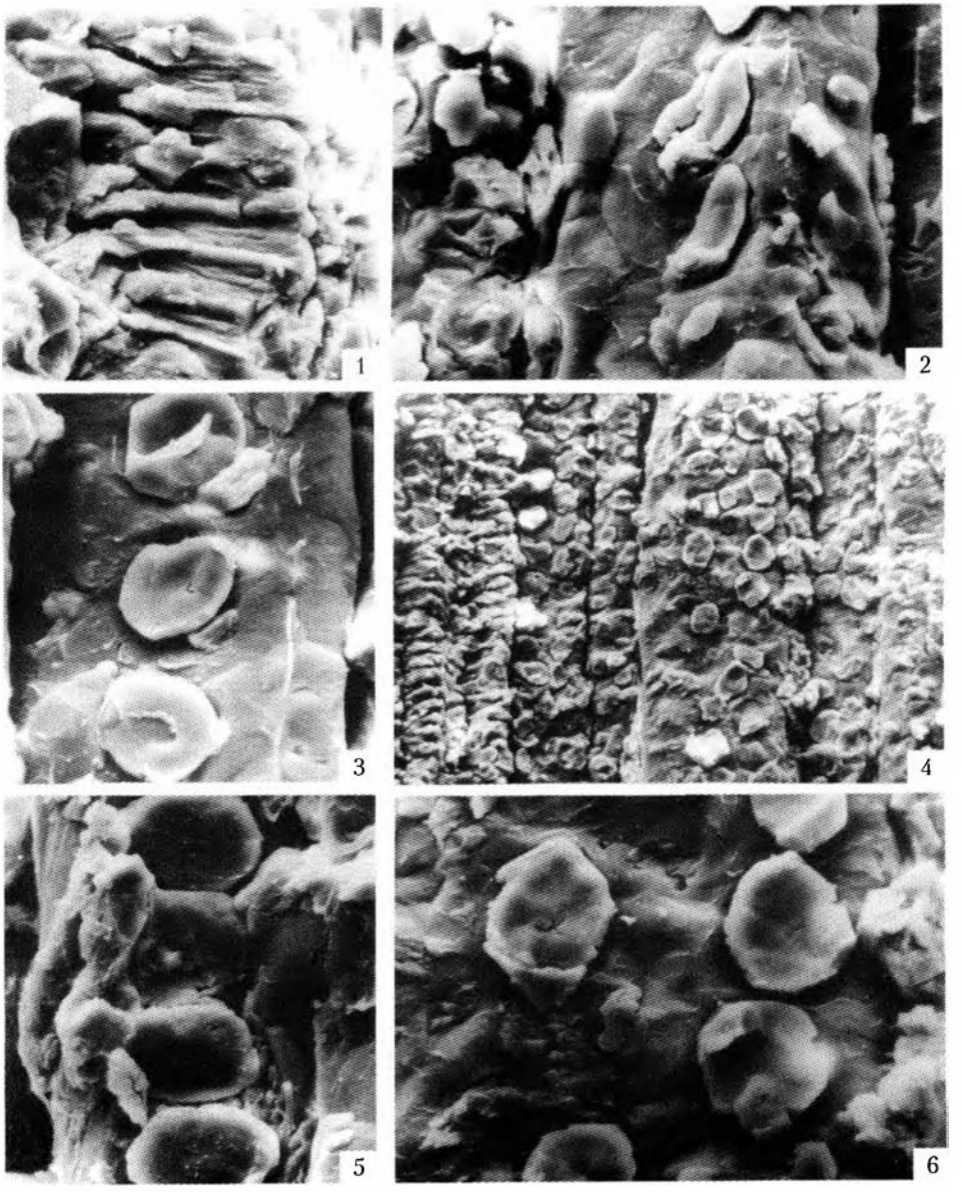


Таблица LXXII

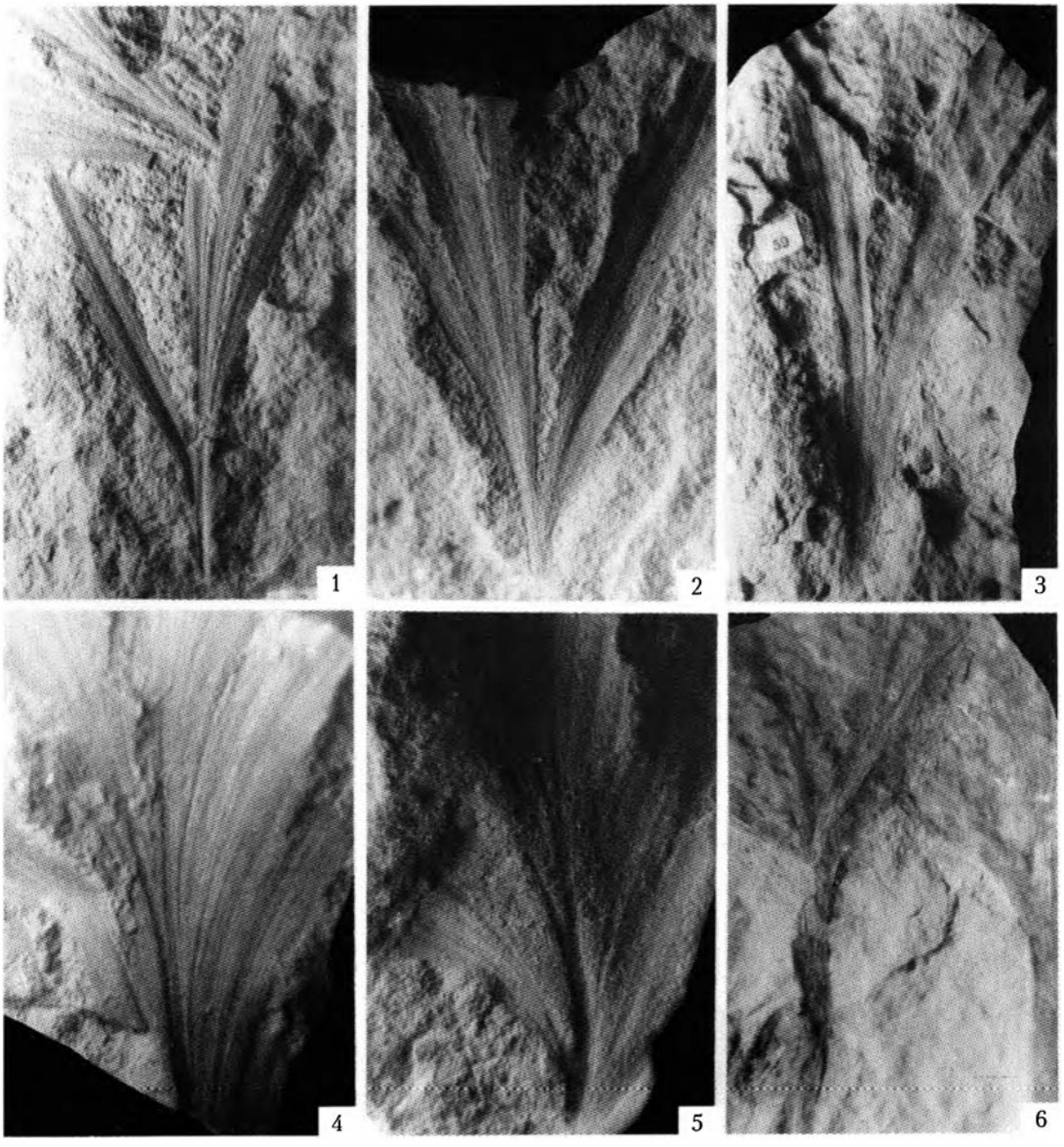


Таблица I

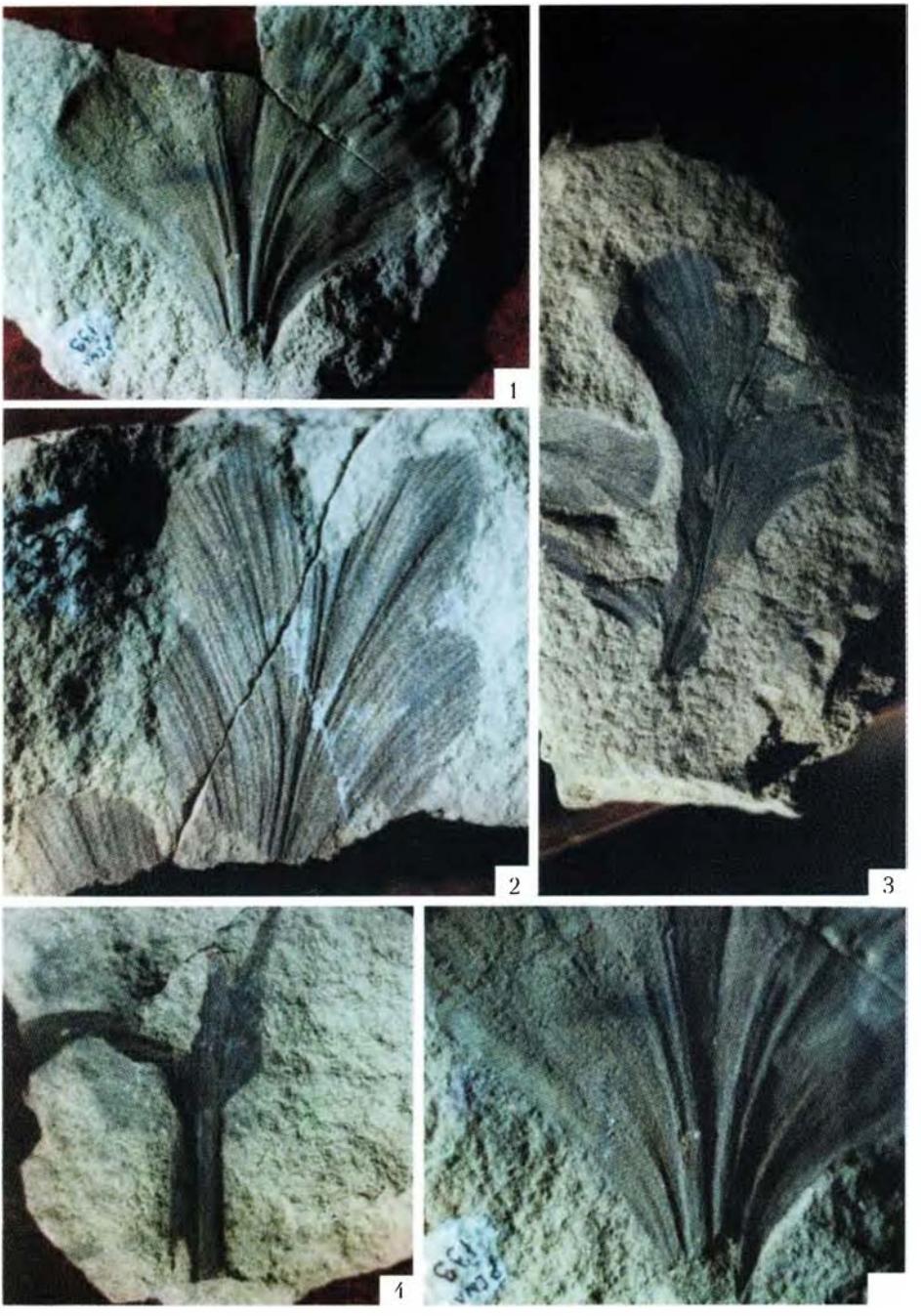
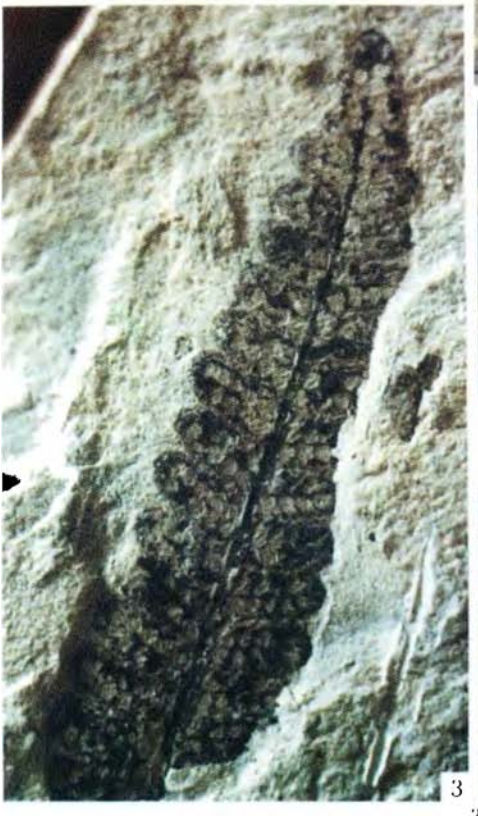


Таблица II

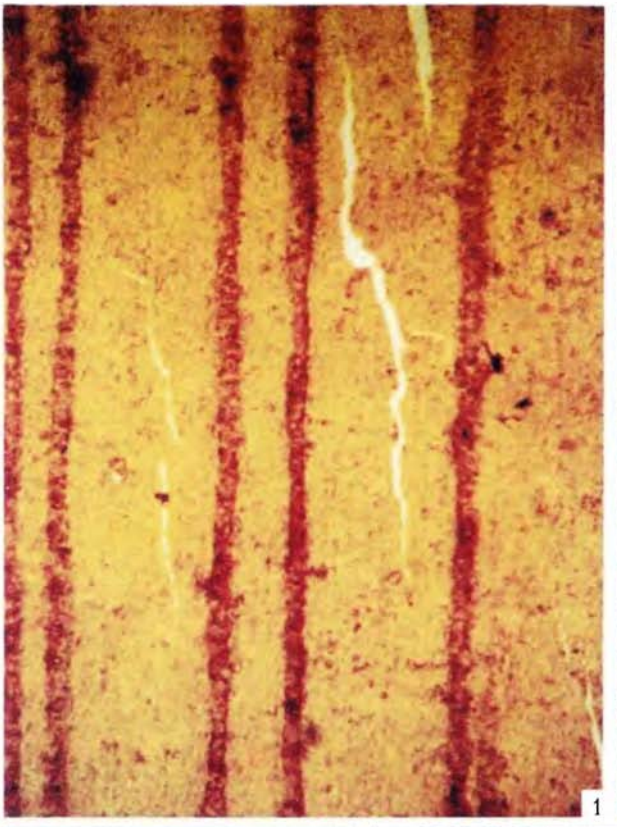


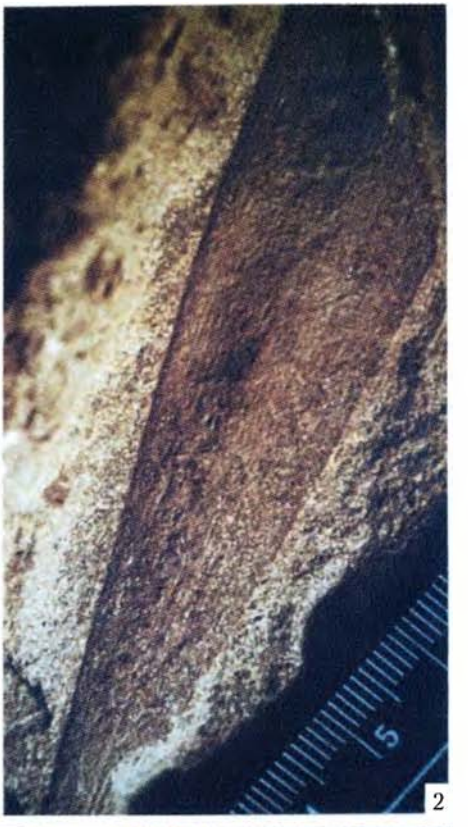

1


2


3


4

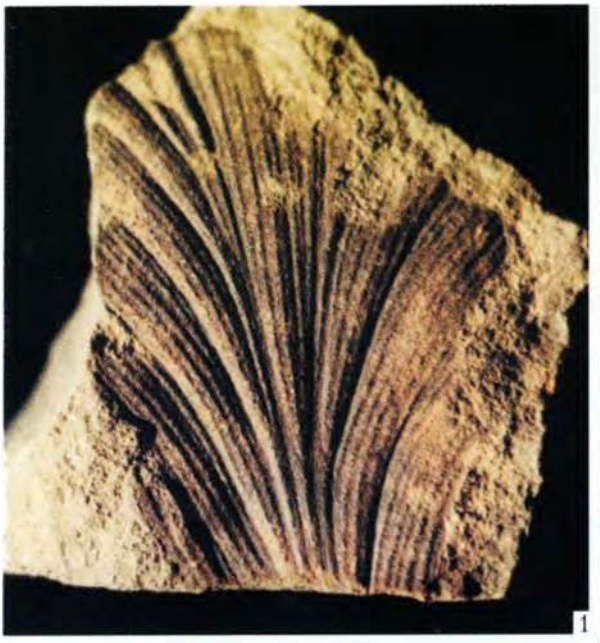

1


2


3

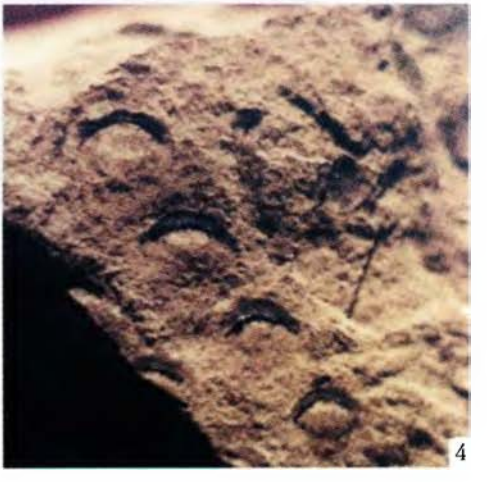

4

Таблица V


1


2


3


4


1


2

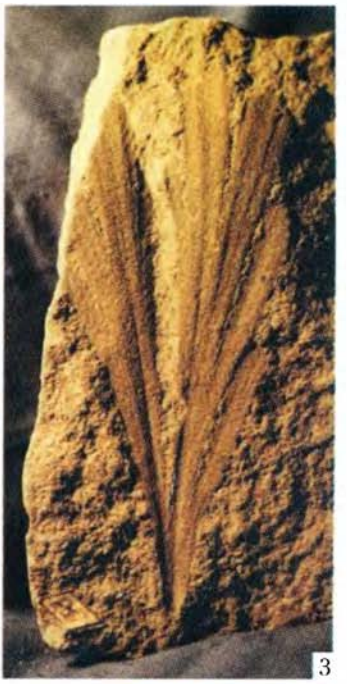

3


4


5


1


2

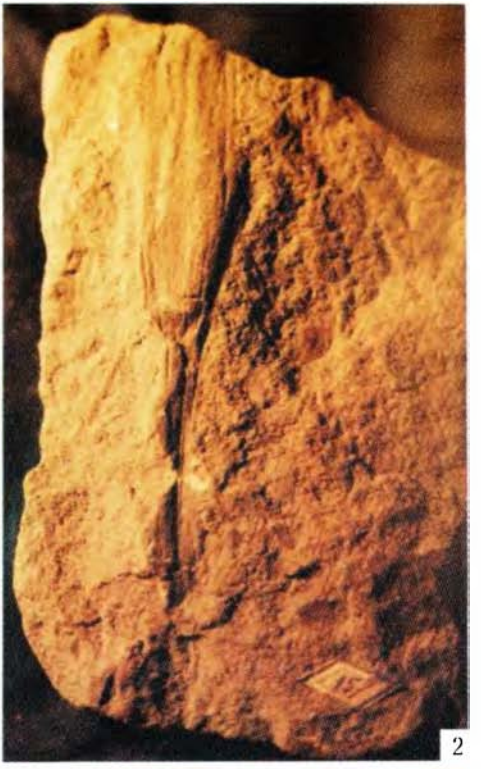

3


4


5

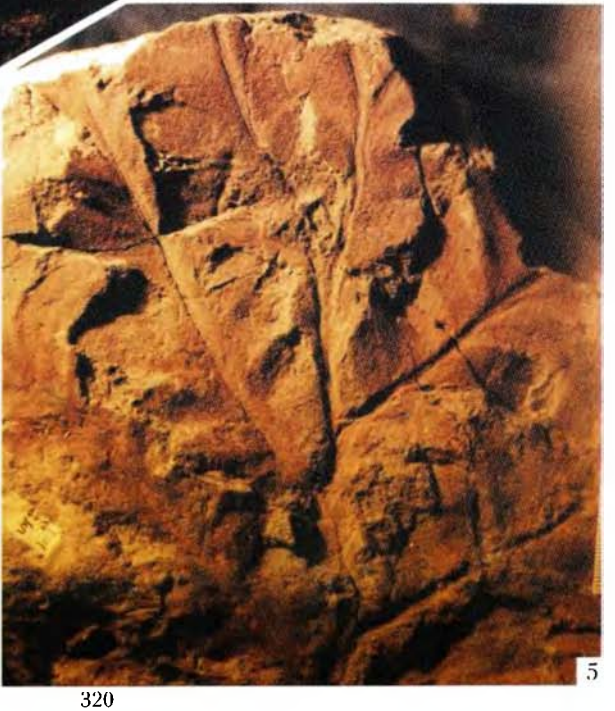

6


1


2


3


4


5

Оглавление

Введение 5

Глава 1. История изучения 8

Глава 2. Материал и методика 15

Глава 3. Стратиграфический обзор 17

Глава 4. Изученные местонахождения, их таксономический состав и возраст 36

Глава 5. Флористические комплексы, их распространение во времени и пространстве 43
Среднее и Южное Приуралье 43
Печорское Приуралье (Кожимский разрез) 45

Глава 6. Палеоэкологическая интерпретация изученных флор 53
Палеофитоценология 53
Основные типы фитооритоценозов из изученных местонахождений 56
Синтаксономия палеофитоценозов ранней перми Приуралья 61
Катены и палеосукцессия 65

Глава 7. Палеофитогеография перми. Концепция смешанных флор 75

Глава 8. Описание растительных остатков 85
Гжельский флористический надкомплекс 85
Ассельско-сакмарский флористический надкомплекс 91
Артинско-кунгурский флористический надкомплекс 97
Уфимский флористический надкомплекс 180

Заключение 189

Summary 192

Resume 196

Литература 209

Объяснения к таблицам I–LXXII 227

Объяснения к цветным таблицам I–VIII 239

Научное издание

Сергей Владимирович Наугольных

Пермские флоры Урала

Труды ГИН РАН, вып. 524
Утверждено к печати Редакционной коллегией Геологического института РАН

Редакторы *И.М. Ерофеева, О.А. Кокина*
Макет *А.Н. Кураленко*

Подписано к печати 03.09.2007.
Формат 62x94 1/8. Бумага офсет № 1, 80 г/м^2.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Уч -изд. 70,0 п.л.
Тираж 500 экз.
Тип. ВТИИ. Москва, зак. №[illegible].

Издательство ПК ГЕОС
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел./факс: (095) 152-19-14, тел. 230-80-92.
E-mail: geos@ginras.ru

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА



Наугольных Сергей Владимирович, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН. Научные интересы связаны с изучением морфологии и систематики позднепалеозойских высших растений, палеоэкологией, фитогеографией и исследованием палеопочв. Автор ряда публикаций, посвященных пермской палеоботанике, а также нескольких научно-популярных работ.

