

Символ Гондваны

С.В.Наугольных

Мысль написать эту статью у меня зрела давно. В палеозойской палеоботанике мало найдется растений, о которых знает большинство палеонтологов и геологов самого широкого профиля, а кроме них — еще и обширная армия любителей естествознания. Одно из таких растений — глоссоптерис.

Размышляя о путях развития органического мира в позднем палеозое, забыть о роде глоссоптерис (*Glossopteris*) и группе голосеменных растений-глоссоптерид, к которой он принадлежал, просто невозможно. Будем ли мы рассуждать о гигантском южном материковом покровном оледенении карбона, о происхождении цветковых растений или о массовом вымирании на рубеже перми и триаса, — так или иначе мы вспомним о роде глоссоптерис и его родственниках.

Капитан Роберт Скотт, из последних сил пробираясь между занесенными снегом антарктическими торосами, среди инструментов и жизненно необходимых припасов хранил куски песчаника с отпечатками листьев глоссоптериса, найденные им в Трансантарктических горах. Листья глоссоптериса можно увидеть на почтовых марках Индии и Мозамбика, стилизованные изображения глоссоптерид украшают эмблемы и логотипы многих научных конференций и симпозиумов, посвященных гондванской флоре. Именно ископаемые остатки



Сергей Владимирович Наугольных, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН. Научные интересы: палеоэкология, систематика и эволюция высших растений, изучение палеопочв. Постоянный автор «Природы»

глоссоптериса, найденные в Индии, Африке, Австралии, Южной Америке, Антарктиде и на Аравийском полуострове, помогли расшифровать тайну суперматерика Гондваны, объединявшего в конце палеозоя все южные континенты. Справедливости ради надо отметить, что поздние глоссоптерисы были найдены не только на материках Гондваны, но и по периферии древнего океана Тетис, где эти растения проникли и в пределы соседних палеофлористических областей. К настоящему времени найдены и изучены во всех подробностях остатки глоссоптерид анатомической сохранности [2]; установлено даже, что эти растения были зооидогамными* [3].

Все размышления о морфологии и биологии глоссоптерид для меня оставались сугубо теоретическими, пока несколько

лет назад меня не пригласили принять участие в обработке коллекции растительных остатков, собранных на берегах озера Бивер в далекой Антарктиде участниками Российской антарктической экспедиции. Большую часть коллекции составляли остатки побегов хвощевидных, однако помимо них присутствовали и корневые системы глоссоптерид, сохранившиеся *in situ*, то есть непосредственно на месте произрастания материнских растений. Такие корни встречались палеоботаникам и раньше. Они получили собственное название — вертебрарии (*Vertebraria*). Именно вертебрарии помогли разобраться с тем, в каких условиях глоссоптериды произрастали. Но об этом немного позже.

Решенные и нерешенные загадки глоссоптерид

Разными авторами глоссоптеридам приписываются репродуктивные органы разнообраз-

* Зооидогамия (зоидогамия) — оплодотворение семязачатка с помощью мужских гамет, содержащихся в подвижных сперматозоидах.



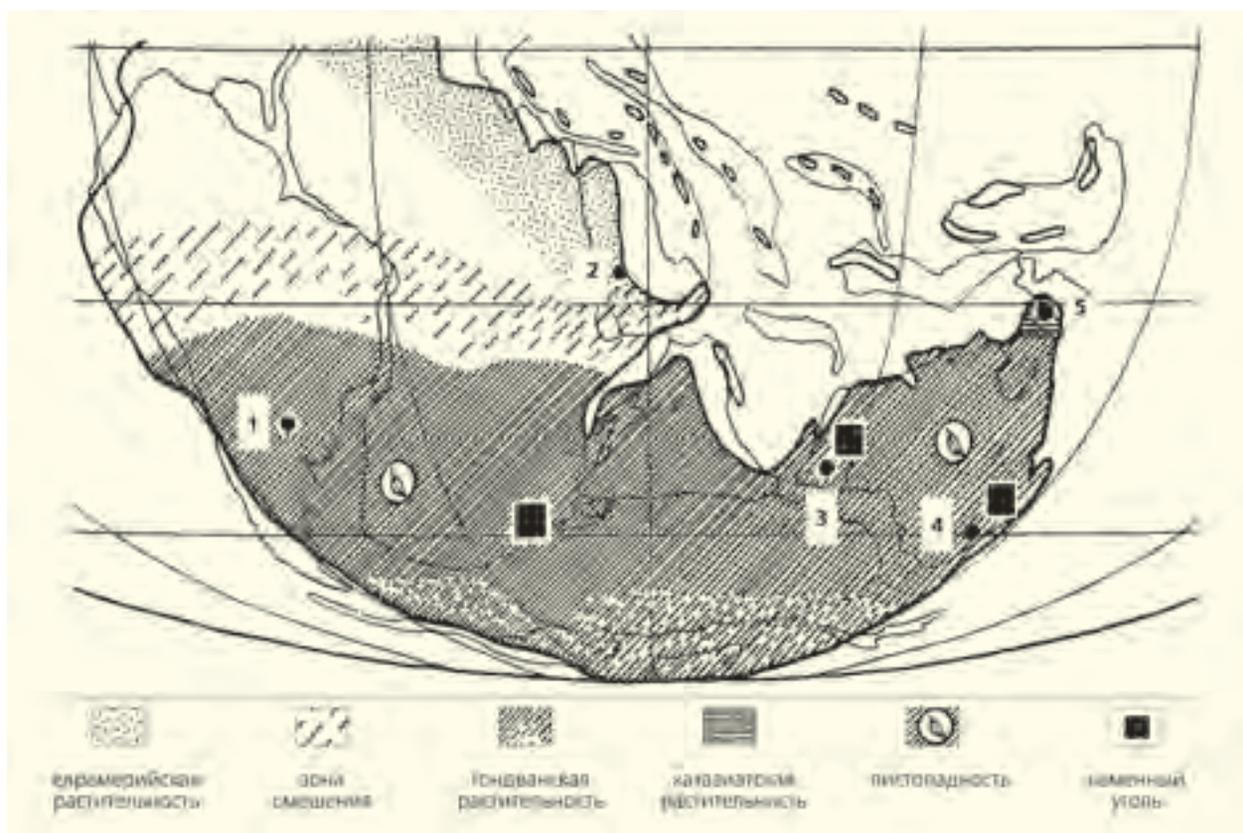
Изображение листьев глоссоптериса, опубликованное Адольфом Броньяром в 1838 г.

нейшей формы и строения. Здесь и фертиллигеры — семенные органы, сидящие на практически неизменных листьях, и странные многократно ветвящиеся оси с семенами рода уткалия, и попарно посаженные на ось листьев семенные щитки лиджеттоний, капсулы пламстедиостробуса, шишки кендостробуса, чешуевидные органы банхалеи, «лодочки» австроглоссы, трехмерно ветвящиеся арберии и уплощенные дланевидно рассеченные ригбии на длинных ножках... Простое перечисление названий видов и родов, предложенных для различных типов предполагаемых репродуктивных органов глоссоптерид, заняло бы хороший десяток страниц, а то и не один.

Работа с литературой заставила меня усомниться в том, что глоссоптериды, при их удивительно однообразном плане строения листьев, могли иметь такой широкий спектр репродуктивных органов, которые этим растениям приписываются. Да, значительная часть этих органов была найдена в прикреплении к побегам с листьями или даже непосредственно к листьям (это одна из важных морфологических особенностей глоссоптерид). К этим находкам никаких вопросов в отношении правомерности отнесения их к глоссоптеридам нет. Однако многие репродуктивные органы связывались с листьями глоссоптерис только на основе ассоциативной связи.

Самый верный способ избавиться от сомнений в такой ситуации — это своими глазами взглянуть на типовые образцы, сравнить их с изображениями в палеоботанических работах и постараться составить свое собственное мнение о строении и морфологических особенностях того или иного органа данного растения.

Возможность воочию взглянуть на репродуктивные органы глоссоптерид представилась мне поздней осенью 2011 года.



Карта Гондваны во второй половине пермского периода. Показано распространение разных типов растительности: еврамерийских элементов, зоны смешения еврамерийской и гондванской, гондванской (нотальной) с преобладанием глоссоптерид (в том числе листопадные растения), катазиатских элементов и месторождений каменного угля. Обозначены наиболее значимые местонахождения листьев рода *Glossopteris*: 1 — Чубут, Южная Америка, 2 — Унайзах, Аравийский полуостров, 3 — Перт, Австралия, 4 — Сидней, Австралия, 5 — Ириан Жайя, Новая Гвинея. На Аравийском полуострове и в Новой Гвинее листья глоссоптериса встречены в смешанных комплексах, включающих остатки растений и соседних палеофлористических областей. Расположение континентов дано по А.Зиглеру (Ziegler et al., 1998).

Путешествие в сердце Гондваны

Мы, вместе с Владимиром Николаевичем Сергеевым, доктором наук и признанным специалистом по геологии и палеонтологии докембрия, известным читателям «Природы» по статье «Первые три миллиарда лет жизни...» [4], отправились в индийский Палеоботанический институт им.Бирбала Сани, расположенный в г.Лакнау, в северной части Индии, недалеко от подножия Гималаев. Этот институт был и остается центром притяжения всех палеоботаников-палеозойщиков, интересующихся гондванской флорой. Подробнее об институте и хранящихся в его фондах коллекциях можно про-

читать в замечательных книгах выдающегося российского палеоботаника С.В.Мейена [5, 6].

Непосредственной целью моей поездки в Индию было изучение перехода растительных сообществ через пограничный рубеж, разделяющий пермский и триасовый периоды, а в более крупном масштабе — палеозойскую и мезозойскую эры. Этот рубеж ознаменовался массовым вымиранием многих групп высших растений, о чем «Природа» писала неоднократно; см., например, подборку материалов «Палеобиота на рубеже двух эр» [7, 8]. В Палеоботаническом институте есть музей с весьма представительными коллекциями ископаемых растений, собранными не только

в Индии, но и во всех частях света. Институт издает журнал «Palaeobotanist», одно из немногих специализированных международных периодических изданий, посвященных древним растениям. Членом редколлегии этого журнала стал и я.

Индия, почти как во времена «Тысячи и одной ночи», поражает европейца своей экзотической природой, тропическими ландшафтами и древними традициями, сохранившимися в укладе повседневной жизни индийцев. На улицах Лакнау можно увидеть факира с коброй в плетеной корзиночке или купить статуэтку с танцующим многоруким Шивой. Плюмерии с длинными и широкими языковидными листьями с глянцевой,



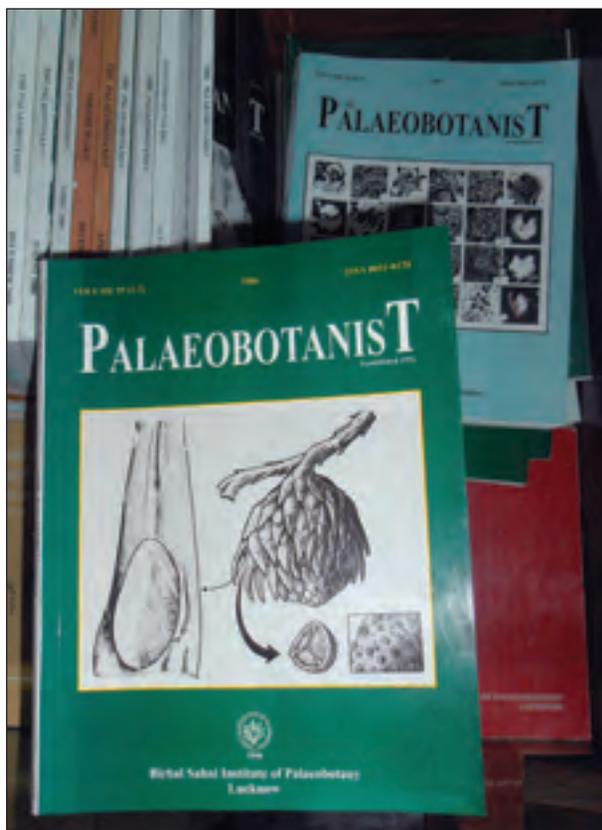
Участники российско-индийского проекта 2011 г. в Палеоботаническом институте им. Бирбала Сани, г. Лакнау. Слева направо: Камал Джит Сингх, С.В. Наугольных, Мукунд Шарма.

будто отполированной поверхностью, растущие на городских улицах среди пальм и фикусов, живо вызывают в воображении палеоботаника образы растительных чудес, существовавших здесь многие десятки и сотни миллионов лет назад.

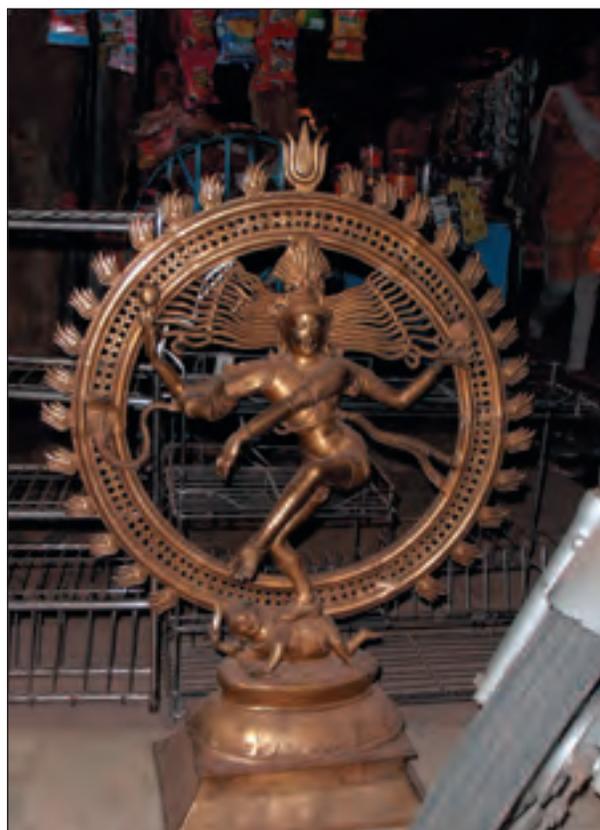
Но главная и изысканная экзотика, встречу с которой я с нетерпением ожидал, находилась в фондовых музейных коллекциях Палеоботанического института.

А теперь — о глоссоптерисе всерьез

Род *Glossopteris* был установлен в 1828 г. выдающимся французским ученым, отцом палеоботаники как науки, Адольфом Броньяром. К роду были отнесены ланцетовидные листья с сетча-



Международный палеоботанический журнал «Palaeobotanist», издающийся в Лакнау. На обложку одного из номеров попал наш российский москвостробоус — стробил плауновидного из нижнекаменноугольных отложений Подмосковья.



В современной Индии, живущей вполне в ритме новейших цифровых технологий, отдают дань национальным традициям. На снимке — танцующий Шива, помогающий индийцам мудрыми фольклорными императивами.



Современная плюмерия, удивительно напоминающая своими листьями глоссоптерид, в форте Агры, Индия.

тым жилкованием, часто встречающиеся в верхнепалеозойских (преимущественно, пермских) отложениях Гондваны и подчас образующих массовые скопления. По мнению многих исследователей, именно листья глоссоптериса послужили материнским веществом угольных месторождений Южного полушария. С самого начала и долгое время позже глоссоптерис относили к папоротникам.

Впервые репродуктивный орган, принадлежавший глоссоптеридам, был описан О.Фейстмантелем под названием *Dictyopteridium sporiferum* [9]. Диктиоптеридиум, обнаруженный в пермских отложениях Индии, представлял собой ланцетовидный фолиарный* орган, к одной из

* Фолиарный — имеющий листовую природу, уплощенный, листопоподобный.

сторон которого при жизни растения прикреплялись семена. Таким образом, выяснилось, что глоссоптериды — совсем не папоротники, а голосеменные.

Позднее, в 1902 г., также из пермских отложений Индии, французским палеоботаником Р.Зейллером был описан семенной орган *Ottokaria bengalensis*, тоже без сомнения принадлежавший глоссоптеридам.

Интенсивное изучение репродуктивных органов глоссоптерид началось с появления серии интересных и хорошо иллюстрированных работ Э.Пламстэд [10, 11]. Пламстэд сделала вывод о двуполости некоторых из фруктификаций** глоссопте-

** Фруктификации — общий термин, применяющийся ко всем органам размножения высших растений, безотносительно их пола.

рид, считая, что они имели форму двустворчатых капсул, однако дальнейшие наблюдения заставили большинство палеоботаников отказаться от этой интерпретации [12].

Пламстэд описала несколько типов фруктификаций глоссоптерид, отнесенных ею к разным родам. То, что описанные Пламстэд структуры были репродуктивными органами, не вызвало никаких сомнений. Однако интерпретации каждого конкретного остатка оказались весьма сложными, неоднозначными, и породили острую дискуссию. Мнения всех ведущих специалистов по систематике палеозойских голосеменных были опубликованы вместе с первоописанием фруктификаций глоссоптерид на страницах «Transactions of the Geological Society of South Africa». О несомненно важном

значении сделанного Пламстэд открытия высказались Х.Томас, В.Н.Эдвардс, Т.М.Харрис, Дж.Уолтон, Р.Н.Лаханпал, С.Мэмэй, Р.Кройзель, В.Йонгманс, а самой Пламстэд была предоставлена возможность ответить на развернувшуюся полемику и некоторые критические замечания в том же номере журнала [10].

Основные вопросы, касающиеся морфологической интерпретации как генеративных, так и вегетативных органов глоссоптерид и определения таксономического статуса этой группы растений, связаны, во-первых, с установлением моноили полифилетичности глоссоптерид, а во вторых — выявлением основных черт архетипа голосеменных, относящихся к глоссоптеридам, при условии их монофилетического происхождения.

Кроме этих проблем, существует довольно много более частных вопросов, касающихся установления пола некоторых из репродуктивных органов, вероятно, принадлежавших глоссоптеридам, уточнения ориентировки самих репродуктивных органов (например, адаксиальной или абаксиальной* ориентировки фертильной части женских фертиллигеров**) и т.д.

С проблемой моно- или полифилетического происхождения глоссоптерид напрямую связано выяснение степени типологической общности репродуктивных органов (как мужских, так и женских), возможно, принадлежавших этой группе растений.

В настоящее время с листьями *Glossopteris* прямо или на основе косвенных наблюдений связываются около тридцати разных типов органов размно-

жения, относящихся к разным родам. Поскольку органы размножения глоссоптерид очень сильно различаются, они были разделены на несколько семейств. Эти сведения с различными вариациями повторяются практически во всех современных учебниках палеоботаники.

Вот с таким багажом научных проблем я и оказался в музейных фондах.

Что обнаружилось?

Первый сделанный мной вывод, ставший неожиданностью, состоял в том, что, без сомнения, разные формы сохранности органов гондванских глоссоптерид были описаны под разными видовыми и родовыми названиями. Действительно, если орган деформировался в одной плоскости, на нем хорошо читались морфологические элементы, попавшие на плоскость сжатия, а если тот же орган деформировался сбоку, то эти элементы скрадывались, а подчеркивались, наоборот, другие. Без детального и глубокого морфологического анализа большой выборки остатков разных форм сохранности палеоботаникам, описывавшим эти органы, разобратся в тонкостях строения было очень трудно. Видимо, отчасти по этой причине таксономическое разнообразие репродуктивных органов глоссоптерид в настоящее время несколько завышено. Прекрасной иллюстрацией этой мысли может служить недавно опубликованная статья Р.Превека с соавторами [13], в которой на основании детального изучения фруктификаций глоссоптерид из Южной Африки описан новый род *Bifariata*. Разные формы сохранности этих фруктификаций в той или иной степени соответствуют, по меньшей мере, трем ранее установленным родам — *Scutum*, *Hirsutum* и *Ottokaria*.

Второй вывод был связан с тем, что в одной и той же кол-

лекции растительных остатков, собранной из одного слоя и явно характеризующей одно и то же исходное растительное сообщество, репродуктивные органы глоссоптерид, несмотря на присутствие синонимичных родов, все же так очень существенно различались и явно принадлежали двум-трем разным морфологическим архетипам, несмотря на то, что материнские растения и тех, и других обладали листьями одного и того же типа «глоссоптерис».

Биологическая подоплека этого явления, на мой взгляд, могла быть обусловлена следующим.

Глоссоптериды, произраставшие в одних и тех же растительных сообществах, возможно, существенно различались своей репродуктивной стратегией, несмотря на очевидную таксономическую близость.

В качестве примера можно взять широко известное среди специалистов индийское местонахождение листьев глоссоптерис, вместе с которыми встречаются различные фруктификации. Это местонахождение называется Кандаппа, расположено оно в индийском штате Орисса. Знаменито оно, помимо интересных, а подчас и уникальных палеоботанических находок, красивым золотистым оттенком листьев глоссоптерид, который растительные остатки приобретают вследствие вторичной минерализации.

В Кандаппе (как, впрочем, и во многих других местонахождениях ископаемых остатков глоссоптерид) встречаются женские фруктификации глоссоптерид двух базовых типов. Оба типа представляют собой фертиллигеры. Фертиллигеры первого типа относительно крупные; обычно их относят к роду *Scutum*. Они несут большое количество (несколько десятков) мелких, округлых, лишенных окрыления семян. Фертиллигеры второго типа, наоборот, относительно небольшие. Фруктификации этого типа из Кандаппы от-

* Абаксиальная сторона — сторона листа или любого другого органа, обращенная от несущей его оси, адаксиальная сторона — сторона листа или любого другого органа, обращенная к несущей его оси.

** Фертиллигеры — органы размножения, прикрепляющиеся к осевой части практически неизменных листьев.

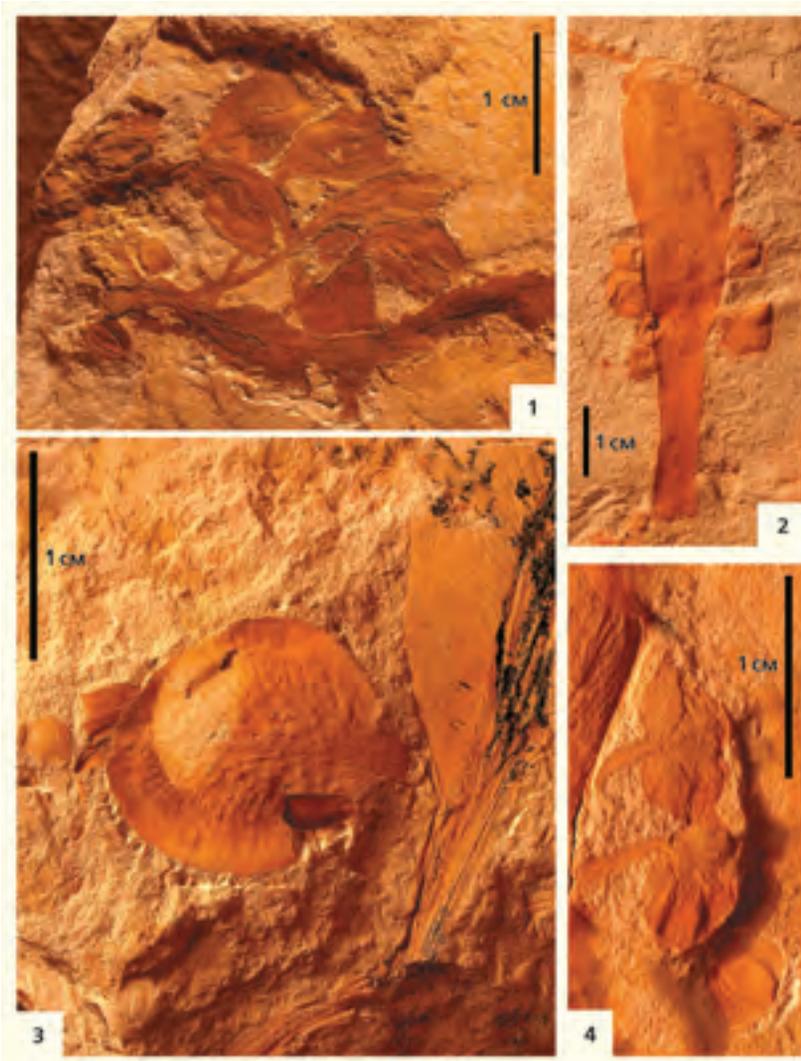
носят к родам *Partha* и *Denkania*, отличия между которыми, возможно, связаны с индивидуальным возрастом органа, попавшего в захоронение, и типом его сохранности. Отдельный семенной орган этого типа продуцировал от одного до десяти семян, но более крупных размеров и с хорошо развитой крылаткой.

Можно предположить, что условия существования в одних и тех же сообществах с низким видовым разнообразием, но плотно заселенных, вынудили глоссоптерид использовать две разных репродуктивных стратегии. Растения с женскими репродуктивными органами типа скутума (*Scutum*) и целого ряда других близких родов (*Bifariata*, *Cistella*, *Estcourthia*, *Hirsutum*, *Jambadostrobos*, *Lanceolatus*, *Ottokaria*, *Pluma*, *Plumsteadia*, *Plumsteadiostrobos*, *Venustostrobos*), образовавшие большое количество мелких бескрылых семян, были барохорами*. Их семена, отпадая от семенного органа, падали под действием силы тяжести недалеко от материнского растения. В условиях плотной заселенности шанс выжить — прорасти — у этих семян был небольшим, поэтому растение компенсировало его большим количеством продуцируемых семян.

Растения с женскими репродуктивными органами типа парта (*Partha*) и других близких родов (*Denkania*, *Lidgettonia*, *Rusangea*) продуцировали небольшое количество относительно крупных семян, снабженных хорошо развитой крылаткой. Эти растения были анемохорами**. Их семена разносились ветром на большие расстояния, далеко от материнского растения, по-

* Барохория — самопроизвольное осыпание зрелых семян или спор под действием силы тяжести, свойственна видам с высокой плодovitостью и длительной жизнеспособностью семян.

** Анемохория — разнос семян или спор воздушными течениями: распространение парящих и планирующих форм и перенос ветром по поверхности почвы, воды или снежного наста опавших.



Женские репродуктивные органы глоссоптерид из пермского местонахождения Кандаппа, штат Орисса, Индия: 1 — *Denkania indica*, латерально деформированный семенной орган; 2 — *Partha spathulata*, полностью сохранившийся фертиллигер. 3 — *Scutum sahnii*, к нижней (фертильной) поверхности этого семенного органа прикреплялись многочисленные округлые семена, лишённые крылатки. 4 — *Partha spathulata*, справа внизу видно семя с хорошо развитым окрылением.

этому шанс выжить вне перенаселенного исходного сообщества у этих семян был гораздо выше. Прямое следствие этого — меньшее количество семян, формировавшихся фертиллигерами второго типа. Видимо, сходное разделение репродуктивной стратегии за счет смещения акцентов в диссеминации (т.е. в типе распространения семян) было свойственно глоссоптеридам на всем пространстве Гондваны. Сам этот про-

цесс хорошо вписывается в концепцию супраидиадаптивных преобразований, предложенную автором [14].

Палеоэкология глоссоптерид и палеопочвы

В каких условиях существовала гондванская растительность и какое место занимали в ней глоссоптериды? Для ответа на эти вопросы надо вернуться

к антарктическим находкам вертебрарий — корней глоссоптерид, которые сохранились *in situ* в гидроморфных палеопочвах, образовавшихся в прибрежной части обширного, скорее всего, пресноводного бассейна.

Подробно вся логика рассуждений, связанных с реконструкцией ландшафтных условий произрастания глоссоптерид, изложена в специальной статье, опубликованной в большом сборнике, посвященном научным результатам российских геолого-геофизических исследований Антарктиды [15]. Основной же вывод, к которому мы пришли, таков, что совместное нахождение вертебрарий вместе с многочисленными и неплохо сохранившимися побегами хвощевидных, явно произраставших в хорошо увлажненных экотопах, указывает на то, что и глоссоптериды могли селиться непосредственно в прибрежной части, скорее всего, на периодически подтопляемых косах или барах. Остатки вертебрарий в разрезах у озера Бивер обычно приурочены к песчаным прослоям. Это наблюдение хорошо согласуется с представлениями о глоссоптеридах как о главных углеобразователях в пермском периоде в Южном полушарии. Отсюда и связь инситных вертебрарий с гидроморфными палеопочвами.

Подведем итоги

В заключение обратимся к глоссоптеридам как группе растений. В какой степени ее можно считать естественным таксоном, а не сборной группой и какие же репродуктивные органы ее предшественникам были свойственны?

Из всего разнообразия фруктификаций, когда-либо относившихся к глоссоптеридам, можно вычленить несколько отчетливых типов, обладающих общим планом строения, однозначно свидетельствующим о едином предке и монофилетичности глоссоптерид как группы. Мор-



Женские репродуктивные органы глоссоптерид: 1 — *Scutum*, показаны мелкие округлые семена, сидящие на фертильной стороне семеносного органа; 2 — *Hirsutum*, репродуктивный орган обращен фертильной стороной к бракtee; 3 — *Ottokaria* (род, очень близкий к родам *Scutum* и *Venustostrobis*); на реконструкции показаны круглые рубцы от опавших семян; 4, 5 — *Scutum*, репродуктивные органы, различающиеся степенью васкуляризации крыла окружающего фертильную часть. Авторские реконструкции по образцам, изображенным Э.Пламстэд [10, 11].

фологический архетип глоссоптерид (класс *Glossopteridopsida*) складывается из сочетания древесин с анатомическим типом *Araucarioxylon*, листьев, относящихся в изолированном состоянии к родам *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Palaeovittaria* и близким типам, корневых систем *Vertebraria*, и репродуктивных органов, представляющих собой

фертиллигеры. Термин *фертиллигер* принимается как для женских, так и для мужских репродуктивных органов в соответствии с трактовкой, предложенной Д.Пантом [12]. Мужские фертиллигеры несли компактные гроздевидные собрания спорангиев, продуцировавших двумешковую стриадную пыльцу. Женские фруктификации глоссоптерид —



Мужские репродуктивные органы глоссоптерид: 1, 3 — *Eretmonia*, 2 — *Glossotheca* (по разным авторам, с изменениями).

это уплощенные листоподобные органы округлых, линейно-ланцетных, ланцетовидных или округлых очертаний, часто с хорошо развитой васкуляризацией*, с отчетливыми анастомозами, расположенными между соседними жилками. К одной из сторон семеносного органа (предположительно, абаксиальной) прикреплялись многочисленные семена, обычно мелкие, бескрылые или более крупные и снаб-

* Васкуляризация — расположение проводящих элементов в побегах, листьях и других органах высших растений.

женные крылом. Своеобразие морфологического архетипа глоссоптерид однозначно оправдывает отнесение их к самостоятельному классу голосеменных растений. Поскольку женские репродуктивные органы глоссоптерид обладают существенной листоподобностью и во многих случаях демонстрируют тот же тип жилкования, что и нормальные листья, можно предположить, что прямыми предками глоссоптерид были примитивные позднедевонские или раннекаменноугольные птеридоспермы с немодифициро-

ванными фертильными (семеносными) вайями.

Другие репродуктивные органы (женские фруктификации *Arberia*, *Derbyella*, *Dolianitia*, мужские фруктификации *Nesowalesia*, органы размножения неопределенного пола *Utkalia*) невозможно привести в соответствие с классическим морфологическим архетипом строения репродуктивных органов глоссоптерид. Известны эти роды по отдельным находкам изолированных органов. Скорее всего, они принадлежали другим группам высших растений, которых было вполне достаточно в растительности Гондваны, но, в отличие от глоссоптерид, они не были безусловными доминантами. Роды *Arberia* и *Dolianitia*, по моему убеждению, представляют собой фоллиарные трехмерно-ветвящиеся (*Arberia*) и уплощенные (*Dolianitia*) семеносные системы, принадлежавшие «предгинкгофитам»**, особому порядку голосеменных, анцестральному по отношению к настоящим гинкговым (*Ginkgoales*). Древнейшие гинкгофиты с фоллиарными семеносными органами были широко распространены в пермское время в Приуралье, но очень близкие формы известны в карбоне и перми как Евразии, так и Гондваны.

Глоссоптериды были безусловными доминантами в растительности Гондваны, однако «эмигранты» этой группы проникали довольно далеко на север, где они встраивались в качестве аксессуарных элементов в фитоценозы других биомов.

Растительность, покрывавшая обширные просторы Гондваны в конце палеозойской эры, разительным образом отличалась от располагавшейся севернее теплолюбивой евразийской растительности экватори-

** Предгинкгофиты — группа позднепалеозойских голосеменных с уплощенными листоподобными семеносными органами, от которой, предположительно, произошел порядок гинкговых.



Растительность Гондваны. В подлеске зарослей глоссоптерид (с характерными языковидными листьями с сетчатым жилкованием) видны хвощевидные ранигании, предпочитающие хорошо увлажненные экотопы.

ального пояса. Попав в гондванский лес, мы в первую очередь увидели бы наших знакомых — глоссоптерид, представленных древовидными и кустарниковыми растениями с длинными и широкими ланцетовидными листьями с характерным сетчатым жилкованием. В подлеске нам встретились бы немногочисленные папоротники, а по берегам мелководных озер — хвощевидные родов филлотека и ранигания. Сколько еще загадок хранит этот удивительный лес, проникнуть в который нам помогло путешествие в сердце Гондваны...■

Исследования поддержаны РФФИ, грант № 11-05-92692-ИНД_а

Литература

1. 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, Palaeogeography and Resources. 1998. V.110. №1—2. P.323—343.
2. Pigg K.B., Nisbida H. The significance of silicified plant remains to the understanding of *Glossopteris*-bearing plants: an historical review // Jour. Torrey Botanical Society. 2006. V.133. №1. P.46—61.
3. Nisbida H., Pigg K.B., Kudo K., Rigby J.F. Zooidogamy in the Late Permian genus *Glossopteris* // Jour. Plant Research. 2004. V.117. P.323—328.
4. Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Заварзин Г.А. Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к эвкариотам // Природа. 1996. №6. С.54—67.
5. Мейен С.В. Из истории растительных династий. М., 1971.
6. Мейен С.В. Следы трав индейских. М., 1981.
7. Сенников А.Г., Голубев В.К. Вязниковская фауна: черты экологического кризиса // Природа. 2006. №7. С.39—48.
8. Наугольных С.В. Флора в преддверии пермо-триасового кризиса // Природа. 2006. №7. С.49—58.
9. Feistmantel O. The fossil flora of the Gondwana system (Lower Gondwana). 2. The flora of the Damuda and Panchet Divisions // Geol. Surv. India. Mem., Palaeontol. Indica (Calcutta). 1880. V.XII. Iss.III. №1. P.1—77.
10. Plumstead E.P. Description of two new genera and six new species of fructifications borne on *Glossopteris* leaves // Trans. Geol. Soc. South Africa. 1952. V.LV. P.281—328.
11. Plumstead E.P. Further fructifications of the *Glossopteridae* and a provisional classification based on them. The habit of growth of *Glossopteridae* // Trans. Geol. Soc. South Africa. 1958. V.LXI. P.51—94.
12. Pant D.D. Reproductive biology of the *Glossopterids* and their affinities // Bull. Soc. bot. France. 1987. V.134. №2. P.77—93.
13. Prevec R., McLoughlin S., Bamford M.K. Novel double wing morphology revealed in a South African ovuliferous glossopterid fructification: *Bifariaia intermittens* (Plumstead, 1958) comb. nov. // Review of Palaeobotany and Palynology. 2008. V.150. P.22—36.
14. Наугольных С.В. Как одна экологическая ниша два рода прокормила // Природа. 2012. №4. С.31—38.
15. Наугольных С.В., Лунев П.И. Палеоэкологические условия произрастания гигро- и гидрофильных палеофитоценозов Гондваны (на примере пермской флоры северной части гор Принс-Чарльз, Восточная Антарктида) // Научные результаты российских геолого-геофизических исследований в Антарктике. Вып.2. СПб., 2009. С.26—41.