

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



Форапонова Татьяна Сергеевна

**ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ПОГРАНИЧНОГО
КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА ПРИКАМЬЯ**

Специальность 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель

Евгений Владимирович Карасев,

с.н.с., к.б.н.

Москва – 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1. КРАТКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ.....	11
1.2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ СРЕДНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ.....	11
1.3. ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СЕВЕРНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО КЛАСТЕРА.....	20
1.4. ФИТОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ СХЕМЫ, РАЗРАБОТАННЫЕ ДЛЯ СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ.....	24
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	26
2.1. МАТЕРИАЛ.....	26
2.2. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА	28
2.3. МЕТОДЫ.....	32
2.4. ТЕРМИНОЛОГИЯ	33
ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.....	35
ОТДЕЛ ВRYOPHYTA	35
ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA.....	36
ОТДЕЛ PINOPHYTA	38
Класс Ginkgoopsida.....	38
Класс Cycadopsida	49
Класс Vojnovskyopsida	50
Класс Pinopsida.....	51
Форм-роды отдела Pinophyta.....	55
Дисперсные семена	63
ГЛАВА 4. ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ РОДА <i>PERMOTHECA</i>	67
4.1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОДЕ <i>PERMOTHECA</i> , ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И СОСТАВЕ.....	67
4.2. ДЕТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВ, ВКЛЮЧЕННЫХ В РОД <i>PERMOTHECA</i> , И ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ.....	68
4.2.1. Виды рода <i>Permotheca</i> , с высокой вероятностью связанные с порядком Peltaspermales	68
4.2.2. Виды рода <i>Permotheca</i> , предположительно связанные с Peltaspermales или Ginkgoales.....	69
4.2.3. Виды рода <i>Permotheca</i> , для которых неизвестна систематическая принадлежность.....	72
4.3. ПРЕДЛАГАЕМАЯ ТРАКТОВКА РОДА <i>PERMOTHECA</i>	73
ГЛАВА 5. ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОГРАНИЧНОМ КАЗАНСКО-УРЖУМСКОМ ИНТЕРВАЛЕ.....	76

5.1. СРАВНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ, ОТНОСЯЩИХСЯ К СЕВЕРНОМУ И ЮЖНОМУ ГЕОГРАФИЧЕСКИМ КЛАСТЕРАМ	76
5.1.1. Таксономический состав ископаемых растений из местонахождений южного географического кластера.....	76
5.1.2. Количественное соотношение родов ископаемых листьев в фитоориктоценозе местонахождений Чепаниха и Костоваты.....	80
5.1.3. Соотношение ископаемых флор пограничного казанско-уржумского интервала северного и южного географических кластеров.....	81
5.2. АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕ- И ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ	83
5.2.1. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом казанского яруса Татарстана и Самарской области.....	84
5.2.2. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом уржумского яруса Восточно-Европейской платформы.....	86
5.2.3. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом северодвинского и вятского ярусов Восточно-Европейской платформы.....	89
5.2.4. Определение возраста местонахождений Костоваты и Чепаниха фитостратиграфическим методом	90
5.3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ.....	92
ГЛАВА 6. РЕКОНСТРУКЦИЯ CO₂	102
6.1. РАСТЕНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ УРОВНЯ CO ₂ ПРОШЛОГО	102
6.2. МЕТОДИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ SD И SI В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ.....	104
6.3. КОРРЕКЦИЯ СОВРЕМЕННОЙ СТАНДАРТИЗАЦИИ МАКЭЛВАЙН	107
6.4. РАСЧЕТ УРОВНЯ CO ₂	110
6.5. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ РЕКОНСТРУКЦИИ УРОВНЯ CO ₂ МЕТОДОМ УСТЫЧНЫХ КОЭФФИЦИЕНТОВ	111
ВЫВОДЫ	114
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	116
ПРИЛОЖЕНИЯ	130
ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ	139
ФОТОТАБЛИЦЫ	1

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы диссертации: Работа посвящена изучению ископаемых растений из пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы, к которому приурочен ряд местонахождений ископаемой флоры, чей возраст варьирует от позднеказанского до уржумского. Актуальность исследования обосновывается несколькими причинами.

Во-первых, на фоне относительно хорошо изученных флор близковозрастных местонахождений соседних регионов, а точнее, казанской флоры Татарстана (Есаулова, 1986) и верхнепермской флоры района рек Сухона и Малая Северная Двина (Гоманьков, Мейен, 1986; Karasev et al., 2018), верхнеказанская и уржумская флоры Восточно-Европейской платформы изучены в меньшей степени, особенно это касается уржумской флоры. Связано это, в частности, с тем, что богатые флористические местонахождения в уржумском ярусе Восточно-Европейской платформы практически отсутствуют. Флора, наиболее близкая по возрасту к уржумской флоре, происходит из отложений, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу, который, как полагается на данный момент, охватывает верхнюю часть казанского яруса и часть уржумского яруса (Гоманьков, 2012; Gomankov, 2020). Вновь богатые флорой местонахождения находят лишь в верхней части северодвинского и середине вятского ярусов. Из них подробно изучена татариновая флора (Гоманьков, Мейен, 1986). Монографические исследования казанской флоры Восточно-Европейской платформы не проводились с 1980-х годов (Владимирович, 1984; Есаулова, 1986), и современные представления о казанской флоре, ее видовом составе и стратиграфическом распространении свойственных ей элементов до сих пор в значительной степени основаны на результатах этих работ, однако остается значительный пласт нерешенных вопросов. Например, некоторые роды ископаемых растений, широко применяемые в палеоботанической практике, требуют ревизии. В частности, род *Permotheca* (Zalessky) Forapova et Karasev, который используется для обозначения пыльцевых органов голосеменных, как предполагается, порядка Peltaspermales (Гоманьков, Мейен, 1986; Наугольных, 2007), требует пересмотра. В пермских флорах Восточно-Европейской платформы этот род достаточно широко распространен, в его составе описано 11 видов, четыре из них встречаются в отложениях пограничного казанско-уржумского интервала (Форапонова, 2018, Форапонова, Карасев, 2021a), но правомерность отнесения к Peltaspermales большей части известных видов *Permotheca*, и в особенности типового вида (Forapova, 2022), вызывает сомнения.

Флора пограничного казанско-уржумского интервала Русской платформы на данный момент изучается достаточно активно, но пока работы по этой теме затрагивают в основном частные вопросы описания состава комплексов конкретных местонахождений (Gomankov, 1995, Гоманьков, 1997) или систематики ископаемых растений этой флоры (например, Гоманьков,

2008, 2021, 2022). Работы обзорного или аналитического характера пока немногочисленны (Моров и др., 2016; Гоманьков, 2018b; Gomankov, 2020).

Во-вторых, в пермском периоде происходила постепенная смена палеофитной флоры на мезофитную. Этот переход происходил несинхронно в разных частях планеты и занял несколько миллионов лет (Мейен, 1972, 1987; Добрускина, Дуранте, 2004; DiMichele et al., 2008). Первые проявления этого процесса отмечаются уже в конце ранней перми, а заключительные – в конце триаса (Добрускина, Дуранте, 2004). На территории Русской платформы смена палеофита на мезофит отчетливо проявляется уже в поздней перми (Гоманьков, Мейен, 1986), но началась значительно раньше. Некоторые элементы, более характерные для более поздних периодов, например, представители класса *Ginkgoopsida* и порядка *Peltaspermales*, получают распространение уже в кунгуре и иногда даже доминируют в целых сообществах. Несмотря на это, кунгурская флора ближе к флоре палеофитного типа, чем мезофитного, за счет присутствия разнообразных споровых растений и ранних хвойных сем. *Walchiaceae* и *Voltziaceae*, которые традиционно считаются палеофитными элементами (Наугольных, 1998, 2007). Казанская флора также близка к флоре палеофитного типа. В её составе разнообразны и распространены членистостебельные и папоротники, но формируются сообщества, в которых доминируют элементы, позднее получающие распространение в триасе, такие как *Peltaspermales* и некоторые группы папоротников (Есаулова, 1986). Верхнепермская татариновая флора характеризуется доминированием элементов, более характерных для мезозойских флор, таких как *Peltaspermales* и другие *Ginkgoopsida* и хвойные. Единственными элементами в составе татариновой флоры, которые традиционно считаются палеофитными, являются протосфагновые мхи (Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1987). Проведенное исследование позволило уточнить, какое место занимает флора пограничного казанско-уржумского интервала в этой последовательности, и какую роль она сыграла в процессе смены казанской флоры на татариновую.

В-третьих, ранее было показано, что смена флористических комплексов в средне-верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы в значительной степени обусловлена постепенным потеплением климата, а эволюционные изменения играли второстепенную роль (Гоманьков, 2018b; Gomankov, 2020). Это непосредственно относится и к флоре пограничного казанско-уржумского интервала, в которой можно выделить последовательность сменяющих друг друга этапов, обусловленных, по-видимому, климатическими изменениями (Gomankov, 2020). В связи с этим, в работе уделяется внимание реконструкции уровня CO_2 в палеоатмосфере перми. Традиционно считается, что концентрация углекислого газа в атмосфере оказывает влияние на среднюю температуру на планете. Ископаемые растения являются удобным инструментом для реконструкции уровня CO_2 в палеоатмосфере и активно изучаются для этих целей (Beerling, Chaloner, 1992, 1994; Chaloner,

McElwain, 1997; McElwain, 1998; Royer, 2001; Cleal et al., 1999; Schmidt et al., 2011 и др.), однако средне- и верхнепермские растения Восточно-Европейской платформы ранее для этого не использовались. Реконструкция уровня углекислого газа в палеоатмосфере перми представляет интерес также и по другой причине. По результатам исследований (например, Berner, 2001, 2006), пермский период характеризовался низким содержанием CO₂ в атмосфере, сравнимым с современным, что может позволить тестировать на пермском материале современные модели изменения уровня CO₂. В данной работе представлены первые результаты по реконструкции уровня CO₂ в палеоатмосфере перми с использованием среднепермских ископаемых растений Восточно-Европейской платформы и оцениваются перспективы дальнейшего развития этого направления (Форапонова, Карасев, 2021b).

Материал и методы: Материал представлен коллекциями ископаемых растений из местонахождений Костоваты и Чепаниха (Удмуртия, верхнеказанский подъярус, биармийский отдел пермской системы) и ископаемыми листьями *Peltaspermales* рода *Phylladoderma* Zalesky (сем. Angaropeltaceae) из филладодермовой толщи тальбейской свиты на р. Адзьва (Печорский бассейн, татарский отдел пермской системы). В сумме было изучено более 450 образцов и изготовлено более 70 препаратов для световой микроскопии. Образцы из Чепанихи и Костоват были собраны группой сотрудников Палеонтологического института им. А.А. Борисяка (ПИН РАН) под руководством Д.Е. Щербакова в 2016 году и лично автором в составе полевого отряда ПИН РАН под руководством Е.В. Карасева в 2021 году. Образцы из Печорского бассейна были собраны М.С. Игнатовым (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, ГБС РАН), И.А. Игнатьевым (Геологический институт, ГИН РАН) и Ю.В. Мосейчик (ГИН РАН) в 2011 году и переданы для изучения в лаб. палеоботаники ПИН РАН М.С. Игнатовым. Материал хранится в ПИН РАН. №№ коллекций 5563, 5564, 5483. Кроме того, был изучен типовой и сравнительный материал из коллекций Геологического музея им. А.А. Штуkenберга Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета (ГМ КФУ, Казань), коллекций М.Д. Залесского в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР, Санкт-Петербург), а также коллекций из Чепанихи и Костоват, собранных А.В. Гоманьковым и хранящихся в Ботаническом институте РАН (БИН РАН, Санкт-Петербург).

В работе были использованы классический метод мацерации, изучение макроостатков растений при помощи стереомикроскопа, просвечивающая световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ), эпидермально-кутикулярный анализ, метод устьичных коэффициентов.

Цель работы: ревизия таксономического разнообразия ископаемой флоры Субангарской области из пограничного казанско-уржумского интервала и установление ее взаимоотношений с более древней казанской и более молодой татариновой флорами (на примере ископаемых

растений верхнеказанских отложений Удмуртского Прикамья).

Задачи:

1. Изучить морфологическое и эпидермально-кутикулярное строение ископаемых растений из верхнеказанских (среднепермских) местонахождений Удмуртии Чепаниха и Костоваты и определить их таксономическую принадлежность;
2. Провести анализ видов, входящих в род пыльцевых органов *Permotheca*, и скорректировать систематическое положение рода;
3. Сравнить ископаемую флору пограничного казанско-уржумского интервала с более древней казанской и более молодой татариновой флорами;
4. Реконструировать содержание CO₂ в палеоатмосфере с помощью изучения позднеказанских и более молодых пермских ископаемых растений и оценить климатические изменения в это время, а также перспективность данного подхода для дальнейших исследований пермских ископаемых растений.

Объект исследования: флора пограничного казанско-уржумского интервала Приуралья.

Предмет исследования: коллекции ископаемых растений позднеказанского возраста из местонахождений Чепаниха и Костоваты (Удмуртия).

Научная новизна: Получены новые данные о разнообразии ископаемых растений из отложений пограничного казанско-уржумского интервала. Значительно расширены представления о разнообразии ископаемых растений в местонахождениях Чепаниха и Костоваты, которые являются самыми богатыми известными местонахождениями ископаемых растений, расположенными около казанско-уржумской границы на территории Удмуртского Прикамья. Описан новый вид – *Permotheca* (?) *musiformis* Foraponova et Karasev. Географическое распространение хвойных сем. Sashiniaceae в казанско-уржумское время расширено на центральную часть Русской платформы. Дана трактовка рода *Permotheca* как форм-рода отдела Pinophyta. Приведено систематическое описание всех изученных ископаемых растений из верхнеказанских отложений Удмуртского Прикамья, снабженное иллюстративным материалом. Проведен анализ развития средне- и позднепермских флор Восточно-Европейской платформы с точки зрения смены палеофита на мезофит. Показано, что около казанско-уржумской границы происходит смена доминантов, которые некоторое время сосуществовали на одной территории. Впервые реконструирован уровень CO₂ на материале ископаемых растений из среднепермских отложений Восточно-Европейской платформы. Содержание CO₂ в позднем казанском веке реконструировано на уровне около 340 ppm. Для метода устьичных коэффициентов скорректирована современная стандартизация и предложено для реконструкции уровня CO₂ в периоды с высокой и низкой концентрацией атмосферного углекислого газа использовать карбоновую и современную стандартизации соответственно.

Теоретическая и практическая значимость работы: Полученные данные о разнообразии ископаемых растений из пограничного казанско-уржумского интервала расширяют представления о биоразнообразии в средней перми и могут быть использованы для коррекции существующих флостратиграфических представлений. Проведенный анализ флористических изменений около казанско-уржумской границы вносит вклад в представления о процессе смены палеофита на мезофит и смены казанской флоры на татариновую. Рассчитанные количественные данные о содержании CO₂ в палеоатмосфере имеют важное значение для понимания закономерностей климатических изменений на Земле. Коррекция современной стандартизации метода устьичных коэффициентов и предложенный методический подход позволит более корректно использовать метод и улучшить его в будущем. Полученные результаты могут использоваться для преподавания в высших учебных заведениях.

Научные положения, выносимые на защиту:

1. В комплексе ископаемых растений из терминальных отложений казанского яруса Удмуртского Прикамья дополнительно установлено 9 новых форм из 7 родов, в том числе 5 родов, ранее здесь не известных. Описан новый вид – *Permotheca (?) musaformis*. Расширено географическое распространение сем. Sashiniaceae (хвойные) в казанско-уржумское время на центральную часть Восточно-Европейской платформы.
2. Род пыльцевых органов *Permotheca* трактуется как форм-род отдела Pinophyta.
3. Обоснован переходный характер ископаемой флоры пограничного казанско-уржумского интервала между классической казанской и татариновой флорами. Флора пограничного казанско-уржумского интервала интерпретируется как постпалеофитная.
4. Впервые реконструирован уровень атмосферного CO₂ на материале ископаемых растений из средней перми Восточно-Европейской платформы и верхней перми Печорского бассейна. Содержание CO₂ в атмосфере в конце казанского века было близко к современному (~340 ppm) и повысилось к поздней перми до ~470 ppm. Пересмотрен подход к использованию метода устьичных коэффициентов: скорректирована современная стандартизация, для реконструкции уровня углекислого газа в периоды с высокой и низкой концентрацией атмосферного CO₂ соответственно используются карбоновая и современная стандартизации.

Апробация и внедрение результатов: По результатам исследования опубликованы 2 статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI и РИНЦ, и 7 тезисов докладов. Они были представлены на 14, 15 и 18 Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2017, 2018, 2022), 10th European Palaeobotany-Palynology conference (Дублин, Ирландия, 2018), 10 чтении памяти А.Н. Криштофовича (Санкт-Петербург, 2019), 19th International Congress on the Carboniferous and Permian (Кельн, Германия, 2019) и на Палеоботаническом онлайн семинаре (2021).

Публикации по теме диссертации:

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Проблемы систематики пыльцевых органов рода *Permotheca* Zalesky из перми Субангариды // Палеонтол. ж. 2021. № 6. С. 104–117.

Статьи в иностранных журналах, рецензируемых WoS и Scopus

1. Foraponoval T. First data on *in situ* pollen of *Permotheca sardyensis* Zalesky 1929 from the middle Permian of the Russian Platform // Paläontologische Zeitschrift. 2022. V. 33. № 4. P. 137–151.

Тезисы докладов

1. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Разнообразие синангиев рода *Permotheca* в уржумских отложениях местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Тезисы докладов Четырнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2–4 октября 2017). М.: ПИН РАН. 2017. С. 37.
2. Foraponoval T. New data on peltaspermalean *in situ* pollen from the Permian of the Russian Platform // 10th European Palaeobotany-Palynology conference, 12–17 August 2018, Dublin. Dublin: University College Dublin. 2018. P. 209.
3. Форапонова Т.С. Новые данные о пыльце *in situ* в спорангиях *Permotheca* // Тезисы докладов Пятнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2–4 октября 2018). М.: ПИН РАН. 2018. С. 35.
4. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о флоре из казанско-уржумского местонахождения Чепаниха (Россия, Удмуртия) // Тезисы X чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 23–27 сентября 2019). С.-Пб.: БИН РАН. 2019. С. 54.
5. Foraponoval T. First data on *in-situ* pollen from synangia of *Permotheca* type-species from the Middle Permian of the Russian Platform // Abstracts, 19th International Congress on the Carboniferous and Permian, Cologne, July 29–August 2, 2019. Kölner Forum Geol. Paläont. V. 23. 2019. P. 107.
6. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Реконструкция pCO₂ на основании изучения кутикул палеозойских растений // Палеоботанический онлайн семинар. М.: ПИН РАН. 2021. С. 20–21.
7. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о концентрации атмосферного CO₂ для поздней перми Печорского бассейна // Тезисы докладов Восемнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 17–18 октября 2022). М.: ПИН РАН. 2022. С. 42.

Прочие публикации:

1. Соколова А.Б., Карасев Е.В., Теклёва М.В., Форапонова Т.С. Возможности флюоресцентной микроскопии в палеоботанических исследованиях // Палеострат-2022. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. М.: ПИН РАН. 2022. С. 61.
2. Форапонова Т.С., Храмов А.В. Пыльца на пермских насекомых — первые шаги к

насекомоопылению // Программа и тезисы XI чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 13–15 сентября 2022). С.-Пб.: БИН РАН. 2022. С. 27.

3. Khramov A.V., Forapontova T., Węgierek P. The earliest pollen-loaded insects from the Lower Permian of Russia // *Biology letters*. 2023. V. 19. № 3. P. 20220523.

Объем и структура работы: Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы из 227 наименований, среди которых 98 на иностранных языках, приложений и 25 фототаблиц и объяснений к ним. Работа содержит 12 рисунков и 7 текстовых таблиц, 3 из которых включены в приложения. Общий объем работы составляет 129 страниц без приложений, а также фототаблиц и подписей к ним.

Благодарности: Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Е.В. Карасеву за помощь на всех этапах подготовки работы, а также Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН) и Н.П. Масловой (ПИН РАН) за их активную помощь при подготовке работы, Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) и коллегам (Д.В. Василенко, А.С. Башкуеву, А.С. Фелькер, М.М. Тарасенковой), участвовавшим в сборе материала в 2016 году, и А.С. Бакаеву (ПИН РАН) и Н.И. Устинову за помощь в сборе материала в 2021 году, А.В. Гоманькову за возможность ознакомиться с коллекциями в БИН РАН, предоставленный для исследования материал и подробные разъяснения некоторых теоретических и практических вопросов, М.С. Игнатову (ГБС РАН) за переданный для изучения материал, Р.Д. Петровой (ГМ КФУ), Н.М. Кадлец (ЦНИГР) и Т.В. Куражевой (ЦНИГР) за возможность изучить коллекции в ГМ КФУ и ЦНИГР, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при съемке материала на СЭМ, А.Г. Богданову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, МГУ) за помощь при работе на ТЭМ, В.К. Голубеву (ПИН РАН) за помощь со стратиграфическими вопросами, А.Б. Доуэльду (Национальный институт карпологии, Гертнеровский институт) и А.Н. Сенникову (Университет Хельсинки, Финляндия) за помощь с номенклатурными вопросами, Д.А. Мамонтову (МГУ) за ценные советы, Е.Н. Устиновой (МГУ), Н.С. Севастьянову (Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича) и Г.С. Ткачевой (ПИН РАН) за обсуждение с ними некоторых аспектов работы, А.Б. Герману (ГИН РАН), А.Ю. Журавлеву (МГУ) и Н.В. Носовой (БИН РАН) за их советы и комментарии. Отдельное спасибо родным, близким и коллективу лаб. палеоботаники ПИН РАН за поддержку на всех этапах подготовки работы. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 19-04-00498) и Sepkoski grant.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. КРАТКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Впервые выделить пермскую систему предложил Р.И. Мурчисон (1841). Он рассматривал в качестве новой системы красноватую толщу на территории Европейской части России, возраст которой по современным представлениям составляет от кунгура до позднего триаса. Предложение Мурчисона было поддержано российскими геологами (Н.А. Головкинским, С.С. Куторгой, Ф.Ф. Вангенгеймом фон Кваленом и др.), которые в 1840–1880-х годах стали развивать эти идеи. С.Н. Никитин (1887) обосновал выделение в пермских отложениях татарского яруса (который на тот момент включал также нижний триас), А.А. Краснопольский (1889) предложил присоединить к перми отложения, которые на тот момент считались пермокарбонам, а сейчас рассматриваются как нижний отдел пермской системы, а А.В. Нечаев (1915) выделил уфимский и казанский ярусы. С этого момента пермская система стала рассматриваться в объеме, приближенном к современному. Дальнейшее развитие представлений о делении верхнего отдела пермской системы в течение XX века, по большей части, было связано с работой Геологического комитета по геолого-съёмочным работам (Стратотипы..., 1996). В этот период происходило накопление фактических данных, были заложены основы межрегиональной корреляции. Логичным продолжением этого этапа стала работа над межконтинентальной корреляцией, начавшаяся в 1980-х. Результатом этих исследований стала Общая стратиграфическая шкала (ОСШ) пермской системы (Табл. 1), модернизированная в соответствии с Международной стратиграфической шкалой и утвержденная в 2005 году (Жамойда, Прозоровская, 2006). Основные изменения коснулись верхней перми. Верхнепермский отдел был разделен на два отдела: среднепермский (биармийский) в объеме казанского и уржумского ярусов и верхнепермский (татарский), включающий северодвинский и вятский ярусы. Названия отделов были утверждены в 2008 году (Дополнение..., 2008). Уржумский, северодвинский и вятский горизонты татарского яруса были повышены до ярусов. Уфимский ярус был отнесен к нижнему отделу пермской системы. Основные границы ярусов средней и верхней перми, представленные континентальными отложениями, стали обосновываться изменениями в комплексах остракод, из-за чего некоторые границы сдвинулись (Гоманьков, 2012, Gomankov, 2020).

1.2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ СРЕДНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Первые серьезные исследования средне- и позднепермской флоры Восточно-Европейской платформы можно отнести к первой половине XIX века. Они связаны с именем Вангенгейма фон

Таблица 1. Сопоставление Общей стратиграфической шкалы 1992 г. и Региональной стратиграфической схемы Восточно-Европейской платформы 1990 г. с модернизированной Общей стратиграфической шкалой 2005 г. (таблица составлена в соответствии с Жамойда, Прозоровская, 2006).

Общая стратиграфическая шкала 1992 г.				Региональная стратиграфическая схема Восточно-Европейской платформы 1990 г.	Модернизированная Общая стратиграфическая шкала 2005 г.			
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Отдел	Ярус	Подъярус	
Пермская	Верхний	Татарский	Верхний	Вятский	Верхнепермский (Татарский)	Вятский	Верхний	
				Северодвинский			Северодвинский	Нижний
			Нижний	Уржумский		Среднепермский (Бигармийский)	Уржумский	
				Верхний			Поволжский	Казанский
		Казанский	Нижний	Сокский	Нижний			
			Уфимский		Шешминский			
				Соликамский				

Квалена, который занимался геологическим изучением Оренбургской, Самарской и Уфимской губерний, а с 1830 по 1840 был директором Осокинских заводов (подробнее см. Наугольных, 2001). В этот период он собрал представительную коллекцию ископаемых остатков, в том числе и флоры, из формации медистых песчаников позднепермского возраста из Среднего и Южного Приуралья (Гоманьков, 2002). Вангенгейм фон Квален не занимался изучением ископаемой флоры, однако его сборы изучали Г.И. Фишер фон Вальдгейм (Fischer von Waldheim, 1840), Куторга (Kutorga, 1838, 1844), Э.И. Эйхвальд (Eichwald, 1854, 1860-1868; Эйхвальд, 1861), а часть была отправлена за границу для изучения А. Броньяру (Brongniart, 1845). С тех пор представления об ископаемых растениях этих отложений значительно изменились. Например, названия *Neuropteris wangenheimii* Fischer и *Odontopteris wangenheimii* (Fischer) Eichwald, использовавшиеся для описания перистых листьев, более не используются. На данный момент эти виды частично переведены в другие виды: *Odontopteridium wangenheimii* (Fischer) Goman'kov (Гоманьков, 2008) и *Permocallipteris wangenheimii* (Fischer) Naugolnykh (Naugolnykh, 2014a),

относящиеся к другим родам. Для рода *Steirophyllum* (Eichwald) Gomankov предложена новая трактовка как рода хвойноподобных растений с дорзальными желобками на листьях, хотя изначально этот род был введен для описания побегов хвойного облика (Gomankov, 1995).

Одной из серьезных трудностей, связанных с использованием данных, полученных в работах XIX века, является сложность современной интерпретации этих материалов. Решение этой проблемы значительно осложняется отсутствием точных географических и стратиграфических привязок (Гоманьков, 2002). Медистые песчаники среднего и южного Приуралья по современным представлениям имеют возраст от позднеуфимского до уржумского (Наугольных, 2001, 2002, Гоманьков, 2002), а привязки зачастую ассоциированы с названиями тех или иных рудников. За более чем сто лет многие названия были утеряны, рудники заброшены и разрушены или застроены, что делает почти невозможным восстановление настоящих привязок (Наугольных, 2001, 2002). Вероятнее всего, среднепермскими являются растения из Каргалинских рудников (Оренбургская обл., Октябрьский р-н, окрестности р. Каргалка¹), но и для них по современным представлениям допускается, что возраст ископаемых остатков может варьировать от казанского до уржумского (Гоманьков, 2002). Другой серьезной проблемой стало то, что идентичный материал, иногда даже отпечаток и противоотпечаток, у разных авторов получили разные видовые или даже родовые названия, что сразу создало таксономическую путаницу (Есаулова, 1986), которая была отмечена уже в конце XIX века английским исследователем У. Твелвтризом (Twelvetrees, 1882), который пытался подвести итоги предыдущих исследований палеонтологических остатков из региона г. Каргалинск. Значительный вклад в конце XIX века внес И.Ф. Шмальгаузен (1887), отчасти благодаря доступу к сборам предшественников, хранившихся в Геологическом кабинете Казанского университета, и новым коллекциям, переданным ему А.А. Штукенбергом, А.П. Ивановым и П.П. Кротовым. Несмотря на ограниченные возможности, вызванные сложностями в сравнении своего материала с образцами Куторги и Эйхвальда, он указал на своеобразие среднепермской флоры Приуралья за счет присутствия в ней таких специфических форм как *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper и *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, которые до сих пор считаются характерными формами нижне- и среднепермских флор Приуралья. Шмальгаузен (1887) также отметил присутствие форм, которые он считал предвестниками мезозойских групп: *Calamites decoratus* Eichwald, *C. kutorgae* Geinitz, *Psugmophyllum* (Schimper) Saporta, *Baiera gigas* Schmalhausen. Кроме того, Шмальгаузен обратил внимание, что флора артинского яруса (который, по представлениям того времени, охватывал всю нижнюю пермь в современном понимании и относился к

¹ Здесь и далее географические привязки местонахождений указываются при их первом упоминании, за исключением местонахождений Чепаниха и Костоваты (см. 2.1).

пермокарбону) значительно ближе к пермской флоре, чем к карбоновой.

История изучения среднепермских отложений Восточно-Европейской платформы в начале XX века прочно связана с именем М.Д. Залесского. В начале XX века сложилось представление, что территория Ангариды (Сибирь и Восточно-Европейская платформа) соединялась с Гондваной, за счет чего гондванские элементы проникали на север. Эти представления нашли отражение в работах Залесского (например, Залесский, 1927, Zalessky, 1937). В.П. Амалицкий в ходе поисков позвоночных гондванского типа в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы обнаружил листья, которые он отнес к родам *Glossopteris* (Brongniart) Sternberg и *Gangamopteris* McCoy (Amalitzky, 1901, 1922), которые распространены в пермских отложениях Гондваны. Залесский (1933а) выделил эти листья в самостоятельный род *Pursongia* Zalessky, который, тем не менее, относил к гондванским глоссоптерисовым. Залесский (Zalessky, 1937) привел характеристику пермских флор Донецкого, Печорского, Северодвинского, Калойского бассейнов и Урала, а также корреляцию вмещающих их отложений между собой и с отложениями ротлигенда в Европе (стратиграфическое подразделение, охватывающее отложения от самых верхов карбона до средней перми включительно), хребта Пайхоя, Казахстана, Монголии и Тунгусского бассейна. Исследования Залесского еще долгое время оказывали влияние на представление о пермской флоре Восточно-Европейской платформы. Род *Pursongia* продолжал фигурировать как член семейства Glossopteridaceae еще не одно десятилетие, и именно в таком систематическом положении приводится в справочнике «Основы палеонтологии» (Любер, Шведов, 1963).

Во второй половине XX века большое влияние на развитие представлений о средне- и позднепермской флоре Восточно-Европейской платформы оказали работы С.В. Мейена. Он принципиально изменил подход к изучению ископаемых пермских растений, сконцентрировав внимание на изучении органов размножения, а также широко внедрил в практику эпидермально-кутикулярные методы. Для аналога рода *Pursongia*, охарактеризованного эпидермально-кутикулярным строением, он предложил новый род *Tatarina* Meyen и доказал, что эти растения относятся вовсе не к глоссоптерисовым, а к порядку Peltaspermales (Мейен, 1969). Мейен установил новое семейство Cardiolepidaceae (современное название – Angaropeltaceae, установлено в Naugolnykh, 2012), которое сначала считал представителями хвойных (Мейен, 1977), но затем установил его принадлежность также к порядку Peltaspermales (Meyen, Smoller, 1979). К этому семейству он отнес широко распространенные листья рода *Phylladoderma* с двумя подродами *Phylladoderma* и *Aequistomia* Meyen, которые последовательно сменяют друг друга в геологической летописи. Также он показал своеобразие позднепермских хвойных, которые отнес

к роду *Quadrocladus* Mädlер (Meyen, 1981, 1997²). Мейен выделил особую Субангарскую область Ангарского палеофлористического царства, а также продемонстрировал, что эта область является экотонном между Еврамерийским и Ангарским царствами (Мейен, 1980, 1987). Выделение Субангарской области стало возможным благодаря тому, что сходные флористические элементы (в частности, *Phylladoderma*, *Peltaspermum* Harris и др.) были обнаружены в Казахстане (Сальменова, 1979), Средней Азии (Таджикистан, Афганистан), Приморье (Бураго, 1976, 1977), Монголии и Северном Китае (Мейен, 1980, Дуранте, 1980; Durante, 1992). Таким образом было установлено, что Субангариды – широкий экотонный пояс, обладавший своеобразной флорой и располагавшийся между Ангарским, Еврамерийским и Катазиатским царствами. В более ранних работах предшествующие исследователи отмечали присутствие в пермской флоре мезофитных элементов (Шмальгаузен, 1887; Zalessky, 1937), но именно Мейен начал активно развивать эти идеи и обращать внимание других исследователей на этот аспект, предположив, что Субангариды могла быть одним из центров формирования мезофитной флоры (Мейен, 1971, 1987).

Современные представления о казанской флоре Восточно-Европейской платформы начали формироваться лишь после 1960-х годов. В 1966 году вышел том «Стратиграфии СССР», посвященный пермской системе, но палеоботаническая характеристика казанского яруса стратотипического региона (Среднего Поволжья и Прикамья) в нем отсутствовала, приводилось лишь общее описание этой флоры как «каллиптерисово-одонтоптерисово-хвойной» (Радченко, 1966), основанное на предшествующих исследованиях Залесского (Есаулова, 1986). В этот период на территории Татарстана начались монографические исследования казанской флоры, которые сначала проводились Т.А. Тэфановой (1963, 1971), а позднее Л.А. Фефиловой и С.К. Пухонто (1977), В.П. Владимирович (1984) и Н.К. Есауловой (1986). Благодаря их работам сформировалось достаточно полное представление о типичной казанской флоре стратотипического региона. Было установлено, что ее можно подразделить на нижне- и верхнеказанский флористический комплексы (Тэфанова, 1963, 1971; Фефилова, Пухонто, 1977; Есаулова, 1986: Стратотипы..., 1996), причем верхнеказанский комплекс сходен с нижнеказанским, но более обеднен. В казанской флоре стратотипического региона типичны такие плауновидные как *Signacularia noinskii* Zalessky, *Viatscheslaviophyllum kamiense* Esaulova, разнообразны членистостебельные, папоротники, Peltaspermales, присутствуют также *Vojnovskyopsida* и хвойные сем. Walchiaceae и Voltziaceae. В раннеказанской флоре доминировали птеридоспермы, субдоминировали членистостебельные. В позднеказанской флоре доминировали членистостебельные, а птеридоспермы и папоротники занимали

² Статья должна была выйти в 1978 году, однако была опубликована лишь в 1997 году. С историей печати данной рукописи можно ознакомиться в предисловии редакции журнала *Lethaea rossica* к русскому варианту данной статьи (Мейен, 2010).

субдоминирующее положение (Есаулова, 1986). При этом Есаулова (1986, Стратотипы..., 1996) выделила несколько типов ориктоценозов, приуроченных к определенным фациям: I – с преобладанием членистостебельных, II – птеридоспермовый, III – птеридоспермово-папоротниковый и IV – папоротниковый. Казанская флора имела своеобразный облик, обладала значительным числом эндемичных форм, но также включала и космополитные формы, встречающиеся также в Казахстане, Узбекистане и Южном Приморье (Есаулова, 1986). Было установлено, что уже в казанской флоре возникли элементы, считавшиеся на тот момент типично мезофитными (такие как *Todites Seward*, *Cladophlebis Brongniart*, *Sphenobaiera Florin*, *Taeniopteris Brongniart* и *Quadrocladus*), при этом казанская флора также была богата типичными палеозойскими элементами (напр., *Calamites gigas Brongniart*, *Odontopteris rossica Zalessky*, *Psygtophyllum expansum*, *Carpolithes Brongniart*) (Стратотипы..., 1996). В последние годы в связи с открытием новых местонахождений ископаемых растений вновь возник интерес к казанской флоре. Были описаны ископаемые растения из местонахождений Новый Кувак (Самарская обл., Шенталинский р-н, песчаный карьер к востоку от с. Новый Кувак), Бузбаш (Самарская обл., Камышлинский р-н, карьер к югу от д. Бузбаш) и Исаклы (Самарская обл., Исаклинский р-н, карьер на северо-восточной окраине с. Два Ключа) (Моров и др., 2016, Наугольных и др., 2013, 2014), в которых, кроме таких типичных казанских растений, как, например, *Signacularia noinskii*, *Viatscheslaviophyllum kamiense*, *Sphenophyllum stouckenbergii* и *Psygtophyllum expansum* были обнаружены новые разнообразные Peltaspermales (Бухман и др., 2014, 2015, Наугольных, 2014, Наугольных, Сидоров, 2012, Наугольных и др., 2013) и примитивные Ginkgoales (Моров и др., 2016), среди которых в том числе трихопитиевые (Бухман, Бухман, 2013).

Об уржумской флоре известно значительно меньше, в первую очередь по причине того, что число известных местонахождений уржумской флоры невелико, состав комплексов растительных остатков в них довольно беден, а сохранность остатков растений плохая или фрагментарная. Гоманьков (2002) выделил для уржумского яруса Восточно-Европейской платформы Востринский флористический комплекс, который объединял следующие местонахождения: Вострое (Вологодская обл., Нюксенский муниципальный округ, левый берег р. Сухоны, напротив д. Вострое), средняя часть разреза Бекечево (Башкортостан, Кугарчинский р-н, левый берег р. Накас, 1 км вниз по течению от моста в д. Бекечево), Чепаниха, Монастырский овраг (Татарстан, Тетюшский р-н, правый берег р. Волги у с. Монастырское, 12 км выше г. Тетюши), Кичкас (Оренбургская обл., Переволоцкий р-н, правый берег р. Большой Уран, устье заброшенной шахты, 1,5 км на северо-запад от моста на западной окраине с. Кичкас, Каргалинские рудники), Красный овраг (Оренбургская обл., Сакмарский р-н, Красный овраг у с. Гребени, между р. Сакмарой и железной дорогой Оренбург - Уфа), Туембетово (Башкортостан, Кугарчинский р-н, левый склон долины р. Ташла, 300 м на север-северо-запад от северной оконечности д.

Туембетово), Черепановка (Оренбургская обл., Саракташский р-н, левый берег р. Бурунча, 0,7 км выше хут. Черепановка). Из этого списка лишь местонахождение Вострое и средняя часть разреза Бекечево заведомо относились к уржумскому ярусу. Тут необходимо уточнить, что разрез Бекечево содержит семь флороносных слоев, возраст которых предполагается от казанского до раннесеверодвинского на основании сопутствующей фауны остракод и двустворчатых моллюсков (Гоманьков, 2018b). Местонахождения Чепаниха, Кичкас и Туембетово были отнесены к уржумскому горизонту на основании состава фитоориктоценозов, а местонахождения Монастырский овраг и Красный овраг – условно. Гоманьков (2002) охарактеризовал Востринский комплекс следующим образом: наиболее характерным является присутствие *Vojnovskyopsida*, которые по систематике Мейена (1987) относятся к сем. *Ruflogiaceae*, и хвойноподобных растений с дорзальными желобками на листьях, которые могут сближаться с *Ruflogiaceae* (*Steirophyllum gomankovii* (Meyen et Smoller) Gomankov), кроме того, разнообразны *Peltaspermales* (*Phylladoderma*, *Pursongia*, *Compsopteris* (Zalessky) Naugolnykh), членистостебельные (*Paracalamites* Zalessky, *Phyllotheca* Brongniart, *Annularia* Sternberg, *Sphenophyllum* Brongniart) и лепидофиты (*Takhtajanodoxa* sp.). С того момента представления о стратиграфическом положении обсуждаемых местонахождений изменились. Местонахождение Чепаниха на данный момент считается верхнеказанским (см. 2.2). Монастырский овраг утвержден как стратотип уржумского и лимитотип северодвинского яруса (Котляр, 2006), Красный овраг у пос. Гребени — как лимитотип нижней границы уржумского яруса (Котляр, Голубев, 2010, Молостовская, 2009), но растительные остатки из Красного оврага были обнаружены в осыпи, что делает невозможной точную стратиграфическую привязку (Гоманьков, личное сообщение). Туембетово предлагается рассматривать как местонахождение северодвинского возраста (Гоманьков, 2006). Таким образом, на данный момент достоверно к уржумскому ярусу относятся лишь четыре местонахождения: Вострое, средняя часть разреза Бекечево, Кичкас и Монастырский овраг. Флористический состав этих местонахождений очень различен (Гоманьков, 2002), что существенно осложняет формулировку актуальной характеристики флористического комплекса, характерного для уржумского яруса.

Позднепермская татариновая флора, распространенная с середины северодвинского века по вятский, была подробно изучена А.В. Гоманьковым и С.В. Мейеном (1986). Татариновую флору характеризовали как флору “мезофитного” типа за счет доминирования в ней разнообразных *Peltaspermales* (*Tatarina*, *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*) и хвойных (*Qudrocladus*), при этом единственными “палеофитными” элементами в ней были протосфагновые мхи (Гоманьков, Мейен, 1986).

Наибольший вклад в изучение флоры пограничного казанско-уржумского интервала внес А.В. Гоманьков. Гоманьковым (2002) был выделен Башкирский флористический округ

Субангарской палеофлористической области. Изначально округ охватывал территорию, на которой расположены разрез Бекечево (казанский-северодвинский ярусы), местонахождения Тляумбетово (Башкортостан, Кугарчинский р-н, левый берег р. Накас у восточной окраины д. Тляумбетово, северодвинский-вятский ярус), Александровка (Оренбургская обл., Тюльганский р-н, левый берег р. Купля у бывшей д. Ново-Александровка, 100 м ниже моста в северной половине деревни, в 7 км севернее с. Троицкое, северодвинский ярус) и Туембетово (северодвинский ярус). Предположительно, Башкирский флористический округ существовал с уржумского до вятского века. Выделение этого округа было обусловлено присутствием в вышеупомянутых местонахождениях представителей класса *Vojnovskyopsida*, что более характерно для Ангарских флор, чем Субангарских. Присутствие *Vojnovskyopsida* объясняется расположением Башкирского палеофлористического округа на самом севере Субангарской области на границе с Ангаридой и существованием своеобразных климатических условий. Позднее представители класса *Vojnovskyopsida* были найдены также в местонахождениях Каргалинских рудников (*Rufloria glabra* Gomankov; Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020) и Чепанихе (*Cordaites clercii* Zalesky; Гоманьков, 2006), на основании чего было предложено также относить их к Башкирскому флористическому округу. Но по последним данным листья из Чепанихи, определенные как *Cordaites* Unger, оказались остатками *Phylladoderma* (Гоманьков, личное сообщение), поэтому вопрос об отнесении этого местонахождения к Башкирскому флористическому округу вновь открыт.

Позднее Гоманьков (2012) предложил выделить Костоватский флористический комплекс, представленный ископаемыми растениями из следующих местонахождений: Костоваты, Чепаниха, Шихово-Чирки (Кировская обл., Слободской район, правый берег р. Вятки у пос. Чирки), Донаурово (Кировская обл., Уржумский р-н, левый берег р. Вятки у пос. Донаурово) и Каргалинские рудники. В дальнейшем Костоватский флористический комплекс был также установлен в скв. Дубенский (Оренбургская обл., Беляевский р-н, скважина, пробуренная в окрестностях д. Дубенский, 51.4634N, 56.5320E; Gomankov, 2020). Стратиграфическое положение этих местонахождений обсуждается ниже (см. 2.2), но все они приурочены к пограничным отложениям казанского и уржумского ярусов. По данным Гоманькова (2012), Костоватский флористический комплекс характеризуется присутствием *Peltaspermales* родов *Odontopteridium* Gomankov, *Ustyugia* Gomankov и *Phylladoderma* (*Phylladoderma*). Непосредственно для местонахождений Костоваты и Чепаниха отмечалось присутствие папоротников (*Pecopteris* sp.), *Compsopteris* из сем. *Peltaspermaceae* и представителей класса *Vojnovskyopsida*, для Каргалинских рудников – хвойных *Quadrocladus* и хвойноподобных растений с дорзальными желобками на листьях рода *Steirophyllum*. Пограничные отложения казанского и уржумского ярусов представлены также в разрезе Бекечево (Гоманьков, 2018b,

Molostovskaya, 1997), в котором выделяется семь флороносных слоев, нижний из которых содержит многочисленные остатки *Odontopteridium* и казанскую фауну остракод и двустворчатых моллюсков (Гоманьков, 2018b, Molostovskaya, 1997) и таким образом может сопоставляться с Костоватским флористическим комплексом. Позднее все эти местонахождения рассматриваются в комплексе местонахождений ископаемой флоры, приуроченной к пограничному казанско-уржумскому интервалу (Gomankov, 2020). По географическому положению все эти местонахождения можно разделить на два географических кластера: северный кластер включает местонахождения Костоваты, Чепаниха, Шихово-Чирки и Донаурово, которые сгруппированы в районе Среднего Поволжья и Прикамья, а южный – местонахождения Каргалинских рудников, разрез Бекечево и скважина Дубенский в Оренбургской области и южной части Башкортостана (Gomankov, 2020; Рис. 1). Флора пограничного казанско-уржумского интервала демонстрирует переходный характер (Gomankov, 2020) между хорошо изученной казанской (Есаулова, 1986) и более поздней татариновой флорой, известной из бассейна р. Сухона и Малая Сев. Двина (Гоманьков, Мейен, 1986).

В южном кластере Гоманьков (Gomankov, 2020) выделяет три последовательно сменяющие друг друга флоры: 1) наиболее древняя, характеризуется доминированием *Vojnovskyopsida* вида *Rufloia glabra* и присутствием очень редких побегов хвойных *Geinitzia* Endlicher sensu Harris; 2) средняя, в которой доминируют хвойные *Quadrocladus* с ассоциирующими семеносными органами *Sashinia*, обычны Angaropeltaceae вида *Phylladoderma (Phylladoderma) arberi* Zalessky и побеги хвойных *Geinitzia*, а также побеги неопределенного систематического положения *Steirophyllum*, листья которых несут дорзальные желобки; 3) самая молодая флора, в которой доминируют Peltaspermeae родов *Odontopteridium* и *Ustyugia*. Местонахождения северного кластера соотносятся с этими тремя флорами следующим образом: Донаурово соответствует самой молодой флоре по доминированию в комплексе *Odontopteridium*, Костоваты и Чепаниха могут соответствовать второй (по доминированию *Phylladoderma*) или третьей (по частоте встречаемости *Ustyugia*) флоре. К сожалению, соотнести с этими тремя флорами материал из Шихово-Чирков затруднительно, поскольку в этом местонахождении ископаемые растения представлены дисперсными кутикулами.

Несмотря на длительную историю палеоботанических исследований среднепермской флоры Восточно-Европейской платформы, остается большой массив вопросов, требующих детализации, среди которых, например, этапность смены казанской флоры на татариновую или возникновение и распространение растений, более характерных для мезозоя. Не решены также и многие частные вопросы, например, правомерность отнесения рода пыльцевых органов *Permotheca* к порядку Peltaspermales, возникновение некоторых важных для верхней перми родов ископаемых растений, таких как *Phylladoderma (Aequistomia)*, установление границ ареала

некоторых растений, например, хвойных семейства Sashiniaceae, или детальная реконструкция колебаний уровня углекислого газа в атмосфере и их взаимосвязь с флористическими изменениями.



Рис. 1. Расположение местонахождений ископаемой флоры, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу, на территории европейской части России. Местонахождения Шихово-Чирки, Донаурово, Костоваты и Чепаниха (1-4) формируют северный географический кластер местонахождений; Бекечево, Каргалинские рудники и скв. Дубенский (5–7) – южный.

1.3. ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СЕВЕРНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО КЛАСТЕРА

Северный географический кластер местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала включает местонахождения Шихово-Чирки, Донаурово, Костоваты и Чепаниха (Gomankov, 2020, Рис. 1). Публикации, посвященные подробному описанию флористического состава местонахождений Костоваты и Чепаниха, отсутствуют, хотя они являются самыми богатыми и представительными местонахождениями ископаемой флоры в северном географическом кластере. Информация о таксономическом составе ископаемых растений из Костоват и Чепанихи собрана по работам близкой тематики. Результат сбора данных представлен в Табл. 2.

Таблица 2. Актуальный список ископаемых растений пограничного казанско-уржумского интервала из местонахождений северного географического кластера, по литературным данным на 2023 год.

Таксон	Костоваты	Чепаниха	Шихово-Чирки	Донаурово	Источник
Класс Equisetopsida					
Подкласс Equisetidae					
<i>Neocalamites</i> Halle/ <i>Equisetites</i> Sternberg				+	Gomankov, 2020
<i>Paracalamites</i> sp.	+	+			Gomankov, 2020
Класс Polypodiopsida					
Сателлитные роды класса Polypodiopsida					
<i>Pecopteris</i> sp.	+	+			Гоманьков, 2012, Gomankov, 2020
Отдел Pinophyta					
Класс Ginkgoopsida					
Порядок Peltaspermales					
Семейство Peltaspermaceae					
<i>Odontopteridium wangenheimii</i>	+	+		+	Гоманьков, 2008, 2012, Gomankov, 2020
<i>Ustyugia udmurtica</i> Gomankov	+	+			Гоманьков, 2008, 2012, Gomankov, 2020
<i>Compsopteris</i> sp.	+	+			Гоманьков, 2012, Gomankov, 2020

Семейство Angaropeltaceae				
<i>Phylladoderma (Phylladoderma)</i>	+	+	+	Гоманьков, 2012, Гоманьков, 2006
<i>Phylladoderma (P.) arberi</i>			+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020
<i>Phylladoderma (P.) meridionalis</i> Meyen	+	+	+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020
<i>Doliostomia kazanica (Gomankov)</i> Gomankov			+	Gomankov, 2020
<i>Angaropeltis sp. (= Cardiolepis sp.)</i>	+	+		Gomankov, 2020
Ginkgoales incertae sedis				
<i>Ginkgophyllum rhipidomorphum</i> Gomankov	+	+		Гоманьков, 2018a, Gomankov, 2020
Класс Cycadopsida				
Порядок Cycadales				
<i>Dioonitocarpidium rossicum</i> Gomankov			+	Гоманьков, 2022
Класс Vojnovskyaopsida				
Порядок Vojnovskyales				
Семейство Ruffloriaceae				
<i>Paravojnovskya Doweld</i>	+	+		Гоманьков, 2010b (упоминание)
<i>Krylovia Chachlov</i>			+	Meyen, Smoller, 1986, Гоманьков, 2013, Gomankov, 2020
Сателлитные роды порядка Vojnovskyales				
<i>Cordaites clericii</i>			+	Гоманьков, 2006
Форм-роды отдела Pinophyta				
<i>Permotheca sp.</i>	+	+		Gomankov, 2020
<i>Permotheca vesicasporoides</i> Meyen, Esaulova et Gomankov	+	+		Gomankov, 2020
Дисперсные семена				
<i>Nucicarpus piniformis</i> Neuburg	+	+		Gomankov, 2020
Дисперсные кутикулы				
<i>Conifericuris meyenii</i> Gomankov			+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020
<i>Phylladorina paradoxa</i> Gomankov			+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020
<i>Tatarinopsis inferior</i> Gomankov			+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020
<i>Tatarinopsis superior</i> Gomankov			+	Гоманьков, 1997, Gomankov, 2020

В более ранних работах (Gomankov, 1995) можно встретить название *Odontopteris wangenheimii* для описания перистых листьев из Каргалинских рудников. Позднее на основании этого материала Гоманьков (2008) выделил новый род *Odontopteridium* с единственным видом *O. wangenheimii*, к которому отнес также ряд образцов из других работ, ранее определявшихся, по большей части, как разные виды *Odontopteris* Sternberg. В выделении нового вида Гоманьков опирался на характер жилкования (у *Odontopteridium* наблюдается настоящее одонтоптероидное жилкование, характеризующееся тем, что в перышко входит много одинаковых жилок, в то время как у *Odontopteris* представлена центральная сильно низбегающая жилка, из-за чего создается видимость одонтоптероидного жилкования). С.В. Наугольных (1999), основываясь на структуре вайи, присутствии псевдодихотомирующей верхушки и интеркалярных перышек, предложил отнести этот материал к виду *Rhachiphyllum wangenheimii* (Fischer) Naugolnykh. В более поздней работе Наугольных (Naugolnykh, 2014a) перевел вид *R. wangenheimii* в новый род *Permocallipteris* Naugolnykh, отличающийся от рода *Rhachiphyllum* Kerp псевдодихотомирующей верхушкой вайи и пекоптероидными, а не алетоптероидными перышками, а от другого близкого рода *Compsopteris* – сложноперистыми вайями (у *Compsopteris* вайи простоперистые) и более короткими перышками, сохраняющими пекоптероидный тип прикрепления к рахису на протяжении всей вайи. При описании *P. wangenheimii* Наугольных опирался на материал из коллекции Вангенгейма фон Квалена (Наугольных, 1999, 2002), собранный из казанских отложений района города Белебей и представленный листьями, на перышках которых выражена средняя жилка, что совершенно противоположно представлениям Гоманькова (2008) о строении *Odontopteridium*. При этом Гоманьков (2008) выборочно относит некоторые образцы, принимаемые Наугольных как *Permocallipteris*, к роду *Odontopteridium*. На данный момент дискуссия о взаимоотношении *O. wangenheimii* и *P. wangenheimii* не окончена, и для ее разрешения необходимо сравнение типовых образцов обоих видов и дополнительный сбор материала из типовых местонахождений для изучения внутривидовой изменчивости.

Вид *Doliostomia kazanica* в более ранних работах фигурировал под названием *Phylladoderma (Aequistomia) kazanica* Gomankov. Изначально эти остатки были описаны на материале дисперсных кутикул, но позднее Гоманьков (2005) описал макроостатки листьев *Doliostomia* Meun и изучил строение их кутикул. Эпидермально-кутикулярное строение в обоих случаях оказалось идентичным, из-за чего *P. (A.) kazanica* была перенесена в род *Doliostomia*.

Гоманьков (2006) отмечал среди ископаемых растений из Чепанихи присутствие листьев *Cordaites clericii*. Позднее, однако, он отнес эти листья к *Phylladoderma* sp. (Гоманьков, личное сообщение).

1.4. ФИТОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ СХЕМЫ, РАЗРАБОТАННЫЕ ДЛЯ СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

К сожалению, определение возраста средне- и верхнепермских местонахождений фитостратиграфическим способом затруднено. Связано это, в первую очередь, с проблематикой средне- и верхнепермской стратиграфии, распространяющейся на все группы организмов. Во-первых, в пермский период на планете установился геократический режим (Scotese, Langford, 1995), и, соответственно, значительная часть среднего и верхнего отдела пермской системы представлена континентальными отложениями; во-вторых, к концу пермского периода сформировалась сильная климатическая дифференциация, которая обусловила сильный провинциализм континентальной биоты и флоры в частности (Мейен, 1987). Оба этих фактора существенно усложняют любые стратиграфические построения, претендующие на межрегиональную корреляцию. Когда речь заходит о фитостратиграфии верхней перми Восточно-Европейской платформы, добавляется еще один историко-геологический аспект: в уржумско-вятское время на этой территории сформировался своеобразный ландшафт, представленный озерно-аллювиальной равниной (Жарков, 2004). В континентальных отложениях остатки растений приурочены, по большей части, к отложениям короткоживущих небольших пресноводных водоемов, а ископаемые растения из морских и лагунных отложений зачастую представлены сильно поврежденным материалом, что сильно затрудняет идентификацию растительных остатков. Этими факторами обусловлена значительная географическая и стратиграфическая разобщенность местонахождений ископаемых растений верхней перми: ряд местонахождений ископаемой флоры приурочен к пограничным отложениям казанского и уржумского ярусов, в уржумском ярусе местонахождения ископаемой флоры практически отсутствуют, группа местонахождений известна из середины северодвинского яруса, а в вятском ярусе растительные остатки приурочены к «горизонту старичных глин» (Гоманьков, 2012).

Для пермских отложений Восточно-Европейской платформы по меньшей мере дважды предлагались фитостратиграфические шкалы: Есауловой (1998) для отложений верхней перми Волго-Уральского региона и Гоманьковым (2002) для отложений татарского яруса Восточно-Европейской платформы. Обе шкалы были разработаны для региональной стратиграфической схемы Восточно-Европейской платформы, принятой до 2005 года (Табл. 1). Есауловой (1998) была заложена хорошая фитостратиграфическая основа, базирующаяся на многолетних исследованиях местонахождений ископаемых растений стратотипического региона. На основании анализа доминант в растительных сообществах Есаулова выделила три основных этапа развития флоры: флора *Viatcheslavia* (соликамский горизонт уфимского яруса), флора

Phylladoderma (шешминский горизонт уфимского яруса – уржумский горизонт уржумского яруса), флора Tatarina (северодвинский и вятский горизонты татарского яруса), а также предложила фитостратиграфические шкалы по харовым водорослям, плауновидным и Peltaspermales. Однако эта база нуждается в дальнейших разработках. Растительные комплексы, выделенные Есауловой, с большим трудом прослеживаются за пределами исследуемого региона, и даже в его пределах сложно определить возраст новых местонахождений ископаемых растений. Тем не менее, элементы выделенных ею трех флор (флора Viatcheslavia, флора Phylladoderma, флора Tatarina) действительно прослеживаются, в том числе за пределами Волго-Уральской области (в Печорском бассейне, Печорском Приуралье, Западном Притиманье, Новой Земле, Актюбинском Приуралье, Казахстане, Приморье, Северо-Западном Китае, цехштейне Германии).

Гоманьков (2002) также провел масштабные исследования макро- и палинофлоры средней и верхней перми в целях стратиграфии и выявил четыре комплекса растительных макрофоссилий и пять палинокомплексов, которые охватывали интервал от уржумского до вятского горизонтов. Несколько позднее Гоманьков (2012) выделил еще один макрофлористический комплекс – Костоватский, характеризующий терминальные отложения казанского яруса в его современном представлении и основанный, в частности, на комплексах ископаемых растений из Чепанихи и Костоват. В ходе работы Гоманьков (2002) установил, что, по-видимому, в течение средней и поздней перми флора изменялась незначительно. Основным фактором, вызывающим наблюдающиеся изменения, был климат, а появление или исчезновение характерных доминант в комплексах происходило по геологическим и тафономическим причинам, в зависимости от изменения преобладавших обстановок захоронения.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. МАТЕРИАЛ

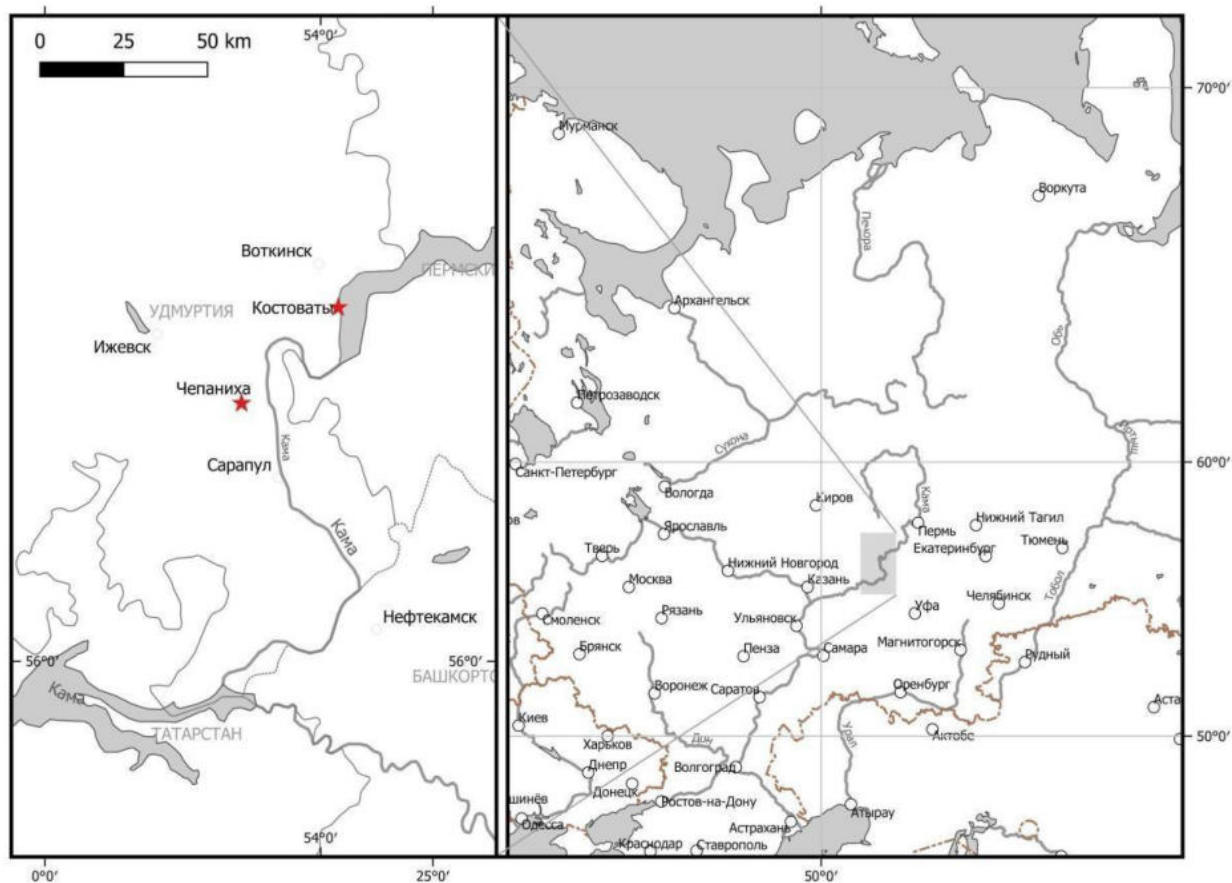


Рис. 2. Географическое положение местонахождений Чепаниха и Костоваты на карте Европейской части России.

Материал, послуживший основой для данной работы, происходит из двух местонахождений: Чепаниха и Костоваты (Рис. 2). Местонахождения Чепаниха и Костоваты считаются синхронными, а их возраст определяется как позднеказанский, так как из Костоват определяется казанский комплекс остракод (см. 2.2).

Костоваты. Удмуртия, Воткинский р-н, правый берег Воткинского водохранилища в 1,5 км северо-восточнее д. Костоваты, склон под смотровой площадкой в Нечкинском национальном парке (координаты: 56.9N, 54.1E). Описание разреза выполнено автором диссертации и Е.В. Карасевым в 2021 году.

Описание разреза снизу-вверх:

1. Песчаники, зеленовато-серые, мелкозернистые, полимиктовые, слюдястые, массивные. Кверху становятся более глинистыми и переходят в алевропесчаники. Верхняя граница довольно четкая. Мощность > 1 м.

2. Алевропесчаники, зеленовато-серые, тонкослоистые. Встречается растительный детрит. Мощность 45 см.

3. Алевропесчаники красноватые. На протяжении слоя степень глинистости меняется. В верхней части слоя более глинистые, коричнево-серые, содержат остатки корней. Верхняя граница плавная. Мощность 2 м.

4. Алевролиты зеленовато-серо-коричневые, слоистые. Встречаются харофиты. Мощность 70 см.

5. Алевролиты более тонкие и глинистые, более серые, общей мощностью 165 см. Включает несколько уровней с палеонтологическими остатками:

– D: Ископаемые растения *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *meridionalis*, *P.* (*Aequistomia*) *aequalis* (?) Meyen, *Doliostomia* sp., *Permotheca vesicasporoides*, *Nucicarpus* sp., *Angaropeltis* sp., конхостраки, двустворчатые моллюски. Мощность 35 см.

– C: Многочисленные остатки двустворчатых моллюсков, остракод, конхострак. Ископаемые растения: *P.* (*P.*) *meridionalis*, *Nucicarpus* sp., *Angaropeltis* sp., *Dicranophyllum* sp. Мощность 70 см.

– B: остатки остракод, насекомых. Ископаемые растения представлены *Phylladoderma* sp., *Permotheca sardykensis* Zalesky, *P. disparis* (Zalesky) Naugolnykh, *Nucicarpus* sp. Мощность 60 см.

– A: остатки конхострак, водорослей, флоры (в том числе семян). Ископаемые растения представлены *Phylladoderma* sp., *P.* (*A.*) *aequalis* (?), *Permotheca sardykensis*, *P. vesicasporoides*, *P. disparis*, *Nucicarpus* sp., *Angaropeltis* sp., *Dicranophyllum* sp., *Samaropsis* sp. Мощность 20 см.

6. Песчаники зеленовато-серые, мелкозернистые, плитчатые, слюдястые. Мощность 115 см.

7. Переслаивания мелкозернистых песчаников и песчаников, красных и желтых.

Чепаниха. Удмуртия, Завьяловский р-н; левый берег р. Россохи, в овраге в 1 км к северо-востоку от д. Чепаниха (56.7N, 53.6E). Описание разреза выполнено автором диссертации и Е.В. Карасевым.

Описание разреза (снизу-вверх, от уреза воды):

0. Песчаник охристый, мелкозернистый, массивный. Основание слоя скрыто. Мощность неизвестна.

1. Пачка слоистых серых алевролитов мощностью около 3 м. Снизу вверх включает пять слоев с палеонтологическими остатками:

1.1. Алевролиты, серые, местами желтоватые. Нижняя граница не видна. Содержат достаточно большое количество корней, встречаются хвощи, листья *Odontopteridium wangenheimii*, *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis*, *P.* (*A.*) *aequalis* (?), *Ginkgophyllum rhipidomorphum*, побеги хвойных *Geinitzia* sp.. Нижняя граница не видна. Мощность не менее 20 см.

1.2. Алевролиты серые. Встречаются крупные, немного ожелезненные кутикулы *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis*. Границы определяются по содержащимся остаткам, литологически не проявляются. Мощность 15 см.

1.3. Алевролиты серые. Встречаются более фрагментарные и тонкие кутикулы *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis* и *P.* (*A.*) *aequalis* (?), а также папоротники *Pecopteris* sp. и капсулы *Angaropeltis* sp. Мощность 30 см.

1.4. Алевролиты серые. Встречаются остатки хвощей, *Permotheca vesicasporoides*, *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis*, семена *Samaropsis* sp. и *Nucicarpus* sp. Слой включает в себя плоскость с конхостраками. Мощность 50 см.

1.5. Алевролиты серые. Встречаются семена, насекомые, остатки рыб. Конхостраки формируют плоскости.

2. Глины, к верхней части становятся все более песчанистыми. Верхняя граница скрыта.

3. Песчаники, слюдястые, слоистые, тонко-мелкозернистые, сцементированные карбонатом, в основании кварцевые. Основание и верхняя граница скрыты.

Сборы ископаемых остатков проводились в 2016 году группой сотрудников ПИН РАН под руководством Д.Е. Щербакова и в 2021 году полевым отрядом ПИН РАН под руководством Е.В. Карасева, в который помимо руководителя входили А.С. Бакаев, автор работы Т.С. Форапонова и доброволец Н.И. Устинов. Небольшая часть материала (часть образца *Permotheca*

sardykensis (определение автора) № 1853/308) была любезно предоставлена А.В. Гоманьковым (БИН РАН) и впоследствии использована для изучения ультраструктуры пыльцевых зерен (Fogaropova, 2022). Ископаемые остатки растений представлены отпечатками и фитолеймами, присутствуют листья, семена и генеративные структуры. Коллекции хранятся в ПИН РАН, лаб. палеоботаники, под номерами 5563 (Костоваты, определены 256 образцов) и 5564 (Чепаниха, определены 232 образца). Также присутствуют немногочисленные образцы с фауной конхострак, остракод, насекомых и рыб.

Для реконструкции уровня CO₂ были использованы ископаемые листья двух видов рода *Phylladoderma* из трех местонахождений. Листья первого вида относятся к *Phylladoderma (P.) meridionalis*. Материал представлен фитолеймами, собранными в Костоватах и Чепанихе (см. выше). В ходе работы были изучены 13 фитолейм, из которых 8 представляли собой нижнюю поверхность листа, одна верхнюю, и четыре – обе стороны листа. Листья второго вида были определены как *Phylladoderma (P.) arberi*. Этот материал был собран М.С. Игнатовым (ГБС РАН), И.А. Игнатьевым (ГИН РАН) и Ю.В. Мосейчик (ГИН РАН) в 2011 году в Печорском бассейне и позднее любезно передан в ПИН РАН М.С. Игнатовым. Материал был собран из филладодермовой толщи тальбейской свиты на р. Адзъва. Местонахождение находится на правом берегу р. Адзъва в 1 км выше по реке от горы Тальбей. В филладодермовой толще встречаются остатки листьев *Vojnovskyopsis* видов *Cordaites clercii*, *C. ex gr. clercii*, *Angaropeltaceae* рода *Phylladoderma (Aequistomia)*, мхов, членистостебельных *Paracalamites*, *Phyllothea*, хвойных *Quadrocladus*, семена *Bardocarpus synensis* Dombrovskaya, а также репродуктивные органы *Permothea* sp. и *Sporophyllites petchorensis* (Schimper) Fefilova (Пухонто, 1998). Филладодермовая толща имеет позднепермский возраст, что обосновано фитостратиграфическими и палеомагнитными исследованиями (Пухонто, 1998, 2019). Возможно филладодермовая толща относится к вятскому ярусу (Kotlyar et al., 2018). В ходе работы автор также ознакомился с коллекцией казанских растений Республики Татарстан, собранной в разные годы Есауловой, Тефановой и Залесским, которая хранится в ГМ КФУ, с коллекциями Залесского в ЦНИГР, а также с коллекциями из Чепанихи и Костоват, собранными Гоманьковым и хранящимися в Ботаническом институте РАН (Санкт-Петербург).

2.2. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА

После модернизации ОСШ в 2005 году (Жамойда, Прозоровская, 2006; Табл. 1), региональная стратиграфическая схема Восточно-Европейской платформы претерпела значительные изменения. В частности, уржумский горизонт в своем статусе был повышен до яруса (Жамойда, Прозоровская, 2006). Стратотипом уржумского яруса был определен разрез

Монастырского оврага в Республике Татарстан (Котляр, 2006), лимитотипом – разрез по оврагу Красному у пос. Гребени (Оренбургская область, Сакмарский район, бассейн р. Сакмары) (Котляр, Голубев, 2010). Нижняя граница уржумского яруса была определена в основании остракодовой зоны *Paleodarwinula fragiliformis* – *Prasuchonella nasalis*. Дополнительным маркером постановили основание ихтиозоны *Platysomus biarmicus*-*Kargalichtys efremovi*, а также утвердили, что по тетраподам уржумский ярус отвечает зонам *Estemmenosuchus uralensis* и *Ulemosaurus svijagensis*. Однако других значительных биотических изменений, а также дополнительных палеомагнитных и геохимических маркеров около этой границы долгое время не удавалось выявить, и нижняя граница уржумского яруса считалась «одной из самых нечетких ярусных границ в ОСШ пермской системы» (Котляр и др., 2013).

К пограничным отложениям казанского и уржумского ярусов приурочены местонахождения Шихово-Чирки, Костоваты, Чепаниха, Донаурово (объединяются в северный географический кластер), Каргалинские рудники, Бекечево и скв. Дубенский (объединяются в южный географический кластер).

Шихово-Чирки. В данном местонахождении представлена пачка белых лагунных известняков и черных песчаников или алевритов, на которой залегают максимовские слои, представленные разнообразными по составу пестроцветами (Гоманьков, 2012; Gomankov, 2020). Флороносный слой в Шихово-Чирках расположен ниже разделяющей их границы (Гоманьков, 2012, Gomankov, 2020). Ранее граница между казанским и татарским ярусами в Шихово-Чирках проводилась в основании максимовских слоев (Стратотипический разрез..., 2001), и, таким образом, флороносный слой относился к терминальным отложениям казанского яруса. В соответствии с современной ОСШ, возраст и флороносного слоя, и максимовских слоев в Шихово-Чирках определяется как казанский, так как из этих отложений И.И. Молоствовской определен казанский (белебеевский) комплекс остракод (Стратотипический разрез..., 2001). Тетраподы в Шихово-Чирках представлены голюшерминским субкомплексом очерского комплекса, что указывает на казанский возраст местонахождения (Ивахненко и др., 1997, Стратотипический разрез..., 2001). М.Г. Миних и др. (2019) и А.В. Миних и др. (2020) определяют из Шихово-Чирков формы рыб, характерные как для казанских, так и для уржумских отложений, а возраст, в целом, предполагают позднеказанский. А.С. Бакаев (2021) считает, что ихтиофауна из местонахождения Шихово-Чирки относится к предложенной им зоне *Kazanichtys viatkensis*, которая характеризует верхнеказанский подъярус. В.К. Голубев относит пачку, содержащую остатки тетрапод в Шихово-Чирках, к верхней части верхнеуслонских слоев казанского яруса (Стратотипический..., 2001). Флороносный слой, по-видимому, залегают выше и, таким образом, может относиться к морквашинским слоям казанского яруса. При этом В.В. Силантьев (2016) включает Шихово-Чирки в эталонные разрезы слоев с неморскими двустворчатыми моллюсками

Anadontella-Prilukiella, которые на территории Восточно-Европейской платформы соответствуют уржумскому ярусу. Суммируя вышесказанное, можно заключить, что флороносный слой в Шихово-Чирках относится к верхнеказанскому подъярусу, возможно, к верхней его части.

Костоваты. Из Костоват Молостовская определяла казанский комплекс остракод (Гоманьков, 2012), который включает следующие виды: *Paleodarwinula alexandrinae* (Belousova), *P. fainae* (Belousova), *P. tuimazensis* (Kotchetkova), *P. cf. cuneata*, *P. inornatinaeformis* (Belousova), *P. cf. teodorovichi* (Belousova), *Kalisula* sp., *Prasuchonella onega* (Belousova), *Placidea* sp. (Гоманьков, личное сообщение). Палеоэнтомологи традиционно относят это местонахождение к уржумскому ярусу (Aristov et al., 2013), к тетраподной зоне *Ulemosaurus svijagensis* (Аристов, 2019), которая по современным представлениям охватывает верхнюю часть уржумского и нижнюю часть северодвинского ярусов (Sennikov, Golubev, 2017). На основании остракод возраст местонахождения достоверно определяется как казанский и предполагается позднеказанский.

Чепаниха. Листостратиграфически местонахождение Чепаниха может соответствовать местонахождению Костоваты и обычно рассматривается с ним как одновозрастное (напр., Аристов, 2019, Goman'kov, 2020). Палеоэнтомологи традиционно относят это местонахождение, как и Костоваты, к уржумскому ярусу, тетраподной зоне *Ulemosaurus svijagensis* (Аристов, 2019; Аристов, Башкуев, 2008; Aristov et al., 2013). По составу ископаемых растений местонахождения Чепаниха и Костоваты очень сходны (сходство на видовом уровне, оцененное коэффициентом сходства Серенсена, составляет 0,78, где 0 – отсутствие сходства и 1 – полное сходство; неопубликованные данные автора), что также говорит в пользу одновозрастности этих местонахождений.

Донаурово. Это местонахождение приурочено к белебеевской свите, имеющей казанский возраст (Гоманьков, 2012, Стратотипический разрез..., 2001). Литостратиграфически Донаурово сопоставляется с местонахождениями Рожки (Кировская область, Малмыжский район, северо-восточная окраина с. Рожки, правый берег р. Вятка, овраг, открывающийся в реку, разрез надстраивается в обнажении, расположенном в небольшом овраге в 1,3 км выше по Вятке) и Воробьи (Кировская обл., Уржумский р-н, правый берег Вятки, 800 м выше устья р. Аджимка, возле д. Воробьи) (Стратотипический разрез..., 2001). Из этих местонахождений, из слоев, расположенных несколько ниже флороносного слоя Донаурово, Молостовской был определен белебеевский комплекс остракод (Стратотипический разрез..., 2001). Есаулова (1986) оценивала возраст местонахождения Донаурово как позднеказанский. Также литостратиграфически Гоманьков (2012, Goman'kov, 2020) сопоставляет это местонахождение с сулицкой свитой Казанского Поволжья, которая залегает на морских отложениях верхнеказанского подъяруса и традиционно считается уржумской, однако остракоды в сулицкой свите до сих пор не были обнаружены (Type and reference..., 2015) и, соответственно, её уржумский возраст пока не

подтвержден. На основании этого, возраст местонахождения Донаурово определяется как позднеказанский.

Каргалинские рудники (Кичкас, отвалы Кузьминовского, Николаевского, Выше-Никольского и Уральского рудников, Комиссарово, Белоусовка). Для этой группы местонахождений надежная стратиграфическая привязка дана лишь для местонахождения Кичкас. На основе определений остракод, выполненных Молостовской, разрез этого местонахождения отнесен к аманакской свите (Миних и др., 1992) уржумского яруса, хотя Гоманьков (2018b) отмечает, что остракоды были отобраны из слоя, занимающего более высокое стратиграфическое положение, чем флороносная толща. Тетраподы в Кичкасе представлены малокинельским субкомплексом ишеевского комплекса. Согласно региональной стратиграфической схеме Восточно-Европейской платформы, составленной по тетраподам, Кичкас относится к зоне *Ulemosaurus svijagensis* (Ивахненко и др., 1997), которая по современным представлениям охватывает верхнюю часть уржумского и нижнюю часть северодвинского ярусов (Sennikov, Golubev, 2017). Таким образом, наиболее вероятно, что флора из Каргалинских рудников имеет уржумский возраст, но может относиться и к концу казанского века.

Бекечево. Из разреза Бекечево известно семь флороносных слоев (Гоманьков, 2018b). Первый, самый нижний флороносный слой содержит сопутствующую фауну остракод и двустворчатых моллюсков, которая указывает на казанский возраст (определения двустворчатых моллюсков выполнены Г.В. Кулевой, определения остракод – Молостовской и В.В. Спириной; Гоманьков, 2018b, Molostovskaya, 1997). Между первым и вторым флороносными слоями расположен слой с остракодами, видовой состав которого свидетельствует о принадлежности вмещающих отложений к уржумскому ярусу (Гоманьков, 2018b, Molostovskaya, 1997). Несколько выше слоя с остракодами, но ниже второго флороносного слоя находится слой с двустворчатыми моллюсками, представленными видами *Palaeomutela umbonata* (Fisher) Silantiev, *P. celebrata* Gusev и *P. quadrata* Kuleva. Присутствие *P. umbonata* указывает на возраст не моложе казанского (Силантьев, 2014, 2016). Несколько ниже пятого флороносного слоя находится еще один слой с двустворчатыми моллюсками, которые представлены видами *Palaeomutela (Palaeonodonta) longissima* (Netschajew) Silantiev, *Palaeomutela scalaris* Gusev, *P. verneuili* Amalitzky, *P. subparallela* Amalitzky и *P. cf. semilunulata* Amalitzky (Гоманьков, 2018b). Этот комплекс двустворчатых моллюсков демонстрирует смешение казанско-уржумских (*P. (P.) longissima*) и северодвинских (*Palaeomutela verneuili*, *P. subparallela*, *P. semilunulata*) форм (Гоманьков, 2018b, Силантьев, 2014, 2016). На основе этих данных Гоманьков (2018b) полагает, что отложения, представленные в Бекечево, соответствуют стратиграфическому интервалу от казанского до середины северодвинского яруса.

Скв. Дубенский. Основываясь на анализе ископаемой флоры, изученной из этой скважины,

Гоманьков оценивает возраст вскрытых скважиной отложений как казанско-уржумский (Gomankov, 2020).

2.3. МЕТОДЫ

Образцы были изучены под биноклями Leica M165c с камерой Leica DFC420 и Olympus SZX7 с камерой Olympus DP23. Фитолеймы подвергались мацерации по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в соляную кислоту на 15 минут, затем в плавиковую на 2 часа, в азотную на 30 минут с последующей промывкой и повтором обработки по необходимости, и после в раствор КОН для удаления продуктов окисления. Из обработанного материала изготавливались временные глицериновые препараты. Готовый материал был изучен под микроскопом Zeiss AXIOPLAN-2 с цифровой камерой Zeiss AxioCam 105 color. Снимки СЭМ были сделаны с помощью TESCAN-Vega (ускоряющее напряжение 20 kV) в ПИН РАН. Материал для исследования ультраструктуры инситной пыльцы *Permotheca sardykensis* обрабатывался с помощью ультразвуковой ванны Elmasonic One (рабочая частота 37 кГц) в 3 циклах по 10 минут на Геологическом факультете МГУ с целью разделения спрессованного комка пыльцы на отдельные пыльцевые зерна. После каждого цикла комки проверялись на предмет их распада. Ультратонкие срезы были изготовлены по стандартным методикам (по Завьяловой и др., 2018) без окрашивания. Срезы были изучены с помощью ТЭМ JEM-1011 (ускоряющее напряжение 80 кВ) в Лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Для расчета уровня углекислого газа в палеоатмосфере был использован метод устьичных коэффициентов (подробнее см. 6.2), основанный на расчете устьичного индекса (SI), который выражается через отношение числа устьиц к числу эпидермальных клеток на единицу площади. В качестве единицы площади был взят 1 мм². Подсчет клеток проводился при помощи программы InkScape и сайта <https://svgm.paleobotany.ru/>, позволяющего переводить данные из InkScape в численный формат (Карасев и др., 2019).

В качестве ближайшего живущего эквивалента (NLE, подробнее см. 6.2) был использован *Ginkgo biloba* L. Этот вид был выбран по нескольким причинам. Во-первых, *G. biloba* является единственным современным представителем линии Ginkgoopsida, к которой относятся и филладодермы. Во-вторых, современные представители гинкго двулопастного, по-видимому, являются потомками растений, переживших последнее оледенение на юго-западе Китая, в зоне, которая сейчас относится к зоне субтропического муссонного климата (Shen et al., 2005). В Приуралье в пермское время, по современным представлениям, располагался северный пояс теплого семиаридного климата (Чумаков, 2004) с чередованием засушливых холодных и теплых влажных сезонов (Жарков, 2004), однако поскольку филладодермы, по-видимому, произрастали около водоемов (Гоманьков, 2008), о чем, в частности, свидетельствует образование

филладодермовых углей (Пухонто, 1998), можно исключить фактор нехватки воды у представителей этого рода. В-третьих, листья гинкго, как и листья филладодерм, можно охарактеризовать как листья среднего размера со сходным типом жилкования. Считается, что современные гинкго обладают гипостомными листьями, однако есть данные, что у гинкго могут встречаться амфистомные листья (Kanis, Karstens, 1963; Chen, Li, 2004). Однозначно, гинкго двулопастный не является полным эквивалентом филладодерм в современной флоре, однако современные голосеменные в пойменных сообществах, к которым были приурочены филладодермы, не встречаются. В сравнении с другими растениями, у гинкго есть большое преимущество – филогенетическое родство с филладодермами. Как показали результаты (Форапонова, Карасев, 2021b; см. 6.4 и 6.5), гинкго является достаточно хорошим NLE для филладодерм. Значение устьичного коэффициента (SI) для *Ginkgo biloba* было принято за 8,7 и взято из работы Д. Бирлинга и соавтр. (Beerling et al., 1998).

Формула для расчета уровня CO₂ в палеоатмосфере (pCO₂) была выведена из стандартной формулы метода устьичных коэффициентов (подробнее см. 6.2):

$$SR = n * RCO_2,$$

Которая в развернутом виде выглядит как:

$$\frac{SI_{NLE}}{SI_{FP}} = n * \frac{pCO_2}{300}$$

Путем преобразования этой формулы (домножить обе части уравнения на 300 и разделить на n), несложно получить выражение для расчета уровня CO₂:

$$pCO_2 = \frac{300 * SI_{NLE}}{n * SI_{FP}}$$

В работе проведено сравнение различных вариантов стандартизации метода устьичных коэффициентов: карбоновой (n = 2) (Chaloner, McElwain, 1997), современной (n = 1,2) (McElwain, 1998) и предложенной в рамках данной работы скорректированной современной (n = 1/1,2; детали см. 6.3).

2.4. ТЕРМИНОЛОГИЯ

В качестве базовой терминологии при описании вегетативных органов используется терминология А.А. Федорова и др. (1956). Для описания морфологии ископаемых растений определенных таксономических групп или определенных типов ископаемых остатков используются термины, предложенные или используемые в статьях, посвященных соответствующей теме. В частности, для описания генеративных органов голосеменных используется терминология, предложенная Мейеном (1987). Для описания остатков мохообразных терминология заимствована из работы М.Ф. Нейбург (1960a). Специфические

термины для описания деталей морфологии листьев папоротников заимствованы из работы Наугольных (2016). Термины для описания деталей строения листьев пельтаспермовых птеридоспермов семейства *Peltaspermataceae* заимствованы из статей Гоманькова (2008) и Наугольных (1999), для эпидермально-кутикулярного строения филладодерм – из статьи Богова (1985), для рода *Doliostomia*, *Geinitzia* – из работы Гоманькова и Мейена (1986), для листьев *Ginkgoales* – из статьи Гоманькова (2018a), для листьев *Taeniopteris* – из работы Есауловой (1986), для *Dicranophyllum Grand'Eury* – из статьи Гоманькова (2013). Для описания семян используется терминология, предложенная Нейбург (1965). Для описания эпидермально-кутикулярного строения листьев филладодерм использовалась общепринятая терминология (Мейен, 1965; Красилов, 1968), а также шаблон и термины, предложенные А.В. Боговым (1985) и Гоманьковым и Мейеном (1986) для описания особенностей эпидермально-кутикулярного строения филладодерм. Терминология для описания ископаемых пыльцевых зерен дана по Punt et al. (2007) и Halbritter et al. (2018). В работе используется систематика, предложенная Мейеном (1987), с учетом большинства изменений, сделанных Наугольных (Наугольных, 2010, 2016, Naugolnykh, 2007).

ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В данной главе приводятся описания изученных растительных остатков из местонахождений ископаемой флоры Чепаниха и Костоваты, приуроченных к верхнеказанскому подъярису казанского яруса.

ОТДЕЛ BRYOPHYTA

Класс Bryopsida

Род *Intia* Neuburg, 1956***Intia cf. variabilis* Neuburg, 1956**

Таб. I, II

Intia variabilis: Нейбург, 1956, с. 323, Рис. 1, 5, 6. Нейбург, 1960а, с. 39–41, Таб. VI–XV, XVII 2а, 3а, 6, Рис. 7–11.

Голотип – ГИН РАН, № 3003/34в-15. Печорский бассейн. Воркутское месторождение, скв. К-138, глуб. 318,69 м, на 0,5 м выше пласта М₁, фаунистический горизонт Ма. Нижневоркутская свита – Р₁^{kg}.

Описание. В коллекции в основном представлены отдельные листья, на двух образцах сохранились фрагменты побегов (Таб. I, а). Листья сидячие, прямые, отходят от стебля под острым углом, от яйцевидных (Таб. I, в) до овально-продолговатых (Таб. I, г). Наибольшая ширина листа расположена около середины листа или немного смещена к его основанию (Таб. I, б–г). Листья закругляются к верхушке и основанию, основания могут быть слегка оттянутыми (Таб. I, б). Листья длиной 4,8–13,0 мм и шириной 2,9–3,6 мм. Средняя жилка отчетливая, многослойная, сложена длинными узкими толстостенными клетками (Таб. II, в, г), прямая (Таб. II, а), постепенно сужается к верхушке, не достигая ее. Край листовой пластинки зубчатый. Зубцы обычно до 50 мкм длиной (Таб. II, б). Сохранность не позволяет определить точную топографию клеток на пластинке листа. На отпечатках возможно различить контуры овально-продолговатых (почти прямоугольных), ромбических, червеобразных, пяти- и шестиугольных клеток (Таб. II, а–г). Иногда можно различить ряды вытянутых клеток, идущих по диагонали от средней жилки, ближе к краю листа клетки формируют вертикальные дорожки. На одном фрагменте сохранился ряд прямоугольных клеток, идущий вдоль средней жилки (Таб. II, г). По краю листа наблюдается тонкая кайма, но детали ее строения различить не удается.

Сравнение. От *I. vermicularis* Neuburg отличается отсутствием ости на верхушке листа, также клетки пластинки листа не червеобразные, а более разнообразные по форме. От *I. falciformis* Neuburg и *I. angustifolia* Neuburg отличается овальной, а не узко-ланцетной или удлиненной формой листа.

Распространение. Кунгурский–казанский ярусы Печорского бассейна и Восточно-

Европейской платформы.

Материал. Чепаниха (5 обр.), Костоваты (5 обр.).

ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA

Класс Polypodiopsida

Сателлитные роды класса Polypodiopsida

Род *Pecopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Pecopteris sp.

Таб. III

Pecopteris sp.: Gomankov, 2020, fig. 5E.

(?) *Pecopteris uralica*: Zalessky, 1939, p. 337, fig. 9; Наугольных, 2007, Таб. IX, фиг. 5; Naugolnykh, 2013, Plate 7, fig. 8, Plate 10, fig. 6, Text-fig. 29, f.

Описание. В коллекции представлены только небольшие фрагменты вай размером до 5 см, большинство из них без сохранившихся фитолейм. На нескольких образцах фитолеймы сохранились, но они слишком тонкие для изготовления препаратов.

В коллекции представлены дваждыперистые фрагменты вай (Таб. III, б, д, е). Рахисы предпоследнего порядка могут быть окружены лимбом – узкой полосой окаймления, по ширине примерно равной ширине самого рахиса (Рис. 3; Таб. III, б).

От рахисов предпоследнего порядка под углом 30–45° в очередном порядке отходят рахисы перьев последнего порядка с непарноперистым расположением перышек. Перья последнего порядка сильно сближены по два, но отходят не супротивно (Таб. III, б, д, е). К рахисам последнего порядка под углом 30–45° прикрепляются перышки в очередном порядке. Перышки овальные, с округлой или приостренной верхушкой, сливаются основаниями на $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$ длины, образуя окаймление рахиса (Таб. III, а). Перышки на сохранившихся образцах могут достигать размера 7,3x3,7 мм, но поскольку в коллекции представлены только небольшие фрагменты вай, реальные максимальные размеры неизвестны. По направлению к вершине пера последнего порядка размер перышек и угол их прикрепления к рахису постепенно уменьшаются. Апикальные перышки срастаются между собой в большей степени, чем базальные, и разграничить отдельные перышки затруднительно (Таб. III, в, г). Жилкование пекоптероидное, центральная жилка может слегка ундулировать, доходит до верхушки перышка, четко выделяется до середины пластинки перышка, затем быстро сужается и в верхней половине перышка дихотомически ветвится. Латеральные жилки отходят в очередном порядке и дихотомически ветвятся один или два раза. В каждом перышке до шести боковых жилок. Все жилки доходят до края листовой пластинки.

Ближе к верхушке рахиса предпоследнего порядка перышки сливаются в большей степени, и у верхушки перья последнего порядка становятся сначала перисто-лопастными, а затем почти

цельнокрайними, с городчатым или волнистым краем листовой пластинки, и существенно укорачиваются (Таб. III, б). Центральная жилка в отдельных перышках перестает быть выраженной, жилкование становится более похожим на сфеноптероидное. В терминальных перышках апикальных перьев жилки дихотомически ветвятся до четырех раз.

Сравнение. Описываемые остатки напоминают вайи вида *Pecopteris uralica* Zalessky, 1939 формой перышек и характером жилкования. Однако *P. uralica* известен на крайне скудном и плохо охарактеризованном материале, что осложняет сравнение обсуждаемых остатков *Pecopteris* sp. с этим видом. От более широко распространенных *Pecopteris helenaeana* Zalessky и *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky отличается более просто устроенными перышками с ровным, а не волнистым или зубчатым краем.

Замечания. Гоманьков (Gomankov, 2020, fig. 5E), несомненно, приводит изображение тех

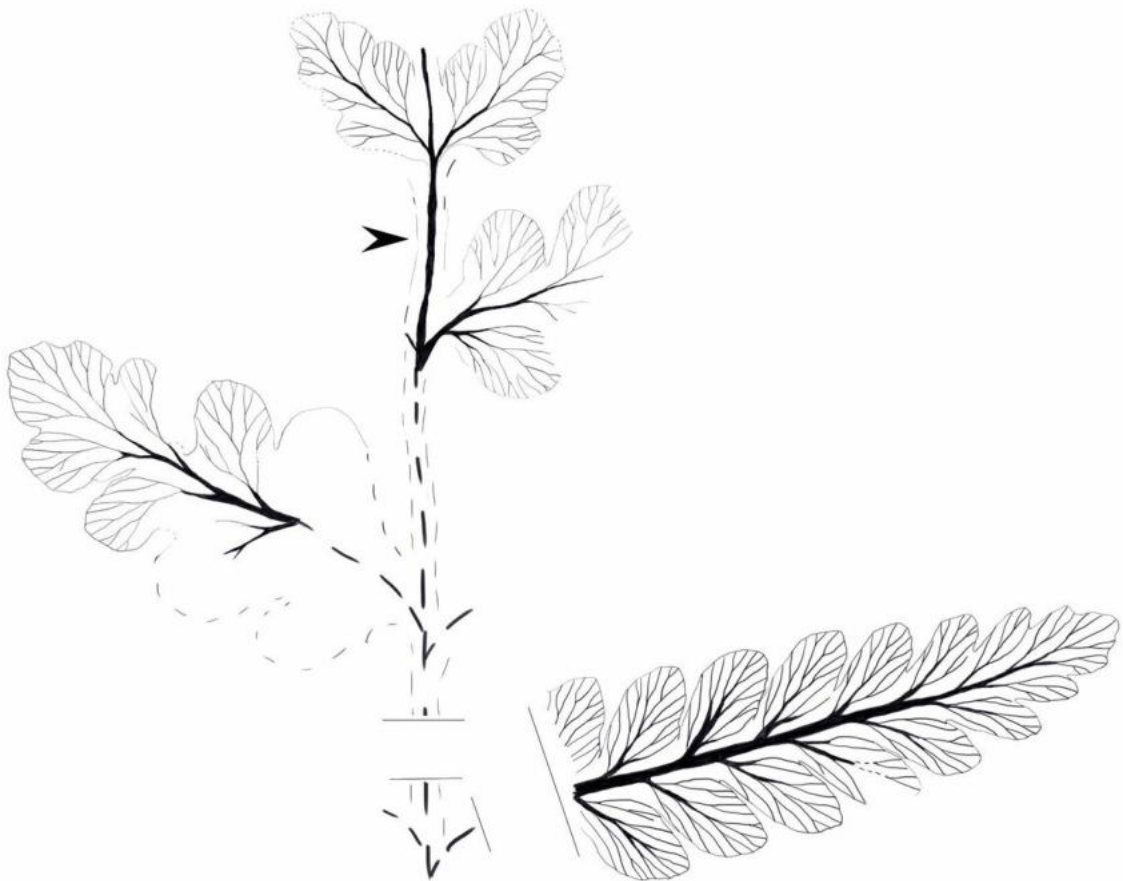


Рис. 3. Схематическая реконструкция пера предпоследнего порядка *Pecopteris* sp. В нижней части пера перышки срастаются только основаниями. В апикальной части вайи перья последнего порядка укорачиваются, степень срастания перышек возрастает, перья последнего порядка становятся перисто-лопастными, затем цельными с городчатым краем. Жилкование перышек сменяется на сфеноптероидное. Рахис окружен лимбом (стрелка).

же остатков, что и в этом разделе, однако также воздерживается от более точных определений.

Распространение. (Кунгурский ярус?) казанский ярус Среднего Поволжья.

Материал. Чепаниха (25 обр.), Костоваты (2 обр.).

ОТДЕЛ PINOPHYTA

Класс Ginkgoopsida

Порядок Peltaspermales

Семейство Peltaspermaceae

Род *Compsopteris* Zalessky, 1934 emend. Naugolnykh, 1999

Compsopteris olgae Naugolnykh, 1999

Таб. IV, а-д; Таб. V, а-в

Compsopteris olgae: Наугольных, 1999, с. 85–88, Таб. X, фиг. 1–6, Рис. 3

Голотип – ГИН РАН, № 4851/1; местонахождение Ежово, овраг на холме у д. Ежово, 5 км к юго-западу от г. Очера; Пермская обл., средняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Описание. Простоперистые вайи с непарноперистой верхушкой (Таб. IV, а). Перышки расположены очередно, однако попарно сближены (Таб. IV, б, г). Перышки отходят под острым углом в 30–60° (Таб. IV, б, г). Перышки вытянуто-ланцетные по форме, 1,5–2 см шириной, могут быть более 7 см длиной, с заостренной или овальной верхушкой (Таб. IV, в, д, Таб. V, а-в), в анадромной части резко сужаются возле рахиса, формируя характерную вырезку (Таб. IV, б, г), которая может доходить до средней жилки, а в катадромной низбегают (Таб. IV, б, г, Таб. V, а). Средняя жилка низбегают по рахису, прослеживается почти до верхушки перышка (Таб. IV, б, в, д, Таб. V, а, б). Боковые жилки преимущественно простые, изредка могут дихотомировать один или два раза (Таб. V, б-в), отходят от средней жилки под углом около 30°, в нижней части перышка прямые, в средней могут слегка изгибаться к краю листа.

Сравнение. От *Compsopteris adzvensis* Zalessky отличается более крупными размерами перышек (почти в два раза по ширине), а также более простым жилкованием; от *C. salicifolius* (Fischer ex Zalessky) Naugolnykh отличается не лентовидной формой перышек, ровным краем перышек, более выраженным низбеганием перышка в его катадромной части и четкой вырезкой на анадромном крае.

Распространение. Верхнеказанский подъярус Прикамья.

Материал. Чепаниха (16 обр.), Костоваты (11 обр.).

Compsopteris sp. A

Таб. V, г, д

Описание. Вайи предположительно простоперистые. Перышки очередные, попарно

сближены вплоть до почти супротивных (Таб. V, г, д). В верхней части вайи перышки отходят под углом около 45° (Таб. V, д), в средней части угол стремится к 90°. Перышки незначительно перетянутые в анадромной части, избегающие в катадромной. Форма перышек линейная, ширина до 1 см. Верхушки перышек предположительно округлые (Таб. V, д). Средняя жилка выраженная, прослеживается почти до верхушки перышка. Боковые жилки в нижней части перышка прямые, в средней могут слегка изгибаться к краю листа, отходят под углом около 30°, почти не дихотомируют. Предположительно, перышки уменьшаются в размере ближе к верхушке вайи (Таб. V, д).

Сравнение. От *Compsopteris olgae*, представленного в имеющемся материале, отличается более мелкими размерами (ширина перышек не превышают 1 см), наличием почти супротивных перышек ближе к средней части вайи, а также линейной, а не удлинённо-ланцетной формой перышек.

Замечания. Возможно, данные остатки можно отнести к виду *C. adzvensis*, однако плохая сохранность не позволяет сделать это с достаточной уверенностью.

Гоманьков (Gomankov, 2020) приводит среди иллюстраций изображение *Compsopteris* sp. из Чепанихи. По размерам он ближе к описываемому здесь *Compsopteris* sp. A, однако по морфологии перышек значительно отличается как от *Compsopteris* sp. A, так и от *C. olgae*.

Распространение. Верхнеказанский ярус Прикамья.

Материал. Два образца (Чепаниха). Апикальный фрагмент вайи без сохранившейся верхушки, 5×4 см (отпечаток и противоотпечаток), и фрагмент средней части вайи 3,5×3 см.

Род *Odontopteridium* Gomankov, 2008

***Odontopteridium wangenheimii* (Fischer) Gomankov, 2008**

Таб. VI, б–г

Odontopteridium wangenheimii: Гоманьков, 2008, с. 44–45, Таб. I, Рис. 1. Бухман и др., 2014, с. 1350, Таб. III, 1–6; IV, 4, 5.

Подробную синонимику см. Гоманьков, 2008.

Неотип (установлен Залесским (1927)) – ЦНИГР, обр. № 16/1543; Белебейский район Башкортостана, ручей Мельчак; средняя пермь, казанский ярус. Образец был изображен Куторгой (Kutorga, 1844, Taf. VII, Abb. 1) и Залесским (1927, Таб. VIII, фиг. 1), а его противоотпечаток – Броньяром (Brongniart, 1845, Pl. A, fig. 4a).

Описание. Материал представляет собой фрагменты перьев последнего порядка (Таб. VI, б–г). Рахисы 2,5–3 мм шириной (Таб. VI, в, г), гладкие или с тонкой продольной исчерченностью (Таб. VI, в). Перышки округлые (Таб. VI, в, г) или широко-ланцетовидные (Таб. VI, б), до 2,5 см длиной, прикрепляются к рахису расширенными основаниями и налегают друг на друга, могут сливаться основаниями и образовывать окрыление рахиса. Средняя жилка на перышках не

выражена, жилки параллельные, густые. На 1 см края листовой пластинки приходится до 30 жилок.

Сравнение. Единственный вид рода. От морфологически близких родов: *Rhachiphyllum*, *Lepidopteris* Schimper и *Scytophyllum* Bornemann, которые объединяют сложноперистые вайи *Peltaspermales*, перышки которых прикрепляются к рахису расширенными основаниями, – род *Odontopteridium* отличается отсутствием выраженной средней жилки на перышках.

Распространение. Уфимский-северодвинский ярусы, пермская система, Восточно-Европейская платформа.

Материал. Чепаниха (6 обр.), Костоваты (1 обр.).

Род *Ustyugia* Gomankov, 2008

Ustyugia udmurtica Gomankov, 2008

Таб. VII

Ustyugia udmurtica: Гоманьков, 2008, с. 46–47, Таб. II, 6, Таб. III, Рис. 2. Бухман и др., 2014, с. 1350–1351, Таб. IV, 1–3. Gomankov, 2020, Fig. 5B.

Голотип – БИН РАН, обр. №№ 54/1853 и 54A/1853 (отпечаток и противоотпечаток); местонахождение Чепаниха (Удмуртия, Завьяловский район, верховья оврага, впадающего слева в долину р. Россохи у д. Чепаниха); верхнеказанский подъярус казанского яруса, средняя пермь.

Описание. Предположительно простоперистые вайи. Порядок взаиморасположения перышек неизвестен. Перышки линейные. Край от слегка волнистого до городчатого (Таб. VII, а). Верхушки и основания перышек не сохранились. Самый крупный фрагмент неполного перышка составляет 11×3 см (Таб. VII, а). По центру проходит ложная средняя жилка, которая в верхней части перышка распадается на веер равноправных жилок (Таб. VII, б, в). Боковые жилки изредка дихотомируют, отходят под острым углом 20–30° и отгибаются к краю перышка, образуя дугу (Таб. VII, б, в).

Сравнение. От *U. pinnata* (Meyen et Gomankov) Gomankov отличается городчатым или волнистым, а не ровным краем перышек. Также перышки, если сохранилась часть вайи, не перекрывают друг друга. В материале из Чепанихи и Костоват также присутствуют листья *Compsopteris olgae* (см. выше), которые сложно отличимы от *U. udmurtica* на фрагментарном материале. У *C. olgae* представлена настоящая, а не ложная средняя жилка. Ложная жилка на отпечатках обычно менее глубокая, более плоская, боковые жилки отходят от нее веерообразно и более выражено отгибаются к краю листовой пластинки. Характерно основание перышек *C. olgae* – анадромный край резко сужается, катадромный избегает. Согласно диагнозу, у *U. udmurtica* суженное основание перышек, которое может быть оттянуто в черешок.

Распространение. Казанский (уржумский?) ярус Восточно-Европейской платформы, средняя пермь.

Материал. Чепаниха (9 обр.), Костоваты (11 обр.).

Семейство Angaropeltaceae

Род *Phylladoderma* Zalesky, 1913

Phylladoderma (Phylladoderma) meridionalis Meyen, 1971

Таб. VIII

Phylladoderma meridionalis – Мейен, Гоманьков, 1971, Рис. 1 а–г, Рис. 2 б; Gomankov, 2020, fig. 4 А.

Голотип – ГИН РАН, обр. № 3797/230-4; правый берег р. Камы, напротив устья р. Шильна, 8 км выше Набережных Челнов, нижеказанский подъярус (?) (6 м выше кровли уфимских красноцветов).

Описание. Материал представлен фрагментами кутикулы ископаемых листьев. Листья амфистомные. Верхняя эпидерма (Таб. VIII, а, б) сложена продольно вытянутыми клетками, по форме от четырехугольных до полигональных, средний размер составляет $61,3 \pm 6,5$ на $38,8 \pm 1,8$ мкм. Эпидермальные клетки расположены продольными рядами. Септы в клетках немногочисленные, от одной до трех на клетку. Поперечные стенки либо параллельные, перпендикулярные, либо одна перпендикулярная, а другая косая. Устьица расположены равномерно, плотность устьиц составляет в среднем 20 ± 8 устьица на 1 мм^2 , устьичный индекс $5,4 \pm 1,3\%$. Устьица погруженные, моно- неполноциклические, аномоцитные, петалоцитные (Таб. VIII, б). Побочные клетки полигональные, продольно вытянутые, по размерам не отличаются от эпидермальных клеток. В среднем на устьице приходится пять побочных клеток (значение варьирует от четырех до шести, в редких случаях до семи). Кутиновое ребро по краю устьичной ямки не всегда выражено. Передний дворик и замыкающие клетки устьиц сильно кутинизированы, на замыкающих клетках в световом микроскопе видны кутиновые утолщения в виде ласточкиных хвостов (Рис. 4а), в СЭМ наблюдается бабочковидная кутинизация замыкающих клеток (Рис. 4б).

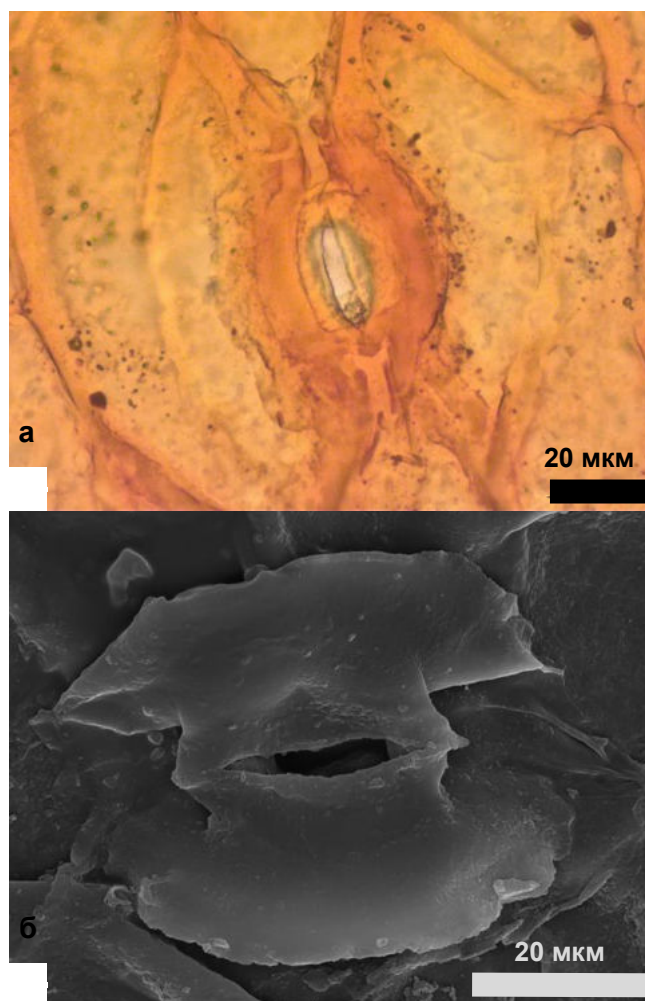


Рис. 4. Кутинизация замыкающих клеток у *Phylladoderma meridionalis*. Удмуртия. Верхнеказанский подъярус. а - СМ, обр. № 5563/356, Костоваты, б - СЭМ, обр. № 5564/168, Чепаниха.

Нижняя эпидерма (Таб. VIII, г-е) сложена изодиаметрическими, пяти-шестиугольными, неупорядоченно расположенными клетками, размер которых в среднем составляет $51,7 \pm 2,8$ мкм длиной и $43,7 \pm 1,9$ мкм шириной. Если эпидермальные клетки вытянуты, то не ориентированно. В эпидермальных клетках присутствуют редкие септы, одна или в редких случаях две на клетку. В расположении клеток наблюдается слабо выраженная розетчатость (характер распределения клеток, при котором вокруг одной клетки концентрируется несколько клеток, образующих розетку). Устьица распределены равномерно. Плотность устьиц составляет в среднем 56 ± 8 устьиц на 1 мм^2 , устьичный индекс равен $9,3 \pm 1,7\%$. Устьица (Таб. VIII, е) погруженные, моно-неполноциклические, аномоцитные, петалоцитные. Побочные клетки полигональные, обычно более или менее изодиаметрические, по размерам не отличаются от эпидермальных клеток. Число побочных клеток варьирует от четырех до семи, чаще всего встречаются устьица с пятью побочными клетками. Передний дворик и замыкающие клетки устьиц кутинизированы, но кутиновое ребро на наружном крае переднего дворика обычно слабо выражено.

Присутствуют смоляные тельца. В редких случаях удается наблюдать «дорожки» (Рис. 5) – области, сложенные поперечно ориентированными клетками, которые связывают с поперечным интеркалярным ростом листовой пластинки (Богов, 1985).

Сравнение. На фрагментарном материале невозможно отличить *P. (P.) meridionalis* исключительно по морфологии от других видов рода *Phylladoderma*, в особенности тех, для которых неизвестно эпидермальное строение. От видов подрода *Phylladoderma (Aequistomia)* отличается отсутствием бочонковидного переднего дворика устьиц. Сравнение с видами подрода *Phylladoderma (Phylladoderma)* приведено далее. От *P. (P.) arberi* отличается меньшими размерами устьичных ямок и характером кутинизации замыкающих клеток, а также отсутствием выраженной эпикуткулярной ребристости; от *P. (P.) spinosa* Bogov отличается наличием септ и смоляных телец, а также отсутствием угловых шипов; от *P. (P.) fefiloviana* Bogov – стабильным присутствием септ и смоляных телец, а также отсутствием сближенных устьиц; от *P. (P.) solodukhoi* Bogov – отсутствием

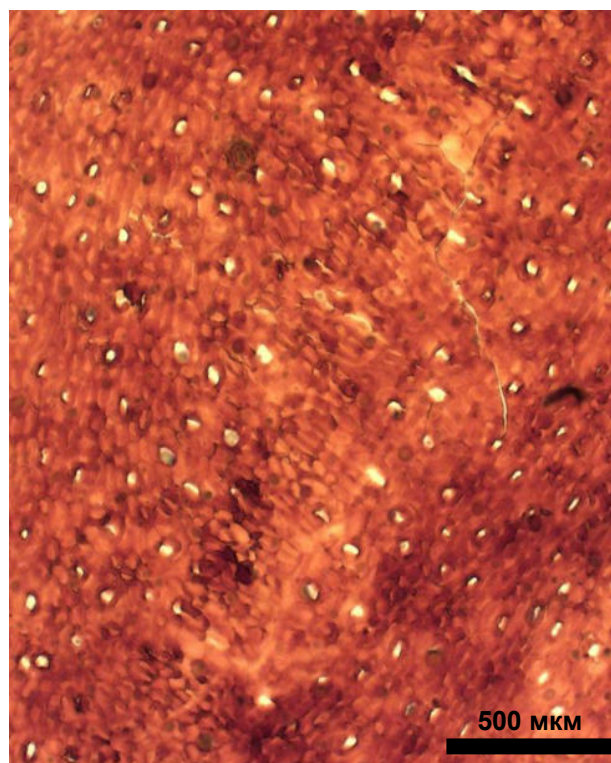


Рис. 5. «Дорожка» на кутикуле *Phylladoderma meridionalis*. Удмуртия. Верхнеказанский подъярус. Обр. № 5564/254, Чепаниха.

сближенных устьиц, менее прямыми стенками эпидермальных клеток верхней эпидермы; от *P. (P.) muravievii* Bogov – более крупными клетками верхней эпидермы (средний размер клеток верхней эпидермы *P. (P.) muravievii* составляет 25x42 мкм, в то время как у *P. (P.) meridionalis* этот показатель составляет 39 × 61 мкм); от *P. (P.) septata* Bogov меньшим количеством септ, более вытянутыми клетками верхней эпидермы и наличием смоляных телец; от *P. (P.) sentjakensis* Esaulova отсутствием угловых шипов и папилл.

Замечания. По краям листовой пластинки на верхней и нижней сторонах листа располагается эпидермис промежуточного строения (Таб. VIII, в), близкий по строению к эпидермису нижней стороны листа. Особенности строения этих областей следующие: средняя плотность устьиц в этих областях составляет $32 \pm 2,6$ устьиц на 1 мм^2 , что меньше, чем на нижней стороне листа, но больше, чем на верхней; эпидермальные клетки в среднем немного более вытянутые, чем на нижней стороне листа, $50,4 \pm 5,1$ мкм длиной и $38,0 \pm 2,7$ мкм шириной, расположены по большей части хаотично, но могут образовывать короткие неровные ряды; сами клетки в основном полигонально-изодиаметрические, но среди них встречаются и более или менее вытянутые клетки.

Исходное описание *P. (P.) meridionalis* (Мейен, Гоманьков, 1971) не содержит формально оформленного диагноза. Позднее Богов (1985) по результатам коллоквиума, проведенного в апреле 1979 года совместно с Мейеном, Есауловой, Г.Г. Смоллер и Л.А. Фефиловой, опубликовал список основных диагностических признаков кутикулы филладодерм, рекомендованных для разграничения видов, и привел описания нескольких новых видов *Phylladoderma*. Однако описание *P. (P.) meridionalis* не было опубликовано ни в рамках этой работы, ни позднее. В связи с этим требуется переизучение типового материала для оформления формального диагноза.

Распространение. Казанский ярус Восточно-Европейской платформы.

Материал. К этому виду были отнесены 27 образцов из местонахождения Чепаниха и 6 образцов из местонахождения Костоваты, для которых были изучены фитолеймы.

Phylladoderma (Aequistomia) aequalis (?) Meyen, 1977

Таб. IX

Phylladoderma (Aequistomia) aequalis: Мейен, 1977, с. 137, Таб. VIII, фиг. 5–10, Рис. 5. Гоманьков, Мейен, 1986, с. 102, Рис. 50 а–д, 51.

Голотип – ГИН РАН, обр. № 4552/167-1 (Мейен, 1977, Таб. VIII, фиг. 5–7, Рис. 5; Гоманьков, Мейен, 1986, Рис. 50 а–д, 51 а–в); Аристово, правый берег р. М. Сев. Двина, 100 м выше по течению от пристани у д. Аристово, Вологодская обл., сероцветная линза в нижней части обнажения; вятский ярус, верхняя пермь.

Описание. Материал представлен фрагментами листьев с сохранившимися кутикулами.

Наибольшая наблюдаемая ширина фрагментов составляет 23 мм, наибольшая наблюдаемая длина – 41 мм. Жилкование на представленных в коллекции отпечатках не просматривается. Листья амфистомные. Эпидерма обеих сторон сходна, у некоторых образцов сильно кутинизирована (Таб. IX, б). Устьица организованы в полосы, в которых устьица выстраиваются в один или два ряда (Таб. IX, а). Клетки в безустычных полосах от изодиаметричных (Таб. IX, б) до продольно вытянутых (Таб. IX, а), организованы в ряды. В устьичных полосах эпидермальные клетки изодиаметрические, расположены неупорядоченно (Таб. IX, а, в). Размеры эпидермальных клеток составляют 20–40 мкм. Устьичные ямки от округлых до овальных, диаметром 15–25 мкм, окружены кутиновым кольцом (Таб. IX, г). Замыкающие и побочные клетки сильно погружены (Таб. IX, д), за счет чего формируется бочонковидная устьичная ямка, которая при захоронении часто ложится на бок. Побочных клеток семь или восемь. На эпидермальных клетках встречаются единичные редкие папиллы (Таб. IX, е).

На кутикуле можно наблюдать области, в которых происходит нарушение порядка расположения устьиц (Таб. IX, а). В этих областях отсутствуют устьичные и безустычные области, устьица расположены равномерно, эпидермальные клетки изодиаметрические, расположены неупорядоченно. Это может затруднять определение ископаемых остатков данного вида на небольших фрагментах.

Сравнение. От других видов подрода *Phylladoderma (Aequistomia)* отличается наличием устьичных полос. От видов подрода *Phylladoderma (Phylladoderma)* описываемые ископаемые остатки нельзя отличить по морфологии, однако по строению кутикулы они отличаются бочонковидными устьичными ямками и наличием устьичных полос. В казанских отложениях Русской платформы также встречается вид *Doliostomia kazanica*, который относится к роду, имеющему большое сходство эпидермально-кутикулярного строения с представителями подрода *Phylladoderma (Aequistomia)*, однако *D. kazanica*, как и другие виды *Doliostomia*, отличается от описываемых остатков беспорядочным расположением устьиц (Гоманьков, 1997, 2005).

Замечания. Виды подрода *Phylladoderma (Aequistomia)* характеризуются высокой степенью полиморфизма (Гоманьков, Мейен, 1986). Среди известных видов *Phylladoderma (Aequistomia)* описываемый материал ближе всех к виду *P. (A.) aequalis*, так как это единственный вид, устьица которого организованы в ряды. Однако у классических верхнепермских *P. (A.) aequalis* устьичные ряды выражены менее явно, а также часто присутствуют папиллы на эпидермальных клетках, хотя описаны экземпляры, на которых папиллы почти не выражены (Гоманьков, Мейен, 1986). Возможно, следует выделить данные листья в отдельный вид.

Также в коллекции обнаружены листья, по морфологии удовлетворяющие диагнозу *Doliostomia* (см. ниже), однако кутикула на них не сохранилась. По кутикулярно-эпидермальным признакам листья *Doliostomia* очень близки к листьям подрода *Phylladoderma (Aequistomia)* и

неразличимы на небольших фрагментах кутикулы. Однако для рода *Doliostomia* характерно неупорядоченное расположение устьиц. Тем не менее, у описываемых здесь листьев наблюдается нарушение организации эпидермы на некоторых участках, что также наблюдается у *Doliostomia* в местах дихотомического деления листовой пластинки. Подрод *Phylladoderma* (*Aequistomia*) ранее уже описывался из отложений пограничного казанско-уржумского интервала, из местонахождения Шихово-Чирки (Гоманьков, 1997). *P. (A.) kazanica* была описана на материале дисперсных кутикул (Гоманьков, 1997), но позднее, когда удалось изучить макроморфологическое строение листьев, была переведена в род *Doliostomia* как *D. kazanica* (Гоманьков, 2005). Изучаемые листья описаны как принадлежащие к виду *Phylladoderma (Aequistomia) aequalis* под вопросом, пока не будет установлено эпидермальное строение листьев *Doliostomia* из соответствующих местонахождений.

Распространение. Пермь, верхнеказанский подъярус казанского яруса – вятский ярус Русской платформы.

Материал. Чепаниха (3 образца: 5564/051, 5564/258, 5564/259 (отпечаток с противоотпечатком)), Костоваты (2 образца с противоотпечатками: 5563/350, 5563/351).

Phylladoderma sp.

Таб. X

Описание. Макроостатки представлены фрагментами мелко- и среднеразмерных листьев от шпательевидной (Таб. X, а) до линейной (Таб. X, е) формы с расширенным ровным основанием (Таб. X, д), часто с сохранившейся кутикулой (Таб. X, г). Поверхность отпечатков обычно гладкая, иногда мелкоямчатая с отпечатавшейся поверхностью листовой пластинки (Таб. X, б, в). Изредка сохраняются следы разреженных жилок, идущих параллельно друг другу с промежутком около 1 мм (Таб. X, ж, з).

Сравнение. Сильная фрагментарность остатков не позволяет провести адекватное сравнение.

Замечания. В эту группу отнесены остатки ископаемых листьев, для которых эпидерма не была изучена, но которые с большой вероятностью относятся к *P. (P.) meridionalis*.

Распространение. Средняя и верхняя пермь Восточно-Европейской платформы.

Материал. Чепаниха (28 обр.), Костоваты (76 обр.)

Род *Doliostomia* Meyen, 1986

***Doliostomia* sp.**

Таб. XI

Описание. Листья средних размеров. Листовая пластинка дихотомически делится по меньшей мере дважды (Таб. XI, а, б). Наибольший образец представлен двумя долями листа, соединенными в основании. Каждая из долей далее дихотомирует по меньшей мере один раз. Ближе к месту дихотомии каждая доля листа расширяется в 1,5–2 раза по сравнению со своим основанием. Размер левой доли составляет 83 x 15 мм, размер правой доли составляет 65 x 13 мм. На сохранившихся фрагментах жилкование просматривается плохо, но кажется ближе всего к линейному (Таб. XI, в, г). К сожалению, конечные доли, основание листа и кутикула не сохранились.

Сравнение. Листья *Doliostomia* по строению ближе всего к листьям рода *Phylladoderma*, особенно подрода *Aequistomia*, с которыми имеют почти идентичное эпидермальное строение. По морфологии отличаются дихотомическим делением листовой пластинки.

Распространение. Средняя и верхняя пермь, казанский-вятский ярусы Европейской России.

Материал. Костоваты (2 образца: 5563/103, 5563/367).

Род *Angaropeltis* Doweld, 2001

***Angaropeltis* sp.**

Таб. XII

Cardiolepis sp.: Gomankov, 2020, Fig. 6J.

Описание. Округлые пельтатные капсулы до 15 мм в диаметре (в среднем 10 мм), покрытые толстой кожистой кутикулой (Таб. XII, а, в), с толстой плавно расширяющейся к основанию ножкой 2 мм в диаметре (Таб. XII, б). Семян внутри не обнаружено. Получен препарат наружной кутикулы капсулы. Кутикула толстая, эпидермальные клетки изодиаметрические, четырех-пятиугольные, с глубоко кутинизированными антиклинальными стенками (Таб. XII, г, д). Устьица редкие, плохой сохранности.

Сравнение. От *Angaropeltis piniforme* (Neuburg) Doweld, известного из пермских отложений Печорского бассейна, отличается значительно меньшими размерами. Нейбург (1965) при описании приводила размеры голотипа 2,2 × 3,2 см, что в два-три раза превышает размеры описываемых остатков. Есаулова (1986) при описании *Angaropeltis sentjakense* (Esaulova) Doweld указала, что ее вид описывает недоразвитые формы. Также на кутикулах *A. sentjakense* ею были отмечены угловые шипы, которые отсутствуют у изученных образцов.

Замечания. Мейен (Meyen, 1982, цит. по Гоманьков, 2010а) связывал мелкие (по сравнению с печорскими *A. piniforme*) *Angaropeltis* из верхнепермских отложений Восточно-Европейской

платформы с листьями *Phylladoderma (Aequistomia)*, исходя из их совместной встречаемости, но, к сожалению, эти остатки не были описаны. В местонахождениях, являющихся предметом данного исследования – Чепанихе и Костоватах, мелкие капсулы *Angaropeltis* и листья *Phylladoderma (Aequistomia)* (?) также встречаются совместно.

Распространение. Средняя, верхняя пермь Восточно-Европейской платформы и верхняя пермь (печорская серия) Печорского бассейна.

Материал. Чепаниха (3 обр.), Костоваты (5 обр.).

Порядок Ginkgoales

Семейство Trichopityaceae

Род *Biarmopteris* Zalessky, 1937

***Biarmopteris pulchra* Zalessky, 1937**

Таб. XIII

Biarmopteris pulchra: Zalessky, 1937, pp. 47, 48, text-fig. 11; Наугольных, 1998, с. 64–66, Рис. 25А–С; Naugolnykh, 2007, p. 829, Pl. 3, figs. 1, 4, Fig. 18 с–е; Бухман, Бухман, 2013, с. 26–27. Рис. А, Б. Наугольных, 2016, с. 116, Рис. 55А

Голотип – утрачен. Изображен Залесским (Zalessky, 1937, fig. 11), номер и место хранения не указаны; Среднее Приуралье, Пермский край, правый берег р. Барды, местонахождение Красная Глинка; кунгурский ярус, нижняя пермь.

Описание. Уплощенные листовидные полиспермы, ветвящиеся в одной плоскости (Таб. XIII, а). От центральной оси отходят боковые веточки, которые могут ветвиться до двух раз. На концах веточки немного расширяются, на них субапикально абаксиально расположены округлые листовые рубцы (Таб. XIII, б–г). Семян в прикреплении встречено не было. На осях отчетливо выражена центральная жилка (Таб. XIII, а).

Сравнение. *B. pulchra* – единственный вид рода. От других родов, описывающих фоллиарные семеносные органы ранних Ginkgoales (Наугольных, 2016), отличается следующим образом: от рода *Cheirocladus* Naugolnykh отличается наличием латеральных семеносных лопастей и отсутствием гипертрофированного основания полисперма; от рода *Alternopsis* Naugolnykh отличается дихотомическим ветвлением полисперма; от рода *Trichopitys* Saporta отличается уплощенными ветвями полисперма.

Распространение. Кунгурский-казанский ярусы пермской системы Приуралья.

Материал. Костоваты (3 обр.).

Ginkgoales incertae sedis

Род *Ginkgophyllum* Saporta, 1875***Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, 2018a**

Таб. XIV, а, б

Rhipidopsis ginkgoides (partim): Zalesky, 1934, p. 278–282, fig. 60, 61 (non fig. 55–59, 62–66); Нейбург, 1960b, с. 38–41, Таб. XXIV, фиг. 5 (non Таб. XXV, фиг. 1, Таб. XXVI, фиг. 1–2).

Ginkgophyllum rhipidomorphum: Гоманьков, 2018a, с. 44–45, Рис. 3, 4, Таб. I, фиг. 4–7.

Голотип – БИН РАН, экз. № 1859/238 и № 1859/238А (отпечаток и противоотпечаток); местонахождение Кузьминовский рудник I (группа Каргалинских рудников). Оренбургская обл., 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово, водораздел р. Каргалка и оврага Паника, 100 м южнее холма Паника, казанский или уржумский ярус, средняя пермь.

Описание. Фрагменты некрупных листьев без сохранившихся кутикул. Пластинка листа состоит из широко-клиновидных лопастей. Боковые лопасти короче и уже центральных (Таб. XIV, а). Верхушки лопастей от плоских и широких, иногда слегка надрезанных на центральных лопастях, до округлых на боковых лопастях. Отдельные лопасти до 11 мм длиной. Жилки прямые или слегка изогнутые, дихотомически ветвящиеся, доходят до верхушки лопасти и выходят в край листовой пластинки (Таб. XIV, б). В наиболее широкой части листа около верхушки на 0,5 см ширины приходится 20–25 жилок. У одного из фрагментированных листьев сохранился черешок длиной 10,8 мм и шириной 0,6 мм (Таб. XIV, а).

Замечания. У типового материала *G. rhipidomorphum* Гоманьков (2018a) наблюдал деление листовой пластинки за счет сближенных дихотомий. По этой причине он предположил родство между *G. rhipidomorphum* и родом *Psugmophyllum*. Положение псигмофиллоидов³ долгое время оставалось не вполне ясным (Мейен, 1987, Гоманьков, 2018a). Сближение псигмофиллоидов с порядком Ginkgoales стало возможным после того, как из раннепермских отложений Приуралья были описаны кистевидные собрания семян, отнесенные к Ginkgoales рода *Karkeniania* Archangelsky, а также описаны и проанализированы семенные органы в виде уплощенных фоллиарных систем (*Cheirocladus*, *Stiphorus* Meyen, *Biarmopteris*), найденные в ассоциации с листьями гинкгофитного облика (Naugolnykh, 2007, Наугольных, 2016). Это позволило отнести таксоны с билатерально-симметричными семенными органами к порядку Ginkgoales. Однако, поскольку ассоциация листьев *Ginkgophyllum* с генеративными органами неизвестна, в данной работе *G. rhipidomorphum* помещен в раздел Ginkgoales incertae sedis.

Распространение. Казанский(-уржумский?) ярусы пермской системы Европейской части России.

³ Неформальный термин, используемый для представителей сем. Psugmophyllaceae и растений с веерообразными листьями, сближаемыми с этим семейством (Naugolnykh, 2007, 2018b).

Материал. Чепаниха (3 обр.).

Род *Rhipidopsis* Schmalhausen, 1879

***Rhipidopsis* cf. *palmata* Zalessky, 1933a**

Таб. XIV, в–г

Rhipidopsis palmata: Zalessky, 1932, fig. 11; Залесский, 1933a, стр. 1252; Залесский, 1933b, фиг. 46; Радченко, 1936, стр. 12–13, Таб. I, фиг. 1, 2, Таб. II, фиг. 4, Рис. 10; Zalessky, Tschirkowa, 1937, fig. 48; Нейбург, 1948, стр. 250–251, Таб. LXVIII, фиг. 3; Нейбург, 1960b, стр. 41–42, Таб. XXIV, фиг. 3.

Rhipidopsis cf. *palmata*: Кон'но, 1968, р. 197–198, Pl. 23, fig. 3; Durante, 1992, р. 27, Pl. IV, fig. 4, Pl. XIII, fig. 3

Голотип – утрачен. Изображен Залесским (Zalessky, 1932, fig. 11; Залесский, 1933b, фиг. 46), описание дано позднее (Залесский, 1933a), номер образца и место хранения не указаны; Кузнецкий бассейн, лев. берег р. В. Тыхта у д. Соколова. Ерунаковская подсерия кольчугинской серии региональной схемы Кузнецкого бассейна, северодвинский ярус, верхняя пермь (актуальная стратиграфическая привязка скорректирована по схемам сопоставления стратиграфических схем Кузбасса из Лежин, Папин, 1996).

Описание. Фрагменты некрупных пальчато-рассеченных листьев (Таб. XIV, в–д). Лопастей от вытянутых обратнояцевидных (Таб. XIV, д) до овальных (Таб. XIV, г), верхушки лопастей округлые, цельные или надрезанные. Боковые лопасти более короткие, обычно с цельными верхушками (Таб. XIV, д). В лопасть предположительно входит одна жилка (Таб. XIV, д), которая почти сразу дихотомирует на две ветви. Каждая ветвь в дальнейшем многократно дихотомически ветвится (Таб. XIV, в), и жилки утончаются. Жилки прямые, иногда слегка волнистые, выходят в край листовой пластинки ближе к верхушке, от уровня, на котором лопасть начинает сужаться, и выше. В самой широкой части лопасти на 0,5 см его ширины приходится до 16 жилок.

Сравнение. От других видов *Rhipidopsis* отличается сравнительно небольшими размерами листовой пластинки (до 5 см), значительной рассеченностью листьев и узкой формой лопастей листа.

Распространение. Биармийский–татарский отделы Кузнецкого бассейна, Печорского бассейна, Восточно-Европейской платформы и Восточного Китая.

Материал. Чепаниха (3 обр.).

Класс Sycadopsida

Порядок Sycadales (?)

Род *Taeniopteris* Brongniart, 1828

***Taeniopteris* sp.**

Таб. VI, а

Taeniopteris sp. AVG-1: Gomankov, 2020, p. 93, Pl. II, figs. 2, 3, text-fig. 3: Gomankov, 2020, Fig. 6, B.
(?) *Taeniopteris* sp.: Есаулова, 1986, с. 128, Таб. XXI, фиг 3.

Описание. В коллекции присутствуют два образца, представляющие собой фрагменты слабо изогнутых листьев с цельным прямым краем. Размеры фрагментов составляют 22×6 и 21×6 мм. На каждом отпечатке представлено менее половины листа, разорванного вдоль средней жилки (Таб. VI, а). Верхушка и основание листьев отсутствуют. Боковые жилки прямые, параллельные, отходят от средней жилки под углом 60°–90°, затем несколько изгибаются и на большей части длины остаются прямыми (Таб. VI, а). Изредка наблюдается дихотомическое ветвление боковых жилок возле средней жилки.

Сравнение. Есаулова (1986) описала сходные остатки листьев из казанских отложений Татарстана, отметив некоторое сходство ее материала с *Taeniopteris lingulata* Srebrodolskaya из раннего кейпера Приморья. Однако описываемые здесь листья *Taeniopteris* sp. по меньшей мере в два раза крупнее листьев, описанных Есауловой.

Замечания. Гоманьковым (2022) были описаны генеративные структуры *Cusadales* вида *Dioonitocarpidium rossicum* из местонахождения Чепаниха. Благодаря этому можно с некоторой степенью уверенности интерпретировать находки *Taeniopteris* как признак присутствия *Cusadales* в Субангариде в казанском веке.

Распространение. Казанский ярус Прикамья и Среднего Поволжья.

Материал. Костоваты (2 обр.: 5563/113, 5563/114).

Класс *Vojnovskyopsida*

Порядок *Vojnovskyales*

Семейство *Vojnovskyaceae*

Род *Paravojnovskya* Doweld, 2004

***Paravojnovskya* sp.**

Таб. XV

Описание. Радиально-симметричные полиспермы диаметром 10–20 мм, состоящие из узких линейных моноспермов, расположенных минимум в два круга (Таб. XV, а, б). Средний диаметр полисперма составляет 15 мм (в коллекции представлены образцы, размер которых варьирует от 12,0 до 19,8 мм). Основание полисперма плавно переходит в гладкую тонкую ножку 1,3–1,5 мм в диаметре (Таб. XV, в). Моноспермы из внешнего круга наиболее длинные, 6–7,5 мм длиной и примерно 2 мм шириной, с острыми оттянутыми верхушками, свободные на протяжении всей видимой длины (Таб. XV, г). Моноспермы, расположенные во внутреннем круге, короче, менее вытянутые и, при той же ширине, более шпательевидные. Верхушки немного приостренные, менее оттянутые, чем у моноспермов внешнего круга. На некоторых моноспермах сохраняются структуры, которые могут быть интерпретированы как семенные рубцы. В виде

отпечатков семенные рубцы представляют собой небольшое овальное углубление, окруженное подковообразным возвышением (Таб. XV, д). На остатках кутикулы семенные рубцы могут выглядеть как небольшое овальное возвышение, соответствующее углублению на отпечатках (Таб. XV, е).

Сравнение. У *P. scutellata* (Neuburg) Doweld наблюдается плотное расположение моноспермов, формирующих плотную спираль, сохраняющуюся на всем диаметре полисперма, что не наблюдается на исследуемом материале.

Замечания: Род *Paravojnovskya* отличается от близкого рода *Astrogaussia* Naugolnykh отсутствием стерильных чешуй (Naugolnykh, 2014b). Наугольных (Naugolnykh, 2014b) в диагнозе рода *Astrogaussia* указывает, что стерильные чешуи линейные, ланцетовидной формы, однако сохранность описываемого здесь материала не позволяет достоверно установить наличие стерильных чешуй в полиспермах. Единственный достоверно установленный семенной рубец на исследуемых образцах *Paravojnovskya* (Таб. XV, д) расположен на удлинённом моносперме из внешнего круга. Можно предположить, что внешний круг состоял из моноспермов, и, соответственно, стерильные чешуи отсутствовали.

Научный интерес составляет также тот факт, что уже в кунгурском веке существовали связи между насекомыми отряда Polyneoptera и представителями Vojnovskyopsida (Khramov et al., 2023). Чепаниха и Костоваты давно известны как местонахождения ископаемой флоры и насекомых (напр., Аристов, 2019, Аристов, Башкуев, 2008), что открывает определенные перспективы для дальнейших исследований взаимоотношений между Vojnovskyopsida и насекомыми.

Распространение. Казанский-(уржумский?) ярусы Среднего Поволжья.

Материал. Четыре образца (Чепаниха), два из которых с противоотпечатками.

Класс Pinopsida

Порядок Pinales

Семейство Sashiniaceae

Род *Sashinia* Meyen, 1976

***Sashinia antiqua* Gomankov 2010b emend. Gomankov, 2021**

Таб. XVI, XVII

Sashinia antiqua: Гоманьков, 2010b, с. 10–12, Таб. I, фиг. 1–3. Гоманьков, 2021, с. 22–23, Таб. I, фиг. 1; Таб. II, фиг. 1–3; Рис. 3.

Голотип – БИН РАН, обр. № 359/32 и 359/32а, Оренбургская область, Кузьминовские отвалы Каргалинских рудников, 7,5 км северо-западнее д. Комиссарово, водораздел р. Каргалка и оврага Паника, 100 м южнее холма Паника, казанский или уржумский ярус.

Описание. В коллекции присутствуют только простые полиспермы 12–16 мм длиной (Таб.

XVI, а-г), представляющие собой ось, от которой по спирали отходит 8–15 уплощенных, расширяющихся к верхушке моноспермов, образующих пучок в верхней части полисперма (Таб. XVI, а). Моноспермы в среднем 4–4,5 мм (от 2,8 до 5,5 мм) длиной и 1 мм (от 0,8 до 1,3) шириной. Верхушки семяножек загибаются на абаксиальную сторону. Около верхушки с абаксиальной стороны прикрепляются инвертированные семена размером примерно 2,8 x 1,6 мм (Таб. XVII, а–д). Верхушка семяножки расширяется и прикрывает семена (Таб. XVII, б–д), образуя капюшон (Гоманьков, 2010b). Стерильные чешуи в основании полисперма отсутствуют.

Кутикула тонкая, почти прозрачная. На поверхности встречаются редкие микроскопические папиллы заостренно-овальной формы (Таб. XVII, ж). Устьичный комплекс прямоугольный в очертаниях, моноциклический, с 2–4 латеральными побочными клетками, параллельными устьичной щели, и 2 полярными (Таб. XVII, е).

Сравнение. От других видов рода, *S. aristovenssis* Meyen и *S. borealis* Meyen, отличается отсутствием стерильных чешуй в основании полисперма.

Замечания. Вид *S. antiqua* связывают с вегетативными побегами *Quadrocladus antiquus* Gomankov (Гоманьков, 2010b) и микростробилами *Cargalostrobus* Gomankov, близким к *Dvinostrobus* Gomankov et Meyen (Гоманьков, 2021). В коллекции из Чепанихи и Костоват *Dvinostrobus* и *Quadrocladus* отсутствуют. Однако и в типовом местонахождении *S. antiqua* (Каргалинские рудники, Оренбургская обл.), и в местонахождении Чепаниха присутствуют побеги хвойных *Geinitzia* sp. В местонахождении Костоваты отсутствуют остатки как *S. antiqua*, так и *Geinitzia* sp.

Строение кутикулы, полученной с образца *S. antiqua*, отличается от того, которое было описано для *Q. antiquus* (Гоманьков, 2010b), но плохая сохранность материала препятствует тому, чтобы на данном этапе однозначно отвергать связь между этими орган-родами. Необходимы дальнейшие исследования.

Распространение. Казанские-уржумские отложения Южного Приуралья и Среднего Поволжья.

Материал. Чепаниха (6 обр.).

Форм-роды вегетативных побегов класса Pinopsida

Род *Geinitzia* Endlicher sensu Harris, 1969

***Geinitzia* sp.**

Таб. XVIII

(?) *Geinitzia* sp.: Гоманьков, 2010b, Таб. III, фиг. 1–4.

Описание. В коллекции присутствуют остатки облиственных побегов (Таб. XVIII, а–в). Листья расположены на боковых ветках второго порядка. Листорасположение спиральное. Листья крепятся к оси под углом около 90° и почти сразу изгибаются к верхушке (Таб. XVIII, г).

Крепление листа к подушке происходит без сужения. Листья до 4,5 см длиной, ширина листьев составляет около 1 мм (Таб. XVIII, а, б, д). Кутикулы либо не представлены, либо сильно видоизменены и непригодны для изучения. Листья нерасчлененные, сужаются только у верхушки, в сечении округлые или ромбические. Центральная жилка не просматривается.

Сравнение. Среди других форм-родов *Geinitzia* близка к роду *Elatocladus* Halle sensu Harris, который отличается плоскими в сечении листьями с одной жилкой.

Замечания. Основная часть материала представлена фрагментами отдельных листьев или их пучков. Род *Geinitzia* в данном исследовании принимается в трактовке форм-рода, предложенной Т. Гаррисом (Harris, 1969) и поддержанной Мейеном (1987). Существует независимая трактовка рода *Geinitzia* как естественного рода мел-третичных хвойных из семейства Geinitziaceae (Kunzmann, 1999, 2000; Zijlstra et al., 2010).

Распространение. Поздний палеозой–мезозой Европы.

Материал. Чепаниха (16 обр.).

Pinopsida incertae sedis

Род *Dicranophyllum* Grand'Eury, 1877

***Dicranophyllum* cf. *cullarovense* Zalesskij, 1929**

Таб. XIX

Dicranophyllum cullarovense: Zalesskij, 1929, p. 681–683, figs. 4–6.

Синтипы – утрачены. Изображены Залесским (Zalesskij, 1929, figs. 4–6), номера образцов и место хранения не обозначены: д. Кулларово, р. Сардык (приток р. Бура), Татарстан; оползень в верхней части деревни; казанский ярус, средняя пермь.

Описание. Фрагменты дихотомически ветвящихся листьев. Листья дихотомируют по меньшей мере дважды в одной плоскости, разделяясь на линейные доли (Таб. XIX, а-г).

Наибольший образец представляет собой базальную часть листа (Таб. XIX, а). Основание листа расширенное, закругленное, 9 мм шириной. Над основанием лист несколько сужается, до 8 мм, а затем плавно расширяется до места первой дихотомии (Таб. XIX, а). Первая дихотомия расположена в 1 см выше основания. Лист разделяется на две равные доли под углом 45°, каждая из которых 8 мм шириной, как и основание листа. Сохранность материала не позволяет с уверенностью проследить расположение дорзальных желобков, что осложняется также присутствием дополнительных жилок или дорзальных желобков, представленных на листовых пластинках, количество которых может достигать до 15 на ширину доли (Таб. XIX, а-в). Однако на имеющемся материале удалось проследить центральную жилку, дихотомирующую вместе с листом. В каждую долю листа входит по одной ветви центральной жилки, также в центр доли.

Остальная часть материала представлена более мелкими фрагментами листьев, базальная доля которых не превышает 5 мм в ширину.

Сравнение. По размерам, углу ветвления и наличию хорошо развитой системы жилкования и дорзальных желобков описываемый материал ближе всего к *D. cullarovenae*, описанному Залесским (Zaleskij, 1929) из казанских отложений Приуралья. Однако и этот вид, и описываемый материал представлен лишь фрагментами листьев, что затрудняет сравнение.

Замечания. В коллекции присутствует образец, на котором представлен фрагмент листа, одна из лопастей которого не дихотомирует, а разделяется на три доли (Таб. XIX, д), что свидетельствует о возможности неправильного деления листа у данных *Dicranophyllum*.

На данный момент неизвестно, с какими именно фруктификациями должны связываться листья типа *Dicranophyllum* (и близкие к ним роды), поэтому их систематическое положение остается неясным. Мейен и Смоллер (Meyen, Smoller, 1986; Мейен, 1987) выдвинули предположение, что листья *Dicranophyllum* и близкие к ним роды, отличающиеся наличием дорзальных желобков (*Slivkovia* Meyen, *Entsovia* Meyen), должны выделяться в отдельный порядок Dicranophyllales, который занимает промежуточное положение между Pinopsida и Vojnovskyopsida, объединяя признаки обеих групп, однако существуют и другие интерпретации. Гоманьков предполагает, что эти растения могли относиться к Ruffloriaceae (Gomankov, 1995), хотя в более поздних работах указывает, что положение этой группы неопределенно (Гоманьков, 2013). Доуэлд (2001) сближает дикранофилловые с Vojnovskyales, однако относит обе эти группы к классу Arberopsida. Есть также предположение, что эти растения могли сближаться с трихопитиевыми и, соответственно, птеридоспермами, возможно, с порядком Peltaspermales. Такая концепция была выдвинута Ф. Немейцем (Němejс, 1959), который исходно установил порядок Dicranophyllales, и позднее она получила поддержку в виде открытия рода *Polyspermophyllum* Archangelsky et Cúneo, который имеет определенное сходство в строении с родом *Trichopitys* и ассоциирует с листьями типа *Dicranophyllum* (Archangelsky, Cúneo, 1990). В данной работе растения этой группы рассматриваются вместе с хвойноподобными растениями с дорзальными желобками на листьях (*Steirophyllum*) и занимают неопределенное систематическое положение в пределах класса Pinopsida. К этой же группе относятся растения с листьями *Mostotchkia* Cachlov, *Slivkovia* и *Entsovia*.

Распространение. Казанский ярус пермской системы Приуралья.

Материал. Чепаниха (один образец с противоотпечатком: 5564/037), Костоваты (5 образцов).

Форм-роды отдела Pinophyta

Род *Permotheca* (Zalessky) Foraponova et Karasev, 2021a

Permotheca: Zalessky, 1929, с. 688–689; Василевская и др., 1963, с. 305–306; Гоманьков, Мейен, 1986, с. 119–120; Молин и др., 1983, с. 92; Наугольных, 2007, с. 146–149; Форапонова, Карасев, 2021а, с. 105–106.

Asterodiscus: Zalessky, 1937, с. 78, 80; Василевская и др., 1963, с. 301.

Anthicocladus: Zalessky, 1937, с. 81–82.

Типовой вид – *Permotheca sardykensis* Zalessky, 1929, казанский ярус Прикамья.

Видовой состав. *Permotheca sardykensis* (казанский ярус Прикамья), *P. vesicasporoides* (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. striatifera* Meyen et Gomankov (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. disparis* (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Прикамья), *P. colovratica* Naugolnykh (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Удмуртского Прикамья), *P. deodara* Naugolnykh (кунгурский ярус Приуралья), *P. bifurcata* Naugolnykh (кунгурский ярус Приуралья), *P. fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh (кунгурский ярус Приуралья), *P. (?) vittatinifera* Meyen et Gomankov (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. (?) musaformis* (казанский ярус Удмуртского Прикамья), *P. helbyi* Retallack (ранний триас Юго-Восточной Австралии).

Исправленный диагноз. Собрания из двух и более (до 20) микроспорангиев, расположенных на коротком спорангиофоре либо срастающихся основаниями. Синангии формируют кистевидный микроспороклад. Спорангии апикально свободные, от линейных с приостренными верхушками до широкоовальных и обратнойцевидных. Клетки спорангиальной стенки расположены продольными рядами, либо рядами, восходящими по спирали.

Diagnosis emended. Complexes of two or more (up to 20) microsporangia placed on short sporangiophore or fused by their bases. Synangia form racemose microsproclad. Sporangia apically free. Sporangium outlines from linear with acuminate apices to broadly oval or obovate. Cells of sporangium wall arranged in longitudinal rows or rows up-tending helically.

Сравнение. Род *Permotheca* отличается кистевидной организацией микроспороклада от микроспорокладов Peltaspermales с перистыми микроспорофиллами [таких родов, как *Antevsia* Harris, *Townrovia* Retallack, *Schuetzia* Geinitz, *Dictyothalamus* Göppert, *Callipterianthus* Roselt, *Sobeia* (Srivastava) Kumaran et Bonde]. Кистевидные микростробилы кониферофитов отличаются от *Permotheca* наличием подстилающей брактей и/или апикальными дистальными щитками на синангиофорах.

Замечания. Переизучение типового вида *P. sardykensis* (см. ниже) показало, что другие виды *Permotheca* могут быть довольно далеки от *P. sardykensis* и, вероятно, могут относиться к другому роду, однако разделение рода на данном этапе скорее приведет к усилению таксономической путаницы и появлению нескольких монотипных родов. Целесообразнее перевести род в положение *Gymnospermae incertae sedis* (подробное обсуждение систематического положения видов *Permotheca* см. Гл. 4).

Распространение. Кунгурский–вятский ярусы пермской системы Восточно-Европейской платформы. Один вид описан из раннего триаса Юго-Восточной Австралии.

***Permotheca sardykensis* Zalessky, 1929**

Таб. XX, Рис. 6-8

Permotheca sardykensis: Zalessky, 1929, p. 689, fig. 15; Наугольных, 2007, с. 144, Рис. 66 А–Е; Форапонова, Карасев, 2021а, с. 106–107, Таб. XI, фиг. 1–6; Форапонова, 2022, p. 140, Fig. 2, a–e.

Лектотип – ГМ КФУ, экз. 556/28(19), изображенный Залесским (Zalessky, 1929, p. 689, fig. 15); Татарстан, р. Сардык, приток р. Бурец, местонахождение Кулларово; верхнеказанский подъярус, средняя пермь.

Описание. Собранные в пучки спорангии в количестве от двух до четырех, вытянутой булавовидной формы (Таб. XX, а–в, Рис. 6). Длина спорангиев от 2,1 до 4,5 мм (в среднем 3,4 мм), ширина от 0,8 до 1,3 мм (в среднем 1 мм). В среднем длина спорангиев в 3,5 раза больше их ширины, самая широкая часть спорангия смещена к его верхушке, основания спорангиев оттянуты (Таб. XX, в). Спорангии расположены на коротком ветвящемся спорангиофоре, веточки спорангиофора плавно переходят в оттянутые основания спорангиев (Таб. XX, б, в, Рис. 6). Поверхность спорангиев покрыта тонкими продольными морщинками (Таб. XX, в).

В некоторых спорангиях обнаружены пыльцевые зерна (Таб. XX, г). Тело пыльцевого зерна круглое, по бокам расположены два плохо развитых мешка (Таб. XX, д, е). Диаметр пыльцевых зерен составляет 60 мкм (54–68 мкм).

В коллекции также присутствует

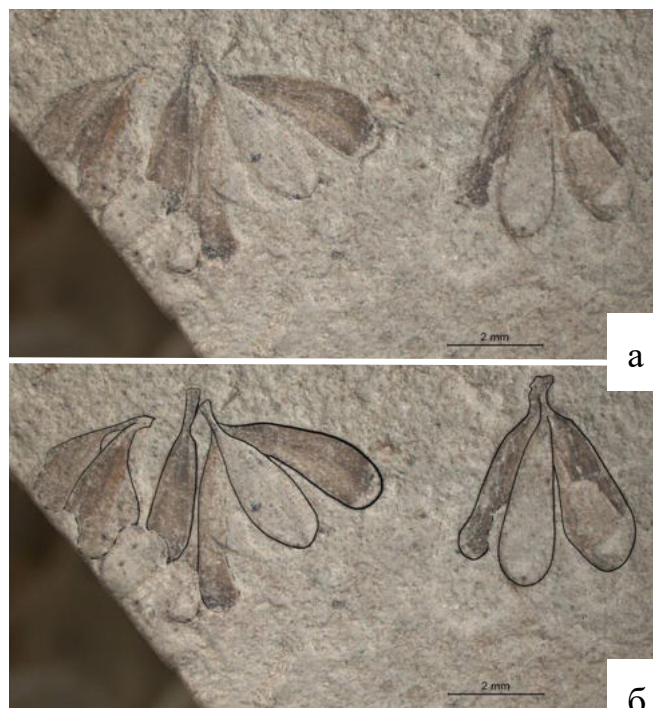


Рис. 6. Собрания микроспорангиев *Permotheca sardykensis* Zalessky (а) и прорисовка (б). Лектотип вида. Кулларово (Татарстан), казанский ярус. ГМ КФУ, № 556/28(19).

образец, представляющий собой фрагмент микростробила, видимо, *P. sardykensis* (Рис. 8). На относительно толстой оси, ширина которой достигает 3 мм, плотно расположены остатки пучков спорангиев. К сожалению, сохранность не позволяет установить порядок расположения пучков спорангиев на оси, однако вплотную к этому фрагменту сохранились отпечатки, несомненно относящиеся к *P. sardykensis*.

Сравнение. *P. sardykensis* отличается от других видов рода *Permotheca*, прежде всего, наличием ветвящегося спорангиофора и отсутствием срастания спорангиев в синангий, но также отличается меньшими размерами, спорангиями булавовидной формы и тонкой морщинистостью на поверхности спорангиев.

Замечания. На поверхности пыльцевых зерен расположены орбикулы (Рис. 7а). Воздушные мешки пыльцевых зерен на ультратонких срезах выглядят протосаккатными (Рис. 7б). В проходящем свете область лептомы не выделяется, но она четко выражена на ультратонких срезах (Рис. 7в). Предположительно, пыльцевые зерна, выделенные из спорангиев *P. sardykensis*, можно определить как *Piceapollenites Potonié* (Forapopova, 2019, 2022).

Характер оси, несущей пучки спорангиев (Рис. 8), позволяет условно сближать *P. sardykensis* с такими видами как *P. vesicasporoides* (см. ниже), *P. disparis* и *P. deodara*, которые также обладают достаточно толстыми несущими осями. Насколько автору известно, обсуждаемый в данной работе стробил *P. sardykensis* – первая подобная находка.

Остальные виды *Permotheca* описаны как синангии и, по-видимому, в большинстве случаев так и есть. Спорангии других видов рода срастаются основаниями, оставаясь свободными на большей части длины, однако в случае типового вида срастания не происходит. Однако *P. sardykensis* отличается от других видов рода также по обнаруженным *in situ* пыльцевым зернам,

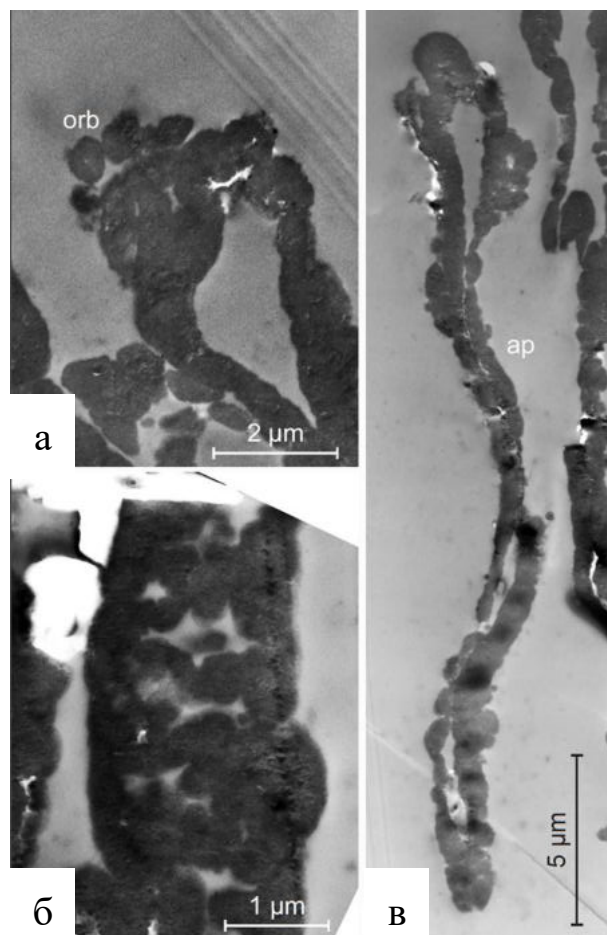


Рис. 7. Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен, извлеченных из спорангиев *Permotheca sardykensis* Zalessky. Костоваты (Удмуртия). Верхи казанского яруса. ТЭМ. а – орбикулы (orb) на внешней поверхности спородермы, б – протосаккатный участок спородермы, в – ультратонкий срез через целое пыльцевое зерно, в центре спородерма утончается в районе апертуры (ap).



Рис. 8. Предположительно, микростробил *Permotheca sardykensis*. Удмуртия. Верхнеказанский подъярус. Обр. № 5564/24, Чепаниха.

близким к типу *Piceapollenites* (Форапонова, 2018, Forapоnova, 2018, 2022).

Распространение. Казанский ярус, Прикамье Татарстана и Удмуртии.

Материал. Чепаниха (6 обр.), Костоваты (19 обр.), на некоторых образцах остатки *P. sardykensis* образуют массовые скопления.

***Permotheca disparis* (Zalessky, 1937) Naugolnykh, 1998**

Таб. XXI

Asterodiscus disparis: Zalessky, 1937, с. 78–80, Рис. 45.

Permotheca disparis: Наугольных, 1998, с. 96, Рис. 54В, G, 55; Krassilov et al., 1999, с. 20–22, Таб. 1; Наугольных, 2007, с. 154–155; Форапонова, Карасев, 2021а, с. 107–108, Таб. XII, фиг. 1–10.

Permotheca colovratika: Наугольных, 2013, с. 94–100, Таб. XIV, XV, Рис. 2, 3, 4 а–д, ж(?), 5.

Голотип – утрачен. Изображен Залесским (Zalessky, 1937, Рис. 45), номер и место хранения образца не обозначены; Среднее Приуралье, Пермская обл., нижнее течение р. Сылвы, местонахождение у пос. Казариновский; уфимский ярус, шешминский (?) горизонт, нижняя пермь. Место хранения голотипа в настоящее время неизвестно (Наугольных, 2007).

Описание. Синангии из срастающихся основаниями микроспорангиев (Таб. XXI, а–в, д), с небольшим дискоидальным рубцом в центре (Таб. XXI, в, д). Синангии в прикреплении встречены не были. Обнаружены синангии как в латеральном (Таб. XXI, а), так и в абаксиальном

(Таб. XXI, б, в, д) положении. Число спорангиев в синангии варьирует от трех до девяти. Чаще встречается шесть спорангиев (на 14 образцах из 38). В среднем спорангии около 6 мм длиной и 2 мм шириной, размеры спорангиев могут значительно варьировать в пределах одного синангия (Таб. XXI, б, в). Форма спорангиев от обратнойцевидной до овальной, обычно с округлой, изредка немного оттянутой верхушкой. Наиболее характерной чертой является наличие четких спиральных ребер на поверхности спорангия. Спираль навивается вдоль его продольной оси (Таб. XXI, фиг. а, в).

Из спорангиев **разных синангиев** были выделены пыльцевые зерна нескольких типов (*Vesicaspora* Schemel, *Piceapollenites*, *Alisporites* Daugherty), результаты получены на основании изучения четырех синангиев.

В первом синангии (Костоваты, обр. № 5563/60) пыльцевые зерна почти гаплексилоидные, типа *Vesicaspora* (что согласуется с данными из работы Krassilov et al., 1999), с крупными боковыми лопастями воздушного мешка, которые почти соприкасаются между собой, и небольшим телом (Таб. XXI, е). Размеры четырех измеренных пыльцевых зерен составляют 63–87 на 44–57 мкм. Во втором синангии (Костоваты, обр. № 5563/77) пыльцевые зерна типа *Piceapollenites*, слегка диплексилоидные, с крупным, немного квадратным в очертаниях телом и небольшими, относительно узкими мешками (Таб. XXI, з). Размеры двух измеренных пыльцевых зерен составили 81×61 и 79×58 мкм. Крупные пыльцевые зерна типа *Alisporites* (Таб. XXI, ж), выделенные из других двух образцов (Костоваты, обр. №№ 5563/20 и 5563/74), в большинстве своем сильно деформированные и часто поврежденные, были найдены вне связи с кутикулами или пыльцевыми массами. Пыльцевые зерна в очертаниях диплексилоидные, тело обычно крупнее мешков. Размеры этих пыльцевых зерен в среднем составляют 114×64 мкм.

Сравнение. *P. disparis* отличается от других видов *Permotheca* наличием спиральных ребер на поверхности спорангиев. От близкого вида *P. colovratica*, который также обладает спирально-ребристой поверхностью спорангиев, формально отличается числом спорангиев, у *P. colovratica* их четыре.

Замечания. Предположительно относится к *Peltaspermaceae* и ассоциирует с *Permocallipteris retesorium* (Zalessky) Naugolnykh, и пельтоидами *Peltaspermum* (Naugolnykh, Керр, 1996; Наугольных, 1998).

Описываемые образцы *Permotheca disparis* являются наиболее поздними находками этого вида (Форапонова, Карасев, 2019). В некоторых случаях можно наблюдать разрывы вдоль ребер спорангиев, что может указывать на способ их вскрывания (Таб. XXI, а).

Три образца из коллекции (обр. №№ 5563/20, 5563/23, 5563/70) удовлетворяют диагнозу *P. colovratica* (Таб. XXI, а, г). Они состоят из четырех (в одном случае – трех) спорангиев, соединенных основаниями. В сравнении стало ясно, что четких морфологических различий

между *P. disparis* и *P. colovratika* нет: у обоих видов аналогичная спиральная ребристость на поверхности спорангиев и пыльцевые зерна близких пыльцевых морфотипов (Форапонова, 2018; см. 4.2.2.), также эти образцы вписываются в построенный монотопный ряд. Принимая это во внимание, в рамках данной работы *P. colovratika* принимается как младший синоним *P. disparis*.

Пыльцевые зерна типа *Alisporites* (Таб. XXI, ж), извлеченные из спорангиев *P. disparis*, по-видимому, являются заносными и принадлежали другому растению.

Пыльцевые зерна типов *Vesicaspora* и *Piceapollenites* были обнаружены в связи с кутикулами и, вероятнее всего, являются инситными (Форапонова, 2018, Foraponova, 2018). Причина, почему в спорангиях одного вида встречены пыльцевые зерна двух различных типов, пока не ясна. Маловероятно, что пыльцевые зерна *Piceapollenites* являются незрелыми пыльцевыми зернами *Vesicaspora* или их формой сохранности, поскольку размер тела пыльцевых зерен *Piceapollenites* существенно превосходит таковой у пыльцевых зерен *Vesicaspora*. Возможно, что *P. disparis* является сборным видом. Тем не менее, для надежных выводов необходим более массовый материал по инситной пыльце.

Распространение. Кунгурский–казанский ярус Приуралья.

Материал. Чепаниха (12 экз.), Костоваты (41 экз.).

***Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986**

Таб. XXII, Рис. 9

Permotheca vesicasporoides: Гоманьков, Мейен, 1986, с. 122–123, Таб. XIV, фиг. 5, 6, 10–15, Рис. 64а; Есаулова, 1986, с. 124–125, Таб. XVII, фиг. 1–3; Форапонова, Карасев, 2021а, с. 108–110, Рис. 2, а–е, Рис. 3, а, б.

Permotheca sardykensis (?): Gomankov, 1995, p.83–84, Pl. II, fig. 1

Permotheca sp.: Meyen, 1982, с. 36, Таб. 6, фиг. 45–47, Рис. 15с.

Голотип – ГИН РАН, № 3981/606–17 (Гоманьков, Мейен, 1986: Таб. XIV, фиг. 5, 6, 10–15; Рис. 64а); Мутовино (=Исады), левый берег р. Сухона, напротив д. Исады, Вологодская обл., северодвинский ярус, верхняя пермь.

Описание. Микроспорангии, сросшиеся основаниями в синангии. В большинстве случаев синангии встречаются в латеральном положении (Таб. XXII, а–г). Число спорангиев в синангии от четырех до семи. Поверхность спорангиев обычно гладкая, иногда может быть покрыта продольными нерегулярными тонкими складками (Таб. XXII, в), в некоторых редких случаях – довольно глубокими. Длина спорангиев варьирует от 2 до 6 мм, но в пределах одного синангия слабо изменчива.

Можно выделить два морфологических типа, переходные формы между которыми немногочисленны (Таб. XXII, г). Первый морфотип представлен компактными синангиями, в которых спорангии плотно прилегают друг к другу (Таб. XXII, а, в). Спорангии обычно овальной

формы, со слегка притупленными верхушками. Синангии сидячие, к оси стробила крепились широким основанием. Второй морфотип представлен более рыхлыми синангиями (Таб. XXII, б). Верхушки спорангиев острые, нередко оттянутые.

По сравнению с морфологическими признаками, эпидермально-кутикулярные и палинологические признаки являются более надежными и выдержанными. Кутикула стенок спорангиев тонкая, обычно прозрачная. Периклинальные стенки клеток с крупными папиллами диаметром 20–30 мкм (Таб. XXII, д), от которых на кутикуле иногда остаются только круглые отверстия.

В спорангиях были обнаружены пыльцевые зерна типа *Vesicaspora* [*V. ex gr. magnalis* (Andreeva) Hart] (Таб. XXII, е). Пыльцевые зерна обычно гаплексилоидные, овальные в очертаниях, одномешковые; мешок двулопастной, лопасти соединены тонкими перемычками в экваториальной области. Тело овальное, небольшое. Было измерено 13 пыльцевых зерен, захороненных в полярном положении. Средний размер пыльцевых зерен 74,2 мкм (варьирует от 46 до 118 мкм) на 49,6 мкм (от 25 до 80 мкм). В среднем отношение общей длины пыльцевого зерна к его ширине равно 1,5 (меняется от 1,2 до 1,9). Наблюдается морфологическая изменчивость в строении пыльцевых зерен. Среди пыльцевых зерен типа *Vesicaspora* было встречено одно выражено диплексилоидное пыльцевое зерно с уменьшенным телом типа *Pityosporites* (Seward) Manum (Таб. XXII, е), размеры которого составили 64,5 × 37,6 мкм.

Сравнение. *P. vesicasporoides* отличается от других видов *Permotheca* гладкой поверхностью, сравнительно небольшим числом спорангиев в синангии и пыльцевыми зернами типа *Vesicaspora* (Форапонова, 2018; Foraponova, 2018).

Замечания. Собранного материала недостаточно, чтобы оценить частоту встречаемости пыльцевых зерен типа *Pityosporites* среди *Vesicaspora* в спорангиях *P. vesicasporoides*. Это могут быть как aberrantные пыльцевые зерна, так и проявление естественного полиморфизма.

В коллекции был обнаружен один образец (отпечаток с противоотпечатком), представляющий собой толстую ось, вплотную к которой захоронен синангий *P. vesicasporoides* (Рис. 9). Возможно, это часть микроспороклада, на котором располагались сидячие синангии *P. vesicasporoides*, но порядок их расположения на имеющемся материале установить невозможно. Вероятно, синангии могли располагаться по спирали, как это предполагается для *P. disparis* (Krassilov et al., 1999; Наугольных, 2007).

Микросинангии *P. vesicasporoides* ассоциируют с листьями *Phylladoderma*, капсулами *Angaropeltis* и семенами *Nucicarpus* Neuburg семейства Angaropeltaceae (Гоманьков, Мейен, 1986).

Распространение. Средняя и поздняя пермь Восточно-Европейской платформы.

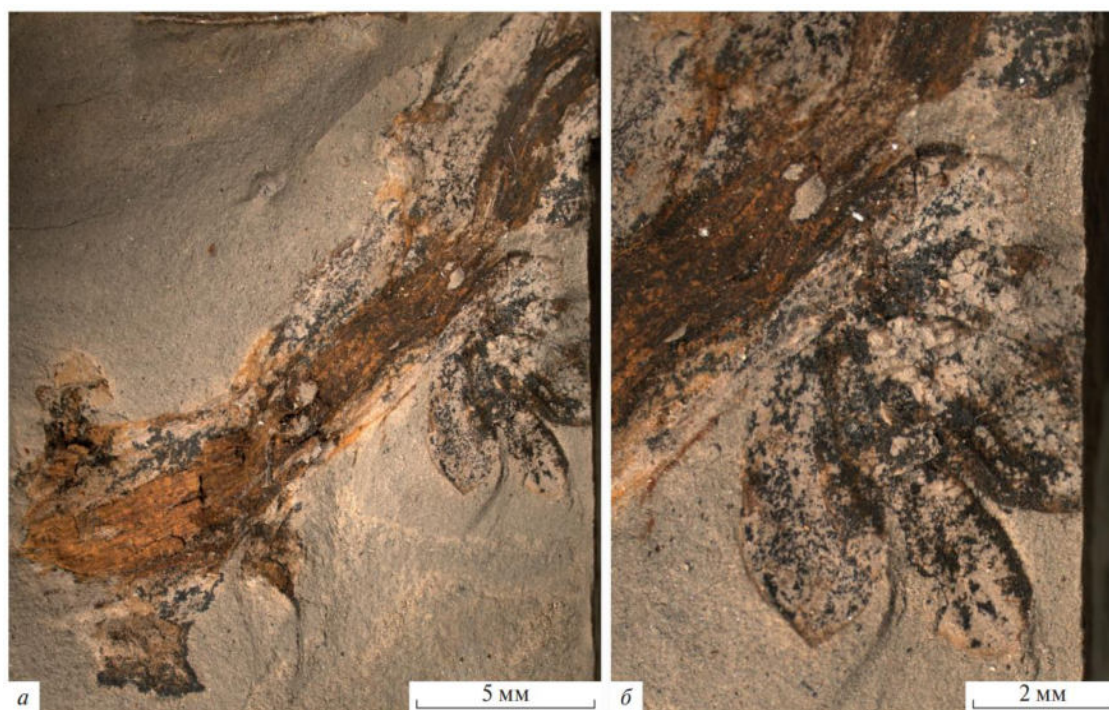


Рис. 9. Утолщенная ось и синангий *Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomanov, обр. № 5563/91В: а – общий вид; б – место контакта синангия и оси. Удмуртия, Костоваты; верхнеказанский подъярус.

Материал. Чепаниха (11 обр.), Костоваты (40 обр.).

***Permotheca* (?) *musiformis* Foraponova et Karasev, 2021a**

Таб. XXIII

Permotheca (?) *musiformis*: Форопонова, Карасев, 2021а, с. 111, Рис. 4, а–е.

Голотип – ПИН РАН, № 5563/3, синангий из шести спорангиев; Костоваты, Россия, Удмуртия, Воткинский р-н, правый берег Воткинского водохранилища в 1,5 км северо-восточнее д. Костоваты, правый берег Воткинского водохранилища; средняя пермь, верхнеказанский подъярус казанского яруса (Форопонова, Карасев, 2021а).

Диагноз. Микросинангии голосеменных, состоящие из 4-10 спорангиев. Спорангии удлиненные, почти линейные, около 8,0 мм длиной и 1,5 мм шириной, со слегка приостренными верхушками. Поверхность спорангиев покрыта тонкими продольными ребрами, которые могут бифуркировать. В основании синангия присутствуют короткие цепочки смоляных телец, различающихся по размеру. Инситу пыльца неизвестна.

Diagnosis. Microsynangia (?) of gymnosperms, consist of 4–10 sporangia. Sporangia strongly elongated, nearly linear, at about 8,0 mm long and 1,5 mm wide, with slightly acuted apexes. Surface of sporangia covered with thin longitudinal ribs, which sometimes bifurcate. Short chains of resin bodies, different by size, occur in synangium base. In situ pollen unknown.

Описание. Синангии достаточно крупные, число спорангиев варьирует от четырех до

десяти (Таб. XXIII, а, в–д). Спорангии сильно вытянутые, сигаровидной⁴ формы, около 8,0 мм длиной и 1,5 мм шириной (Таб. XX, д). Верхушки немного приостренные, свободные. Спорангии плотно срастаются основаниями. В базальной части спорангиев, вокруг места их срастания, можно обнаружить небольшие смоляные тельца до 300 мкм в диаметре (Таб. XXIII, а–в). В ряде случаев они выглядят как отдельные тельца более или менее округлой формы, но могут образовывать отчетливую цепочку, к концу которой уменьшаются в размерах. На поверхности спорангиев сохраняется отчетливая продольная ребристость (Таб. XXIII, е). Ребра продольные, тонкие, могут бифуркировать.

Сравнение. От других видов рода отличается большими размерами, линейной, сигаровидной формой спорангиев, бифуркирующими продольными ребрами на поверхности спорангиев.

Замечания. В коллекции присутствует 12 экземпляров *P. (?) musaformis*. В основном синангии захораниваются в латеральном положении (Таб. XXIII, а, в, д), но изредка (один образец из двенадцати) – в адаксиальном (Таб. XXIII, г). На одном образце (Таб. XXIII, д, е) в основании синангия можно видеть неоформленный участок ожелезненных тканей с остатками углистого вещества. Вероятно, это могло быть место прикрепления синангия к побегу или плацентой, оторванной от материнского растения вместе с синангием.

Несмотря на визуальное сходство структур *P. (?) musaformis* с синангиями *Permotheca*, из их остатков не удалось выделить пыльцу.

Распространение. Казанский ярус Удмуртского Прикамья.

Материал. Чепаниха (3 обр.), Костоваты (9 обр.). Дополнительно пять образцов (два с противоотпечатками) из Чепанихи отнесены к этому виду под вопросом.

Дисперсные семена

Род *Nucicarpus* Neuburg, 1965

Nucicarpus sp.

Таб. XXIV, Рис. 10

Nucicarpus piniformis: Gomankov, 2020, Fig. 6D.

Описание. Семена средних размеров 8–15 x 6–8 мм, округло-овального очертания с оттянутой верхушкой, формирующей основание микропилярной трубки (Таб. XXIV, а). На отпечатках можно различить узкий эписперм и ядро, которое повторяет общие контуры семени и также имеет оттянутую верхушку (Таб. XXIV, б). В редких случаях сохраняется длинная, до 5 мм, микропилярная трубка (Рис. 10). Поверхность ядра покрыта округлыми и овальными

⁴ Сигаровидный здесь и далее – имеющий форму сигары, длина спорангия превышает ширину в пять и более раз, спорангий равномерной толщины по всей длине, круглый в сечении, сужается лишь у основания и верхушки.

углублениями, поверхность отпечатка эписперма мелкоморщинистая (Таб. XXIV, б). На одном из образцов, возможно, сохранились отпечатки клеток (Таб. XXIV, в). Если это так, то интегумент покрывали крупные четырехугольные клетки, формирующие параллельные ряды, навивавшиеся по спирали вокруг длинной оси семени.

Сравнение. Описанные виды *Nucicarpus* (*N. piniformis*, *N. sp.* «а» Neuburg, *N. tarlovskiensis* Esaulova, *N. sentjakensis* Esaulova, *N. minutus* Esaulova) различаются по размерам, однако пределы изменчивости разных видов могут пересекаться. По размерам описываемый материал ближе всех к видам *N. tarlovskiensis* (Есаулова, 1986) и *N. sp.* «а» (Нейбург, 1965), но также может принадлежать *N. sentjakensis* (Есаулова, 1986).

Замечания. Есаулова (1986) предполагала, что семена *N. tarlovskiensis* могли ассоциировать с листьями *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis*, которые также представлены в изученных коллекциях из Чепанихи и Костоват.

Нельзя исключать, что рисунок на образце, интерпретированный как отпечаток клеточного строения интегумента, является артефактом.

Идентичные семена из Костоват были определены Гоманьковым (Gomankov, 2020) как *N. piniformis*. Однако описываемые семена в два раза мельче, чем семена из типового материала *N. piniformis* (Нейбург, 1965).

Распространение. Верхняя пермь (печорская серия) Печорского бассейна и среднепермский отдел Восточно-Европейской платформы.

Материал. Чепаниха (1 обр.), Костоваты (14 обр.).

Род *Samaropsis* Göppert, 1864

Samaropsis sp.

Таб. XXV

Описание. Мелкие атропные семена грушевидной, в редких случаях почти треугольной формы (Таб. XXV, в), иногда продольно асимметричные: один бок выпуклый, другой слегка вогнутый (Таб. XXV, а). Контуры ядра слабо выражены, оно повторяет общие контуры семени,



Рис. 10. Семя *Nucicarpus* sp. с сохранившейся микропилярной трубкой. Удмуртия, верхнеказанский подъярус. Обр. № 5563/316, Костоваты.

более смещено к основанию. Эписперм тонкий, лучше развит в верхней части семени. На верхушке в эписперме наблюдается выемка, под большим увеличением – остроугольная, концы каймы по обе стороны от нее вытягиваются в виде заостренных ушек, концы которых загнуты над выемкой (Таб. XXV, б, ж). Основание семени расширенное, иногда на нем присутствует небольшое углубление (Таб. XXV, г). Эписперм покрыт тонкой ребристостью, лучше выраженной в районе верхушки семени (Таб. XXV, д, е). Помимо тонкой ребристости на отпечатке семени наблюдаются небольшие точечные углубления. В среднем семена 4,4 мм длиной (3,4–5,4 мм) и 3,5 мм шириной (2,9–4,3 мм). Отношение длины к ширине в среднем составляет 1,25.

Сравнение. Из казанских отложений Прикамья и Поволжья упоминают следующие виды *Samaropsis*: *S. frigida* Neuburg, *S. vorcutana* (Tschirkova) Neuburg, *S. extensa* Neuburg, *S. triquetra* Zalessky, *S. elegans* Neuburg и *S. dixonovensis* Schvedov (Есаулова, 1986). Описываемый материал отличается от всех этих видов более мелкими размерами, а по деталям строения отличается от: 1) *S. frigida* – отсутствием штриховки на ядре, меньшей выемкой на верхушке, не достигающей до ядра, и закругленным основанием; 2) *S. vorcutana* – более округлой формой и меньшей степенью развитости ушек на верхушке семени; 3) *S. extensa* – отсутствием сосочковидно-оттянутого основания ядра, отсутствием ребрышек на ядре; 4) *S. triquetra* – грушевидной, а не треугольной формой семян, закругленным, а не приостренным или сосочковидным основанием ядра, отсутствием выемки в основании семени; 5) *S. elegans* – формой ядра и слабо развитым эписпермом; 6) *S. dixonovensis* – более округлой формой семени, отсутствием вытянутой верхушки ядра и выраженного разрастания эписперма у основания семени. Среди обсуждаемых видов описываемый материал по морфологии ближе всего к *S. vorcutana*, однако мельче этих семян в два-три раза.

Распространение. Казанский (уржумский?) ярус Приуралья.

Материал. Чепаниха (11 обр.), Костоваты (1 обр.).

Подводя итоги этого раздела, можно отметить, что новые сборы ископаемых растений из Чепанихи и Костоват позволили добавить в состав комплекса ископаемых растений из отложений пограничного казанско-уржумского интервала 9 новых форм, которые включают в себя: побеги и дисперсные листья мхов *Intia* cf. *variabilis*, листья *Compsopteris olgae* из сем. Peltaspermataceae, листья Angaropeltaceae, предположительно относящиеся к *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *aequalis* (?), женские фруктификации Ginkgoales *Biarmopteris pulchra*, листья Ginkgoales неопределенного систематического положения *Rhipidopsis* cf. *palmata*, листья неопределенного систематического положения с дорзальными желобками *Dicranophyllum* cf. *cullarovenae*, пыльцевые органы голосеменных *Permotheca sardykensis*, *P. disparis*, *P. (?) musaformis* (Форапонова, Карасев, 2017,

2019). Роды *Intia*, *Phylladoderma* (*Aequistomia*) (?), *Biarmopteris*, *Rhipidopsis* и *Dicranophyllum* ранее не были известны из этих отложений. Женские генеративные структуры *Krylovia* sp., упоминавшиеся в предыдущих работах, вероятно, стоит относить к *Sashinia antiqua* (Форапонова, Карасев, 2019). Кроме этих форм, впервые из северного географического кластера местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала описаны листья *Peltaspermaceae Compsopteris* sp. A, семенные органы хвойных *Sashinia antiqua*, вегетативные побеги форм-рода хвойных *Geinitzia* sp., листья *Cycadales* (?) *Taeniopteris* sp. и семена *Samaropsis* sp. (Форапонова, Карасев, 2017, 2019). В комплексе ископаемых растений из Чепанихи и Костоват впервые обнаружены листья *Angaropeltaceae* рода *Doliostomia* sp.

ГЛАВА 4. ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ РОДА *PERMOTHECA*

4.1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОДЕ *PERMOTHECA*, ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И СОСТАВЕ

Род *Permotheca* был предложен Залесским (Zalessky, 1929) для собраний микроспорангиев неопределенного систематического положения, обнаруженных им в казанских отложениях Русской платформы. Гоманьков и Мейен (1986) использовали это название в работе по исследованию позднепермской флоры Русской платформы для микросинангиев *Peltaspermales*, спорангии в которых срастались основаниями. Наугольных (2007) позднее предложил новый диагноз для *Permotheca* и включил в него несколько новых признаков: архитектура фертильных осей, несущих синангии (простые или ветвящиеся), и информация о связях входящих в род видов с пыльцой родов *Cycadopites* Wodehouse, *Protohaploxyrinus* (Samoilovich) Hart, *Vittatina* Wilson, *Vesicaspora* и *Falcisporites* (Leschik) Klaus и с листьями *Peltaspermales* *Phylladoderma*, *Pursongia*, *Tatarina*, *Permocallipteris*, *Lepidopteris*, *Psymphyllum* и *Mauerites* Zalessky. Последние два рода на тот момент сближались с порядком *Peltaspermales*, однако теперь предлагается относить их к *Ginkgoales* (Naugolnykh, 2007, 2018b).

На данный момент описано 11 видов *Permotheca*: пять из нижней перми Приуралья (Наугольных, 2007, 2013), два из средней перми Русской платформы (Zalessky, 1929; Форапонова, Карасев, 2021a), три из верхней перми Русской платформы (Гоманьков, Мейен, 1986) и один из раннего триаса Австралии (Retallack, 2002a). Наиболее надежно разграничить виды рода *Permotheca* можно по морфологии содержащейся в спорангиях пыльцы и строению микроспороклада. Морфология самих синангиев и спорангиев высоко изменчива, и поэтому должна использоваться для дифференциации видов с определенной долей осторожности. К сожалению, зачастую для определения видов доступны лишь морфологические признаки синангиев и спорангиев, так как *Permotheca* обычно встречается именно в форме изолированных синангиев или групп спорангиев, из которых невозможно выделить пыльцу. До проведения диссертационного исследования из разных видов *Permotheca* были известны принципиально различные типа пыльцы: гладкая одномешковая *Vesicaspora*, гладкая двумешковая *Falcisporites*, гладкая с плохо развитыми мешками *Piceapollenites*, ребристая двумешковая *Protohaploxyrinus*, ребристая с редуцированными мешками *Vittatina* (Форапонова, 2018, Foraponova, 2018, 2022, Zavalova, van Konijnenburg-van Cittert, 2011).

Первые данные о связи некоторых видов *Permotheca* с *Peltaspermales* были приведены в статье Гоманькова и Мейена (1979), в которой описывается копролит из северодвинских отложений Кировской области, содержащий пыльцевые зерна типа *Protohaploxyrinus* и фрагменты кутикулы *Tatarina*. В ассоциации с копролитами упоминаются находки *Permotheca*

striatifera, содержавшие внутри пыльцевые зерна *Protohaploxypinus*. Гоманьков и Мейен (1979, 1986), исследовав виды *P. striatifera*, *P. vesicasporoides* и *P. (?) vittatinifera*, показали их связь с порядком Peltaspermales. Позднее предположения о связи с Peltaspermales были сделаны и для других видов: *P. disparis*, *P. bifurcata*, *P. colovratica* и *P. helbyi* (Наугольных, 1998, 2007, 2013; Retallack, 2002a). Основанием для этих предположений, как правило, служила ассоциация в захоронении. Однако систематическая принадлежность типового вида рода – *Permotheca sardykensis* – до сих пор остается неизвестной несмотря на то, что из спорангиев этого вида удалось изучить пыльцевые зерна (Форапонова, 2019, 2022), что в будущем должно помочь установить систематическую принадлежность *P. sardykensis*.

Приведенное ниже обсуждение видов *Permotheca* характеризует статус рода и целесообразность рассмотрения его как рода, связанного с Peltaspermales.

4.2. ДЕТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВ, ВКЛЮЧЕННЫХ В РОД *PERMOTHECA*, И ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

4.2.1. Виды рода *Permotheca*, с высокой вероятностью связанные с порядком Peltaspermales

Связь с Peltaspermales была с высокой степенью вероятности показана для трех видов *Permotheca* из верхнепермских отложений Русской платформы: *Permotheca vesicasporoides*, *P. striatifera* и *P. (?) vittatinifera* (Гоманьков, Мейен, 1986). *P. vesicasporoides* и *P. striatifera* представляют собой микросинангии, состоящие из гладких спорангиев. Тип крепления к фертильной оси достоверно неизвестен, но, возможно, синангии крепились к утолщенным осям по спирали, что можно предположить по крайней мере для *P. vesicasporoides* (Рис. 9). Морфологически виды *Permotheca vesicasporoides* и *P. striatifera* неразличимы. Различить их и связать с другими дисперсными органами растений позволяет ряд черт микроскопического строения спорангиев и тип содержащейся пыльцы.

В спорангиях *P. vesicasporoides* обнаруживают пыльцевые зерна типа *Vesicaspora* (Гоманьков, Мейен, 1986; Форапонова, Карасев, 2021a). Такие же пыльцевые зерна обнаруживаются в углях, сложенных *Phylladoderma*, и на самих листьях в больших количествах (Мейен, Гоманьков, 1971). При сравнении комплексов макро- и микрофоссилий в монодоминантном местонахождении ископаемой флоры Аранец (Печорский бассейн, скв. № 131, пробуренная в 1968 г. Ухтинской тематической экспедицией, глубина 560,5 м; верхи печорской серии, казанский ярус (?)) пыльцевые зерна *Vesicaspora* преобладают в палинокомплексе, составляя 47% комплекса, а *Phylladoderma* доминирует в комплексе макроостатков, формируя «филладодермовый уголь» (Мейен, Гоманьков, 1980). В семенах *Nucicarpus* из капсул *Angaropeltis* также была обнаружена пыльца типа *Vesicaspora* (Мейен, 1977). На кутикуле *P. vesicasporoides*

были обнаружены папиллы, сходные с папиллами на кутикуле листьев *Phylladoderma* (Гоманьков, Мейен, 1986). В сумме эти признаки весьма убедительно связывают *P. vesicasporoides* и семейство Angaropeltaceae порядка Peltaspermales.

Permotheca striatifera отличается от *P. vesicasporoides* тем, что ее спорангии содержат пыльцу типа *Protohaploxypinus* (Гоманьков, Мейен, 1986; Zavialova, Karasev, 2015). Такие же пыльцевые зерна были обнаружены в больших количествах в копролите вместе с многочисленными обрывками кутикул *Tatarina* (Гоманьков, Мейен, 1979). Гоманьков и Мейен (1986) показали, что тапетальная мембрана споровой массы схожа с мегаспоровой мембраной семян *Salpingocarpus bicornutus* Meyen, которые связывают с семейством Peltaspermaceae. В этих семенах были также обнаружены пыльцевые зерна *Protohaploxypinus* (Гоманьков, Мейен, 1986). Помимо вышесказанного, *P. striatifera* обнаружена совместно с *Tatarina* и семеносными дисками *Peltaspermopsis* Goman'kov в нескольких местонахождениях: Исады, Аристово, Титово (Скважина 4 (Титово), пробуренная Северо-Западным геологическим управлением на левом берегу р. Енгит (приток р. Юзы) в 1,5 км к северу от д. Титово, Вологодская обл., глубина 138 - 144,4 м, вятский ярус) и Александровка (Гоманьков, Мейен, 1986). Эти факты указывают на связь *P. striatifera* с семейством Peltaspermaceae.

Принадлежность *Permotheca* (?) *vittatinifera* к роду *Permotheca* стоит под вопросом, так как этот вид известен лишь по находкам отдельных спорангиев из продуктов объемной мацерации (Гоманьков и др., 2017). Из спорангиев *P. (?) vittatinifera* выделяли пыльцу типа *Vittatina subsaccata* f. *connectivalis* (Zauer) Varyukhina ex. Utting (Гоманьков, Мейен, 1986). Представления о связи *P. (?) vittatinifera* с семейством Peltaspermaceae основаны на том, что: во-первых, такие же пыльцевые зерна были обнаружены в виде массовых скоплений в пельтоидах *Peltaspermopsis buevichiae* Goman'kov et Meyen и семенах *Salpingocarpus variabilis* Meyen совместно с пыльцевыми зёрнами *Scutasporites* Klaus и *Cedripites* Wodehouse, которые были интерпретированы как заносные (Гоманьков, Мейен, 1986); во-вторых, наблюдалась некоторая выдержанность в захоронениях ассоциации *P. (?) vittatinifera* с *Tatarina* и *Peltaspermopsis* (Гоманьков, Мейен, 1986). Однако необходимо учитывать, что вид *P. (?) vittatinifera* известен по нескольким экземплярам лишь из двух местонахождений - Аристово и Исады (Гоманьков, Мейен, 1986).

4.2.2. Виды рода *Permotheca*, предположительно связанные с Peltaspermales или Ginkgoales

В данном разделе рассматриваются предположения о связи с Peltaspermales, высказанные для *P. disparis*, *P. colovratica*, *P. bifurcata* и *P. helbyi*. Первые три вида имеют достаточно запутанную таксономическую историю. В 1937 году Залесский (Zalessky, 1937) описал новый вид мужских синангиев *Asterodiscus disparis* Zalessky, который позднее не использовался. В 1996 году Наугольных и Х. Керп (Naugolnykh, Kerp, 1996) опубликовали работу, в которой провели

реконструкцию целого растения, и предложили называть его *Peltaspermum retensorium* Naugolnykh et Kerp. Это растение обладало листьями *Callipteris retensoria* Zalessky, семенными дисками *Peltaspermum*, пыльцевыми органами типа *Permotheca* и семенами *Cordaicarpus* sp. В этой статье впервые было высказано предположение, что *Asterodiscus disparis* является синонимом *Peltaspermum retensorium*, а точнее, пыльцевым органом этого растения, относящимся к *Permotheca*. В 1998 году Наугольных переопределил материал, использованный им в совместной статье с Керпом, как *Permotheca disparis*, и отнес *Asterodiscus disparis* к базioniуму этого вида (Наугольных, 1998). Позднее на основании тех же самых образцов Наугольных выделил два новых вида: *Permotheca bifurcata* (Наугольных, 2007) и *Permotheca colovratica* (Наугольных, 2013), а к *P. disparis* предложил (Наугольных, 2007) относить только изолированные синангии, которые удовлетворяют диагнозу и для которых неизвестны данные ни об эпидермально-кутикулярном строении спорангиев, ни о строении фертильной оси.

Необходимо при этом упомянуть, что Наугольных и Керпом (Naugolnykh, Kerp, 1996) было изучено строение стенок спорангиев пыльцевых органов типа *Permotheca*, принадлежавших растению *Peltaspermum retensorium*. Авторы указали, что кутикула стенок тонкая, с сохранившимися контурами удлиненных, продольно ориентированных клеток, несущих папиллы. К сожалению, из статьи неясно, какие из образцов были использованы для изучения кутикулы, что вносит определенную путаницу, так как теперь образцы, использованные в 1996 году, относят к трем разным видам. Однако несколько позже В.А. Красилов с соавт. (Krassilov et al., 1999) изучили эпидермально-кутикулярное строение спорангиев, определенных как *P. disparis*. В описании авторы указали, что стенка у изученных ими спорангиев трехслойная. Верхний слой состоит из узких веретеновидных клеток шириной 40 мкм, которые собраны в плавно изогнутые продольные цепочки (Krassilov et al., 1999). Из спорангиев были выделены моносаккатные и дисаккатные пыльцевые зерна, но после изучения ультраструктуры этих пыльцевых зерен они были отнесены к роду *Vesicaspora* (Krassilov et al., 1999).

К виду *Permotheca disparis* в его современной трактовке морфологически очень близок вид *P. colovratica*. Наугольных (2013) указал, что отличительным признаком является число спорангиев в синангии: четыре спорангия для *P. colovratica* и шесть или семь (в среднем) для *P. disparis*, хотя количество спорангиев у этого вида может значительно варьировать. Вид *P. colovratica* был выделен, среди прочего, на основании изучения эпидермально-кутикулярного строения стенки спорангия. Согласно описанию (Наугольных, 2013), эпидермис спорангия *P. colovratica* представлен длинными клетками трапециевидных очертаний 60–90 × 20–30 мкм, расположенными правильными рядами по спирали вокруг длинной оси спорангия. Иногда на поверхности клеток встречаются мелкие папиллы. Ребристость на поверхности спорангия обусловлена кутиновыми ребрами жесткости, между которыми находится несколько рядов

эпидермальных клеток. Стенки спорангиев *P. colovratica* васкуляризованы, как и у образцов из исследования Красилова с соавт. (Krassilov et al., 1999).

В диагнозе *P. colovratica* указано, что спорангии содержат пыльцу типа *Falcisporites* (Наугольных, 2013), однако Наугольных отмечает, что пыльцу этого типа можно отнести также к *Alisporites* или *Vesicaspora*. Такой тип пыльцы нередко определяется разными авторами под различными родовыми названиями. Например, Гоманьков и Мейен (1986) определяют пыльцевые зерна из спорангиев *P. vesicasporoides* как *Vesicaspora*, а Б. Бальм (Balme, 1995) – как *Falcisporites*. При этом *Falcisporites* является дисаккатной пылью, а *Vesicaspora* – протомоносаккатной, ее мешок разделен на два баллона, которые соединены перемычками в области экватора. Пыльцевые зерна *Vesicaspora* иногда могут выглядеть как дисаккатные. Это происходит, когда перемычки смещаются с экватора на проксимальную либо дистальную сторону. Тогда при уплощении пыльцевого зерна в процессе захоронения перемычки становятся не видны, и пыльцевое зерно приобретает дисаккатный вид (Мейен, Гоманьков 1980). Дж. Осборн и Т. Тэйлор (Osborn, Taylor, 1993), исследовав пыльцевые зерна из *Pteruchus*-подобных спорангиев, показали, что воздушные мешки этих пыльцевых зерен могут соединяться тонкими перемычками. При этом Бальм (Balme, 1995) определяет эти пыльцевые зерна как *Falcisporites* или *Alisporites*. Таким образом, существуют определенные разногласия в определениях подобной пыльцы, которые могут объясняться тем, что, возможно, существует постепенный переход от моно- к дисаккатным пыльцевым зернам. Пределы изменчивости видов ископаемой пыльцы до сих пор неизвестны, и обсуждаемые пыльцевые типы могут являться как проявлением нормальной изменчивости, так и изменчивости, вызванной особенностями захоронения пыльцевых зерен. Возможно, имеет смысл обозначить этот тип пыльцы, как тип *Vesicaspora/Falcisporites*. Различать пыльцу *Vesicaspora* и *Falcisporites* с большей уверенностью могут помочь исследования ультраструктуры пыльцевых зерен.

Суммируя вышесказанное, четких морфологических границ между *P. disparis* и *P. colovratica* выделить не удастся. Различить эти виды без изучения строения стенки спорангия невозможно, что сильно ограничивает возможности использования вида *P. colovratica* на практике. В исследовании, проведенном автором диссертации, показано, что образцы *Permotheca*, которые можно формально отнести к *P. colovratica*, вписываются в ряд изменчивости *P. disparis* (Форапонова, Карасев, 2021a). Таким образом, виды *P. disparis* и *P. colovratica* могут рассматриваться как синонимы.

Вид *P. bifurcata* известен по единственному образцу из кунгурского яруса Приуралья (Наугольных, 2007). Этот вид легко отличается от других видов рода *Permotheca* по морфологии, так как единственный во всем роде обладает дихотомирующей осью. Предполагается (Наугольных, 2007), что пучок спорангиев крепится к несущей оси через короткую плаценту, что

также неизвестно больше ни для одного вида *Permotheca* (кроме, возможно, *P. (?) musaformis*, однако этот вид пока отнесен к роду под вопросом, и наличие плаценты не доказано). К сожалению, сохранность не позволила изготовить препараты кутикул спорангиев *P. disparis* или извлечь из них пыльцевые зерна (Наугольных, 2007). На данный момент существуют два предположения о связи *P. bifurcata* с другими дисперсными органами растений. Первое было высказано Наугольных и Керпом (1996) для комплекса *Permotheca*-подобных органов, среди которых был образец, являющийся голотипом *P. bifurcata* (см. выше). Позже, при выделении вида *P. bifurcata*, Наугольных (2007) предположил, что такие пыльцевые органы могут быть связаны с листьями Ginkgoales типа *Mauerites*, так как со *Sphenobaiera* ассоциируют аналогичные микроспороклады. К сожалению, более точных утверждений о систематической принадлежности *P. bifurcata* на данный момент нет.

Permotheca helbyi – единственный вид *Permotheca*, который описан из триаса Австралии, Гондваны (Retallack, 2002a), а не перми Восточно-Европейской платформы, Субангариды. Пыльцевой орган *P. helbyi* представляет собой кистевидный микроспороклад с длинными микроспорофиллами, на концах которых находятся обращенные на абаксиальную сторону собрания микроспорангиев, однако не вполне ясно, являются ли собрания микроспорангиев повисающими или действительно смещены на абаксиальную сторону спорофилла. В спорангиях *P. helbyi* была обнаружена пыльца типа *Falcisporites* (Retallack, 2002a). По этим признакам *P. helbyi* имеет определенное сходство с пыльцевыми органами Peltaspermaceae рода *Townrovia* (Retallack, 1981; Vomfleur et al., 2011) или користоспермовых рода *Pteruchus* Thomas (Thomas, 1933; Yao et al., 1995), которые распространены в триасе Гондваны. Возможно, *P. helbyi* относится к одному из этих родов, но такое решение может быть принято только после изучения типового материала. Г. Реталлак (Retallack, 2002a) считает, что *P. helbyi* относится к Peltaspermales, основываясь на том, что в типовом местонахождении совместно с этим видом встречаются листья *Lepidopteris callipteroides* Retallack и пельтоиды *Peltaspermum townrovii* Retallack, а другие голосеменные отсутствуют.

4.2.3. Виды рода *Permotheca*, для которых неизвестна систематическая принадлежность

Для видов *P. sardykensis*, *P. deodara*, *P. fimbriata* и *P. (?) musaformis* на данный момент неизвестны связи с другими дисперсными органами ископаемых растений.

Вид *P. sardykensis* значительно отличается от других видов *Permotheca*, так как представлен спорангиями, которые сидят на ветвящемся спорангиофоре, в то время как другие виды *Permotheca* представляют собой синангии (Форапонова, Карасев, 2021a). *P. sardykensis* отличается также по инсцитной пыльце, которая представлена типом, близким к *Piceapollenites* (Форапонова, 2019, 2022). Ранее такие пыльцевые зерна не были описаны для *Permotheca*, однако

исследование инситной пыльцы на нашем материале показало, что пыльцевые зерна типа *Piceapollenites* могут встречаться в спорангиях *P. disparis* (Форапонова, Карасев, 2021a). Любопытно, что *P. sardykensis* была описана Залесским (Zalessky, 1929) из местонахождения Кулларово совместно с остатками листьев дикранофилловых *Dicranophyllum cullarovense*. Подобные листья встречаются также вместе с остатками *P. sardykensis* в комплексе растений из Костоват и Чепанихи. Тем не менее, систематическая принадлежность *P. sardykensis* и ее связь с другими видами *Permotheca* пока не ясна.

Вид *Permotheca deodara* известен по трем образцам из кунгурского яруса Среднего Приуралья. *P. deodara* представлена микроспорокладами, состоящими из ножки, которая сужается от основания, и расширенной фертильной части, которая несет розетковидные синангии из восьми или девяти спорангиев, на поверхности которых присутствует тонкая продольная ребристость (Наугольных, 2007). Причем автор вида отмечает (Наугольных, 2007), что изолированные синангии *P. deodara* очень напоминают *P. disparis* и могут быть отнесены к этому виду, если не было изучено строение стенок спорангия. Стенка спорангия у *P. deodara* состоит из продольно вытянутых анизогональных клеток $30\text{--}50 \times 20\text{--}30$ мкм, которые формируют спирально восходящие ряды; иногда встречаются смоляные ходы и трихомные образования (Наугольных, 2007).

Остатки *Permotheca fimbriata* представляют собой тонкую несущую ось, расширяющуюся к основанию, на которой на тонких синангиофорах расположены розетковидные синангии из 14–16 спорангиев. На адаксиальной поверхности спорангиев наблюдаются прикрепительные рубцы. Ни кутикулярное строение стенки спорангия, ни тип содержащейся пыльцы неизвестны. Среди других видов рода *P. fimbriata* стоит обособленно, так как синангии расположены на выраженных синангиофорах.

Вид *P. (?) musaformis* отнесен к роду *Permotheca* под вопросом, так как пока не доказано, что структуры *P. (?) musaformis* действительно являются микросинангиями. С родом *Permotheca* этот вид объединяет общее морфологическое строение: спорангии срастаются основаниями, на поверхности спорангиев хорошо выражены ребра (как, например, у *P. disparis*), а также присутствуют смоляные тельца. Однако по общему виду *P. (?) musaformis* существенно отличается от остальных видов *Permotheca*.

4.3. ПРЕДЛАГАЕМАЯ ТРАКТОВКА РОДА *PERMOTHECA*

Род *Permotheca* объединяет виды, которые, вероятно, могут быть связаны с разными группами голосеменных. Дополненный диагноз для рода *Permotheca* (Форапонова, Карасев, 2021a) был предложен с целью подчеркнуть сборный состав рода и его неопределенное положение внутри отдела Pinophyta. Типовой вид рода *P. sardykensis*, обладающий ветвящимися

спорангиофорами и свободными спорангиями, принципиально отличается от других видов рода, которые характеризуются сросшимися основаниями спорангиев (Forapоnova, 2022). Большинство видов также существенно различаются между собой. Так, *P. helbyi*, единственный вид *Permotheca* из триаса Гондваны, может принадлежать роду *Pteruchus* или *Townrovia*. *P. bifurcata* – единственный вид, обладающий дихотомирующей осью и плацентой, у *P. fimbriata* представлены хорошо выраженные синангиофоры. Значительная часть видов описана на весьма скудном материале, что не позволяет оценить внутривидовую изменчивость. Два вида – *P. (?) vittatinifera* и *P. (?) musaformis* – относятся к роду *Permotheca* под знаком вопроса. *P. disparis*, вероятно, представляет собой сборный вид, а *P. colovratica* (как и, возможно, *P. deodara*) можно рассматривать в качестве младших синонимов *P. disparis* (Форапонова, Карасев, 2021a). Нет согласия и по палинологическим данным, так как из разных видов описаны пыльцевые зерна принципиально разных типов: *VesicasporalFalcisporites*, *Piceapollenites*, *Protohaploxypinus*, *Vittatina*, – что также указывает на формальный характер рода (Форапонова, 2018, Forapоnova, 2018). Систематическая принадлежность к порядку Peltaspermales с высокой степенью вероятности установлена лишь для нескольких видов *Permotheca* (*P. vesicasporoides*, *P. striatifera* и *P. (?) vittatinifera*). Если учесть разнообразие морфологии пыльцевых органов и типов инситной пыльцы внутри рода, нельзя исключать, что некоторые виды могут относиться вовсе не к порядку Peltaspermales, а к другим группам голосеменных. Таким образом, необходимо провести ревизию рода *Permotheca*, подкрепленную дополнительными исследованиями, в том числе типовых материалов.

В последнем «Международном кодексе номенклатуры водорослей, грибов и растений» (Turland et al., 2018) для ископаемых растений существует лишь один тип номенклатурных названий: ископаемый таксон (fossil-taxon). Согласно определению, приведенному в кодексе в разд. II, гл. 1, ст. 1, «ископаемый таксон включает остатки одной или нескольких частей родительского организма или одной или нескольких стадий их жизненного цикла в одном или нескольких состояниях сохранности, как указано в исходном или любом последующем описании или диагнозе таксона». В словаре, прилагаемом к кодексу, указывается, что ископаемый таксон – это таксон, «название которого основано на типе, представленном ископаемым». Таким образом, ископаемый таксон – очень гибкое понятие, к которому могут относиться как таксоны, приближенные к естественной классификации, так и таксоны неопределенного систематического положения (Cleal, Thomas, 2010). Однако в некоторых ситуациях, как, например, в случае *Permotheca*, по мнению автора диссертации, желательно использовать термины, имеющие более конкретное значение. В связи с этим предлагается рассматривать род *Permotheca* как форм-род отдела Pinophyta. В данной работе используется трактовка форм-рода, приближенная к представлениям, распространенным в 50-х годах, когда этот термин был введен в Кодекс

ботанической номенклатуры для родов, которые, как было доказано, являлись искусственными и содержали виды, не связанные родством в обычном таксономическом понимании (Cleal, Thomas, 2010). Так как при детальном рассмотрении стало ясно, что род *Permotheca* объединяет в своем составе виды, имеющие лишь внешнее сходство, и на данный момент не удастся выделить ни одного признака, который выдерживался бы у всех представителей рода, понятие форм-рода в такой трактовке намного лучше характеризует род, чем понятие ископаемый род.

ГЛАВА 5. ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОГРАНИЧНОМ КАЗАНСКО-УРЖУМСКОМ ИНТЕРВАЛЕ

5.1. СРАВНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО ИНТЕРВАЛА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ, ОТНОСЯЩИХСЯ К СЕВЕРНОМУ И ЮЖНОМУ ГЕОГРАФИЧЕСКИМ КЛАСТЕРАМ

5.1.1. Таксономический состав ископаемых растений из местонахождений южного географического кластера

К местонахождениям флоры пограничного казанско-уржумского интервала, которые объединяются в южный географический кластер, относятся Каргалинские рудники, скважина Дубенский и разрез Бекечево. Комплекс растительных остатков из этих местонахождений несколько отличается от комплекса из местонахождений северного географического кластера.

Актуальный таксономический состав флоры южного географического кластера, по литературным данным, опубликованным до 2023 года включительно, представлен ниже в Табл. 3 с указанием источников.

Таблица 3. Актуальный список ископаемых растений южного географического кластера местонахождений, приуроченных к пограничным отложениям казанского и уржумского ярусов, по литературным данным на 2023 год.

Таксон	Каргалинские рудники	Скважина Дубенский	Бекечево	Источник
Водоросли				
<i>Algites</i> sp. AVG-1	+			Gomankov, 1995
Класс Equisetopsida				
Подкласс Equisetidae				
<i>Equisetites</i>	+		+	Gomankov, 2020
<i>Neocalamites</i> sp.			+	Гоманьков, 2018b
<i>Paracalamites</i>	+			Gomankov, 2020, Naugolnykh et al., 2022
Отдел Pinophyta				
Класс Ginkgoopsida				
Порядок Peltaspermales				

Семейство Peltaspermeaceae				
<i>Lopadiangium</i> sp. AVG-2	+			Gomankov, 1995, Гоманьков, 2010a
<i>Lopadiangium</i> sp. AVG-3	+			Гоманьков, 2010a
<i>Peltaspermopsis</i> aff. <i>magna</i> Gomankov	+			Гоманьков, 2010a
<i>Odontopteridium wangenheimii</i>	+		+	Gomankov, 1995, 2020, Гоманьков, 2012, 2018b
<i>Ustyugia</i> sp.	+			Gomankov, 2020, Гоманьков, 2012
Семейство Angaropeltaceae				
<i>Phylladoderma (Phylladoderma)</i> sp.	+		+	Gomankov, 2020, Гоманьков, 2012
<i>Phylladoderma (P.) arberi</i>	+			Gomankov, 2020
Порядок Ginkgoales				
Ginkgoales incertae sedis				
<i>Ginkgophyllum rhipidomorphum</i>	+			Гоманьков, 2018a, Gomankov, 2020
<i>Ginkgophyllum</i> sp.			+	Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020
Класс Cycadopsida				
Порядок Cycadales (?)				
<i>Taeniopteris</i> sp. AVG-1	+			Gomankov, 1995, Gomankov, 2020
Класс Vojnovskyopsida				
Порядок Vojnovskyales				
Семейство Vojnovskyaceae				
<i>Rufhoria glabra</i>	+	+	+	Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020
<i>Rufhoria squamiformis</i> Konykov			+	Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020
<i>Rufhoria</i> sp.			+	Гоманьков, 2018b
<i>Paravojnovskya</i> sp. (= <i>Gaussia</i> sp.)			+	Гоманьков, 2018b
Сателлитные роды порядка Vojnovskyales				
<i>Cordaites clericii</i>			+	Гоманьков, 2018b

<i>Cordaites</i> sp.		+	Гоманьков, 2018b
Класс Pinopsida			
Порядок Pinales			
Семейство Sashiniaceae			
<i>Sashinia antiqua</i>		+	Гоманьков, 2010b, 2021, Gomankov, 2020
<i>Cargalostrobus demetrii</i> Gomankov		+	Гоманьков, 2021
<i>Quadrocladus antiquus</i>		+	Гоманьков, 2010b, 2012, Gomankov, 2020
<i>Quadrocladus</i> sp.		+	Гоманьков, 2018b
Pinopsida incertae sedis			
<i>Steirophyllum biarmicum</i> Gomankov		+	Gomankov, 1995, 2020, Гоманьков, 2010b, 2012
<i>Steirophyllum lanceolatum</i> Eichwald		+	Мейен, 2010, Наугольных, 2002
Форм-роды вегетативных побегов класса Pinopsida			
<i>Geinitzia</i> sp.		+	Гоманьков, 2010b, Gomankov, 2020
Форм-роды отдела Pinophyta			
<i>Permotheca</i> cf. <i>vesicasporoides</i>		+	Gomankov, 1995, 2020
Дисперсные семена			
<i>Carpolithes</i> sp.		+	Гоманьков, 2018b
<i>Carpolithes</i> sp. AVG-1		+	Gomankov, 1995
<i>Carpolithes</i> sp. AVG-2		+	Gomankov, 1995
<i>Samaropsis</i> sp.		+	Гоманьков, 2018b
Древесина голосеменных			
<i>Dadoxylon</i> sp. 1		+	Naugolnykh et al., 2022

Общий таксономический список, приведенный выше, нуждается в некоторых комментариях. О введении рода *Odontopteridium* см. 1.3.

В одной из работ, послуживших источником для составления списка (Gomankov, 1995), обнаруженные остатки *Permotheca* были отнесены к виду *P. sardykensis*. Однако проведенная недавно работа (Форапонова, Карасев, 2021a, Форапонова, 2022) позволила установить, что образец, изображенный в работе Гоманькова (Gomankov, 1995, Pl. II, fig. 1), не принадлежит этому виду, так как для *P. sardykensis* характерен ветвящийся спорангиофор. Судя по фото,

образец может быть отнесен к *P. cf. vesicasporoides*. Другой вид, имеющий схожую морфологию – *P. striatifera*. Виды *P. vesicasporoides* и *P. striatifera* различаются по инситной пыльце, и различить их можно лишь проведя соответствующие исследования. Однако более вероятно, что на данных изображениях представлены синангии *P. vesicasporoides*. *P. vesicasporoides* ассоциируют с листьями *Phylladoderma*, которые также присутствуют в Каргалинских рудниках, в то время как *P. striatifera*, как считается, ассоциируют с листьями *Tatarina*, которые появляются в геологической летописи позже (Гоманьков, Мейен, 1986).

В той же работе Гоманькова (Gomankov, 1995) упоминается образец, отнесенный к *Krylovia* sp. AVG-1. Однако в ходе последующей работы (Гоманьков, 2010b) этот образец был переопределен как *Quadrocladus antiquus* – вегетативный побег хвойных, имеющий короткие толстые листья, которые захоронились таким образом, что в ископаемом состоянии напоминали остаток *Krylovia* – семеносного органа *Vojnovskyopsida*. До настоящего момента *Krylovia* из Каргалинских рудников неизвестны.

В статьях Гоманькова (Гоманьков, 2010b, Gomankov, 2020) предполагается возможность присутствия во флоре Каргалинских рудников пыльцевых органов *Dvinostrobis*, ассоциирующих с *Sashinia* и *Quadrocladus* в более поздней татариновой флоре. Однако изображения и номера образцов не приводятся. В более поздней работе Гоманькова (2021) приводится описание пыльцевого органа *Cargalostrobis*, который автор связывает с *Sashinia antiqua* из Каргалинских рудников. По этим причинам *Dvinostrobis* не был учтен в итоговом списке.

Среди ископаемых растений Каргалинских рудников Наугольных (2002, Naugolnykh et al., 2022) приводит также виды *Psymtophyllum expansum* и *P. cuneifolium*. В список настоящей работы они не были включены, поскольку в своих заключениях Наугольных опирался на изучение материала из коллекции Вангенгейма фон Квалена (Наугольных, 2002). При описании образцов *P. expansum* из этой коллекции Наугольных указывает в качестве источника материала рудники Мотовилихинской группы, расположенные в Башкортостане и имеющие более древний (вероятно, уфимский) возраст, но среди иллюстраций можно обнаружить образец (Наугольных, 2002, Таб. VII, фиг. 1), который, как пишет сам автор, «предположительно» происходит из Каргалинских рудников. В каталоге растительных остатков из коллекции Вангенгейма фон Квалена (см. приложение к статье Наугольных, 2002) не упомянуты образцы *P. cuneifolium*, имеющие достоверную привязку к Каргалинским рудникам. Гоманьков не отмечает присутствие псигомфиллоидов. Ввиду сложившейся неясности, эти два вида не были учтены в итоговом списке.

Присутствие *Suscadales* в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы долгое время не подтверждалось находками генеративных органов, в связи с чем род *Taeniopteris* в пермских отложениях Европейской части России рассматривался скорее как формальный, либо

как относящийся к Cusadales под вопросом (напр., Есаулова, 1986). Гоманьковым и Мейеном (1986) было отмечено сходство листьев *Taeniopteris* и описанных ими листьями *Fefilopteris* Gomankov из верхнепермских отложений Русской платформы. Изначально предполагалось, что *Fefilopteris* представляет собой листья папоротников (Гоманьков, Мейен, 1986; Gomankov, 1995), но позднее было высказано предположение, что *Fefilopteris* относится к голосеменным и может являться младшим синонимом рода *Rhabdotaenia* Pant, к которому относятся листья глоссоптерисовых (Гоманьков и др., 2017). Еще позднее Гоманьковым (2022) из местонахождения Чепаниха был описан вид *Dioonitocarpidium rossicum*, представляющий собой кладоспермы архаичных Cusadales. Эта находка позволяет с большей уверенностью относить листья *Taeniopteris* именно к Cusadales.

Наугольных (Naugolnykh et al., 2022), опираясь на данные литературы, также приводит в качестве видов, обнаруженных в Каргалинских рудниках, следующие таксоны: *Paracalamites kutorgae* (Geinitz) Zalessky, *Baiera gigas* и *Dadoxylon biarmicum* Kutorga, – однако присутствие этих растений в Каргалинских рудниках требует проверки, поскольку они не упоминались в исследованиях, посвященных этим местонахождениям, с XIX века.

5.1.2. Количественное соотношение родов ископаемых листьев в фитоориктоценозе местонахождений Чепаниха и Костоваты

Ниже представлены результаты анализа коллекций из Чепанихи и Костоват, изученных автором. Среди листьев в изученных коллекциях наиболее многочисленны листья Angaropeltaceae рода *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* (20,2%), Peltaspermaceae рода *Compsopteris* (17,8%) и вайи папоротников *Pecopteris* sp. (16,6%) (Рис. 11), однако в анализ не вошли многочисленные остатки филладодерм, которые были определены без уточнения подрода. При учете этих остатков флористический комплекс из Чепанихи и Костоват характеризуется доминированием филладодерм. Также обычны остатки *Ustyugia udmurtica* (12,3%) и довольно часто встречаются побеги *Geinitzia* (9,8%). Листья *Vojnovskyopsis* встречены не были, однако об их присутствии говорят многочисленные находки генеративных органов *Paravojnovskya*. Также очень важно отметить присутствие семенных побегов хвойных *Sashinia*, которые прежде не были известны из флористических комплексов Чепанихи и Костоват (Форапонова, Карасев, 2019), но являются характерным элементом в фитоориктоценозах местонахождений южного географического кластера. Листья Peltaspermaceae рода *Odontopteridium* встречаются редко, лишь в 4,3%.

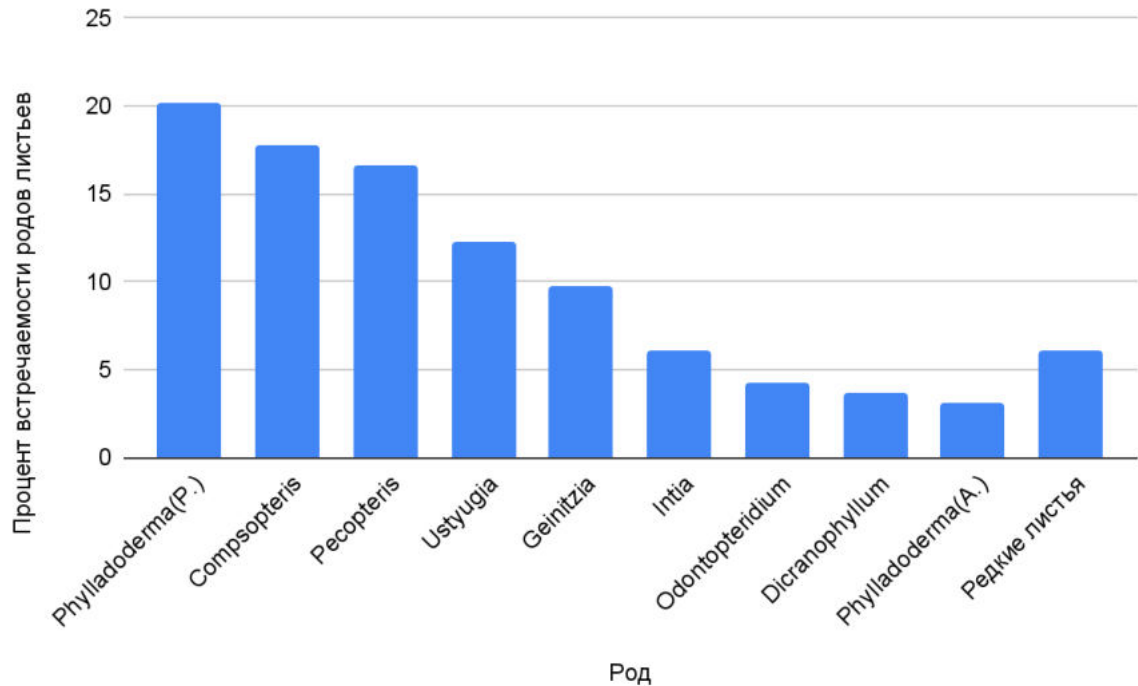


Рис. 11. Соотношение родов ископаемых листьев в местонахождениях Чепаниха и Костоваты. Обозначения: *Phylladoderma* (P.) - *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma*, *Phylladoderma* (A.) - *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*, в столбце «Редкие листья» объединены данные по родам *Doliostomia*, *Ginkgophyllum*, *Rhipidopsis* и *Taeniopteris*, материал по которым включает в себя по два или три образца в коллекции.

5.1.3. Соотношение ископаемых флор пограничного казанско-уржумского интервала северного и южного географических кластеров

Ранее в литературе уже проводилось сравнение таксономических составов северного и южного географических кластеров местонахождений флоры пограничного казанско-уржумского интервала (Gomankov, 2020). Как упоминалось выше (см. 1.2), в южном географическом кластере можно выделить три последовательно сменяющие друг друга флоры (Gomankov, 2020): первую, с доминированием *Rufioria* Meun, вторую, с преобладанием *Quadrocladus*, ассоциирующую с *Sashinia*, и третью, с доминированием представителей семейства *Peltaspermaeae* (см. 1.2).

Наиболее представленной и разнообразной является вторая флора. В ее составе, приводимом Гоманьковым (Gomankov, 2020), доминируют хвойные *Quadrocladus antiquus*, ассоциирующие с *Sashinia antiqua* и *Cargalostrobus demetrii*, обычны *Angaropeltaceae* рода *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), хвойные *Geinitzia* sp. и хвойноподобные растения с дорзальными желобками на листьях *Steirophyllum*, очень часто встречаются синангии *Permotheca*, которые, возможно, стоит относить к *P. vesicasporoides* (см. 5.1.1), при этом листья *Vojnovskyopsida* крайне редки. Кроме этих видов, в списке также фигурируют виды *Ginkgophyllum rhipidomorphum* и *Taeniopteris* sp. В скважине Дубенский, входящей в состав южного географического кластера,

были обнаружены флороносные слои, которые содержат лишь листья *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) и соотносятся со второй флорой (Gomankov, 2020). Третья флора характеризуется доминированием *Peltasperma*ceae родов *Odontopteridium* и *Ustyugia* при полном отсутствии *Vojnovskyopsida* (Gomankov, 2020). Флора Костоват и Чепанихи сравнивалась со второй флорой на основании распространенности *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) и с третьей флорой в связи с частой встречаемостью остатков *Ustyugia* (Gomankov, 2020).

Флору из Чепанихи и Костоват сближает со второй флорой южного географического кластера присутствие *Sashinia*, широкая представленность *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), частая встречаемость *Geinitzia*, остатков *Permotheca* и вида *P. vesicasporoides* в частности, а также присутствие листьев *Ginkgophyllum rhipidomorphum* и *Taeniopteris* sp. Также встречаются остатки *Dicranophyllum*, которые сближаются с хвойноподобными растениями с дорзальными желобками на листьях рода *Steirophyllum*. Присутствие родов *Sashinia*, *Geinitzia*, *Dicranophyllum*, *Taeniopteris* и *Samaropsis*, ранее описываемых из местонахождений южного географического кластера, впервые показано для местонахождений северного географического кластера (Форапонова, Карасев, 2017, 2019). Дополненный список ископаемых растений из Чепанихи и Костоват демонстрирует еще большее сходство со списком ископаемых растений южного географического кластера, чем предполагалось ранее. Таким образом, комплекс растительных остатков из Чепанихи и Костоват почти полностью удовлетворяет характеристике второй флоры южного географического кластера, однако необходимо объяснить отсутствие побегов хвойных *Quadrocladus*, которые ассоциируют с остатками *Sashinia* в Каргалинских рудниках. В данном случае несколько затруднительно объяснить наблюдаемое явление особенностями процесса захоронения.

Вероятность захоронения растительных остатков зависит от многих факторов, в частности, от первичного количества остатков разного типа, попадающих в захоронение (Красилов, 1972). Большинство наземных растений производит намного большее количество ассимилирующих органов, чем семенных, в связи с чем в большинстве богатых местонахождений наблюдается численное преобладание вегетативных остатков (например, листьев или побегов) над генеративными (Красилов, 1972). Но в коллекции, являющейся предметом исследования, представлена выборка генеративных побегов *Sashinia* при полном отсутствии побегов *Quadrocladus*. Аналогичная ситуация была обнаружена в верхнепермском местонахождении Мулино (Кировская обл., Нагорский р-н, правый берег р. Вятки у юго-западной окраины с. Мулино, вятский ярус), где присутствуют остатки *Sashinia borealis*, но отсутствуют остатки *Quadrocladus* (Гоманьков, Хорошавина, 1999). Возможно, в Чепанихе и Костоватах наблюдается то же явление, которое пока не получило объяснения (Гоманьков и др., 2017). Более того, в Чепанихе и Костоватах присутствуют семенные органы *Vojnovskyopsida* рода *Paravojnovskya*,

но в коллекциях, на которых основана диссертационная работа, листья *Vojnovskyopsida* отсутствуют. Вероятнее всего, данная особенность фитоориктоценоза все же обусловлена особенностями захоронения, связанными с сортировкой растительных остатков по размеру при транспортировке к месту захоронения. Если это так, то данное наблюдение может указывать на то, что растения с полиспермами *S. antiqua* и *Paravojnovskya* sp. могли произрастать совместно в одном звене катены.

Несмотря на высокое сходство флоры из Чепанихи и Костоват с второй флорой южного географического кластера, в комплексе, являющемся объектом диссертационного исследования, довольно распространены листья *Peltaspermaceae* рода *Ustyugia*, а также встречаются листья *Odontopteridium*, что, в целом, более характерно для третьей флоры. Учитывая все вышесказанное, флора Чепанихи и Костоват все же демонстрирует большее сходство со второй флорой, но в ней начинают проявляться признаки, характерные для третьей флоры.

В южном географическом кластере три вышеупомянутые флоры последовательно сменяют друг друга в разрезе. При этом предполагается, что флористические изменения в большей степени обоснованы изменениями климата, а не эволюцией растений (Gomankov, 2020). Появление *Ustyugia* и *Odontopteridium* не может считаться стратиграфическим маркером, так как род *Ustyugia* известен из казанских отложений Среднего Поволжья (Бухман и др., 2014), а род *Odontopteridium* встречается, начиная уже с уфимского яруса (Гоманьков, 2008). То же относится к исчезновению представителей класса *Vojnovskyopsida* во второй и третьей флорах и исчезновению *Quadrocladus* в третьей флоре, так как эти растения известны из верхнепермских отложений (напр., Гоманьков, Мейен, 1986). Описанное выше сочетание флористических элементов в флоре Чепанихи и Костоват можно объяснить постепенной сменой климата, которая не была отражена в отложениях, из которых известна флора южного географического кластера.

Подводя итог этого раздела, можно говорить о единой флоре пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы, распространенной по меньшей мере от Оренбургской области до Среднего Поволжья и Прикамья. Изменения, происходившие внутри этой флоры на протяжении обсуждаемого интервала, наблюдаются как в южной, так и в северной областях ее распространения, и были обусловлены, по-видимому, климатическими изменениями, так как стратиграфическое распространение составляющих эту флору элементов шире пограничного казанско-уржумского интервала.

5.2. АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕ- И ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Помимо местонахождений, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу, в анализ также были включены литературные данные по местонахождениям

ископаемой флоры казанского яруса центральной и южной части Волго-Уральской области (Татарстан, Самарская обл.) и местонахождениям северодвинского и вятского ярусов севера и центра Европейской части России (Вологодская, Архангельская, Кировская, Костромская, Нижегородская, Ивановская области). Местонахождения, вошедшие в анализ, располагались на территории Субангарской палеофлористической области. Данные по ископаемым растениям Печорского бассейна не были учтены, поскольку в пермское время территория Печорского бассейна относилась к Ангарской области (Бетехтина и др., 1988).

Основными литературными источниками о распространении ископаемых растений в этих местонахождениях послужили работы Есауловой (1986, 1997), Гоманькова (2002), Гоманькова и Мейена (1986), Карасева и соавт. (Karasev et al., 2018), Игнатова (Ignatov, 1990), Наугольных и соавт. (Наугольных и др., 2013), В.П. Морова и соавт. (Моров и др., 2016), комплекс статей авторства Л.М. и Н.С. Бухман и Гоманькова (Бухман и др., 2014, 2015; Бухман, 2015; Бухман, Бухман, 2016), а также книги «Стратотипы и опорные разрезы...»(1996), «Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятка» (2001), «Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama river regions» (2015).

5.2.1. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом казанского яруса Татарстана и Самарской области

В казанском флористическом комплексе Среднего Поволжья и Прикамья, по данным Есауловой (1986, 1998), доминируют птеридоспермы, субдоминируют папоротники и членистостебельные. При этом в нижнеказанском подъярусе доминируют филладодермы, а субдоминирующее положение занимают другие птеридоспермы и папоротники. В верхнеказанском подъярусе флористический комплекс беднее, но характеризуется доминированием птеридоспермов и субдоминированием членистостебельных. Необходимо отметить, что Есаулова (1986) относилась к птеридоспермам род *Psugmophyllum*, который теперь сближается с *Ginkgoales* (Naugolnykh, 2007). Также для казанских отложений Прикамья и среднего Поволжья Есаулова (1986, 1998) выделила четыре типа фитоориктоценозов по доминирующим растительным остаткам: I - с преобладанием членистостебельных, II - птеридоспермовый (с *Phylladoderma*), III - птеридоспермово-папоротниковый и IV - папоротниковый. Фитоориктоценоз местонахождений Костоваты и Чепаниха ближе всего к птеридоспермовому типу ориктоценозов Есауловой (который характеризуется многочисленными остатками *Angaropeltaceae* родов *Phylladoderma*, *Angaropeltis*, *Nucicarpus* и *Permotheca* и присутствием других групп растений, например, лепидофитов, членистостебельных, папоротников, хвойных), но более разнообразен. Вероятно, это связано с тем, что

фитоориктоценоз из Чепанихи и Костоват приурочен к терригенным фациям, а точнее, отложениям стоячего пресноводного водоема, а не к осадкам мелкого моря или заливов, как птеридоспермовые фитоориктоценозы Есауловой (1986), из чего можно предположить, что растительные остатки из Чепанихи и Костоват перед захоронением претерпели меньший перенос. Ориктоценозы, изученные Есауловой (1998), приурочены к фациям осадков мелкого моря и осадков заливов, что косвенно указывает на более длительный перенос, но также может свидетельствовать о различии в исходных биотопах, из которых произошли растительные остатки. Характерными элементами казанского флористического комплекса (Есаулова, 1986, 1998) являются лепидофиты *Signacularia noinskii*, *Viatscheslaviophyllum kamiense*, разнообразные членистостебельные и папоротники, каллиптериды, псигмофиллоиды, различные *Cordaites*, ранние хвойные семейств *Walchiaceae* и *Voltziaceae*, а также семена родов *Cordaicarpus* Geinitz ex Grand'Eury, *Bardocarpus* Zalesky, *Sylvella* Zalesky и растения неясного систематического положения внутри *Pinopsida*, несущие дорзальные желобки на листьях, родов *Entsovia*, *Slivkovia*, *Dicranophyllum* и *Steirophyllum*.

Анализ распределения родов ископаемых растений в казанском ярусе Прикамья и Среднего Поволжья и в местонахождениях пограничного казанско-уржумского интервала (Приложения, Табл. 5) позволил выявить, что общими родами для этих двух флор являются членистостебельные *Paracalamites*, папоротники *Pecopteris*, трихопитиевые *Biarmopteris*, роды сем. *Peltaspermaceae* *Peltaspermopsis*, *Lopadiangium* Zhao, *Compsopteris*, *Ustyugia* и *Odontopteridium*, *Angaropeltaceae* рода *Phylladoderma*, а именно *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), *Angaropeltis*, *Ginkgoales* неопределенного систематического положения *Rhipidopsis*, *Cycadales* (?) *Taeniopteris*, *Ginkgoopsida* неопределенного систематического положения *Odontopteris*, *Vojnovskyopsida* родов *Rufloia* и *Cordaites*, хвойные *Quadrocladus*, растения неопределенного систематического положения внутри *Pinophyta* с дорзальными желобками на листьях *Dicranophyllum*, формальные роды голосеменных *Permotheca*, семена *Nucicarpus*, *Samaropsis* и *Carpolithes*.

Необходимо отметить, что до недавнего времени род *Ustyugia*, а именно вид *U. udmurtica*, считался характерным для Костоватского флористического комплекса (Гоманьков, 2012) и не был известен для более древних казанских отложений. Новые исследования ископаемой флоры из местонахождений Самарской области, к которым относятся, в первую очередь, Новый Кувак, а также Бузбаш и Исаклы (Моров и др., 2016), позволили существенно дополнить характеристику казанской флоры Среднего Поволжья. Возраст местонахождения Новый Кувак оценивается как казанский на основании находок фауны (двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, мшанок) (Бухман и др., 2015), возможно, как раннеказанский (Бухман, 2012, Бухман и др., 2015). В казанских местонахождениях Самарской области, совместно с типичными казанскими растениями, такими как *Signacularia noinskii*, *Viatscheslaviophyllum kamiense*, *Sphenophyllum*

stouckenbergii Schmalhausen, *Pecopteris helenaeana* и *Psymphyllum* (Бухман, Бухман, 2016; Моров и др., 2016), встречаются *U. udmurtica* и *O. wangenheimii* (Бухман и др., 2014), характерные для отложений пограничного казанско-уржумского интервала, а также *Biarmopteris pulchra*, известный из Костоват (Карасев, 2017; Форapoнова, Карасев, 2017). Исходя из вышесказанного, наблюдается преемственность между казанской флорой и флорой пограничного казанско-уржумского интервала, выражающаяся в достаточно высоком сходстве между ними на родовом уровне и в унаследовании растительных сообществ с доминированием *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* (Есаулова, 1986). При этом сообщества с доминированием *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), вероятно, на какое-то время сменились растительными группировками с доминированием хвойных семейства *Sashiniaceae*, а затем вновь выступили на первый план, о чем свидетельствует смена флор в местонахождениях казанско-уржумской флоры южного географического кластера (см. 5.1.3; Gomankov, 2020).

5.2.2. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом уржумского яруса Восточно-Европейской платформы

В рамках этого раздела необходимо более подробно обсудить флору уржумского яруса Европейской части России. Во введении уже упоминалось, что местонахождения уржумской флоры немногочисленны, растительный состав в них довольно однообразен, а остатки ископаемых растений представлены, по большей части, фрагментарным материалом плохой сохранности.

Есаулова (Стратотипы..., 1996; Есаулова, 1998) полагала, что для уржумского яруса бассейна рек Волги, Вятки и Камы характерно преобладание членистостебельных (*Sphenophyllum stouckenbergii*, *Paracalamites frigidus* Neuburg, *Annularia* sp.), на фоне которых могут встречаться папоротники (*Pecopteris* sp.), *Peltaspermales* (*Tatarina* sp., *Phylladoderma* sp., *Rhaphidopteris* sp.), пыльцевые органы *Permotheca* (*P. sardyensis* и *P. vesicasporoides*), *Cycadales* (?) *Taeniopteris* sp. и семена *Nucicarpus minutus*. Также Есаулова отмечала присутствие таких типичных казанских лепидофитов как *Signacularia noinskii*.

Гоманьков предложил охарактеризовать уржумские отложения Восточно-Европейской платформы Востринским флористическим комплексом (Стратотипы..., 1996; Гоманьков, 2002), характеристика которого отличалась от палеоботанической характеристики уржумских отложений, данной Есауловой. Согласно представлениям Гоманькова (на 2002 год), для Востринского флористического комплекса было свойственно доминирование представителей класса *Vojnovskyopsida*, которые по систематике Мейена (1987) относятся к сем. *Ruflogiaceae*, и хвойноподобных растений с дорзальными желобками на листьях, которые могут сближаться с

Rufloiriaceae (*Steirophyllum gomankovii* (Meyen et Smoller) Gomankov), при присутствии разнообразных Peltaspermales (*Phylladoderma*, *Pursongia*, *Compsopteris*), членистостебельных (*Paracalamites*, *Phyllothea*, *Annularia*, *Sphenophyllum*) и лепидофитов (*Takhtajanodoxa* sp.). Характеристика Востринского флористического комплекса была сформулирована, в первую очередь, на основании анализа фитоориктоценозов из местонахождения Вострое и средней части разреза Бекечево. Местонахождение Вострое относится к уржумскому ярусу (Гоманьков, 2002, 2013). В разрезе Бекечево выделяется семь флороносных слоев (Гоманьков, 2018b). Самый нижний флороносный слой относится к казанскому ярусу, а верхние флороносные слои, по-видимому, соответствуют интервалу от нижнеуржумского до середины северодвинского яруса, но не вполне ясно, где в разрезе проходит граница между ярусами (Гоманьков, 2018b, Molostovskaya, 1997). Помимо этих двух местонахождений, для характеристики Востринского флористического комплекса были привлечены данные по местонахождениям Чепаниха, Монастырский овраг и нескольким местонахождениям в Оренбургской области: Кичкас, Красный овраг, Туембетово и Черепановка.

Возраст местонахождения Чепаниха теперь оценивается как позднеказанский (Gomankov, 2020, см. 2.2), а Туембетово как северодвинский (Гоманьков, 2006). Разрез Бекечево в данной работе рассматривается в комплексе местонахождений, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу. Корректность такого подхода, помимо стратиграфического положения местонахождения, обоснованного фауной остракод и двустворчатых моллюсков (Гоманьков, 2018b, Molostovskaya, 1997), и присутствия остатков *Odontopteridium* в слое, возраст которого определяется как казанский, отчасти подтверждается тем, что состав фитоориктоценозов в Бекечево не содержит родов, которые не встречались бы в других местонахождениях пограничного казанско-уржумского интервала, хотя и существенно отличается от них за счет доминирования в уржумских слоях представителей класса *Vojnovskyopsida* и отсутствия представителей порядка Peltaspermales. К формам, которые отличают разрез Бекечево от других местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала, можно отнести листья *Vojnovskyopsida* *Rufloiria squamiformis* и семена *Samaropsis* sp. (Гоманьков, 2018b). Однако кроме *R. squamiformis* в Бекечево также встречается *R. glabra*, известная также из Каргалинских рудников и скв. Дубенский (Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020), а проведенное диссертационное исследование позволило показать присутствие *Samaropsis* в Чепанихе и Костоватах. Возможно, стоит также обсудить распространение *Vojnovskyopsida*, которые в местонахождениях пограничного казанско-уржумского интервала представлены родами *Cordaites* и *Paravojnovskyia* (= *Gaussia* Neuburg). Эти остатки хорошо представлены в Бекечево, но практически отсутствуют в других местонахождениях. Присутствие *Cordaites* (Гоманьков, 2006) и *Paravojnovskyia* (Гоманьков, 2010b) отмечалось в Чепанихе и Костоватах. Однако по последним данным листья

из Чепанихи, определенные как *Cordaites* Unger, оказались остатками *Phylladoderma* (Гоманьков, личное сообщение). Тем не менее, присутствие *Paravojnovskya* было подтверждено автором диссертации.

Таким образом, учитывая произошедшие изменения в представлениях о возрасте части местонахождений, к Востринскому флористическому комплексу можно отнести местонахождения Вострое, Монастырский овраг, Красный овраг и среднюю часть разреза Бекечево. Из местонахождения Вострое сообщается о находках *Steirophyllum gomankovii* (Me yen et Smoller) Gomankov (Гоманьков, 2013). Среди ископаемых растений Монастырского оврага, судя по литературным данным, можно встретить остатки членистостебельных *Sphenophyllum stouckenbergii*, *Paracalamites frigidus*, *Annularia* cf. *parvula* Neuburg, *Phyllothea*, папоротников *Pecopteris*, Angaropeltaceae видов *Phylladoderma volgensis* Esaulova, *P. tscheremuscha* Esaulova и дисперсные семена *Carpolithes* (Стратотипы..., 1996; Type and reference sections..., 2015). Из местонахождения Красный овраг известны остатки плауновидных *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya (Гоманьков, 2002), однако они были обнаружены в осыпи, что не позволяет определить, происходят они из казанских или уржумских отложений (Гоманьков, личное сообщение). В отложениях разреза Бекечево, которые имеют возраст моложе казанского (от уржумского до, возможно, северодвинского), встречаются членистостебельные *Neocalamites*, Ginkgoales неопределенного систематического положения *Ginkgophyllum* sp., листья Vojnovskyopsida видов *Cordaites clercii*, *Rufloria glabra*, *R. squamiformis*, *Rufloria* sp., полиспермы *Paravojnovskya* sp., семена *Carpolithes* sp. и *Samaropsis* sp. (Гоманьков, 2018b). В наиболее древнем из этих слоев присутствуют также побеги хвойных *Quadrocladus* sp. (Гоманьков, 2018b), однако поскольку разрез Бекечево рассматривается в составе местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала, ниже данные об ископаемых растениях из этого местонахождения исключены из анализа во избежание путаницы и искусственного завышения уровня сходства между пограничной казанско-уржумской и уржумской флорами. Фитоориктоценозы местонахождений, включенных в комплекс, довольно бедны и сильно различаются по составу между собой, что значительно осложняет формулировку актуальной на данный момент и надежной характеристики комплекса.

Общими родами ископаемых растений для комплекса пограничного казанско-уржумского интервала и Востринского флористического комплекса (по данным, приведенным выше) являются роды *Paracalamites*, *Pecopteris*, *Phylladoderma*, *Steirophyllum*, *Carpolithes* и *Permotheca*. При этом роды *Paracalamites*, *Pecopteris*, *Carpolithes* и *Permotheca* являются проходящими, и на территории Восточно-Европейской платформы были распространены на протяжении как среднепермской, так и позднепермской эпохи. Растения родов *Sphenophyllum*, *Annularia*, *Phyllothea*, *Takhtajanodoxa* и *Salpingocarpus* Me yen среди известных ископаемых растений

Костоватского флористического комплекса не встречаются. Учитывая скудную характеристику Востринского флористического комплекса, нельзя достаточно подробно сравнить с ним комплекс ископаемых растений из пограничного казанско-уржумского интервала и сделать вывод об уровне сходства. По этой же причине местонахождения уржумского яруса не были включены в таблицу общего сравнения (Приложения, Табл. 5).

5.2.3. Сравнение флористического комплекса отложений пограничного казанско-уржумского интервала с флористическим комплексом северодвинского и вятского ярусов Восточно-Европейской платформы

Верхнепермские отложения Восточно-Европейской платформы охарактеризованы достаточно хорошо изученной татариновой флорой (Гоманьков, Мейен, 1986). Доминантами этой флоры были *Peltaspermaceae* с листьями *Tatarina* и семеносными органами *Peltaspermopsis*, *Angaropeltaceae* с листьями *Phylladoderma* (*Aequistomia*) и хвойные с побегами *Quadrocladus*, семеносными органами *Sashinia* и пыльцевыми органами *Dvinosrobus*, но в некоторых захоронениях доминировали протосфагновые мхи и представители класса *Vojnovskyopsida*, традиционно относимые к неформальной группе сульцивных кордаитов.

Анализ распределения родов ископаемых растений в татарском отделе Восточно-Европейской платформы и в местонахождениях пограничного казанско-уржумского интервала (Приложения, Табл. 5) позволил выявить, что общими родами для верхнепермской флоры и флоры пограничного казанско-уржумского интервала являются: членистостебельные *Paracalamites*, формы, напоминающие *Equisetites* или *Neocalamites*, папоротники *Pecopteris*, *Peltaspermales* родов *Peltaspermopsis*, *Lopadiangium*, *Ustyugia*, *Doliostomia*, *Phylladoderma*, а именно *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*, *Ginkgoales* неопределенного систематического положения *Ginkgophyllum* и *Rhipidopsis*, *Cycadales* (?) *Taeniopteris*, *Vojnovskyopsida* родов *Rufioria*, *Cordaites*, хвойные *Sashinia*, *Quadrocladus*, *Geinitzia*, дисперсные семена *Nucicarpus*, *Samaropsis*, *Carpolithes* и форм-род пыльцевых органов голосеменных *Permotheca*.

Для верхнепермской флоры характерно высокое разнообразие видов *Tatarina* и *Kirjamkenia* (*Prynada*) *Sadovnikov*, которые отсутствуют в казанско-уржумских отложениях, но, по-видимому, являются потомками казанских *Ustyugia* (Гоманьков, 2008). Также очень разнообразны в верхнепермских отложениях *Phylladoderma* (*Aequistomia*). Вероятно, впервые они появляются в конце казанского века, о чем свидетельствуют изученные в данной работе образцы, определенные как *Phylladoderma* (*A.*) *aequalis* (?). Группировки с доминированием *Quadrocladus*, ассоциирующихся с *Sashinia*, также впервые появляются в верхнеказанском подъярусе, однако возникли, вероятно, раньше, о чем свидетельствует их достаточно широкое географическое распространение. В некоторых местонахождениях южного географического кластера они

доминируют (Goman'kov, 2020), в местонахождениях северного географического кластера, в частности, в Чепанихе и Костоватах, они являются важным элементом, хотя и занимают субдоминирующее положение на фоне *Phylladoderma* (*Phylladoderma*). Исходя из этого, можно предположить, что процесс формирования татариновой флоры начался в позднем казанском веке внутри казанской флоры, а позднее сформировавшиеся группировки распространились на палео-северо-восток до территорий, которые сейчас соответствуют бассейнам р. Вятки, Сухоны и Малой Сев. Двины.

5.2.4. Определение возраста местонахождений Костоваты и Чепаниха фитостратиграфическим методом

В данном разделе предпринята попытка определить соответствие изученного флористического комплекса из Чепанихи и Костоват какому-либо зональному комплексу фитоzoneальной шкалы Есауловой (1998) и стратиграфической последовательности макрофлористических комплексов Гоманькова (2002), которые были независимо предложены для средне- и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы (также см. 1.4). Обе шкалы были разработаны в соответствии с региональной стратиграфической схемой Восточно-Европейской платформы, принятой до 2005 года, в которой уфимский ярус, средний и верхний отделы пермской системы современной ОСШ рассматривались в составе верхнепермского отдела пермской системы (также см. 1.1). В связи с этим, в данном разделе стратиграфические подразделения приводятся в соответствии со схемой, принятой до 2005 года.

В верхней перми Есаулова (1998) выделила три последовательно развивающиеся флоры, названные по наиболее распространенным таксонам: флору *Viatscheslavia* (соликамский горизонт уфимского яруса), флору *Phylladoderma* (шешминский горизонт уфимского яруса, сокский и поволжский горизонты казанского яруса, уржумский горизонт) и флору *Tatarina* (северодвинский и вятский горизонты). По доминированию филладодерм в Чепанихе и Костоватах, можно соотнести изучаемый комплекс с флорой *Phylladoderma*. Основу флоры *Phylladoderma*, по определению Есауловой (1998), составляют птеридоспермы, папоротники и членистостебельные, характерными родами названы *Tatarina*, *Odontopteris*, *Pecopteris* и *Sphenophyllum*. Вероятно, в данном списке имеет место опечатка, так как наиболее характерным родом для флоры *Phylladoderma* является, несомненно, род *Phylladoderma*, а не *Tatarina*. Кроме выделенных флор, Есаулова (1998) также предложила варианты зонального подразделения по харофитам, лепидофитам, и птеридоспермам. Поскольку харофиты не были предметом диссертационного исследования, а лепидофиты в Чепанихе и Костоватах отсутствуют, дальнейшее сравнение проводилось с фитоzoneальной шкалой, разработанной для птеридоспермов. На протяжении поздней перми Есауловой (1998) выделяются два флористических птеридоспермовых комплекса

по преобладающим таксонам: филладодермовый и татариновый. Поскольку в Чепанихе и Костоватах преобладают филладодермы, а остатки *Tatarina* отсутствуют, можно соотнести изучаемый комплекс с филладодермовым комплексом Есауловой (1998). По филладодермам Есаулова (1998) выделяет шесть комплексных провинциальных зон, большинство из которых имеют довольно узкое географическое простираие. По присутствию *Phylladoderma* (*P.*) *meridionalis* можно соотнести комплекс из Чепанихи и Костоват с провинциальной зоной *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *sentjakensis* - *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *meridionalis*, однако остальные компоненты довольно разнообразного зонального комплекса, кроме *Nucicarpus*, в Чепанихе и Костоватах отсутствуют. Эта зона характеризует сокский (нижний) горизонт казанского яруса, что противоречит представлениям о стратиграфическом положении Чепанихи и Костоват, изложенным в 2.2. В Чепанихе и Костоватах также встречаются *Permotheca sardykinsis* и *Taeniopteris* (Форапонова, Карасев, 2017, 2019, 2021a, Foraponova, 2022), которые фигурируют в зональном комплексе провинциальной зоны *Phylladoderma volgensis* (характеризует поволжский горизонт казанского яруса) и *Permotheca vesicasporoides*, которая фигурирует в зональном комплексе провинциальной зоны *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) *tscheremushka* (характеризует уржумский горизонт). Также в флористическом комплексе из Чепанихи и Костоват присутствуют ископаемые растения, определенные как *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *aequalis* (?). *Phylladoderma aequalis* входит в зональный комплекс провинциальной зоны *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *aequalis* - *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *tatarica*, которая характеризует вятский горизонт. Таким образом, не удастся однозначно соотнести комплекс ископаемых растений из Чепанихи и Костоват ни с одной провинциальной зоной, выделенной Есауловой (1998).

Гоманьков (2002) при выделении стратиграфической последовательности макрофлористических комплексов, предложенной им для татарского яруса Восточно-Европейской платформы, относил местонахождение Чепаниха к Востринскому флористическому комплексу, характеризующему уржумский горизонт (подробнее см. 5.2.2.). Однако позднее Гоманьков (2012), опираясь на свои литолого-стратиграфические наблюдения и результаты изучения комплекса остракод из Костоват, отнес местонахождения Костоваты и Чепаниха к Костоватскому флористическому комплексу, приуроченному к терминальным отложениям казанского яруса. Исследования, которые актуализировали бы представления о Востринском флористическом комплексе, учитывая полученные за последние 20 лет данные, и конкретизировали бы взаимоотношения Костоватского и Востринского флористических комплексов, пока еще не проводились, насколько известно автору диссертации. Поскольку комплекс ископаемых растений из Костоват и Чепанихи является основой для характеристики Костоватского флористического комплекса, характеристика которого была предложена позднее

и, следовательно, может считаться более актуальной, дальнейшее обсуждение избыточно.

5.3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ

В данном разделе флористические изменения в средней и верхней перми рассматриваются не только с целью исследования частных вопросов, таких как смена доминирующих групп и родов растений или смена родов внутри определенных групп, но и с целью изучения смены флоры палеофитного типа на флору мезофитного типа на территории Восточно-Европейской платформы. Изучение процесса смены палеофита на мезофит имеет долгую историю. Продолжительное время считалось, что глобальные перестройки растительного мира опережают перестройки животного мира (Добрускина, 1978; Мейен, 1987). Для отражения этой картины были введены термины «палеофит», «мезофит» и «кайнофит»⁵, описывающие геохронологические единицы, аналогичные палеозою, мезозою и кайнозою соответственно, но относящиеся к эволюции растений (Керр, 2000; DiMichele et al., 2008). Считалось, что в палеофите во флорах доминировали споровые и ранние голосеменные растения, в мезофите – более продвинутые группы голосеменных, а в кайнофите – покрытосеменные. Позднее понятия «палеофит», «мезофит» и «кайнофит» стали использоваться в том числе для глобального обозначения характера флор, существовавших в соответствующие периоды.

Первоначальные представления о смене палеофитной флоры на мезофитную формировались на основании исследования пермских флор Еврамерийской области. В пермских отложениях Германии, представленных ротлигендом и цехштейном, наблюдается резкая смена флор, которая долгое время считалась границей между палеофитом и мезофитом (Мейен, 1987). Эти представления распространялись и на другие области. Например, А.Н. Криштофович (1957) считал, что мезофитная флора начинается со средней перми и подразделяется на палеомезофитовую (поздняя пермь–триас) и неомезофитовую (юра–ранний мел). Но уже во второй половине XX века стало ясно, что смена палеофитной флоры на мезофитную представляет собой не четкий рубеж, а длительный переходный период, растянувшийся на несколько веков и имеющий несколько рубежей внутри себя, к тому же, этот процесс происходил неравномерно в разных областях Земли (Мейен, 1987). Мейен (1971) показал, что цехштейновая флора, «несмотря на ее общий мезофитный облик, [...] больше заслуживает названия «постпалеофитной», так как составляющие ее элементы, напоминающие мезофитные, возникают в более древних отложениях, но теряются на фоне палеофитных доминантов». В цехштейне они выходят на первый план за счет вымирания предшествующих доминант, а не видообразования, и на границе

⁵ Эти термины были введены, по-видимому, Г. Потонье (Potonié, 1899), хотя есть мнение, что автором этих терминов был В. Готан (Gothan, 1912).

с триасом по большей части исчезают, что отражено в резком изменении состава ископаемой пермо-триасовой флоры Германии (Мейен, 1971). Чтобы отразить переходный характер верхнепермских флор Русской платформы и Приуралья, Мейен (1971) предлагал называть их «палеомезофитовыми». И.А. Добрускина (1978) выделяла между классическим палеофитом и классическим мезофитом два подэтапа: постпалеофит (самая верхняя часть перми–нижняя часть триаса до анизийского яруса) и ранний мезофит (с ладинского яруса по середину норийского). Исходя из рассуждений Добрускиной (1978), можно заключить, что постпалеофитные флоры характеризуются вымиранием классических палеофитных доминант и распространением специфических постпалеофитных элементов, некоторые из которых можно даже относить к группам, получающим распространение в мезозое. Эти элементы возникали в палеофитных сообществах, но не играли в них значительной роли. В раннемезофитных флорах появляются группы, характерные для настоящего мезофита (юра–ранний мел), такие как *Cycadales*, *Bennettitales*, *Leptostrobales*, продвинутые хвойные и др., однако доминирующее положение занимают специфические раннемезофитные группы, которые могли возникать до раннего мезофита и сохраняться после него, но в качестве доминант выступают в раннем мезофите, и достигают доминирующего положения за счет нового видообразования. В качестве примера можно привести порядок *Peltaspermales*, в частности, его триасовых представителей, которые довольно значительно отличаются от пермских пельтаспермовых. Таким образом доминанты как постпалеофитной, так и раннемезофитной флоры представлены специфическими группами, имеющими широкое распространение лишь в соответствующий переходный этап. В связи с несинхронностью перехода от палеофита к мезофиту в разных областях и высокой продолжительности этого процесса, в различных частях Земли границы выделенных подразделений неизбежно будут не совпадать и размываться.

Средне- и верхнепермская флора Восточно-Европейской платформы также привлекала внимание исследователей в свете изучения этой проблемы. Касательно казанской, казанско-уржумской и татариновой флор, обсуждаемых в этой главе, существуют следующие мнения. Мейен (1971) отмечал, что в казанской флоре относительно немного элементов, которые он считал мезофитными (осмундовые папоротники и некоторые птеридоспермы). Однако поскольку уже Есаулова (1986) отмечала возникновение фитоориктоценозов с доминированием *Phylladoderma* или осмундовых папоротников *Todites*, можно классифицировать казанскую флору как постпалеофитную, так как филладодермы относятся к *Peltaspermales*, которые, как и папоротники *Todites*, являются распространенной в триасе группой. Татариновую флору Гоманьков и Мейен (1986) считали мезофитной с точки зрения традиционного представления об облике палеофитных и мезофитных флор за счет доминирования в ней *Peltaspermales* и хвойных, однако существуют некоторые трудности в ее классификации. Представители порядка

Peltaspermales доминируют в триасе, однако основным типом листвы мезозойских пельтаспермовых является *Lepidopteris* (Taylor et al., 2009). Предполагается, что от татарских *Tatarina* произошли пермо-триасовые *Kirjamkenia*, а от них средне-верхнетриасовые *Glossophyllum* Kraeusel и *Kalantarium* Dobruskina (Гоманьков, 2008), однако они не играют такой важной роли в мезозойских флорах, как *Lepidopteris*. В связи с этим, имеет смысл рассматривать татариную флору как позднюю постпалеофитную или занимающую промежуточное положение между постпалеофитом и ранним мезофитом, однако нельзя игнорировать тот факт, что эта флора за счет доминирования *Peltaspermales* и *Pinales* ближе к триасовым флорам, чем к среднепермским, хоть эти порядки и представлены специфическими родами, которые не встречаются в триасовых отложениях. Флора пограничного казанско-уржумского интервала до данного момента не анализировалась в контексте данной проблемы. В связи с этим, ниже обсуждается распространение основных групп растений в казанских, пограничных казанско-уржумских и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы, а также таксономический состав этих групп, с целью установить, какое положение занимает флора пограничного казанско-уржумского интервала между классической казанской и татаринской флорами.

Мохообразные из казанских и уржумских отложений Восточно-Европейской платформы почти не известны в связи с отсутствием целенаправленных исследований, из-за чего невозможно провести сравнение с разнообразными и хорошо изученными мохообразными верхнепермских отложений (Ignatov, 1990). Протосфагновые мхи, известные из верхнепермских отложений обсуждаемых территорий, считаются палеофитным элементом (Гоманьков, Мейен, 1986).

Плауновидные в отложениях средней и верхней перми Восточно-Европейской платформы представлены родами порядка *Isoetales*, но их состав значительно отличается. В казанских отложениях плауновидные широко распространены и играют значительную роль, хоть и не являются доминантами в сообществах. Казанские плауновидные представлены родами *Signacularia* Zalesky и *Viatscheslaviophyllum* Neuburg, при этом виды *S. noinskii* и *V. kamiense* являются характерными для казанской флоры Среднего Поволжья и Прикамья (Есаулова, 1986). Соотношение этих плауновидных с карбоновыми группами неясно, так как они представлены весьма специфическими формами (Мейен, 1971). О находках плауновидных в местонахождениях пограничного казанско-уржумского интервала не сообщается. Из татарских отложений Восточно-Европейской платформы известны роды *Takhtajanodoxa*, *Suchonodendron* Goman'kov и *Lepidophylloides* Snigirevskaia (Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2002), но они не играют определяющей роли в татаринской флоре, хотя и могут быть многочисленными в некоторых местонахождениях (напр., в Аристово, Гоманьков, Мейен, 1986). Вероятно, верхнепермские плауновидные впоследствии дали начало плевромейевым (Гоманьков, Мейен, 1986), которые

широко распространились в триасе (Добрускина, 1974).

Хвоцевидные очень разнообразны в казанских отложениях Среднего Поволжья и Прикамья, представлены многочисленными родами, среди которых наиболее разнообразны в видовом плане роды *Paracalamites* и *Annularia* (Есаулова, 1986). Характерными для казанских отложений считаются бовманитовые *Sphenophyllum stouckenbergii* (Есаулова, 1986, Гоманьков, 2002). В казанских отложениях известно достаточно большое количество фитоориктоценозов, образованных, в основном, разнообразными хвоцевидными (Есаулова, 1986). В отложениях пограничного казанско-уржумского интервала появляются членистостебельные, которые можно определить как роды *Neocalamites* или *Equisetites* (Gomankov, 2020). В верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы сохраняются *Paracalamites* и *Annularia*, но их видовое разнообразие снижается. Кроме них в верхнепермские отложения переходят роды *Annulina* Neuburg, *Phyllothea* и *Sphenophyllum*. Род *Sphenophyllum* переходит в верхнепермские отложения как архаический элемент, который постепенно исчезает на протяжении разреза верхнепермских отложений (Гоманьков, 2002). Хвоцевидные, которые можно отнести к *Neocalamites* или *Equisetites*, также известны из этих отложений, но получают широкое распространение уже в триасе (Добрускина, 1982).

Папоротниковидные в казанских отложениях весьма разнообразны и представлены порядками Marattiales, Filicales и Osmundales (Есаулова, 1986, принадлежность к порядкам в соответствии с Taylor et al., 2009). Мараттиевые папоротники возникают в карбоне, где достигают высокого разнообразия, переходят в пермь, а в мезозое их разнообразие значительно снижается (Taylor et al., 2009), что позволяет рассматривать их в качестве палеофитного элемента. Папоротники порядка Filicales возникают в карбоне и доживают до современности, но на границе палеозоя и мезозоя состав порядка значительно меняется на уровне семейств (Taylor et al., 2009), что также позволяет рассматривать пермские Filicales в качестве палеофитного элемента. Осмундовые папоротники считаются элементом, характерным для мезозоя (Мейен, 1971; Добрускина, 1978). Виды *Pecopteris anthriscifolia* и *P. helenaeana* являются типичными для казанских отложений Среднего Поволжья и Прикамья (Есаулова, 1986), но не были обнаружены в пограничном казанско-уржумском интервале. В некоторых казанских местонахождениях остатки папоротников доминируют над остатками остальных групп растений или составляют значительную часть фитоориктоценоза, на основании чего Есауловой (1986) были выделены специфичные типы фитоориктоценозов – папоротниковый и птеридоспермово-папоротниковый. Доминирование папоротников более характерно для мезозойских флор, чем для палеозойских (Добрускина, 1978). На уровне пограничного казанско-уржумского интервала известны лишь остатки листьев папоротников формального рода *Pecopteris*. Папоротники из верхнепермских отложений изучены в меньшей степени, чем из казанских, и известны в основном по находкам

формальных типов стерильной листвы *Pecopteris* и *Cladophlebis* (Гоманьков, Мейен, 1986), но известны также осмундовые папоротники рода *Dvinopteridium* (Zalessky) Naugolnykh (Naugolnykh, 2013).

Peltaspermaceae играют большую роль в средне- и верхнепермских флорах Восточно-Европейской платформы и дали большое разнообразие форм. Из казанских отложений обсуждаемых территорий известно несколько видов сложноперистых листьев *Permocallipteris*, перистые листья родов *Comia* Zalessky, *Compsopteris*, *Odontopteridium* и *Ustyugia* (Есаулова, 1986, Naugolnykh, 2014a). Насколько известно, остатки этих растений не являются доминирующими в казанских местонахождениях. Остатки ископаемых растений видов *Odontopteridium wangenheimii* и *Ustyugia udmurtica* известны лишь из одного местонахождения казанского возраста – Новый Кувак (Самарская обл.) (Бухман и др., 2014). В отложениях пограничного казанско-уржумского интервала *Odontopteridium* и *Ustyugia* распространяются шире, в некоторых сообществах занимают доминирующее или субдоминирующее положение (Gomankov, 2020). Кроме этих двух родов также продолжают часто встречаться листья рода *Compsopteris*. В верхнепермские отложения переходят роды *Odontopteridium* и *Ustyugia*, представленный другим видом - *U. pinnata* (Гоманьков, 2008). Однако доминирующее положение занимают разнообразные виды *Tatarina* (Гоманьков, Мейен, 1986). Из татарских отложений известно несколько видов рода *Kirjamkenia* (Гоманьков, 2008), в верхнеказанских отложениях верхней перми встречаются *Vjaznikopteris* Naugolnykh и *Permophyllocladus* Karasev et Krassilov (Karasev et al., 2018). Также появляются листья рода *Lepidopteris*, который позднее становится важным элементом триасовой флоры (Taylor et al., 2009, Добрускина, 1978). Гоманьков (2008) предположил существование филогенетической линии *Permocallipteris* - *Odontopteridium* - *Ustyugia* - *Tatarina* - *Kirjamkenia*, в которой происходило «слияние перышек и ”расформирование” рахиса». Как и предполагал Гоманьков (2008), по-видимому, *Ustyugia* возникли в казанском веке, о чем свидетельствуют находки *U. udmurtica* в Новом Куваке (Бухман и др., 2014). Однако хотя растения с листьями *Ustyugia* и были достаточно распространенным элементом среднепермских флор, они не занимали доминирующего положения. От них, вероятно, в вятское время или несколько раньше произошли *Tatarina* (Гоманьков, 2008), которые широко распространились в позднепермское время и стали одними из доминантов татариновой флоры (Гоманьков, Мейен, 1986).

Пельтатные семенные органы, характерные для семейства Peltaspermaceae, встречаются как в средне, так и в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы (Гоманьков, Мейен, 1986, Гоманьков, 2010a, Есаулова, 1986). Причем помимо традиционных родов (*Peltaspermum*, *Peltaspermopsis* и *Lopadiangium*) субангарские Peltaspermaceae дали несколько специфичных форм. В казанских отложениях это *Kuvakospermum pedatum* (Naugolnykh et Sidorov) Naugolnykh (Naugolnykh, 2018a), а в верхнепермских - *Navipelta* Karasev (Karasev, 2009). Эти роды

сохраняют пельтатную организацию полисперма, но существенно отличаются от классических *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* в деталях строения. Кроме полиспермов с пельтатной организацией, Мейен (1983) относил к семейству Peltaspermaceae билатерально-симметричные полиспермы *Stiphorus*, известные из верхнепермских отложений. Несмотря на то, что некоторые авторы считают порядок Peltaspermales, в целом, мезофитной группой растений (напр., Гоманьков, Мейен, 1986), пельтаспермовые средне- и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы значительно отличаются от мезозойских форм. В связи с этим, возможно, стоит рассматривать пермские пельтаспермовые как специфичные формы, характерные для переходного палео-мезофитного периода, а точнее, для постпалеофита.

Angaropeltaceae рассматриваются отдельно от семейства Peltaspermaceae в связи с их важной ролью в средне- и верхнепермских флорах Восточно-Европейской платформы. Листья *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* известны начиная с уфимского яруса Татарстана (Богов, 1985). В казанское время возникают растительные группировки, в которых *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) доминируют, что отражено Есауловой (1986) в виде выделенного ею птеридоспермового типа фитоориктоценозов. Значительные перестройки начались в конце казанского века. Группировки с доминированием *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) просуществовали, по меньшей мере, до конца казанского века, о чем свидетельствует количественное преобладание *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) в Чепанихе и Костоватах, а также скв. Дубенский (Gomankov, 2020). Но в терминальных отложениях казанского яруса появляются находки *Doliostomia* (Гоманьков, 2005) и, вероятно, *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*, как показало проведенное исследование. В верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы растения этого подрода получили широкое распространение и стали одним из элементов, определивших облик татариновой флоры (Гоманьков, Мейен, 1986). Таким образом, важные роды сем. Angaropeltaceae, имеющие большое значение для верхнепермской флоры обсуждаемой территории, по-видимому, возникли уже к концу казанского века. Представители семейства Angaropeltaceae известны лишь из средне- и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы, в связи с чем рассматриваются как постпалеофитные элементы.

Представители порядка Ginkgoales считаются характерной мезофитной группой, так как являются доминантами некоторых мезозойских флор (Мейен, 1987). Вопрос о присутствии Ginkgoales в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы долгое время был дискуссионным. Последние исследования (Naugolnykh, 2007) позволяют с большей уверенностью говорить о том, что некоторые группы примитивных Ginkgoales, напр., псигмофиллоиды, значительно отличающиеся от классических Ginkgoales, не только присутствовали в казанских отложениях Восточно-Европейской платформы (Есаулова, 1986), но были также достаточно распространенным ее элементом, перешедшим из более ранних флор

кунгурского и уфимского ярусов. Однако в пограничном казанско-уржумском интервале и в более поздних отложениях они неизвестны.

В результате проведенного исследования показано присутствие в казанско-уржумских отложениях семенных органов *Biarmopteris* (Форапонова, Карасев, 2017, Карасев, 2017), однако другие важные формы, такие как *Psugmophyllum* и *Kerpiä-Karkenia*, отсутствуют. В верхнепермских отложениях встречаются листья формальных родов (*Rhipidopsis*, *Sphenobaiera*, *Baiera* Braun, *Ginkgoites* Seward, *Ginkgophyllum*), с той или иной степенью уверенности сближаемых с Ginkgoales. Таким образом, пермские Ginkgoales, хоть формально и относятся к мезофитным элементам, но, во-первых, не играли большой роли в средне-верхнепермских флорах Восточно-Европейской платформы, а во-вторых, не являлись представителями классических мезозойских Ginkgoales.

Представители Leptostroboles не известны достоверно из средне- и верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы. В единственном сообщении о находке лептостробового из верхнепермских отложений рассматриваемой территории определение приводится под вопросом: *Sphenarion* (?) sp. AVG-1 (Гоманьков, Мейен, 1986).

Cycadales, как и Ginkgoales, считаются в целом мезофитной группой (Мейен, 1987). Присутствие Cycadales в средне- и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы долгое время оставалось неподтвержденным. Были сообщения о присутствии листьев *Taeniopteris* как в казанских (Есаулова, 1986), так и в верхнепермских отложениях (Гоманьков, Мейен, 1986) Восточно-Европейской платформы, но для пермских отложений России этот род рассматривался скорее как формальный, поскольку фертильные органы Cycadales не были известны из этих отложений. Однако недавняя находка кладоспермов Cycadales вида *Dioonitocarpidium rossicum* в Чепанихе (Гоманьков, 2022) позволяет более обоснованно относить листья рода *Taeniopteris* к этой группе. Тем не менее, Cycadales были весьма редким элементом средне- и позднепермских флор, о чем свидетельствует редкость находок. Необходимо также отметить, что *Dioonitocarpidium* – род достаточно «примитивно» устроенных Cycadales, находки которого известны преимущественно из триаса (Гоманьков, 2022, DiMichele et al., 2001), что позволяет рассматривать его как элемент, более характерный для раннего мезофита.

Представители класса Vojnovskyopsida считаются классическим палеофитным элементом, так как пик их расцвета приходится на палеозой (Добрускина, 1978). В казанских отложениях они представлены семейством Vojnovskyaceae (Наугольных (2016) относит к этому семейству также и *Rufioria*), а также сателлитными родами порядка Vojnovskyales (Есаулова, 1986; Морев и др., 2016). Встречаются роды *Vojnovskya* Neuburg, *Suchoviella* Ignatiev et Meyen, *Rufioria*. К сателлитным родам относятся *Cordaites* и *Crassinervia* Neuburg. Из отложений пограничного казанско-уржумского интервала известны роды *Paravojnovskya*, *Rufioria* и

Cordaites (Gomankov, 2020). В верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы встречаются роды *Rufloria*, *Cordaites* и *Crassinervia* (Гоманьков, Мейен, 1986; Karasev et al., 2018).

Стратиграфическое и географическое распространение *Vojnovskyopsida* в средне- и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы было подробно изучено ранее (Гоманьков, 2002, 2018b). Гоманьковым (2002, 2018b) было показано, что начиная с казанского века границы ареала распространения *Vojnovskyopsida* на рассматриваемой территории постепенно смещались в северо-восточном направлении (при современном положении континентов, или на палеосевер, если учитывать положение материков в перми). Проведенное диссертационное исследование согласуется с предыдущими исследованиями. Представители *Vojnovskyopsida* присутствуют в казанских отложениях Татарстана (Есаулова, 1986). Гоманьковым (2006) сообщалось о находке *Cordaites clericii* из Чепанихи. К сожалению, в изученных коллекциях из Чепанихи и Костоват остатки листьев *Vojnovskyopsida* не были представлены, однако были обнаружены остатки *Paravojnovskyia*, указывающие на присутствие этой группы растений. К сожалению, оценить, какую роль они играли в соответствующей флоре, затруднительно. В средней части разреза Бекечево, относящейся к уржумскому ярусу, представители класса *Vojnovskyopsida* сохраняются и занимают доминирующее положение, но к северодвинскому веку сохраняются только на небольшой территории юга Башкирии и севера Оренбургской области (Гоманьков, 2018b). Таким образом, роль представителей класса *Vojnovskyopsida* в средне-верхнепермских флорах Восточно-Европейской платформы постепенно сокращается.

Хвойные (сем. *Walchiaceae*, *Voltziaceae*, *Sashiniaceae*) в средней и поздней перми Восточно-Европейской платформы являются уже достаточно заметным элементом соответствующих флор; их таксономический состав и роль в средне-верхнепермских флорах претерпевает значительные изменения. Из казанских флор сообщается о присутствии вальхиевых и вольциевых родов *Walchia* Sternberg, *Concholepis* Meyen, *Timanostrobus* (?) Meyen, *Voltzia* Brongniart, *Pseudovoltzia* Florin и *Archaeovoltzia* Naugolnykh, также известны находки побегов *Quadrocladus*, однако неизвестно, с какими семеносными органами они ассоциировали (Есаулова, 1986; Морев и др., 2016). В отложениях пограничного казанско-уржумского интервала появляются хвойные семейства *Sashiniaceae*, представленные семеносными органами *Sashinia*, пыльцевыми органами *Cargalostrobus* и побегами *Quadrocladus* (Гоманьков, 2010b, 2021). Эти растения доминируют в некоторых местонахождениях южного географического кластера местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала (Gomankov, 2020), но, как было показано, распространяются также и в северный географический кластер (Форапонова, Карасев, 2019), что свидетельствует о достаточно широком географическом распространении этих растений. Кроме представителей сем. *Sashiniaceae*, в этих отложениях также встречаются побеги

хвойных форм-рода *Geinitzia*. В верхнепермских отложениях бассейнов рек. Сухоны и Малой Сев. Двины растения семейства Sashiniaceae получили широкое распространение и стали одними из доминантов татариновой флоры (Гоманьков, Мейен, 1986). Кроме Sashiniaceae, в верхнепермских отложениях также встречаются вольциевые родов *Voltzia*, *Voltziopsis* Potonié, *Ulmannia* Göppert и *Mutoviaspermum* Karasev, Forte, Coiro et Kustatscher (Karasev et al., 2018).

По-видимому, представители сем. Sashiniaceae возникли в казанском веке, и к его концу уже сформировались устойчивые группировки, в которых эти растения доминировали, о чем свидетельствует выделение специфической флоры в Каргалинских рудниках (Gomankov, 2020). Позднеказанские Sashiniaceae представлены семеносными органами *Sashinia antiqua*, пыльцевыми органами *Cargalostrobis demetrii* и ассоциируют с листьями *Quadrocladus antiquus* (Гоманьков, 2021) и отличаются от верхнепермских видов. По сравнению с верхнепермскими *Sashinia*, у *S. antiqua* отсутствуют стерильные чешуи в основании полисперма (Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2021). Верхнеказанские микростробилы *Cargalostrobis* были отнесены к самостоятельному роду (Гоманьков, 2021) из-за морфологических различий с верхнепермскими микростробилами *Dvinostrobis*. Кроме того, с позднепермскими *Sashinia* ассоциируют другие виды *Quadrocladus* (Гоманьков, Мейен, 1986). По-видимому, сем. Sashiniaceae является специфической постпалеофитной группой хвойных, достигшей расцвета на переходном этапе, однако за пределами пермских отложений Восточно-Европейской платформы представители этого семейства не известны.

Группа растений с дорзальными желобками на листьях, занимающая неопределенное систематическое положение внутри класса Pinopsida. В данную группу объединяются ископаемые растения с листьями родов *Dicranophyllum*, *Entsovia*, *Slivkovia* и *Steirophyllum* из среднепермских отложений Восточно-Европейской платформы. О систематическом положении этой группы см. замечания к описанию *Dicranophyllum* cf. *cullarovense*. Несмотря на неопределенность систематического положения этих растений, их можно рассматривать в качестве палеофитного элемента, поскольку подобные формы не известны из мезозойских отложений. Перечисленные выше роды, кроме *Steirophyllum*, встречаются в казанских отложениях Восточно-Европейской платформы (Есаулова, 1986). В отложениях пограничного казанско-уржумского интервала Оренбургской области, в частности, в Каргалинских рудниках, растения рода *Steirophyllum* составляют значительную часть фитоориктоценоза (Gomankov, 1995, 2020), то есть играли заметную роль в растительных сообществах того времени. Однако из верхней перми Восточно-Европейской платформы достоверные находки этих растений неизвестны.

Дисперсные семена часто встречаются в средне- и верхнепермских отложениях обсуждаемой территории. Ниже указано, к каким группам ископаемых растений, как

предполагается, относились семена. Ссылки после родовых названий указывают на работы, в которых обсуждается принадлежность соответствующих семян. В казанских отложениях Восточно-Европейской платформы встречаются семена Angaropeltaceae рода *Nucicarpus* (Нейбург, 1965), Peltaspermeae *Cordaicarpus* (Наугольных, 2016), Vojnovskyopsida родов *Samaropsis*, *Sylvella*, *Bardocarpus* и *Megasylvella* Naugolnykh (Мейен, 1987; Мороз и др., 2016; Наугольных, 2016), а также *Carpolithes*. В отложениях пограничного казанско-уржумского интервала присутствуют семена Angaropeltaceae рода *Nucicarpus*, Vojnovskyopsida родов *Samaropsis* и *Carpolithes* (Gomankov, 1995; Гоманьков, 2018b). Из верхнепермских отложений обсуждаемой территории известно большое разнообразие семян Peltaspermeae рода *Salpingocarpus*, семена Angaropeltaceae родов *Nucicarpus* и *Amphorispermum* Harris, Vojnovskyopsida рода *Samaropsis*, а также семена формальных родов *Carpolithes*, *Spermatites* Miner и *Allicospermum* Harris (Гоманьков, Мейен, 1986). Род *Spermatites* объединяет семена, для которых не удалось изучить интегумент и нуцеллюс, но у которых сохранилась мегаспоровая мембрана (Гоманьков, Мейен, 1986). Род *Allicospermum* является формальным родом (Harris, 1935) широкого стратиграфического распространения, к которому относятся, среди прочих, семена Ginkgoales (Горденко, 2015).

Подводя итоги данного раздела, можно заключить, что в казанское время на территории Среднего Поволжья и Прикамья были более широко распространены споровые растения, которые, в большинстве своем, уже нельзя относить к палеофитным элементам. При этом на их фоне возникают сообщества, в которых доминируют пельтаспермовые сем. Angaropeltaceae. В конце казанского века наблюдаются значительные перестройки и разнородность ископаемых сообществ: в некоторых сообществах, как в казанском веке, доминируют представители сем. Angaropeltaceae (специфическая переходная группа), но появляются сообщества с доминированием представителей сем. Sashiniaceae (специфическая переходная группа), также сохраняются сообщества с доминированием представителей класса Vojnovskyopsida (палеофитная группа). Кроме того, впервые появляются роды *Doliostomia* и, вероятно, *Phylladoderma* подрода (*Aequistomia*). В верхней перми получают широкое распространение группировки с доминированием представителей сем. Sashiniaceae, распространяются и становятся местными доминантами *Tatarina*, большее значение начинают играть *Phylladoderma* (*Aequistomia*) и *Doliostomia*. Флора пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы должна относиться к флоре позднего постпалеофитного типа за счет доминирования в сообществах специфических для переходного этапа и палеофитных групп и имеет определенное сходство с раннемезозойской флорой.

ГЛАВА 6. РЕКОНСТРУКЦИЯ CO₂6.1. РАСТЕНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ УРОВНЯ CO₂ ПРОШЛОГО

Флористические перестройки в средней и верхней перми, подробно обсуждаемые в предыдущей главе, в большей степени были обусловлены, по-видимому, климатическими изменениями, а не эволюцией растений (Гоманьков, 2018b, Gomankov, 2020). Особенно явно изменения флоры проявляются около казанско-уржумской границы, где сообщества с доминированием хвойных сменяются сообществами, в которых преобладают представители порядка *Peltaspermales*, а после них сообществами с доминированием представителей класса *Vojnovskyopsida* (Gomankov, 2020). Несмотря на то, что представления о климате Земли в перми уже устоялись (Чумаков, 2004), все еще существуют трудности с описанием таких быстро протекающих (по геологическим меркам) событий, как изменение флоры пограничного казанско-уржумского интервала, с точки зрения выявления связей с климатическими изменениями. Уровень содержания углекислого газа в атмосфере влияет на глобальную температуру, вследствие чего реконструированную палеоконцентрацию CO₂ можно использовать в качестве косвенного свидетельства изменения температуры. Полученные результаты имеют значение не только для решения таких частных вопросов, как влияние климатических изменений на флору пограничного казанского-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы, но и для других областей науки.

Изменения климата в современном мире привлекают большое внимание исследователей из самых разных научных направлений. Среди парниковых газов углекислый газ стоит на втором месте по поглощению солнечной радиации (26%) после водяного пара (60%) (Kiehl, Trenberth, 1997), поэтому многие исследования посвящены изучению изменения уровня CO₂ и его влиянию на климат Земли. Усилия палеонтологов в основном направлены на то, чтобы реконструировать изменения уровня углекислого газа в атмосфере в прошлом и выявить, как эти изменения повлияли на климат и биосферу.

На данный момент методы, используемые для реконструкции уровня CO₂, можно подразделить на четыре группы:

1. Биогеохимические модели, основанные на расчете баланса потоков углерода в биогеохимическом цикле.
2. Изотопные методы, основанные на расчете содержания различных изотопов в биогенных веществах и их соотношения (используются, например, изотопы углерода в раковинах фораминифер, остатках планктонных водорослей или почве и изотопы бора в раковинах фораминифер).
3. Механистические модели, основанные на механизме газообмена листьев.

4. Методы, основанные на изучении распределения устьиц на поверхности листьев высших растений.

Результатом каждого из этих методов является реконструированное парциальное давление углекислого газа в древней атмосфере – $p\text{CO}_2$, которое измеряется в миллионных долях – ppm. Например, содержание углекислого газа в современной атмосфере составляет около 0,036%, или 360 ppm.

Использование наземных растений для реконструкции $p\text{CO}_2$ возможно благодаря существующему у них механизму адаптации к изменениям содержания углекислого газа в атмосфере. Растение осуществляет транспирацию и газообмен через устьица. Плотность распределения устьиц на поверхности листа связана обратной зависимостью с концентрацией CO_2 в атмосфере. Такая зависимость объясняется тем, что изменения в распределения устьиц направлены на то, чтобы максимизировать поглощение CO_2 и снизить потери воды, т.е. максимизировать в конкретных условиях эффективность использования воды (water use efficiency, или WUE, которая измеряется как количество испарившейся воды на единицу фиксированного углерода) (Woodward, 1987). Иначе говоря, при высокой концентрации углекислого газа в атмосфере возможно уменьшить количество устьиц на поверхности листа и тем самым снизить потери воды в ходе транспирации, что эволюционно выгодно. При этом за счет высокой концентрации CO_2 темпы ассимиляции углерода не снижаются. При низкой концентрации углекислого газа в атмосфере возникает необходимость увеличить количество устьиц на поверхности листа, чтобы поддерживать темпы ассимиляции углерода на необходимом уровне. У современных растений существуют определенные границы нормы реакции, развивающейся в ответ на изменение концентрации CO_2 в атмосфере (Royer, 2001), однако на длительных промежутках времени происходит эволюция растений, и границы нормы реакции смещаются. Д. Ройер (Royer, 2001) проанализировала базу данных, в которую вошли 285 записей о плотности устьиц и 145 записей об устьичных индексах в разных концентрациях CO_2 для современных и четвертичных растений, причем устьичные индексы в анализ были включены впервые. Выборка данных для ископаемых растений была небольшой, тем не менее, в 88% случаев наблюдалось изменение плотности устьиц и в 94% случаев изменение устьичного индекса.

Для количественной оценки изменения распределения устьиц на поверхности листа используются два параметра: плотность устьиц и устьичный индекс. *Плотность устьиц* (SD) рассчитывается как количество устьиц на 1 мм^2 поверхности листа. Этот признак является видоспецифичным, но крайне изменчивым. На него могут влиять естественная изменчивость (плотность устьиц меняется на разных частях дерева и даже листа), водный стресс, освещенность, температура, полиплоидия и другие факторы (Royer, 2001). Тем не менее, в случае плохой

сохранности ископаемого материала он позволяет провести количественную оценку распределения устьиц, когда невозможно рассчитать устьичный индекс.

Устьичный индекс (SI) был предложен Э. Солсбери (Salisbury, 1927) и рассчитывается по формуле:

$$I = \frac{S}{E + S} \times 100\%$$

где S – это число устьиц на единицу площади, а E – число эпидермальных клеток на ту же единицу площади. Этот индекс отражает определенную пропорцию инициальных клеток, из которых образуются устьица, и также является видоспецифичным. По сравнению с плотностью устьиц, устьичный индекс значительно более стабилен (коэффициент корреляции между количеством устьиц и количеством эпидермальных клеток на единицу площади может составлять до, например, +0,930 у *Sambucus nigra* L.) (Salisbury, 1927).

Использование растений для реконструкции pCO₂ имеет свои преимущества и недостатки. К преимуществам можно отнести бóльшую разрешающую способность по сравнению с другими методами, бóльшую чувствительность растений к локальным условиям, меньший разброс получаемых значений, а также то, что полученные результаты зависят непосредственно от состава атмосферы, а не от состава морской воды, как в случае большинства изотопных методов. Существуют также определенные недостатки. Ископаемая летопись континентальных отложений значительно более фрагментарна по сравнению с ископаемой летописью морских отложений. Возможность подсчета плотности устьиц и, в еще большей степени, устьичного индекса сильно зависит от типа сохранности ископаемых остатков. Также большинство методов, опирающихся на SD и SI, так или иначе требуют подбора модельных объектов из современной флоры, что может быть крайне сложно или вовсе невозможно для некоторых вымерших таксонов.

6.2. МЕТОДИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ SD И SI В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Методы, опирающиеся на расчет SD и SI, условно можно разделить на две группы: использующиеся для кайнозойских отложений и разработанные для палео-мезозойского материала.

Для четвертичных отложений активно используется **анализ современных растений**, поскольку в течение четвертичного периода флора значительно не изменилась и предполагается, что в прошлом современные виды растений реагировали на изменения окружающей среды так же, как и сейчас. Бирлинг и У. Чалонер (Beerling, Chaloner, 1992, 1994), основываясь на плотности устьиц *Salix herbacea* L., реконструировали изменения уровня CO₂ в атмосфере на протяжении

последних 160 т.л., а затем сравнили полученные результаты с теми, которые были получены независимо от них из пузырьков воздуха из льдов Антарктики, из ледяного керна с антарктической станции Восток. Полученные ими результаты были лишь немного выше тех, которые были получены из льдов, что продемонстрировало невероятный потенциал использования растений для реконструкции pCO_2 по крайней мере в четвертичном периоде.

Для более древнего кайнозойского материала широко используется *метод ближайших живущих родственников*, который заключается в том, что ископаемые растения сравниваются с их ближайшими родственниками, встречающимися в современной флоре. При этом подходе производится допущение, что реакции близкородственных растений на изменения окружающей среды будут сходными.

При переходе к работе с мезозойским и, тем более, палеозойским материалом возникает серьезная проблема: представленные в современной флоре родственники голосеменных и споровых растений мезозоя (особенно раннего мезозоя) и палеозоя вряд ли отражают те же адаптации, которые были свойственны их предкам, так как современные голосеменные и споровые являются остатками тех немногих групп, которые пережили мезозойскую экспансию покрытосеменных. Многие же исчезли, не оставив потомков в современной флоре. Тем не менее, было предложено несколько методов, основанных на SD и SI палеозойских и мезозойских растений, позволяющих оценить изменения pCO_2 в прошлом.

Первый метод оценивает *относительные изменения SD и SI*, по которым можно определить, происходило ли повышение или понижение уровня pCO_2 в течение определенного времени (например, Cleal et al., 1999, Schmidt et al., 2011). В этом методе используется один ископаемый вид, имеющий достаточно широкое стратиграфическое распространение. Для материала из разных стратиграфических слоев рассчитывается SD или SI, затем полученные значения сравниваются. Уменьшение SD или SI свидетельствует о повышении уровня pCO_2 , а увеличение – о понижении pCO_2 . К сожалению, с помощью этого метода невозможно оценить степень изменения pCO_2 .

Вторым методом является *использование реликтовых растений*, таких как, например, *Ginkgo*, и их близких родственников, *для калибровки значений устьичных параметров* (Retallack, 2001). Автор метода, Реталлак, использовал растения разных видов, соответствующие нескольким критериям: 1) растения разных видов, встречающиеся совместно в одном местонахождении, имеют схожие SI; 2) растения принадлежат к видам, имеющим филогенетическое родство; 3) устьица растений разных видов имеют сходное строение. Благодаря этим критериям, с определенной долей уверенности можно утверждать, что используемые в исследовании растения реагировали на изменения CO_2 сходным образом. В итоге в исследование Реталлака вошли несколько десятков видов родов *Ginkgo L.*, *Lepidopteris*, *Tatarina*

и *Rhachiphyllum* линии Ginkgoopsida, имеющие пересекающееся стратиграфическое и географическое распространение. Зависимость SI всех ископаемых видов от pCO_2 была рассчитана по реакции современного *Ginkgo biloba*. Этот подход весьма интересен, тем не менее, требует значительных временных затрат и аккуратного использования.

Третий способ, **метод устьичных коэффициентов** Дж. Макэлвайн и Чалонера (McElwain, Chaloner, 1995; Chaloner, McElwain, 1997; McElwain, 1998), вероятно, является одним из наиболее разработанных. Он достаточно прост в применении, позволяет количественно оценить изменения pCO_2 , но полученные результаты дают лишь приблизительную оценку pCO_2 . Авторы метода относят его к полуколичественным (McElwain, Chaloner, 1995; Chaloner, McElwain, 1997; McElwain, 1998), а применение обосновывают необходимостью иметь базу для сравнения ископаемого материала с современным. На полуколичественном уровне метод устьичных коэффициентов показывает хорошие результаты, и значительным его преимуществом является большая разрешающая способность и меньший разброс получаемых значений по сравнению с результатами изотопных исследований и результатами моделирования (McElwain, 1998).

Метод базируется на сравнении ископаемого растения с современным и на допущении, что изменение SI кратно изменению pCO_2 . Для сравнения ископаемого растения с современным было введено понятие «ближайшего живущего эквивалента» (Nearest living equivalent, или NLE). Ближайший живущий эквивалент – это современный вид растений, «который, насколько это возможно, сравним по своей экологической обстановке и/или структурному сходству с его палеозойским [или мезозойским] аналогом» (McElwain, Chaloner, 1995). NLE используются как некий приближенный аналог, позволяющий сравнивать ископаемые и современные растения. Например, для ископаемых девонских *Aglaophyton major* (Kidston et Lang) Edwards и *Sawdonia ornata* (Dawson) Hueber Макэлвайн и Чалонер (McElwain, Chaloner, 1995) избрали в качестве NLE *Juncus effusus* L., так как этот вид произрастает в схожих экологических условиях и сходен морфологически, и *Psilotum nudum* (L.) Beauvois на основании морфологического сходства.

Для расчета pCO_2 был введен устьичный коэффициент SR (Chaloner, McElwain, 1997):

$$SR = \frac{SI_{NLE}}{SI_{FP}}$$

где SR – устьичный коэффициент, SI_{NLE} – устьичный индекс ближайшего живущего эквивалента, а SI_{FP} – устьичный индекс ископаемого растения. Полученные таким образом значения SR Чалонер и Макэлвайн (Chaloner, McElwain, 1997) наложили на кривую Р. Бернера (Рис. 12; Berner, 1994), отображающую RCO_2 – показатель, равный отношению pCO_2 к доиндустриальному уровню CO_2 :

$$RCO_2 = \frac{pCO_2}{CO_{2pi}}$$

где pCO_2 – уровень CO_2 в прошлом, а CO_{2pi} – доиндустриальный уровень CO_2 , равный 300 ppm. Совместив две координатные прямые, Чалонер и Макэлвайн (Chaloner, McElwain, 1997) получили, что $1 SR = 2 RCO_2$. Таким образом они провели стандартизацию метода, которая была названа карбоновой (McElwain, 1998).

Позднее Макэлвайн (McElwain, 1998), суммировав результаты исследований за несколько лет, провела еще одну стандартизацию, назвав ее «современной». В своей работе она пользовалась следующей логикой:

«[Современная стандартизация] была установлена исходя из предположения, что устьичный коэффициент, равный 1, существовал во время сбора материала современных лавровых, которые существовали при концентрации CO_2 в атмосфере примерно 300 ppm ($RCO_2=1$). В результате была создана шкала, согласно которой одна единица устьичного коэффициента равнялась одной единице RCO_2 . Однако материал NLE как мезозойских, так и палеозойских ископаемых был собран при современной концентрации CO_2 в окружающей среде примерно 360 ppm. Поэтому современная стандартизация значения предписывает, что одна единица устьичного коэффициента равна 1,2 единицам RCO_2 » (перевод автора диссертации). Таким образом, ею было установлено соотношение $1SR = 1,2 RCO_2$. Современная стандартизация была введена для того, чтобы более корректно использовать в качестве NLE современные растения, существующие при более высокой концентрации CO_2 , чем в доиндустриальное время. В следующем разделе современная стандартизация обсуждается более подробно, и автором диссертации предлагается альтернативное соотношение (Форапонова, Карасев, 2022).

6.3. КОРРЕКЦИЯ СОВРЕМЕННОЙ СТАНДАРТИЗАЦИИ МАКЭЛВАЙН

Основную формулу метода устьичного коэффициента можно представить следующим образом:

$$SR = n * RCO_2$$

где n – это коэффициент стандартизации. Для карбоновой стандартизации $n = 2$, а для современной $n = 1,2$. В развернутом виде эта формула выглядит следующим образом:

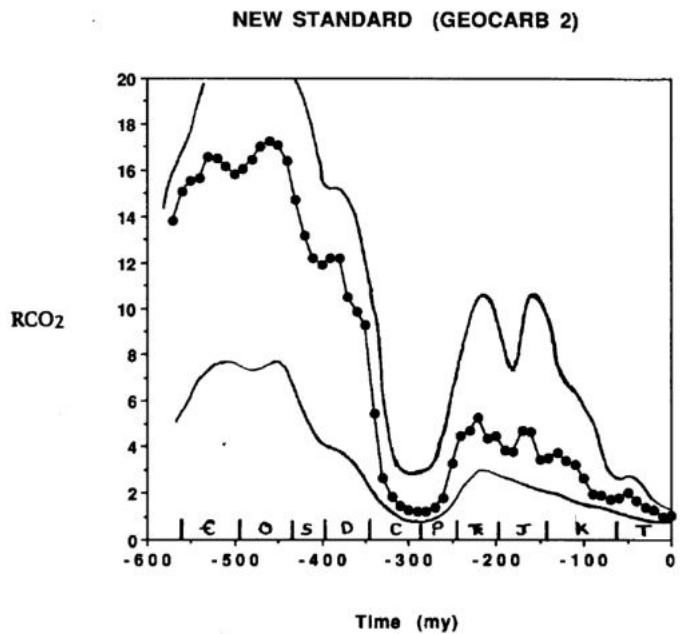


Рис. 12. График изменения показателя RCO_2 в фанерозое согласно модели GEOCARB II (из Berner, 1994).

$$\frac{SI_{NLE}}{SI_{FP}} = n * \frac{pCO_2}{CO_{2pi}}$$

где SI_{NLE} – устьичный индекс ближайшего живущего эквивалента, SI_{FP} – устьичный индекс ископаемого растения, pCO_2 – уровень CO_2 в атмосфере в период существования ископаемого растения, CO_{2pi} – доиндустриальный уровень CO_2 , равный 300 ppm, а n – коэффициент стандартизации.

Повторим логику, которой пользовалась Макэлвайн (1998) при выводе значения современной стандартизации. Во-первых, «устьичный коэффициент, равный 1, существовал во время сбора материала современных лавровых, которые существовали при концентрации CO_2 в атмосфере примерно 300 ppm ($RCO_2=1$)». Математически это можно выразить следующим образом: в качестве NLE возьмем гербарный материал растения, которое существовало при концентрации CO_2 равной 300 ppm, и обозначим устьичный индекс такого растения как SI_{pi} . Вместо ископаемого растения возьмем то же растение, что и для NLE, его устьичный индекс также будет SI_{pi} . В таком случае:

$$SR = \frac{SI_{pi}}{SI_{pi}} = 1, \text{ а}$$

$$RCO_2 = \frac{CO_{2pi}}{CO_{2pi}} = 1.$$

Далее перейдем ко второму шагу: «материал NLE как мезозойских, так и палеозойских ископаемых был собран при современной концентрации CO_2 в окружающей среде примерно 360 ppm. Поэтому современная стандартизация значения предписывает, что одна единица устьичного коэффициента равна 1,2 единицам RCO_2 ». Но это не совсем верно. Если взять в качестве NLE то же растение, что и в предыдущих расчетах, представленное гербарным материалом растения, которое существовало при концентрации CO_2 равной 300 ppm, а вместо ископаемого растения взять современное растение того же вида, но существующее при концентрации в 360 ppm, и обозначить его устьичный индекс как SI_r , то мы действительно получим, что:

$$SR = \frac{SI_{pi}}{SI_r} = x, \text{ а}$$

$$RCO_2 = \frac{CO_{2r}}{CO_{2pi}} = \frac{360}{300} = 1,2.$$

Тем не менее, в данном случае мы получаем не шкалу, в которой единица изменения SR равна 1,2 единицам изменения RCO_2 ($1 SR = 1,2 RCO_2$), как в современной стандартизации Макэлвайн, а, фактически, линейную зависимость между степенью изменения устьичного индекса современного растения и степенью изменения уровня CO_2 . Используя две полученные точки (1;1) и (x; 1,2), можно построить график зависимости SR от RCO_2 для NLE и экстраполировать полученные значения на исследуемое ископаемое растение. Современные

исследования не дают ответа на вопрос, какой характер имеет зависимость SI от CO_2 , однако для значений CO_2 , близких к 300 ppm, можно допустить линейный характер зависимости. Подобный расчет зависимости для используемого NLE может стать хорошим инструментом для повышения надежности метода устьичного коэффициента.

Поскольку метод является полуколичественным, можно подойти к расчетам менее строго и предложить альтернативный вариант расчета стандартизации, учитывающей поправку на современный уровень CO_2 . Устьичный коэффициент отражает, во сколько раз SI ископаемого растения отличается от его современного эквивалента. Допуская, что степень изменения SI равна степени изменения уровня CO_2 , мы можем записать следующее равенство для некоего ископаемого растения и его эквивалента, существующего при концентрации CO_2 равной 360 ppm:

$$\frac{SI_r}{SI_{FP}} \approx \frac{pCO_2}{CO_{2r}}$$

В дальнейшем можно провести несложные расчеты, заменив CO_{2r} на значение 360 ppm:

$$\frac{SI_r}{SI_{FP}} \approx \frac{pCO_2}{360 \text{ ppm}}$$

Далее можно выразить 360 ppm как равенство «360 ppm = 1,2 × 300 ppm»:

$$\frac{SI_r}{SI_{FP}} \approx \frac{pCO_2}{1,2 \times 300 \text{ ppm}}$$

300 ppm по определению могут быть обозначены как CO_{2pi} . Если подставить это значение в выражение и вынести из дроби знаменатель 1,2, мы получим следующее выражение:

$$\frac{SI_r}{SI_{FP}} \approx \frac{1}{1,2} \frac{pCO_2}{CO_{2pi}}$$

Поскольку в данных расчетах SI_r устьичным индексом растения, которое мы принимаем как NLE, отношение SI_r к SI_{FP} по определению равно SR . Отношение pCO_2 к CO_{2pi} по определению равно RCO_2 . Таким образом, мы получаем, что:

$$SR \approx \frac{1}{1,2} RCO_2,$$

И коэффициент стандартизации $n = 1/1,2$, а не $n = 1,2$.

В зависимости от выбранного типа стандартизации, полученные значения pCO_2 могут различаться более чем в два раза. Для периодов с низкой концентрацией CO_2 в атмосфере эта проблема не столь ощутима, однако для периодов с высокой концентрацией CO_2 в атмосфере может вноситься значительная погрешность. Возможно, для периодов с высоким содержанием CO_2 в атмосфере лучшие результаты будет показывать карбоновая стандартизация ($n = 2$), так как она была откалибрована на девонском материале, а девон характеризовался высокой концентрацией атмосферного CO_2 (Chaloner, McElwain, 1997). С другой стороны, для периодов с

низким содержанием CO₂, как, например, пермский или четвертичный период, современная и скорректированная современная стандартизации будут показывать более правдоподобные результаты, что подтверждается расчетами Макэлвайн (McElwain, 1998), хотя сама она предполагала, что карбоновая и современная стандартизация позволяют получить верхний и нижний пределы концентрации CO₂.

6.4. РАСЧЕТ УРОВНЯ CO₂

Для *Phylladoderma (P.) meridionalis* (верхнеказанский подъярус казанского яруса, средняя пермь, Удмуртия; Форапонова, Карасев, 2021b) были независимо рассчитаны устьичные индексы для нижней и верхней стороны листа. Для нижней стороны листа расчеты получены на основании анализа 12 листьев. Значение SI варьирует от 4,3 до 12,8. Среднее значение SI составляет $9,3 \pm 1,7$ (доверительный интервал здесь и далее 95%). Для верхней стороны листа значения получены на основании анализа 5 листьев. Значение SI варьирует от 3,5 до 7,0. Среднее значение SI составляет $5,4 \pm 1,3$ (см. Приложения, Табл. 6).

Для *Phylladoderma (P.) arberi* (филладодермовая толща тальбейской свиты, верхняя пермь, Печорский бассейн; Форапонова, Карасев, 2022) устьичные индексы также были независимо рассчитаны для нижней и верхней стороны листа. Для нижней стороны листа расчеты получены на основании анализа пяти листьев. Значение SI варьирует от 6,3 до 7,7. Среднее значение SI составляет $6,7 \pm 0,5$. Для верхней стороны листа значения получены на основании анализа также пяти листьев. Значение SI варьирует от 6,3 до 7,7. Среднее значение SI составляет $4,5 \pm 0,4$ (см. Приложения, Табл. 7).

Поскольку листья NLE, *Ginkgo biloba*, являются гипостомными, в дальнейший анализ были включены результаты, полученные для нижней стороны листьев *P. (P.) meridionalis* и *P. (P.) arberi*.

Расчеты с использованием SI *P. (P.) meridionalis*, в зависимости от выбора стандартизации, показывают следующие результаты (Табл. 4): при карбоновой стандартизации расчетное pCO₂ равно 140 ppm, при современной стандартизации – 234 ppm, а при скорректированной современной – 337 ppm. Аналогично при использовании SI *P. arberi* получены следующие результаты (Табл. 4): при карбоновой стандартизации расчетное pCO₂ равно 195 ppm, при современной стандартизации – 325 ppm, а при скорректированной современной – 467 ppm.

Таблица 4. Расчет концентрации pCO_2 на основании устьичных индексов (SI) нижней поверхности ископаемых листьев *Phylladoderma (P.) meridionalis* (пермь, верхнеказанский подъярус казанского яруса Удмуртии) и *P. (P.) arberi* (пермь, филладодермовая толща тальбейской свиты Печорского бассейна, татарский отдел) методом устьичных коэффициентов в зависимости от выбранного метода стандартизации (величины коэффициента n).

	<i>Phylladoderma (P.) meridionalis</i>	<i>Phylladoderma (P.) arberi</i>
n	SI = 9,3	SI = 6,7
1/1,2	337 ppm	467 ppm
1,2	234 ppm	325 ppm
2	140 ppm	195 ppm

6.5. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ РЕКОНСТРУКЦИИ УРОВНЯ CO_2 МЕТОДОМ УСТЫИЧНЫХ КОЭФФИЦИЕНТОВ

Уровень CO_2 , реконструированный с помощью листьев *P. (P.) meridionalis*, несколько ниже уровня CO_2 , реконструированного с помощью *P. (P.) arberi*. Тому может быть несколько причин.

Во-первых, материал *P. (P.) arberi* имеет более поздний возраст, чем материал *P. (P.) meridionalis* (см. 2.1). Следовательно, можно рассматривать полученные результаты как свидетельство незначительного повышения концентрации углекислого газа в атмосфере за этот промежуток времени. Во-вторых, растения в значительной степени отражают особенности локальных условий, и подобная разница может объясняться различным содержанием CO_2 в Приуралье и Печорском бассейне. Причины этого, однако, только предстоит выяснить. В-третьих, такие расхождения могут быть объяснены характером метода. Поскольку метод устьичных коэффициентов является полуколичественным, он дает приближенный результат. Автор диссертации склоняется к мнению, что различия в полученных результатах объясняются в большей степени разновозрастностью материала.

В целом полученные результаты достаточно хорошо коррелируют с кривой Бернера (Berner, 1994), отражающей изменения уровня CO_2 в фанерозое. Полученные результаты демонстрируют низкий уровень содержания углекислого газа в атмосфере, близкий к современному, что согласуется с другими исследованиями (Berner, 1994, Beerling, 2002, Retallack, 2002b). Такие результаты свидетельствуют о том, что *Ginkgo biloba* является достаточно неплохим NLE для филладодерм. Филладодермы достаточно широко распространены в средне- и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы, встречаются также в Казахстане (Сальменова, 1979), Средней Азии (Таджикистан, Афганистан), Приморье (Бураго, 1976, 1977), Монголии и

Северном Китае (Мейен, 1980, Дуранте, 1980; Durante, 1992). Их использование в качестве индикаторов $p\text{CO}_2$ может в будущем принести хорошие результаты и помочь реконструировать историю изменения $p\text{CO}_2$ в средней и поздней перми на большой территории.

Использование карбоновой стандартизации для *P. (P.) meridionalis* дает результат в 140 ppm, который кажется маловероятным. Достоверность полученного результата сомнительна по нескольким причинам. Во-первых, на протяжении пермского периода происходило постепенное потепление климата, что можно косвенно связать с увеличением концентрации CO_2 в атмосфере. В средней и поздней перми, однако, произошло оледенение (Чумаков, 2004), что могло быть связано с падением уровня углекислого газа в атмосфере, однако это была последняя фаза каменноугольно-пермского ледникового периода. На данный момент самая низкая достоверно известная концентрация углекислого газа в палеоатмосфере составляет порядка 180–190 ppm, что на 20–25% выше полученного результата, и приходится она на максимум последнего ледникового периода (Petit et al., 1999). Во-вторых, результаты геохимической модели GEOCARB II (Berner, 1994) показывают, что содержание углекислого газа в атмосфере во второй половине пермского периода было примерно равно или несколько выше, чем в современное время, но никак не ниже в два раза доиндустриального уровня CO_2 . В-третьих, вызывает любопытство возможность существования древесных форм растений при такой низкой концентрации углекислого газа. Влияние низкого содержания CO_2 на растения пока недоизучено. С одной стороны, понижение концентрации углекислого газа оказывает негативное влияние на растения, в частности, вызывает снижение роста биомассы, однако некоторые опыты показывают, что в течение нескольких поколений растения в значительной степени восстанавливают продуктивность, приспосабливаясь к низкому содержанию CO_2 (Gerhart, Ward, 2010).

Результаты, полученные с применением современной и скорректированной современной стандартизаций, демонстрируют более правдоподобные значения $p\text{CO}_2$. Полученные результаты подтверждают, что для периодов с низкой концентрацией CO_2 в атмосфере более достоверные реконструкции можно получить при помощи современной и скорректированной современной стандартизаций, а не карбоновой, хотя анализ, какая из них дает более точный результат, еще предстоит провести с привлечением современного материала. В сумме же полученные наблюдения являются косвенным подтверждением существования нелинейной зависимости между SI и $p\text{CO}_2$. Такой характер зависимости был ожидаем. Действительно, существует тренд на уменьшение числа устьиц на поверхности листа при повышении концентрации CO_2 (Royer, 2001), объясняющийся повышением эффективности использования воды (Woodward, 1987). Однако если бы зависимость была строго линейной, при определенной высокой концентрации CO_2 число устьиц должно было бы стремиться к нулю, что невозможно с точки зрения физиологии растений, поскольку растению необходимо транспирировать и осуществлять

газообмен для поддержания жизнедеятельности. По-видимому, при высоких концентрациях CO_2 включаются другие ограничивающие факторы, что, возможно, влияет на зависимость SI от $p\text{CO}_2$. В эволюционном аспекте этот механизм должен выражаться таким образом, что при низких концентрациях CO_2 эволюция растений идет по пути повышения эффективности использования воды, однако при достижении критической концентрации CO_2 либо вектор отбора начинает меняться, либо сила отбора начинает ослабевать, так как возникает необходимость поддержания темпов транспирации и газообмена, которая оказывает эффект на характер зависимости между SI и $p\text{CO}_2$.

Суммируя вышесказанное, в данном разделе пересмотрен подход к использованию полуколичественного метода устьичных коэффициентов для реконструкции $p\text{CO}_2$, который до данного момента имел два варианта стандартизации – карбоновую и современную, которые предлагалось использовать для оценки верхнего и нижнего пределов концентрации CO_2 . Автором диссертации предложена скорректированная современная стандартизация, а также получены указания на то, что карбоновая стандартизация может предоставлять более достоверные результаты при более высоком $p\text{CO}_2$, а современная (или скорректированная современная) стандартизация – при низких показателях $p\text{CO}_2$. Такое наблюдение может являться подтверждением существования нелинейной зависимости между SI и $p\text{CO}_2$. Применение метода к среднепермским ископаемым растениям рода *Phylladoderma* позволило реконструировать содержание CO_2 в атмосфере середины пермского периода на уровне, близком к современному, что согласуется с другими исследованиями, и получить указания на повышение уровня углекислого газа в середине перми, которое могло быть связано с потеплением и оказать влияние на флористические изменения в конце казанского–начале уржумского века.

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенного исследования существенно расширены представления о флоре пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы. К таксономическому списку ископаемых растений, встречающихся в этих отложениях, добавлено 9 новых форм, среди которых роды *Intia*, *Phylladoderma* (*Aequistomia*) (?), *Biarmopteris*, *Rhipidopsis* и *Dicranophyllum* ранее не были известны из этих отложений. По сравнению с предыдущими представлениями значительно расширены пределы географического распространения хвойных сем. Sashiniaceae в конце казанского века: показано их присутствие не только в южной части Восточно-Европейской платформы, на территории современной Оренбургской области, но и в центральной части платформы, в Удмуртском Прикамье. Также получены указания на то, что растения с листьями *Phylladoderma* (*Aequistomia*), являющиеся важным элементом верхнепермской флоры, могли появиться уже в конце казанского века. Новые данные также позволили продемонстрировать более высокое, чем предполагалось ранее, сходство ископаемой флоры северного географического кластера местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала (Чепаниха и Костоваты) с флорой южного географического кластера (Каргалинские рудники).

2. В ходе изучения ископаемых растений пограничного казанско-уржумского интервала проанализирован состав рода *Permotheca*, широко распространенного в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы и традиционно связываемого с порядком Peltaspermales. В результате проведенного анализа показан сборный характер рода. Выявлено, что к роду *Permotheca* относятся виды, значительно отличающиеся по морфологии от типового вида *P. sardykensis*, лектотип которого был переизучен в ходе проведенной работы. Лишь несколько видов *Permotheca* можно с достаточной степенью уверенности относить к пельтаспермовым. Систематическая принадлежность остальных видов либо неизвестна, либо гипотетична. Таким образом, предлагается рассматривать род *Permotheca* в качестве форм-рода отдела Pinophyta.

3. Ископаемая флора пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы богата и демонстрирует переходный характер между классической казанской и татариновой флорами. Около казанско-уржумской границы сохраняются группировки с доминированием *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), характерные для казанской флоры, и возникают группировки с доминированием представителей сем. Sashiniaceae, а также появляются роды *Doliostomia* и, возможно, *Phylladoderma* (*Aequistomia*), характерные для татариновой флоры. Эту флору можно охарактеризовать как постпалеофитную с доминированием палеофитных (*Vojnovskyopsida*) и специфических постпалеофитных групп (пельтаспермовых сем. Angaropeltaceae и хвойных сем. Sashiniaceae), которые ограничены в

своем стратиграфическом распространении средне- и верхнепермскими отложениями, но имеют связь с мезозойскими группами растений.

4. Поскольку флористические изменения около казанско-уржумской границы объясняются в большей степени климатическими, а не эволюционными изменениями, часть работы посвящена реконструкции уровня CO_2 методом устьичных коэффициентов. Применение метода к средне- и позднепермским ископаемым растениям рода *Phylladoderma* позволило реконструировать содержание CO_2 в атмосфере в конце казанского века на уровне, близком к современному (около 340 ppm), что согласуется с другими исследованиями, и получить указания на повышение уровня углекислого газа к поздней перми, что, вероятнее всего, было связано с потеплением, которое могло оказать влияние на флористические изменения в конце казанского и начале уржумского веков. В работе пересмотрен подход к использованию метода устьичных коэффициентов. Ранее этот метод имел два варианта стандартизации – карбоновую и современную. Автором диссертации выявлена неточность в использовании современной стандартизации и предложена скорректированная современная стандартизация, а также получены указания на то, что карбоновая стандартизация может предоставлять более достоверные результаты для периодов с высоким уровнем CO_2 , а скорректированная современная (или современная) – для периодов с низким уровнем pCO_2 .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С.* Новые насекомые (Insecta: Eoblattida, Reculida) из средней перми России // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 72–75.
- Аристов Д.С., Башкуев А.С.* Новые насекомые (Insecta: Mecoptera, Grylloblattida) из среднепермского местонахождения Чепаниха (Удмуртия) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 54–59.
- Бакаев А.С.* Развитие фауны лучеперых рыб средней-поздней перми Европейской России: дис. кандидат наук. М. 2021. 366 с.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л.* и др. Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. 1988. 265 с.
- Богов А.В.* Систематика рода *Phylladoderma* (семейство Cardiolipidaceae) из уфимских и казанских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1985. № 2. С. 104–111.
- Бураго В.И.* О флористических связях между западными и восточными частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94–103.
- Бураго В.И.* Элементы мезозойской флоры в позднепермской флоре Южного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1977. С. 45–51.
- Бухман Л.М.* О каламитах из Ново-Кувакского местонахождения среднепермской палеофлоры (казанский век) // Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия / Материалы III Всероссийского совещания «Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия», 24—28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург. СПб.: ВСЕГЕИ. 2012. С. 49.
- Бухман Л.М.* Растительные остатки пермских паракаламитов в местонахождении Новый Кувак (казанский ярус; Самарская область) // Традиции и инновации в строительстве и архитектуре. Естественные науки и техносферная безопасность. 2015. С. 142–147.
- Бухман Н.С., Бухман Л.М.* О находке *Viarmopteris pulchra* Zalesky на Ново-Кувакском местонахождении пермской флоры // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии. Материалы LIX сессии Палеонтологического общества при РАН (1-5 апреля 2013 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: 2013. С. 25–27.
- Бухман Л.М., Бухман Н.С.* Сопоставление флористических комплексов из нижнеказанских отложений Прикамья и местонахождения Новый Кувак (Самарская область) // Традиции и инновации в строительстве и архитектуре. Естественные науки и техносферная безопасность. 2016. С. 116–120.
- Бухман Л.М., Бухман Н.С., Гоманьков А.В.* О листьях пельтаспермовых из Ново-Кувакского местонахождения пермской флоры (казанский ярус, Самарская область) // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 12. С. 1344–1353.
- Бухман Л.М., Бухман Н.С., Гоманьков А.В.* Новый вид рода *Peltaspertopsis* Gomanikov из верхней перми Субангариды // Палеоботаника. СПб.: Марафон. 2015. С. 5–13.
- Василевская Я.Д., Делле Г.В., Турутанова-Кетова А.И., Шведов Я.А.* Формальные роды голосеменных // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. Москва: Недра.

1963. С. 301-309.

Владимирович В.П. Типовая казанская флора Прикамья: Рукопись деп. в ВИНТИ № 4571-84. Ленинград. 1984. 91 с.

Гоманьков А.В. Дисперсные кутикулы из местонахождения Шихово-Чирки (Казанский ярус р. Вятки) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 33–39.

Гоманьков А.В. Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы // Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М.: 2002. С. 48.

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

Гоманьков А.В. О распространении кордаитов в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы // Топорковские чтения (международная научная конференция). Вып. VII. Рудный: 2006. С. 389–401.

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

Гоманьков А.В. О женских фруктификациях пельтаспермовых из пермских отложений Восточно-Европейской платформы // *Lethaea rossica*. 2010a. Т. 2. С. 28–44.

Гоманьков А.В. Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. 2010b. Т. 1. С. 5–21.

Гоманьков А.В. Костоватовский флористический комплекс и проблема казанско-уржумской границы на Восточно-Европейской платформе // Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия / Материалы III Всероссийского совещания «Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия», 24—28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург. СПб.: ВСЕГЕИ. 2012. С. 70–72.

Гоманьков А.В. *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона // *Lethaea Rossica*. Российский палеоботанический журнал. 2013. Т. 8. С. 1–8.

Гоманьков А.В. *Rhipidopsis*-подобные листья в верхней перми Восточно-Европейской платформы и некоторые тенденции в эволюции гинкгоопсид // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «*Lethaea rossica*». 2018a. № 3. С. 41–49.

Гоманьков А.В. Новый вид рода *Rufloria* S. Meyen (Cordaitanthales, Rufloriaceae) и его значение для стратиграфии пермских отложений Ангариды // *Lethaea rossica*. 2018b. Т. 16. С. 23–32.

Гоманьков А.В. О фруктификациях хвойных из Каргалинских рудников (казанский ярус Южного Приуралья) // *Lethaea Rossica*. Российский палеоботанический журнал. 2021. Т. 23. С. 21–31.

Гоманьков А.В. Цикадовые в перми Ангариды // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 83–91.

Гоманьков А.В., Кюнцель М.К., Мейен С.В. Новые данные о растительных остатках из верхней перми и нижнего триаса Русской платформы // *Lethaea Rossica*. Российский палеоботанический журнал. 2017. Т. 14. С. 28–63.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства Peltaspermales 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.

Гоманьков А.В., Хорошавина А.С. Новые данные о морфологии и географическом распространении сасиний (хвойные) из верхней перми Русской плиты // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1999. Т. 74. № 2. С. 49–53.

Горденко Н.В. Новая интерпретация семян *Grenana Samyulina* (Gymnospermae) из средней юры Ангрена, Узбекистан // Палеонтол. журн., 2015. № 1. С. 95–106.

Добрускина И.А. Триасовые лепидофиты // Палеонтологический журнал. 1974. № 3. С. 111-124.

Добрускина И. А. Соотношение в развитии флоры и фауны при переходе от палеозоя к мезозою // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ. 1978. С. 127-139.

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука. 1982. 196 с.

Добрускина И.А., Дуранте М.В. Перестройка флор на границе палеофита и мезофита в связи с глобальными изменениями климата // Растительный мир в пространстве и времени. М.: ГЕОС. 2004. С. 173–183.

Дополнение 1 к Стратиграфическому кодексу России (2006 г.) // Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.

Доуэльд А.Б. Prosyllabus Tracheophytorum. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta). М.: ГЕОС. 2001. 110 с.

Дуранте М.В. О соотношении верхнепермской флоры Наньшаня с одновозрастными ангарскими флорами // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 125–135.

Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во КГУ. 1986. 176 с.

Есаулова Н.К. Корреляция верхнепермских отложений Волго-Уральской области и Кузнецкого бассейна // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997. Т. 5. № 5. С. 54–64.

Есаулова Н.К. Флора и фитоцональная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук : 04.00.09. Казань. 1998. 65 с.

Жамойда А.И., Прозоровская Е.Л. Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы Общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. С.-Пб.: ВСЕГЕИ. 2006. С. 14–16.

Жарков И.Я. Палеогеографические перестройки и обстановки седиментации в перми и раннем триасе // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. 2004. С. 217–243.

Завьялова Н.Е., Теклёва М.В., Полевова С.В., Богданов А.Г. Исследование палинологических объектов методами электронной микроскопии. М.: РИПОЛ классик. 2018. 334 с.

Залесский М.Д. Пермская флора уральских пределов Ангариды. 1927.

Залесский М.Д. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I

// Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1933а. № 8. С. 1213-1258.

Залесский М.Д. О подразделении и возрасте антраколитовой системы Кузнецкого бассейна на основании ископаемой флоры // Известия Академии наук СССР. Отделение математических и естественных наук. 1933b. № 4. С. 607–630.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС. 1997. 215 с.

Игнатьев В.И. Татарский ярус центральных и восточных областей Русской платформы. Часть 1. Стратиграфия. Казань: Изд-во КГУ. 1962. 334 с.

Карасев Е.В. О находке представителей рода *Viarmopteris* из среднепермского местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Международная стратиграфическая конференция Головкинского – 2017 и Четвертая Всероссийская конференция «Верхний палеозой России». Казань: КФУ. 2017. С. 85-86.

Карасев Е.В., Маслова Н.П., Кодрул Т.М. SVGm – новый инструмент для измерения линейных размеров с учетом качественных характеристик объектов // Палеоботаника. 2019. Т. 10. С. 5–12.

Котляр Г.В. Комиссия по пермской системе. Решение о модернизации верхнего отдела системы. Заседание 14–15 июля 2004 г. (Казань, КГУ) // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. С.-Пб.: ВСЕГЕИ. 2006. С. 22–30.

Котляр Г.В., Голубев В.К. Комиссия по пермской системе. Информация о решении комиссии // Результаты деятельности региональных межведомственных стратиграфических комиссий. 2000—2009 гг. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 39. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. 2010. С. 70–73.

Котляр Г.В., Голубев В.К., Силантьев В.В. Общая стратиграфическая шкала пермской системы: современное состояние // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. Всероссийская конференция. Москва, 23–25 мая 2013 г. Москва: ГИН РАН. 2013. С. 187–195.

Красилов В.А. О классификации устьичных аппаратов // Палеонт. журн. 1968. № 1. С. 102–109.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (Основные принципы и методы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1972. 212 с.

Краснопольский А.А. Общая геологическая карта Урала. Лист 126 (Пермь—Соликамск) // Труды Геологического комитета. 1889. Т. 11. № 4. С. 1–522.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат. 1957. 657 с.

Лежин А.И., Папин Ю.С. Роль первой региональной стратиграфической схемы Кузбасса в установлении крупных этапов осадконакопления // В сб.: Кузбасс – ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангариды. Т. 1. Новосибирск: Южсибгеолком, ПССС «Интергео». 1996. С. 12–19.

Любер Л.А., Шведов Н.А. Порядок 3. Glossopteridales // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. Москва: Недра. 1963. С. 61-96.

- Мейен С.В.* О классификации дисперсных кутикул // Палеонт. журн. 1965. № 4. С. 75.
- Мейен С.В.* О роде *Zamiopteris* Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 190. М.: Наука. 1969. С. 85–104.
- Мейен С.В.* Пермские флоры Русской платформы и приуралья // Труды ПИН АН СССР. 1971. Т. 130. С. 294–308.
- Мейен С.В.* Граница перми и триаса и ее отношение к границе палеофита и мезофита // Новые данные по границе перми и триаса СССР. Л.: 1972. С. 54–55.
- Мейен С.В.* *Cardiolepidaceae* – новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 128–138.
- Мейен С.В.* Палеофлористика палеозоя // Стратиграфия в исследованиях Геол. ин-та АН СССР. М.: Наука. 1980. С. 107–117.
- Мейен С.В.* Систематика пельтаспермовых и их место в филогении голосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. № 1. С. 3–14.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. Справочное пособие. М.: Недра. 1987. 403 с.
- Мейен С.В.* Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. 2010. Т. 3. С. 29–95.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В.* Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении // Доклады АН СССР. 1971. Т. 198. № 3. С. 676–679.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В.* Пельтаспермовые птеридоспермы рода *Tatarina* // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 116–132.
- Миних М.Г., Миних А.В., Андрушкевич С.Г.* Современное состояние изученности средне- и позднепермской ихтиофауны Восточной Европы в стратиграфическом аспекте // Недра Поволжья и Прикаспия. 2019. № 98. С. 51–64.
- Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.Г.* Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Статья 2. Бассейн Волги и Урала // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2020. Т. 20. № 1. С. 56–63.
- Миних А.В., Миних М.Г., Погуца Т.И., Гоманьков А.В.* Тафономические исследования местонахождения Кичкас в позднепермских медистых песчаниках // Материалы по методам тафономических исследований. Изд-во Саратовского университета. 1992. С. 108–120.
- Молин В.А., Вирбицкас А.Б., Варюхина Л.М., Калашиников Н.В., Пухонто С.К., Фефилова Л.А., Гуськов В.А., Канев Г.П.* Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, Ленингр. отд. 1983. 318 с.
- Молостовская И.И.* Уржумский ярус и его лимитотип // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. В. 59. С. 40–45.
- Моров В.П., Наугольных С.В., Варенов Д.В. и др.* Ископаемые растения казанского яруса Среднего Поволжья // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. X. № 1. С. 34.
- Мурчисон Р.И.* Геологические наблюдения в России: Письмо Р. Мурчисона к Г. Фишер фон Вальдгейму // Горный журнал. 1841. Т. 11–12, часть 4. С. 160–170.

- Наугольных С.В.* Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС. 1998. 201 с.
- Наугольных С.В.* Новый вид рода *Compsopteris* Zalesky из верхней перми Пермского Прикамья // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 80–91.
- 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. 2001. С. 1–32.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. С. 1–48.
- Наугольных С.В.* Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС. 2007. 322 с.
- Наугольных С.В.* Голосеменные класса *Vojnovskyopsida*: новый взгляд на старые проблемы // Палеонтология и стратиграфия пермской системы в музейных экспозициях и частных коллекциях. Сб. науч. работ. Кунгур. 2010. С. 10–19.
- Наугольных С.В.* Новые мужские репродуктивные органы голосеменных *Permotheca colovratica* sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 91–102.
- Наугольных С.В.* Новый представитель рода *Peltaspermum* Harris из отложений казанского яруса (средняя пермь) Самарской области (местонахождение Новый Кувак) // Палеонтология в музейной практике. М.: Медиагранд. 2014. С. 91–96.
- Наугольных С.В.* Flora Permica. Растительный мир пермского периода: Приуралье. М.: ГЕОС. 2016. 336 с.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А.* Новый представитель голосеменных порядка *Peltaspermales* из местонахождения Новый Кувак (казанский ярус; Самарская область) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли (в музейном контексте). Сб. науч. работ. М.: ГЕОС. 2012. С. 71–78.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А., Варенов Д.В., Варенов Т.В.* Пермские ископаемые растения из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш (Самарская область): таксономическое разнообразие // Объекты палеонтологического и геологического наследия и роль музеев в их изучении и охране. Сборник научных работ. Кунгур: Кунгурский историко-архивный и художественный музей-заповедник. 2013. С. 46–61.
- Наугольных С.В., Мороз В.П., Варенов Д.В., Варенова Т.В.* Флора казанского яруса местонахождения Исаклы (Самарская область) как отражение гидрофильных растительных сообществ середины пермского периода // Палеонтология в музейной практике. Сб. науч. работ. М.: Медиагранд. 2014. С. 98–112.
- Нейбург М.Ф.* Исследования по стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна 1930–1931 гг.: Труды Всесоюзного геолого-разведочного общества. Вып. 348. Л.: Государственное научно-техническое горно-геолог. нефт. изд. 1934. 47 с.
- Нейбург М.Ф.* Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях СССР // Доклады АН СССР. 1956. Т. 107. № 2. С. 321–324.
- Нейбург М.Ф.* Листостебельные мхи из пермских отложений Ангарида. М.: АН СССР. 1960а. 188 с.

- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Часть I. Плауновые и гинкговые (Lycopodiales et Ginkgoales). М.: Наука. 1960b. 95 с.
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Часть III. Кордаитовые (Cordaitales), войновские (Vojnovskyales), семена голосеменных неопределенного систематического положения (Semina gymnospermarum incertae sedis). М.: Наука. 1965. 144 с.
- Нечаев А.В.* Казанский и уфимский ярусы пермской системы // Геологический вестник. 1915. Т. 1. № 1. С. 4–6.
- Никитин С.Н.* Геологические наблюдения вдоль линии Самаро-Уфимской железной дороги. Цехштейн и татарский ярус // Известия Геологического комитета. 1887. Т. 6. № 6. С. 225–248.
- Пухонто С.К.* Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Науч. мир. 1998. 131 с.
- Пухонто С.К.* Граница перми и триаса на севере Предуралья и характеристика пограничных отложений // VM-Novitates. 2019. № 16. С. 198–213.
- Радченко Г.П.* Некоторые растительные остатки из района Осташкиных гор в Кузнецком бассейне // Материалы по геологии Западно-Сибирского края. Томск: 1936. Т. 35. С. 1–24.
- Радченко Г.П.* Наземная флора (распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование) // В сб.: Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: 1966. С. 447–459.
- Сальменова К.З.* Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 119–127.
- Силантьев В.В.* Зональная шкала пермских отложений Восточно-Европейской платформы по неморским двустворчатым моллюскам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2014. Т. 22. № 1. С. 3–30.
- Силантьев В.В.* Пермские неморские двустворчатые моллюски Восточно-Европейской платформы: стратиграфическое распространение и корреляция // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2016. Т. 91. № 1. С. 50–66.
- Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 532).
- Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья // Под ред. Есауловой Н.К. и Лозовского В.Р. Казань: Изд-во «Экоцентр», 1996. 539 с.
- Тэфанова Т.А.* Казанская флора низовьев Камы // Уч. зап. Казан., ун-та. 1963. Т. 123, кн. 5. С. 76–82.
- Тэфанова Т.А.* Казанская флора района Тарловки на Каме // Геология Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1971. С. 74–122.
- Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. М., Ленинград: Изд-во АН СССР. 1956. 301 с.
- Фефилова Л.А., Пухонто С.К.* Растения из казанских отложений востока Европейской части СССР // Геология и полезные ископаемые Северо-Востока Европейской части СССР. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. 1977. С. 74–80.

- Форапонова Т.С.* Новые данные о пыльце *in situ* в спорангиях *Permotheca* // Тезисы докладов Пятнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2-4 октября 2018). М., ПИН РАН. 2018. С. 35.
- Форапонова Т.С., Карасев Е.В.* Разнообразие синангиев рода *Permotheca* в уржумских отложениях местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Тезисы докладов Четырнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2-4 октября 2017). М., ПИН РАН. 2017. С. 37.
- Форапонова Т.С., Карасев Е.В.* Новые данные о флоре из казанско-уржумского местонахождения Чепаниха (Россия, Удмуртия) // Тезисы X чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 23 - 27 сентября 2019). СПб., БИН РАН. 2019. С. 54.
- Форапонова Т.С., Карасев Е.В.* Проблемы систематики пыльцевых органов рода *Permotheca* Zalesky из перми Субангариды // Палеонтол. журн. 2021а. № 6. С. 104–117.
- Форапонова Т.С., Карасев Е.В.* Реконструкция рСО₂ на основании изучения кутикулы палеозойских растений // Палеоботанический онлайн семинар. М., 2021b. С. 20–21.
- Форапонова Т.С., Карасев Е.В.* Новые данные о концентрации атмосферного СО₂ для поздней перми Печорского бассейна // Тезисы докладов Восемнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 17-18 октября 2022). М., ПИН РАН. 2022. С. 42.
- Фори Н.Н.* О стратиграфическом расчленении и корреляции разрезов татарского яруса востока Русской платформы по комплексу литолого-стратиграфических, палеомагнитных и палеонтологических данных // Палеомагнитные стратиграфические исследования. Л.: , 1963. С. . . Л.: Гостоптехиздат. 1963. С. 175–211.
- Чумаков Н.М.* Климат и климатическая зональность перми и раннего триаса // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. 2004. С. 217–243.
- Шмальгаузен И.Ф.* Описание остатков растений артинских и пермских отложений // Труды Геологического комитета. 1887. Т. II. № 4. С. 1–44.
- Щербаков Д.Е.* О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Эйхвальд Э.И.* Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горно-известковой и медистой формации России. Санкт-Петербург: Типография Р. Голике. 1861. 577 с.
- Amalitzky V.P.* Sur la découverte, dans les dépôts permien supérieurs du nord de la Russie, d'une flore glossoptérienne et de reptiles *Pareiasaurus* et *Dicynodon* // Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. 1901. V. 132. P. 591–593.
- Amalitzky V.P.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian on North Dvina // Bulletin de l'Académie des Sciences de Russie. VI série. 1922. V. 16. P. 329–340.
- Archangelsky S., Cúneo R.* *Polyspermophyllum*, a new Permian gymnosperm from Argentina, with considerations about the Dicranophyllales // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. V. 63. № 1-2. P. 117–135.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil insects of the middle and upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Balme B.E.* Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol.

1995. V. 87. № 2-4. P. 81–323.

Beerling D.J. Low atmospheric CO₂ levels during the Permo-Carboniferous glaciation inferred from fossil lycopsids // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2002. V. 99. №. 20. P. 12567-12571.

Beerling D.J., Chaloner W.G. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂ concentration // *Holocene*. 1992. V. 2. № 1. P. 71–78.

Beerling D.J., Chaloner W.G. Atmospheric CO₂ changes since the last glacial maximum: evidence from the stomatal density record of fossil leaves // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1994. V. 81. № 1. P. 11–17.

Beerling D.J., McElwain J.C., Osborne C. Stomatal responses of the 'living fossil' *Ginkgo biloba* L. to changes in atmospheric CO₂ concentrations // *Journal of Experimental Botany*. 1998. V. 49. № 326. P. 1603–1607.

Berner R.A. GEOCARB II: a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time // *Am J Sci.* 1994. V. 294. № 1. P. 56–91.

Berner R.A. GEOCARB III: A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time // *Am J Sci.* 2001. V. 301. № 2. P. 182–204.

Berner R.A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2006. V. 70. № 23. P. 5653–5664.

Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N. et al. Systematics and paleoecology of a new peltaspermalean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana // *Int. J. Plant Sci.* 2011. V. 172. № 6. P. 807–835.

Brongniart A.T. *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles*. Paris & Strasbourg: F. G. Levrault. 1828. 223 p.

Brongniart A.T. *Végétaux (du système permien)*. Lettre a m. Murchison // *Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural*. London - Paris: Wentworth Press. 1845. P. 1–13.

Chaloner W.G., McElwain J. The fossil plant record and global climatic change // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 95. № 1. P. 73–82.

Chen L.-Q., Li C.-S. The epidermal characters and stomatal development of *Ginkgo biloba* // *Bulletin of Botanical Research*. 2004. V. 24. № 4. P. 417.

Cleal C.J., James R.M., Zodrow E.L. Variation in stomatal density in the Late Carboniferous gymnosperm frond *Neuropteris ovata* // *PALAIOS*. 1999. V. 14. № 2. P. 180.

Cleal C.J., Thomas B.A. Botanical nomenclature and plant fossils // *Taxon*. 2010. V. 59. №. 1. P. 261-268.

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 // *Journal of Paleontology*. 2001. V. 75. № 2. P. 449-460.

DiMichele W.A., Kerp H., Tabor N.J. et al. The so-called «Paleophytic–Mesophytic» transition in equatorial Pangea — Multiple biomes and vegetational tracking of climate change through geological time // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2008. V. 268. № 3-4. P. 152–163.

Doweld A.B. *Paravojnovskya*, a new substitute name for *Gaussia* (Vojnovskyaes) based on fossil female

fructifications // *Taxon*. 2004. V. 53. № 2. P. 553–554.

Durante M.V. Angaran upper Permian flora of the Nan-shan section (northern China). Stockholm: Sven Hedin Foundation: Folkems Museum. 1992. 68 p.

Eichwald E. Palaeontology of Russia: Flora of Greywacke, Calcareous Rocks and Coppersandstone Formations of Russia. St.-Petersburg: E. Pratz or R. Golike. 1854. 245 p.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Atlas // Stuttgart: E. Schweizerbart. 1860–1868.

Fischer von Waldheim J.G. Notice sur quelques plantes fossiles de la Russie // *Bull. Soc. Nat. Moscou*. 1840. № II. P. 234–240.

Foraponova T. New data on peltaspermalean *in situ* pollen from the Permian of the Russian Platform // 10th European Palaeobotany-Palynology conference, 12-17 August 2018, Dublin. Dublin, University College Dublin. 2018. P. 209.

Foraponova T. First data on in-situ pollen from synangia of *Permotheca* type-species from the Middle Permian of the Russian Platform // Abstracts, 19th International Congress on the Carboniferous and Permian, Cologne, July 29 – August 2, 2019. *Kölner Forum Geol. Paläont.* V. 23. 2019. P. 107.

Foraponova T. First data on in situ pollen of *Permotheca sardykensis* Zalessky 1929 from the middle Permian of the Russian Platform // *Paläontologische Zeitschrift*. 2022. V. 96. № 3. P. 575–589.

Gerhart L.M., Ward J.K. Plant responses to low CO₂ of the past // *The New Phytologist*. 2010. V. 188. № 3. P. 674–695.

Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // *Paleontol. J.* 1995. V. 29. № 2A. P. 81–104.

Gomankov A.V. Flora of the Kazanian–Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // *Palaeoworld*. 2020. V. 29. № 2. P. 257–269.

Göppert H.R. Die fossile Flora der Permischen Formation // *Palaeontographica Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt*. 1864. P. 316.

Gothan, W. Paläobotanik // In: Korschelt, E., Linck, G., Schaum, K., Simon, H. Th., Verworn, M., and Teichmann, E. (Eds.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. 1912. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 408–460.

Grand'Eury F.C. Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France: étudiée aux trois points de vue, botanique, stratigraphique et géognostique. // Imprimerie nationale 1877. V. 1.

Halbritter, H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. Illustrated pollen terminology. 2018. Cham: Springer. 483 p.

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 4 // *Medd. Grønland*. 1935. V. 112. № 1. P. 1–176.

Harris T.M. Naming a fossil conifer // *J. Sen Memorial Volume*. Calcutta, India: Botanical Society of Bengal. 1969. P. 243–252.

Ignatov M.S. Upper Permian mosses from the Russian Platform // *Palaeontographica Abteilung B*. 1990. V. 217. № 4–6. P. 147–189.

- Kanis A., Karstens W.K.H.* On the occurrence of amphistomatic leaves in *Ginkgo biloba* L. // *Acta Bot Neerl.* 1963. V. 12. № 3. P. 281–286.
- Karasev E.V.* A new genus *Navipelta* (Peltaspermales, Pteridospermae) from the Permian/Triassic boundary deposits of the Moscow Syncline // *Paleontol. J.* 2009. V. 43. P. 1262–1271.
- Karasev E.V., Naumcheva M., Arefiev M.P. et al.* The Late Permian (Lopingian) and Early Triassic flora of the Moscow Syncline // *Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources.* Bologna: Filodiritto Publisher. 2018. P. 144–154.
- Kerp H.* The modernization of landscapes during the Late Paleozoic-Early Mesozoic // *Paleontol. Soc. pap.* 2000. V. 6. P. 79–114.
- Khramov A.V., Foraponova T., Węgierek P.* The earliest pollen-loaded insects from the Lower Permian of Russia // *Biology letters*, 2023. V. 19. № 3. P. 20220523.
- Kiehl J.T., Trenberth K.E.* Earth's Annual Global Mean Energy Budget // *Bull. Amer. Meteor. Soc.* 1997. V. 78. № 2. P. 197–208.
- Kon'no E.* The Upper Permian Flora from the Eastern Border of Northeast China. 1968. V. 39. № 3. P. 159.
- Kotlyar G.V., Pukhonto S.K., Burago V.I.* Interregional correlation of the Permian continental and marine deposits of Northeastern Russia, Southern Far East, Siberia, and Pechora Cisurals // *Tikhookeanskaya Geologiya.* 2018. Vol. 37. №. 1. P. 3–21.
- Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V.* *Permotheca* with *in situ* pollen grains from the Lower Permian of the Urals // *Palaeobotanist.* 1999. V. 48. P. 19–25.
- Kunzmann L.* Koniferen der Oberkreide und ihre Relikte im Tertiär Europas: Ein Beitrag zur Kenntnis ausgestorbener Taxodiaceae und Geinitziaceae fam. nov. Dresden: Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie. 1999. 190 p.
- Kunzmann L.* Geinitziaceae fam. nov. - an extinct conifer family from the Cretaceous and Tertiary // The sixth conference of International Organization of Palaeobotany (IOPC-VI). Abstract. July 31 - August 3, 2000. Qinhuangdao of Hebei, China: 2000. P. 68–69.
- Kutorga S.* Beitrag zur Kenntniss der organischen Ueberreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals. St. Petersburg: Mineralogischen Gesellschaft. 1838. 38 p.
- Kutorga S.* Zweiter Beitrag zur Palaeontologie Russlands // *Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St.-Petersburg.* 1844. V. I. P. 62–104.
- McElwain J.C.* Do fossil plants signal palaeoatmospheric CO₂ concentration in the geological past? [and Discussion] // *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B.* 1998. V. 353. № 1365. P. 83–96.
- McElwain J.C., Chaloner W.G.* Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic // *Ann Bot-London.* 1995. V. 76. P. 389.
- Meyen S.V.* Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // *Palaeobotanist.* 1976. V. 25. P. 298–313.
- Meyen S.V.* Some true and alleged Permotriassic conifers of Siberia and the Russian platform and their alliance // *Palaeobotanist.* 1981. V. 28/29. P. 161–176.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: (a synthesis) // *Biol. Mem.* 1982. V.

7. № 1. P. 1–109.

Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 96. № 3-4. P. 351–447.

Meyen S.V., Smoller H.G. Interpretation of *Cardiolepis* – an unfortunate error // *IOP Newsletter.* 1979. V. 9. P. 11–12.

Meyen S.V., Smoller H.G. The Genus *Mostotchkia* Chachlov (Upper Paleozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order Dicranophyllales (Pinopsida) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986. V. 47. № 3-4. P. 205–223.

Molostovskaya I.I. Stratigraphic correlation of the Upper Permian deposits from the south of the Cis-Ural marginal Trough and the adjacent areas of the Russian Plate // *Geodiversitas.* 1997. V. 19. № 2. P. 247–259

Naugolnykh S.V. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 8. P. 815–859.

Naugolnykh S.V. *Vetlugospermum* and Vetlugospermaceae: A new genus and family of peltasperms from the Lower Triassic of Moscow syncline (Russia) // *Geobios.* 2012. V. 45. № 5. P. 451–462.

Naugolnykh S.V. Permian ferns of western Angaraland // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 12. P. 1379–1462.

Naugolnykh S.V. *Permocallipteris*, a new genus from the Permian of Angaraland // *Wulfenia Kärntner Botanikzentrum.* 2014a. № 1. P. 1–20.

Naugolnykh S.V. Fossil flora and stratigraphy of the terrigenous Kungurian beds (Lower Permian) of the basin of the Barda River (Urals, Perm krai) // *Stratigraphy and Geological Correlation.* 2014b. V. 22. P. 680-707.

Naugolnykh S.V. A new concept and a newly emended diagnosis of the advanced peltasperm *Kuvakospermum pedatum* Naug. et Sidorov, emend. nov. from the Kazanian (Middle Permian) deposits of Russia // *Wulfenia.* 2018a. V. 25. P. 1-14.

Naugolnykh S.V. Permian ginkgophytes of Angaraland // *Transformative Paleobotany.* Academic Press, 2018b. P. 127-143.

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. V. 91. № 1-4. P. 35–62.

Naugolnykh S.V., Ivanov A.V., Uliakhin A.V. et al. Paleoecological and Depositional Environment of Permian Copper-Bearing Sandstone Fossil Plants and Tetrapod Localities: Records from Bashkortostan and Kargalka River Basin, Orenburg Region, Russia // *Paleontol. J.* 2022. V. 56. № 11. P. 1538–1555.

Němejc F. Notes on the evolution and taxonomy of the stachyospermous gymnosperms // *Preslia.* 1959. P. 251–272.

Osborn J.M., Taylor T.N. Pollen morphology and ultrastructure of the corystospermales: permineralized in situ grains from the Triassic of Antarctica // *Review of Palaeobotany and Palynology.* 1993. V. 79. № 3. P. 205–219.

Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D. et al. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature.* 1999. V. 399. № 6735. P. 429–436.

- Potonié H.* Lehrbuch der Pflanzenpalaontologie mit besonderer Berücksichtigung auf die Bedürfnisse der Geologen. Diimmler, Berlin, 1899. viii + 402 pp.
- Punt, W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A.* Glossary of pollen and spore terminology // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2007. V. 143. №1–2. P. 1–81.
- Retallack G.J.* Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand // *Journal of the Royal Society of New Zealand.* 1981. V. 11. № 3. P. 167–200.
- Retallack G.J.* A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // *Nature.* 2001. V. 411. № 6835. P. 287–290.
- Retallack G.J.* *Lepidopteris callipteroides*, the earliest Triassic seed fern in the Sydney Basin, southeastern Australia // *Alcheringa.* 2002a. V. 26. P. 475–599.
- Retallack G.J.* Carbon dioxide and climate over the past 300 Myr // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences.* 2002b. V. 360. №. 1793. P. 659-673.
- Royer D.L.* Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2001. V. 114. № 1-2. P. 1–28.
- Salisbury E.J.* On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora // *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B.* 1927. V. 216. P. 1–65.
- Saporta G.* Sur ta découverte de deux types nouveaux de Conifères dans les schistes permien de Lodève (Hérault) // *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris.* 1875. V. 80. № 15. P. 1017–1020.
- Schmalhausen I.F.* Beiträge zur Jura-Flora Russlands // *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg.* 1879. V. 25. № 4. P. 345–348.
- Schmidt I., Guerra-Sommer M., Bernardes-de-Oliveira M.E.* Variation in stomatal numbers of *Glossopteris* leaves from the Lower Permian of Paraná Basin, Brazil // *Rev. bras. paleontol.* 2011. V. 14. № 2. P. 137–148.
- Scotese C.R., Langford R.P.* Pangea and the paleogeography of the Permian // In: *The Permian of Northern Pangea.* Scholle, P.A., Peryt, T.M., Ulmer-Scholle, D.S. (eds). Berlin, Heidelberg: Springer. 1995. P. 3-19.
- Sennikov A.G., Golubev V.K.* Sequence of Permian tetrapod faunas of Eastern Europe and the Permian–Triassic ecological crisis // *Paleontol. J.* 2017. V. 51. № 6. P. 600–611.
- Shen L., Chen X.-Y., Zhang X. et al.* Genetic variation of *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) based on cpDNA PCR-RFLPs: inference of glacial refugia // *Heredity.* 2005. V. 94. № 4. P. 396–401.
- Sternberg, K.M. von.* Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. V. I, 4. 1825. Regensburg: Ernst Brenck's Wittwe. 48 pp. Tent. I–XLII.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. Academic Press. 2009. 1230 p.
- Thomas H.H.* VII. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1933. V. 222. № 483-493. P. 193–265.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S.,*

Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. // *Regnum Vegetabile*. 2018. V. 159. 254 p.

Twelvetrees W.H. On organic remains from the Upper Permian strata of Kargalinsk in Eastern Russia // *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 1882. V. 38. P. 490–501.

Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian. Kazan, August, 16–20, 2015 // D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev, S.V. Nikolaeva (Eds.). Kazan: Kazan University Press. 2015. 208 p.

Woodward F.I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels // *Nature*. 1987. V. 327. № 6123. P. 617–618.

Yao X., Taylor T.N., Taylor E.L. The corystosperm pollen organ *Pteruchus* from the Triassic of Antarctica // *Am. J. Bot.* 1995. V. 82. № 4. P. 535.

Zalesskij M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permienne // *Известия Академии наук СССР*. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1929. № 7. P. 677–689.

Zalessky M.D. Flore Gondwanienne du bassin de la Pétchora. I. Rivière Adzva // *Bull. Soc. Ouralienne d'Amis Sci. Nat. Ekaterinebourg*. 1913. V. 33. P. 1–31.

Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permienne // *Изв. Акад. наук СССР*. VII сер. Отд. матем. и естеств. наук. 1929. № 7. С. 677–689.

Zalessky M.D. Observations sur l'extension d'une flore fossile voisine de celle de Gondwana dan la parte septentrionales de L'Eurasie // *Bull. Soc. Geol. France, Ser.* 1932. V. 5. № 11. P. 109–129.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. I // *Известия Академии наук СССР*. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1934. № 2-3. P. 241–290.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'Étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // *Probl. Paleontol.* 1937. № 2-3. P. 37–101.

Zalessky M.D. Vegetaux permien du Bardien de l'Oura // *Проблемы палеонтологии*. 1939. V. 5. P. 329–374.

Zalessky M.D., Tschirkowa H.T. Phytostratigraphische Untersuchungen im Bereich der kohlenführenden Schichten der permischen Becken von Kusnezsk und von Minussinsk in Sibirien // *Palaeontogr. Abt. B.* 1937. V. 082. № 5-6. P. 172–203.

Zavialova N.E., Karasev E.V. Exine ultrastructure of *in situ* *Protohaploxylinus* from a Permian peltasperm pollen organ, Russian Platform // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2015. V. 213. P. 27–41.

Zavialova N.E., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. Exine ultrastructure of *in situ* peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications // *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2011. V. 168. № 1. P. 7–20.

Zijlstra G., Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Kunzmann L. et al. (1925) Proposal to conserve the name *Geinitzia* with a conserved type (fossil Coniferophyta) // *Taxon*. 2010. V. 59. № 1. P. 301–302.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 5. Разнообразие родов ископаемых растений в средне- и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы. Обозначения: P₂ – средний (биармийский) отдел перми; P_{2kz} – казанский ярус Среднего Поволжья и Прикамья; P_{2kz/ur} – пограничный казанско-уржумский интервал, охватывающий терминальные отложения казанского яруса и нижнюю часть уржумского яруса; P₃ – верхний (татарский) отдел перми; + – из соответствующих отложений известно до 2 видов рода; +++ – из соответствующих отложений известно три или более видов рода, cf., ? – достоверность определений. Данные по уржумскому ярусу опущены в связи с плохой изученностью ископаемых растений из этих отложений.

Таксон	P ₂		P ₃
	P _{2kz}	P _{2kz/ur}	
Отдел Bryophyta	+		
Класс Hepaticopsida			
<i>Pelliothallites</i>			+
<i>Thallites</i>			+
Класс Bryopsida			
<i>Protosphagnum</i>			+
<i>Vorcutannularia</i>			+
<i>Intia</i>		cf.	
<i>Palaeosphagnum</i>			+
<i>Arvildia</i>			+
<i>Gomankovia</i>			+
<i>Aristovia</i>			+
<i>Protochryaea</i>			+
<i>Ignatievia</i>			+
<i>Rhizinigerites</i>			+
<i>Viledia</i>			+
<i>Uskatia</i>			+
<i>Servicktia</i>			+++
Отдел Pteridophyta			
Класс Lycopodiopsida			
Порядок Isoetales			
<i>Signacularia</i>	+		

<i>Viatscheslaviophyllum</i>	+		
<i>Sadovnikovia</i>	?		
<i>Takhtajanodoxa</i>			+
<i>Suchonodendron</i>			+
<i>Lepidophylloides</i>			+
Класс Equisetopsida			
Подкласс Bowmanitidae			
<i>Sphenophyllum</i>	+		+
Подкласс Equisetidae			
<i>Paracalamites</i>	+++	+	+
<i>Annularia</i>	+++		+
<i>Annulina</i>	+		+
<i>Phyllothea</i>	+		+
<i>Tchernovia</i>	+		
<i>Paracalamostachys</i>	+		
<i>Calamites</i>	+		
<i>Paracalamitina</i>	+		
<i>Sciadisca</i>	+		
<i>Equisetina</i>	+		
<i>Equisetites</i>		+	?
<i>Neocalamites/Equisetites</i>		+	+
<i>Neocalamites</i>		+	+
<i>Phyllopitys</i>			+
<i>Asterophyllites</i>			+
Класс Polypodiopsida			
Порядок Marattiales			
<i>Asterotheca</i>	+		
<i>Corsinopteris</i>	+		
Порядок Osmundales			
<i>Todites</i>	+		

<i>Thamnopteris</i>	+		
<i>Dvinopteridium</i>			+
Порядок Filicales			
<i>Oligocarpia</i>	+		
Сателлитные роды класса Polypodiopsida			
<i>Pecopteris</i>	+++	+	+
<i>Lobopteris</i>	+		
<i>Prynadaeopteris</i>	+		
<i>Cladophlebis</i>			+
Отдел Pinophyta			
Класс Ginkgoopsida			
Порядок Peltaspermales			
Семейство Peltaspermaceae			
Семенные органы			
<i>Peltaspermum</i>	+		+
<i>Peltaspermopsis</i>	+	+	+
<i>Lopadiangium</i>	+	+	+
<i>Kuvakospermum</i>	+		
<i>Navipelta</i>			+
Листья			
<i>Ustyugia</i>	+	+	+
<i>Odontopteridium</i>	+	+	+
<i>Permocallipteris</i>	+++		
<i>Comia</i>	+		
<i>Compsopteris</i>	+	+	
<i>Lepidopteris</i>			+
<i>Tatarina</i>			+++
<i>Kirjamkenia</i>			+++
<i>Vjaznikopteris</i>			+

<i>Permophyllocladus</i>			+
Сателлитные роды семейства Peltaspermaeae			
<i>Pursongia</i>	+		+++
<i>Zamiopteris</i>	+		
<i>Arnhardtia</i>	+		
<i>Rhaphidopteris</i>	+		+
Семейство Angaropeltaceae			
<i>Phylladoderma</i>	+++	+++	+++
<i>Quasistrobus</i>	+		
<i>Angaropeltis</i>	+	+	?
<i>Praephylladoderma</i>	cf.		
<i>Phylladoderma (Phylladoderma)</i>	+++	+	
<i>Phylladoderma (Aequistomia)</i>		+	+++
<i>Doliostomia</i>		+	+
Порядок Ginkgoales			
Семейство Trichopityaceae			
<i>Mauerites</i>	+		
<i>Biarmopteris</i>	+	+	
Семейство Psugmophyllaceae			
<i>Psugmophyllum</i>	+++		
<i>Bardia</i>	+		
Семейство Karkeniaceae			
<i>Karkenia</i>	+		
<i>Kerpia</i>	+		
Ginkgoales incertae sedis			
<i>Rhipidopsis</i>	+	cf.	+
<i>Sphenobaiera</i>	+		+
<i>Baiera</i>	cf.		+
<i>Ginkgoites</i>	+		

<i>Ginkgophyllum</i>		+	+
Порядок Leptostrobales			
<i>Sphenarion</i>			?
Ginkgoopsida incertae sedis			
<i>Sphenopteris</i>	+		+
<i>Odontopteris</i>	+	+	
<i>Acanthopteridium</i>			+
<i>Stiphorus</i>			+
Класс Cycadopsida			
Порядок Cycadales			
<i>Dioonitocarpidium</i>		+	
Порядок Cycadales (?)			
<i>Taeniopteris</i>	+	+	+
<i>Fefilopteris</i>		?	+
Класс Vojnovskyopsida			
Порядок Vojnovskyales			
Семейство Vojnovskyaceae			
<i>Vojnovskya</i>	+		
<i>Rufloria</i>	+	+	+
<i>Suchoviella</i>	+		
<i>Paravojnovskya</i>		+	
Сателлитные роды порядка Vojnovskyales			
<i>Cordaites</i>	+++	+	+
<i>Crassinervia</i>	+		+
Класс Pinopsida			
Порядок Pinales			
Семейство Walchiaceae			
<i>Concholepis</i>	cf.		
<i>Timanostrobus</i>	+		

<i>Walchia</i>	cf.		
Семейство Voltziaceae			
<i>Voltzia</i>	+		+
<i>Pseudovoltzia</i>	+		?
<i>Archaeovoltzia</i>	+		
<i>Voltziopsis</i>			+
<i>Ulmannia</i>			+
<i>Mutoviaspermum</i>			+
Семейство Sashiniaceae			
<i>Sashinia</i>		+	+
<i>Cargalostrobus</i>		+	
<i>Dvinostrobus</i>			+
Сателлитные роды порядка Pinales			
<i>Quadrocladus</i>	+	+	+++
Pinopsida incertae sedis			
<i>Entsovia</i>	+		?
<i>Slivkovia</i>	+		?
<i>Dicranophyllum</i>	+	cf.	
<i>Steirophyllum</i>	+	+	
Форм-роды вегетативных побегов класса Pinopsida			
<i>Geinitzia</i>		+	+
Форм-роды отдела Pinophyta			
<i>Permotheca</i>	+++	+++	+++
Дисперсные семена			
<i>Nucicarpus</i>	+++	+	+
<i>Samaropsis</i>	+++	+	+
<i>Carpolithes</i>	+	+	+
<i>Cordaicarpus</i>	+++		
<i>Sylvella</i>	+++		

<i>Bardocarpus</i>	+		
<i>Megasylvella</i>	+		
<i>Salpingocarpus</i>			+++
<i>Spermatites</i>			+
<i>Amphorispermum</i>			+
<i>Allicospermum</i>			+

Таблица 6. Результаты расчета устьичного индекса на ископаемых листьях *Phylladoderma (P.) meridionalis* (верхнеказанский подъярус казанского яруса, средняя пермь, Удмуртия).

<i>Phylladoderma (P.) meridionalis</i>						
	Нижняя сторона листа			Верхняя сторона листа		
№	stN	epN	SI	stN	epN	SI
5564/168	33	276	10,7	9	249	3,5
5564/169	54	368	12,8			
5564/171	66	545	10,8			
5564/194-1	13	214	5,7			
5564/194-2	59	433	12,0			
5564/204	28	211	11,7	13	277	4,5
5564/205	25	209	10,7			
5564/212				12	161	6,9
5564/214	50	359	12,2	28	372	7,0
5564/215	11	247	4,3			
5564/217	9	160	5,3	9	161	5,3
5564/219	15	191	7,3			
5564/231	22	236	8,5			
		среднее	9,3		среднее	5,4
		дов.инт	1,7		дов.инт	1,3
		станд.от.	3,0		станд.от.	1,5
		мин	4,3		мин	3,5
		макс	12,8		макс	7,0

Таблица 7. Результаты расчета устьичного индекса на ископаемых листьях *Phylladoderma (P.) arberi* (местонахождение Адзъва, филладодермовая толща тальбейской свиты, верхняя пермь, Печорский бассейн).

<i>Phylladoderma (P.) arberi</i>							
Нижняя сторона листа				Верхняя сторона листа			
№	stN	epN	SI	№	stN	epN	SI
2	31	460	6,3	1	67	1465	4,4
5	40	570	6,6	3	33	644	4,9
8	42	504	7,7	4	30	752	3,8
9	39	575	6,4	6	30	686	4,2
10	36	524	6,4	7	36	683	5
		среднее	6,7			среднее	4,5
		дов.инт	0,5			дов.инт	0,4
		станд.от.	0,6			станд.от.	0,5
		мин	6,3			мин	6,3
		макс	7,7			макс	7,7

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

ТАБЛИЦА I

Морфология *Intia cf. variabilis* Neuburg. а – фрагмент побега, обр. ПИН РАН, № 5563/210; б–г – общая морфология отдельных листьев, б - обр. ПИН РАН, № 5564/91, в - обр. ПИН РАН, №5564/95, г - обр. ПИН РАН, № 5563/195.

ТАБЛИЦА II

Клеточное строение листьев *Intia cf. variabilis* Neuburg. а – участок листа с сохранившейся средней жилкой, обр. ПИН РАН, № 5564/91; б – прорисовка контуров клеток листа (фиг. а) в его верхней части; сохранились средняя жилка и край листовой пластинки с зубцами (указаны стрелками), обр. ПИН РАН, № 5564/91; в – участок листа с сохранившейся средней жилкой, обр. ПИН РАН, № 5564/90; г – прорисовка контуров клеток (фиг. в), обр. ПИН РАН, № 5564/90.

ТАБЛИЦА III

Морфология листьев *Pecopteris* sp. а – фрагмент пера последнего порядка из средней части пера предпоследнего порядка, обр. ПИН РАН, № 5564/158; б – субапикальный фрагмент пера предпоследнего порядка, перышки на апикальных перьях последнего порядка характеризуются большей степенью срастания, обр. ПИН РАН, № 5564/73; в – апикальный фрагмент пера предпоследнего порядка, апикальные перышки срастаются в большей степени, средняя жилка в них становится менее выраженной, обр. ПИН РАН, № 5564/86; г – апикальный фрагмент пера последнего порядка, демонстрирующий большую степень срастания апикальных перышек, обр. ПИН РАН, № 5564/157; д, е – отпечаток и противоотпечаток дваждыперистого фрагмента вайи, на апикальных перьях последнего порядка перышки срастаются в большей степени, обр. ПИН РАН, № 5564/72.

ТАБЛИЦА IV

Фиг. а-д. Фрагменты листьев *Compsopteris olgae* Naugolnykh: а – ложно-непарноперистая верхушка вайи, обр. ПИН РАН № 5564/108; б – основание перышка, перетянутое в анадромной части и низбегающее в катадромной, обр. ПИН РАН № 5564/56; в – фрагмент перышка, обр. ПИН РАН № 5564/180; г – фрагмент пера и трех очередно прикрепленных перышек, у которых основание перетянуто в анадромной части и низбегающее в катадромной, по центру проходит настоящая средняя жилка, обр. ПИН РАН № 5564/67; д – фрагмент перышка, обр. ПИН РАН № 5564/198.

ТАБЛИЦА V

Фиг. а-в. Фрагменты перышек *Compsopteris olgae* Naugolnykh: а – основание перышка с отчетливой средней жилкой, обр. ПИН РАН № 5564/170; общее очертание (б) и детали жилкования (в) перышка, обр. ПИН РАН № 5564/60.

Фиг. г, д. Фрагменты листьев *Compsopteris* sp. А: г – фрагмент рахиса с перышком с перетянутым основанием, обр. ПИН РАН № 5564/69-1; д – фрагмент апикальной части пера, обр. ПИН РАН № 5564/69-2.

ТАБЛИЦА VI

Фиг. а. Морфология листьев *Taeniopteris* sp: фрагмент листа с параллельными жилками, изредка дихотомирующими у средней жилки и слегка загибающимися кверху у края листа, обр. ПИН РАН № 5563/114.

Фиг. б-г. Морфология листьев *Odontopteridium wangenheimii* (Fischer) Gomanov: б – фрагмент пера, перышки сливаются до половины длины, жилкование параллельное, средняя жилка не выражена, верхушки перышек заостренные, обр. ПИН РАН № 5564/153; в – фрагмент пера с продольно исчерченным рахисом и округлыми перышками, налегающими друг на друга, обр. ПИН РАН № 5564/155; г – фрагмент пера, жилкование в перышках густое, жилки параллельные, входят в край листа, обр. ПИН РАН № 5563/88.

ТАБЛИЦА VII

Фрагменты перышек *Ustyugia admurtica* Gomanov, 2008. а – крупный фрагмент неполного перышка, обр. ПИН РАН № 5564/422; б – фрагмент неполного перышка, обр. ПИН РАН № 5564/423; в – фрагмент перышка с волнистым краем, обр. ПИН РАН № 5564/154;

ТАБЛИЦА VIII

Эпидермально-кутикулярное строение листьев *Phylladoderma (P.) meridionalis* Meyen. а, б – изменчивость строения верхней эпидермы листа, эпидермальные клетки формируют более или менее отчетливые ряды, кутикулярное кольцо по краю устьица от почти не выраженного до отчетливого, а - обр. ПИН РАН, № 5564/168, б - обр. ПИН РАН, № 5564/214; в – эпидермис переходного типа, имеющий промежуточные характеристики между верхней и нижней эпидермой листа, обр. ПИН РАН, № 5564/219; г, д – нижняя эпидерма листа, эпидермальные клетки многоугольные изодиаметрические, г - обр. ПИН РАН, № 5564/168, д - обр. ПИН РАН, № 5564/214; е – устьица под большим увеличением, видна ориентация устьиц, обр. ПИН РАН, № 5564/171.

ТАБЛИЦА IX

Кутикулярное строение листьев *Phylladoderma (Aequistomia) aequalis* (?) Meyen. а – характер распределения устьиц на поверхности листа, выделяются устьичные и безустьичные полосы, в правой части фрагмента наблюдается нарушение порядка распределения эпидермальных клеток обр. ПИН РАН, № 5563/350; б – характер эпидермальных клеток и порядок расположения устьиц в устьичных и безустьичных полосах обр. ПИН РАН, № 5564/51; в – строение кутикулы в области устьичной полосы: г, д – строение устьица, г – фокус на наружное отверстие переднего дворика устьица и кутиновое кольцо, д – фокус на погруженных замыкающих и побочных клетках устьица; е – папилла на поверхности эпидермальной клетки. в-е – обр. ПИН РАН, № 5563/350.

ТАБЛИЦА X

Морфология листьев *Phylladoderma* sp. а – фрагмент шпательевидного листа с закругленной верхушкой, обр. ПИН РАН, № 5564/207; б, в – отпечаток фрагмента листа с ямчатой поверхностью, предположительно, на поверхности отпечаталось эпидерма листа, обр. ПИН РАН, № 5564/106; г – сохранившаяся кутикула, обр. ПИН РАН, № 5563/93; д – широкое основание листа с ровным краем, вероятнее всего с отделительным слоем, обр. ПИН РАН, № 5563/158; е – линейный лист с параллельным жилкованием и плоским ровным основанием, обр. ПИН РАН, № 5564/165; ж – следы разреженных параллельных жилок на фрагментарном отпечатке, обр. ПИН РАН, № 5564/223; з – фрагмент крупного листа с параллельными жилками, обр. ПИН РАН, № 5563/162.

ТАБЛИЦА XI

Листья *Doliostomia* sp. а, б – общий вид листа, обр. ПИН РАН, № 5564/103, б – общий вид более крупного листа, обр. ПИН РАН, № 5564/367; в, г – фрагменты дихотомирующего листа, обр. ПИН РАН, № 5564/367, местами видно близкое к линейному жилкование.

ТАБЛИЦА XII

Строение *Angaropeltis* sp. а – пельтатная капсула с сохранившейся ножкой и кутикулой; б – ножка капсулы под более крупным увеличением; в – капсула с сохранившейся кутикулой, а, б – обр. ПИН РАН, № 5563/52; г, д – эпидермально-кутикулярное строение наружной кутикулы капсулы, эпидермальные клетки сильно кутинизированы, устьица редкие, плохой сохранности, в-д – обр. ПИН РАН, № 5564/201.

ТАБЛИЦА XIII

Морфология *Biarmopteris pulchra* Zalessky. а – отпечаток полисперма с сохранившейся кутикулой, от центральной оси отходят веточки, которые могут ветвиться до двух раз, отчетливо видна средняя жилка, обр. ПИН РАН, № 5563/96; б – терминальные веточки, расширяющиеся в апикальной части, с четко выраженными семенными рубцами, обр. ПИН РАН, № 5563/95; в – отмацерированная терминальная веточка, обр. ПИН РАН, № 5564/96; г – семенной рубец на апикальной части терминальной веточки, обр. ПИН РАН, № 5564/96.

ТАБЛИЦА XIV

Фиг. а, б. Морфология листьев *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Goman'kov: а – фрагмент глубоко рассеченного листа с черешком, обр. ПИН РАН № 5564/120; б – краевой фрагмент глубоко рассеченного листа с дихотомически ветвящимися жилками, обр. ПИН РАН № 5564/126.

Фиг. в-д. Морфология листьев *Rhipidopsis* cf. *palmata* Zalessky: в – совмещенное фото отпечатка и противоотпечатка с деталями жилкования, в основании лопасти наблюдаются две жилки, которые сразу дихотомируют, самая базальная часть лопасти не сохранилась, обр. ПИН РАН № 5564/123; г – фрагмент лопасти с надрезанной верхушкой, обр. ПИН РАН № 5564/125; д – сохранившиеся лопасти пальчатого листа, в лопасть входит одна жилка, которая сразу дважды дихотомирует, у боковой лопасти округлая верхушка, у более центральной – надрезанная, обр. ПИН РАН № 5564/124.

ТАБЛИЦА XV

Морфология *Paravojnovskya* sp. а, б – отпечаток и противоотпечаток полисперма, обр. ПИН РАН № 5564/101; в – латеральный вид на полисперм с ножкой, обр. ПИН РАН № 5564/96; г – часть полисперма, моноспермы расположены минимум в два круга, моноспермы внутреннего круга короче, чем наружного, обр. ПИН РАН № 5564/101; д – отпечаток семенного рубца на моносперме внешнего круга, представленный углублением, которое окружено подковообразным возвышением, обр. ПИН РАН № 5564/101; е – предположительно, отпечаток семенного рубца на моносперме внутреннего круга, представленный возвышением на кутикуле, которое может соответствовать углублению на отпечатке (как, например, на фиг. д), обр. ПИН РАН № 5564/101.

ТАБЛИЦА XVI

Морфология полиспермов *Sashinia antiqua* (Gomankov) Gomankov. а – простой полисперм с семенами, сохранившимися в прикреплении субапикально абаксиально, стерильные чешуи в основании полисперма отсутствуют, обр. ПИН РАН № 5564/47; б, в – часть полисперма без сохранившихся семян, кончики моноспермов загибаются на абаксиальную сторону, образуя капюшон, б – обр. ПИН РАН № 5564/45, в – обр. ПИН РАН № 5564/48; г – фрагмент полисперма с апикально расширяющимися моноспермами, обр. ПИН РАН № 5564/44.

ТАБЛИЦА XVII

Детали строения *Sashinia antiqua* (Gomankov). Gomankov. а – апикальная часть полисперма с сохранившимися в прикреплении семенами; б–д – полиспермы с инвертированными семенами, прикрепленными абаксиально субапикально, терминальная часть моносперма формирует капюшон; е – фрагмент кутикулы с устьищем; ж – фрагмент кутикулы с папиллой заостренно-овальной формы. а-ж – обр. ПИН РАН № 5564/47.

ТАБЛИЦА XVIII

Остатки облиственных побегов *Geinitzia* sp. а, б – общий вид побега с отходящими осями второго порядка, обр. ПИН РАН № 5564/238, отпечаток и противоотпечаток; в – пучки листьев на осях первого порядка, обр. ПИН РАН № 5564/238; г – прикрепление листьев к осям второго порядка, обр. ПИН РАН № 5564/238; д – игловидные листья, обр. ПИН РАН № 5564/239.

ТАБЛИЦА XIX

Фрагменты дихотомически ветвящихся листьев *Dicranophyllum* cf. *cullarovense* Zalesskij. а – основание крупного листа с одной сохранившейся дихотомией, наблюдаются дополнительные жилки или дорзальные желобки, обр. ПИН РАН № 5564/156; б – фрагмент листа с сохранившимися дополнительными жилками или дорзальными желобками, обр. ПИН РАН № 5564/161; в – фрагмент дважды дихотомически делящегося листа, обр. ПИН РАН № 5564/191; г – предположительно, также фрагменты дважды дихотомирующего листа *D.* cf. *cullarovense*, обр. ПИН РАН № 5564/409; д – фрагмент листа, одна из лопастей не дихотомирует, а разделяется на три доли, обр. ПИН РАН № 5564/37.

ТАБЛИЦА XX

Морфология пыльцевых органов *Permotheca sardykensis* Zalessky и извлеченных из них

пыльцевых зерен: а, б – общий вид синангиев: а – обр. ПИН РАН, № 5564/6, б – обр. ПИН РАН, № 5563/219; в – тонкие продольные морщинки (стрелка) на поверхности спорангиев, обр. ПИН РАН, № 5563/226А; г – пыльцевые зерна в спорангии, обр. ПИН РАН, № 5563/226А; д, е – пыльцевые зерна с редуцированными воздушными мешками (стрелка), обр. ПИН РАН, № 5563/226А; Удмуртия, местонахождения Костоваты (колл. № 5563) и Чепаниха (колл. № 5564); верхнеказанский подъярус казанского яруса.

ТАБЛИЦА XXI

Морфология пыльцевых органов *Permotheca disparis* (Zalessky) Naugolnykh и извлеченных из них пыльцевых зерен: а – синангий в латеральном положении с разрывом вдоль ребер (стрелка), который может указывать на способ вскрывания спорангия, обр. ПИН РАН, № 5563/23; б – синангий в абаксиальном положении, демонстрирующий высокую изменчивость размеров спорангиев в пределах одного синангия, ПИН РАН, № 5563/74; в, д – обр. ПИН РАН, № 5563/73: в – синангий в абаксиальном положении, д – прикрепительный рубец; г – синангий *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh, удовлетворяющий диагнозу *P. colovratica* Naugolnykh, обр. ПИН РАН, № 5563/20; е – пыльцевое зерно типа *Vesicaspora* Schemel, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/60; ж – вероятно, заносное пыльцевое зерно типа *Alisporites* Daugherty, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/20; з – пыльцевые зерна типа *Piceapollenites* Potonié, извлеченные из обр. ПИН РАН, № 5563/77; Удмуртия, местонахождения Костоваты и Чепаниха; верхнеказанский подъярус казанского яруса.

ТАБЛИЦА XXII

Фиг. а–е. Морфология пыльцевых органов *Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomanov и извлеченных из них пыльцевых зерен: а – компактный синангий в латеральном положении с выраженным плоским прикрепительным рубцом, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/33; б – широко раскрытый синангий с заостренными верхушками спорангиев и плохо выраженным местом прикрепления, соответствующий второму морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/34; в – синангий с тонкими продольными нерегулярными складками на поверхности спорангиев, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/84; г–е – обр. ПИН РАН, № 5563/69: г – синангий промежуточного морфотипа; д – папиллы на поверхности спорангия, СЭМ; е – пыльцевые зерна из спорангия *P. vesicasporoides*: слева типа *Pityosporites* (Seward) Manum (Pt), справа типа *Vesicaspora* Schemel (Ves); Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхнеказанский подъярус казанского яруса.

ТАБЛИЦА XXIII

Морфология *Permotheca* (?) *musiformis* Forarponova et Karasev: а, б – голотип ПИН РАН, № 5563/3: а – общий вид синангия с сохранившейся в основании цепочкой смоляных телец (стрелка); б – смоляные тельца и отпечатки выпавших смоляных телец в основании синангия; в – общий вид синангия, обр. ПИН РАН, № 5563/6; г – синангий в адаксиальном положении, обр. ПИН РАН, № 5563/5; д, е – обр. ПИН РАН, № 5563/7: д – общий вид синангия; е – основание синангия с сохранившимся участком ожелезненных тканей (возможно, плацента, отмечена стрелкой) и хорошо выраженной продольной ребристостью на поверхности спорангиев; Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхнеказанский подъярус казанского яруса.

ТАБЛИЦА XXIV

Строение *Nucicarpus* sp. а – семя с оттянутой верхушкой и закругленным основанием; б – апикальная часть семени с оттянутой верхушкой, эписперм узкий, тонкоморщинистый, ядро семени мелкоямчатое; в – предположительно, отпечатки клеток, крупные четырехугольные клетки, собранные в ряды покрывали интегумент. Обр. ПИН РАН, № 5564/186.

ТАБЛИЦА XXV

Морфология семян *Samaropsis* sp. а – продольно асимметричное семя, обр. ПИН РАН № 5564/187; б – верхушка семени, эписперм узкий, продольно-морщинистый, ядро мелкоямчатое, ушки некрупные, загибающиеся внутрь, между ними треугольная выемка, обр. ПИН РАН № 5564/187, противоотпечаток; в, г – отпечатки семян грушевидной формы, в – обр. ПИН РАН № 5564/191, г – обр. ПИН РАН № 5564/190; д – прорисовка морфологии семени Таб. XXV, в; е – прорисовка морфологии семени Таб. XXV, а; ж – прорисовка деталей морфологии верхушки семени Таб. XXV, а, б.

ФОТОТАБЛИЦЫ

ТАБЛИЦА I



ТАБЛИЦА II

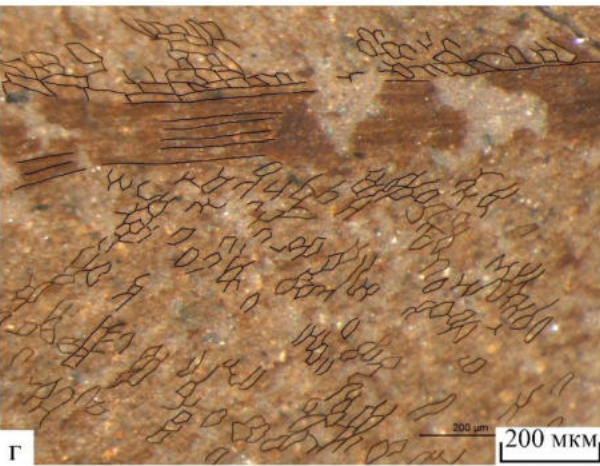
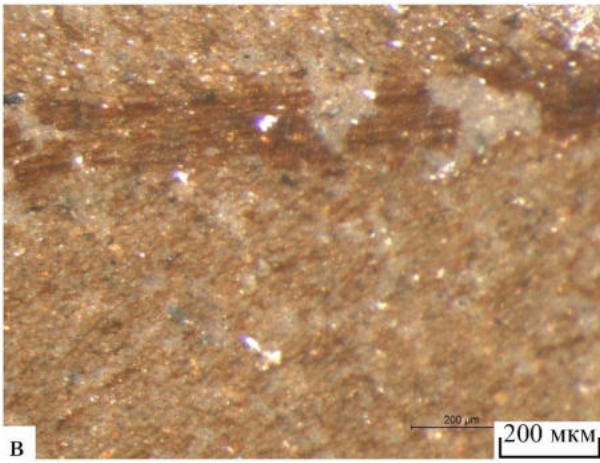


ТАБЛИЦА III

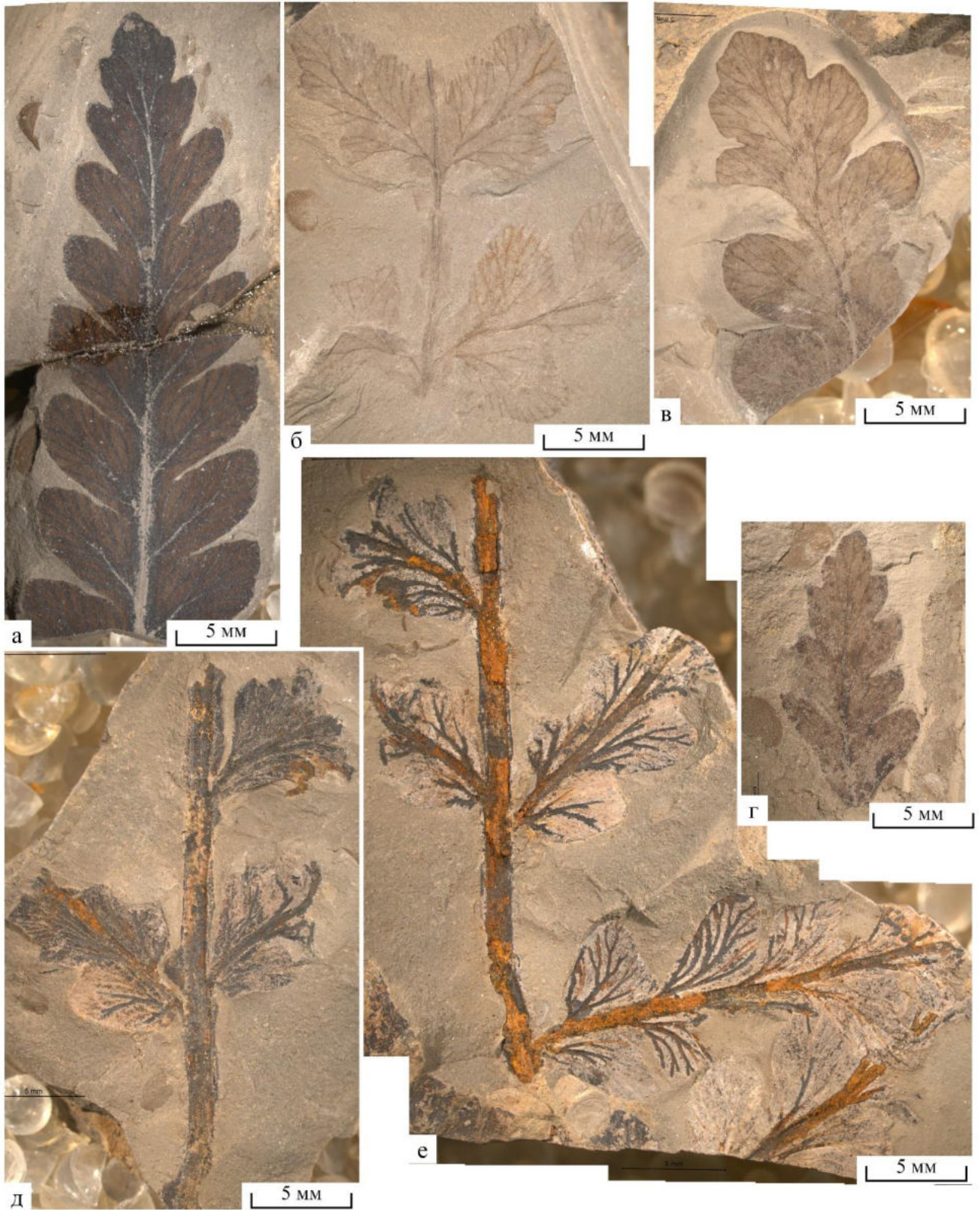


ТАБЛИЦА IV

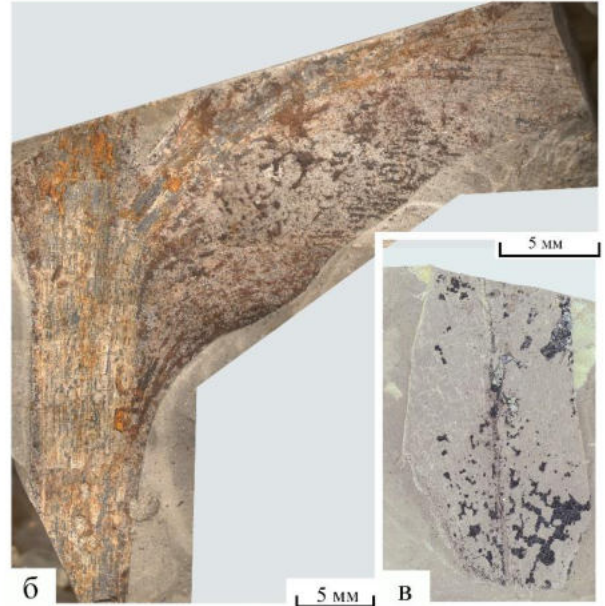
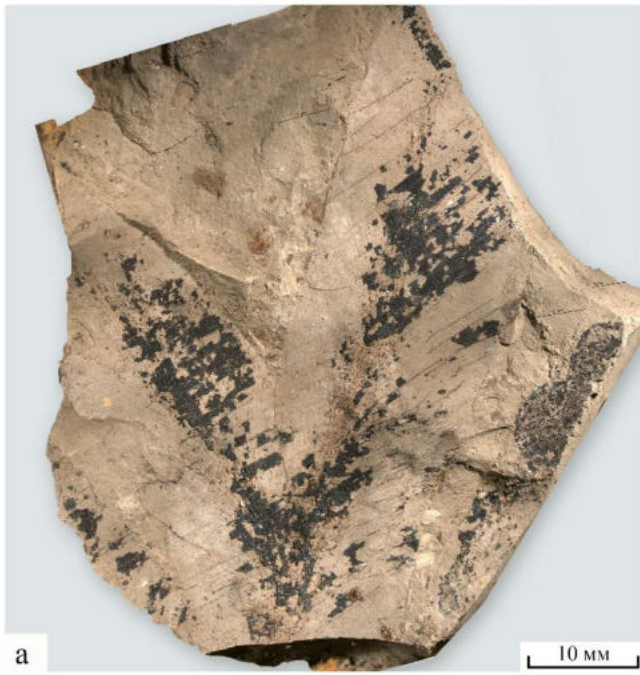


ТАБЛИЦА V



а

10 мм



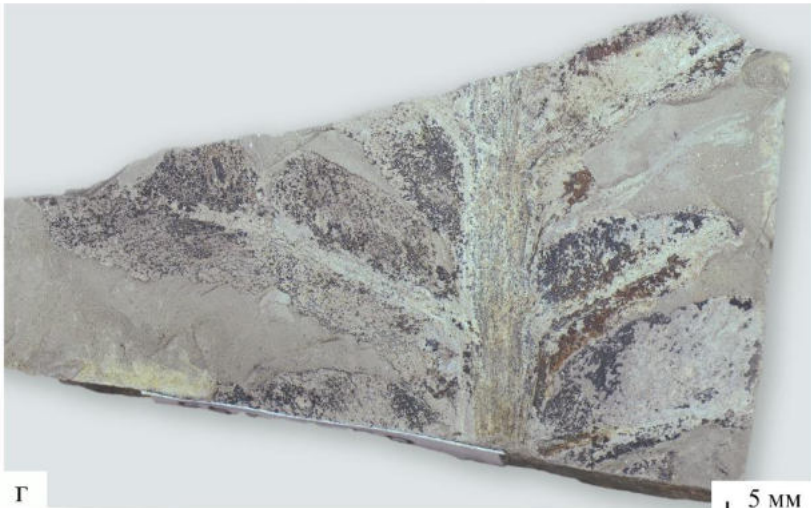
б

10 мм



в

2 мм



г

5 мм



д

5 мм

ТАБЛИЦА VI

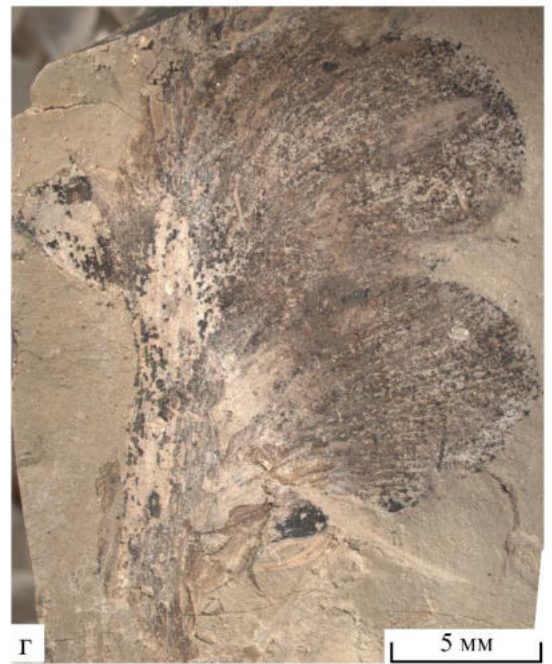


ТАБЛИЦА VII

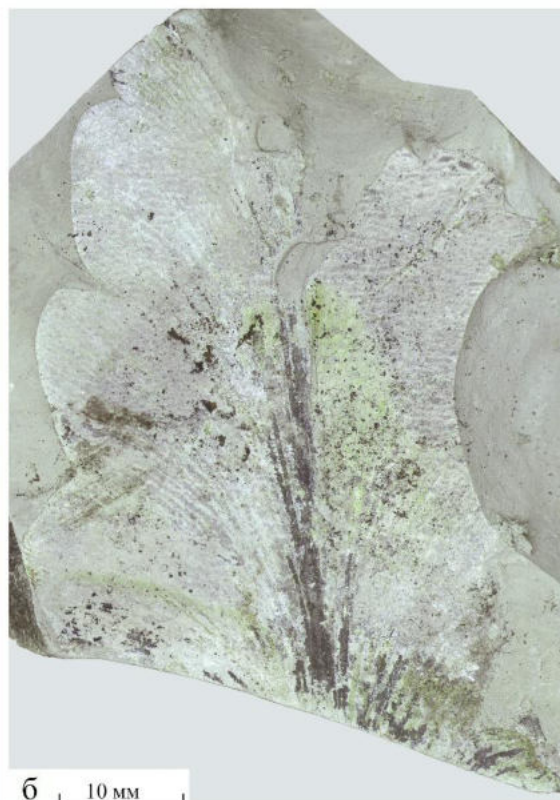


ТАБЛИЦА VIII

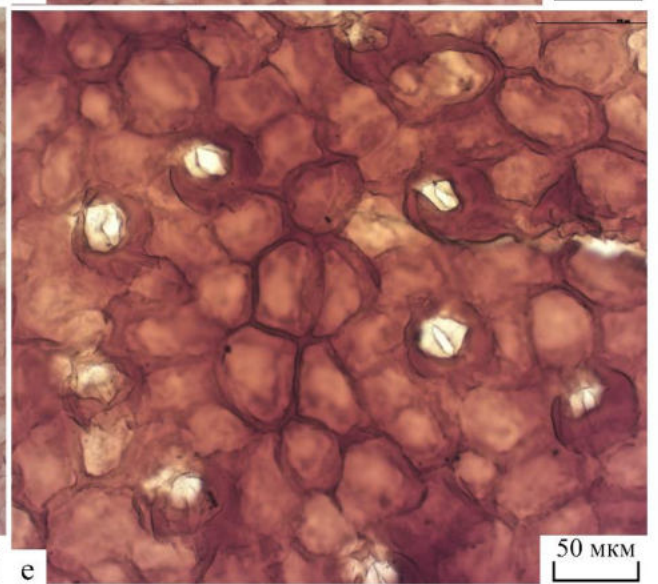
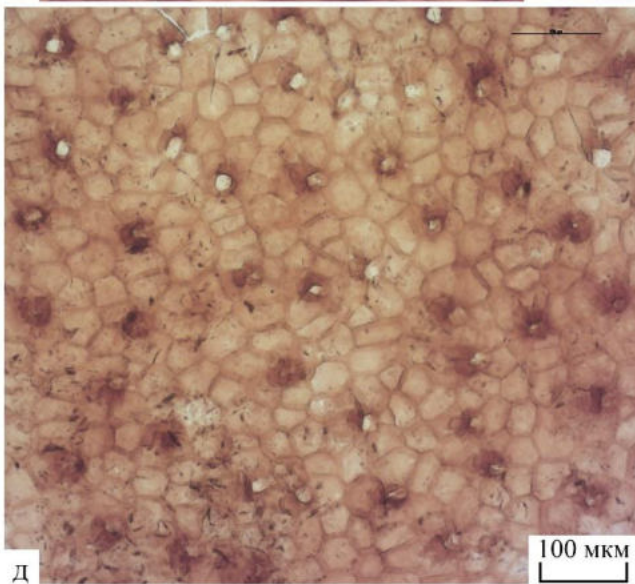
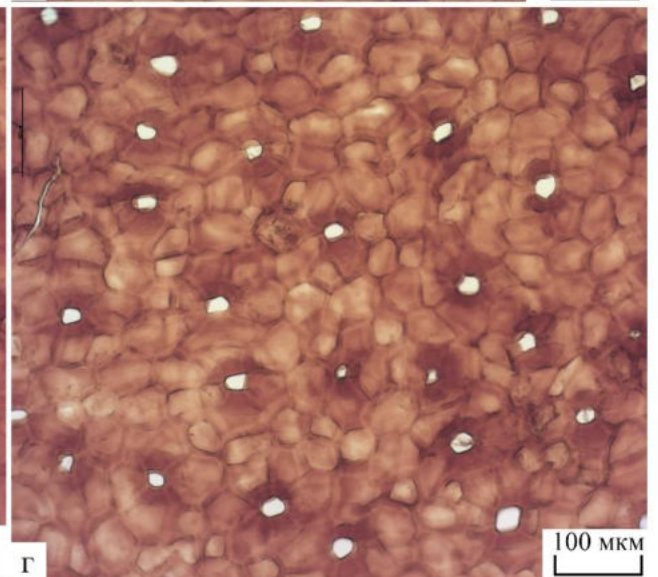
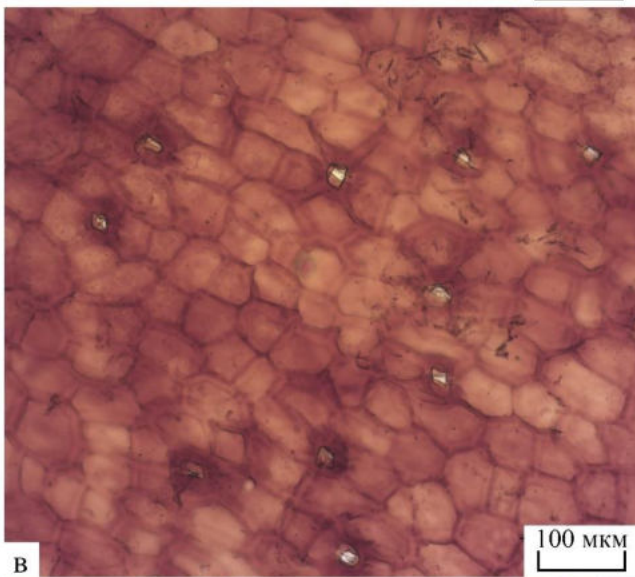
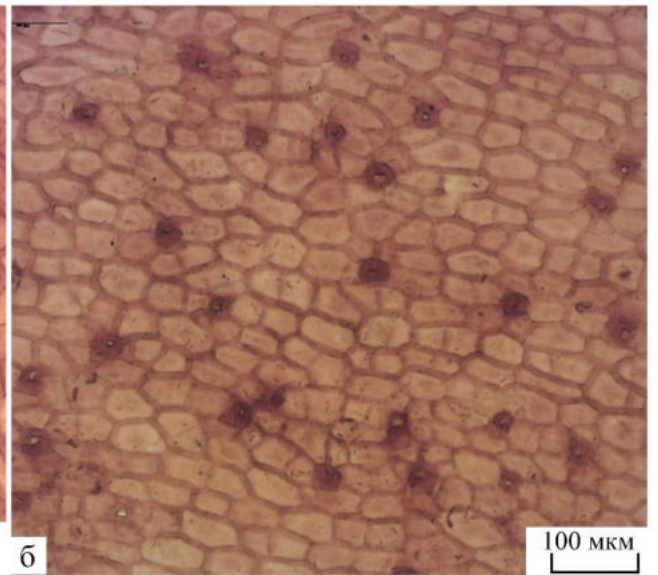
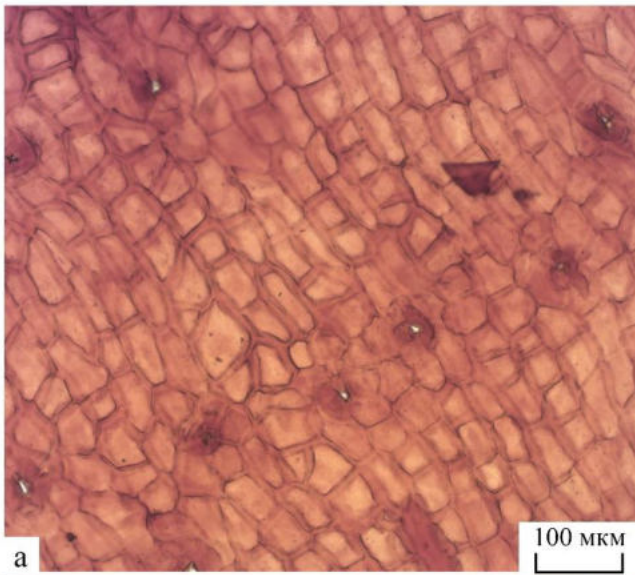


ТАБЛИЦА IX

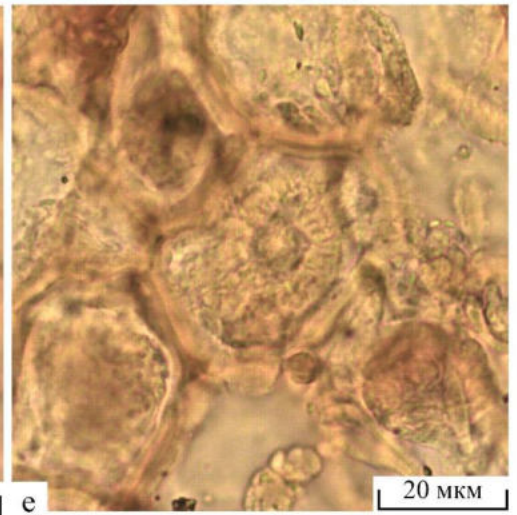
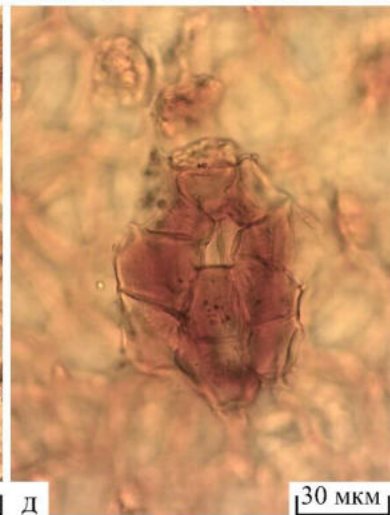
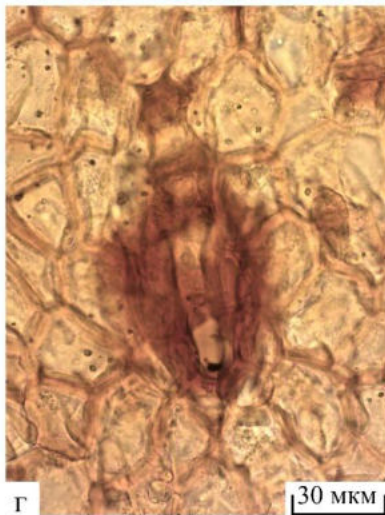
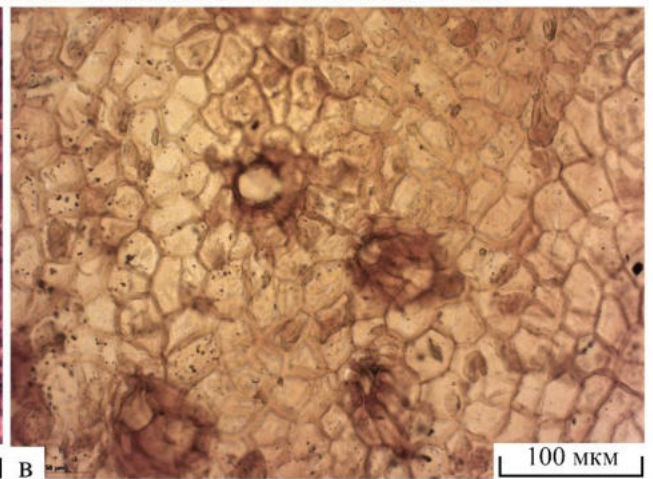
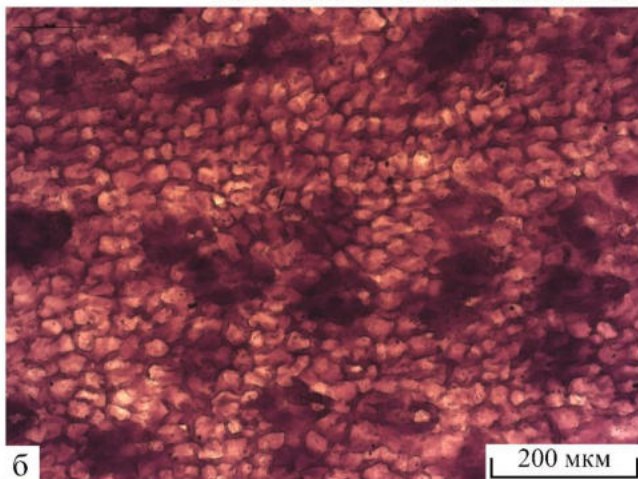
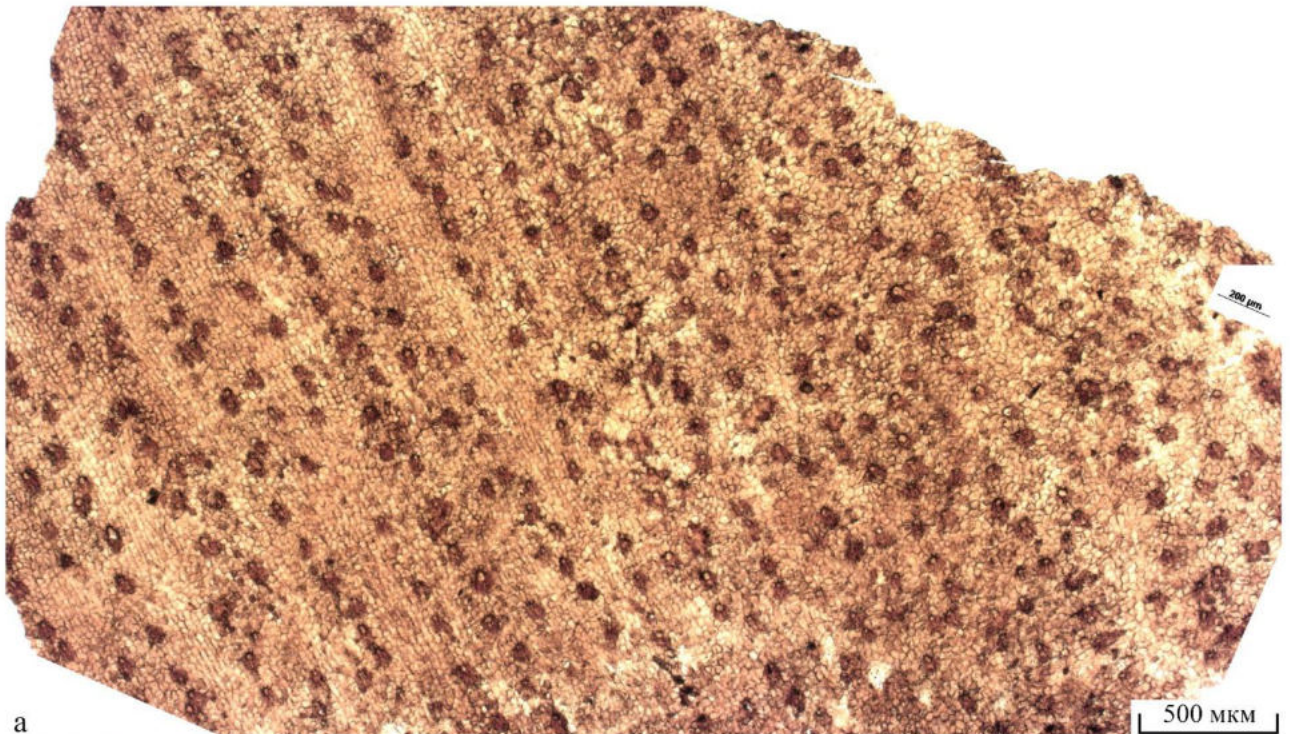


ТАБЛИЦА X



ТАБЛИЦА XI



ТАБЛИЦА XII

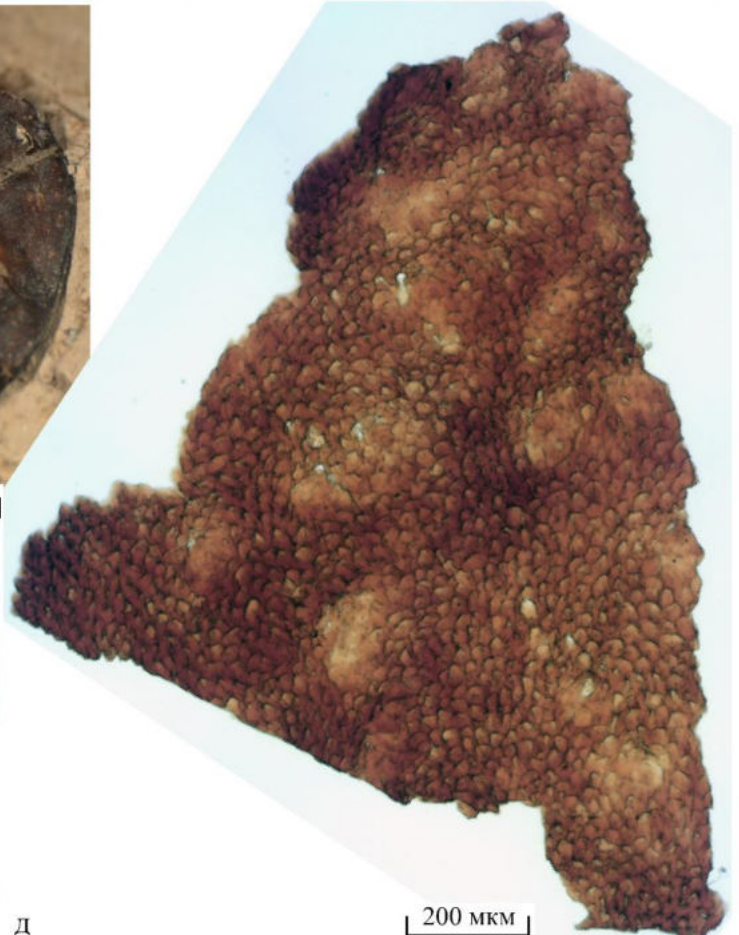
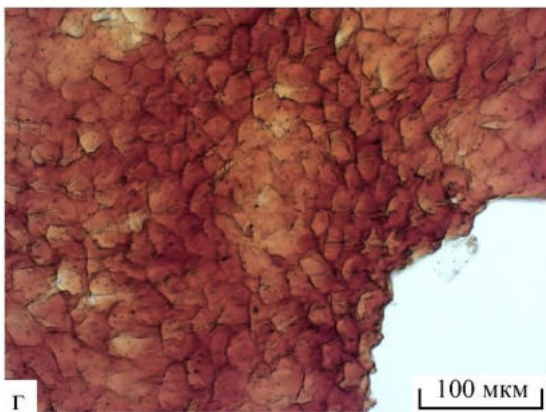


ТАБЛИЦА XIII

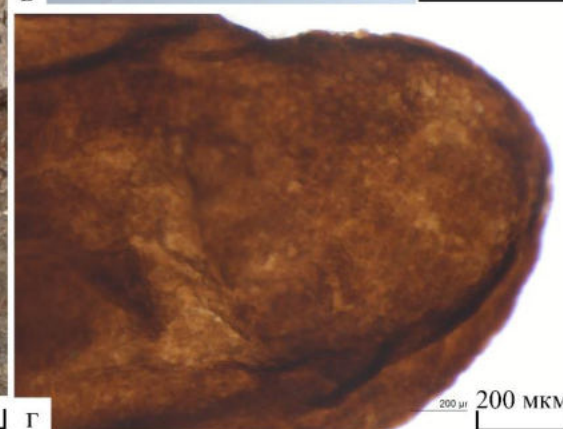


ТАБЛИЦА XIV



ТАБЛИЦА XV

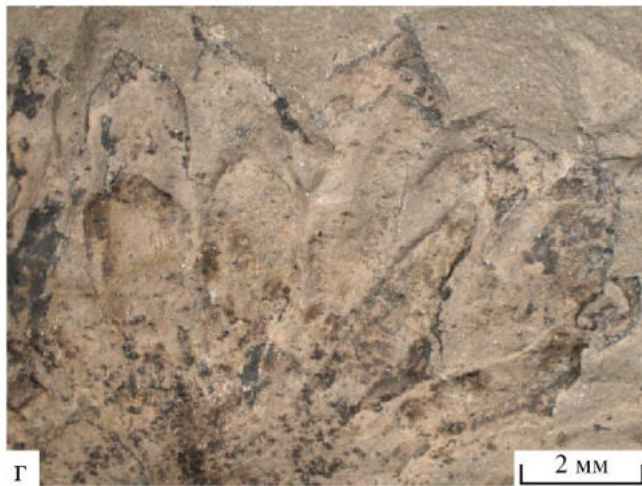
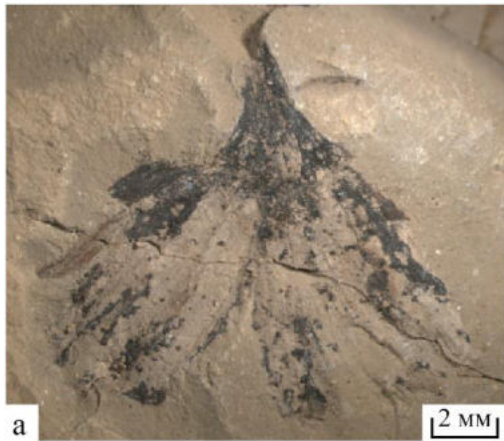


ТАБЛИЦА XVI



ТАБЛИЦА XVII

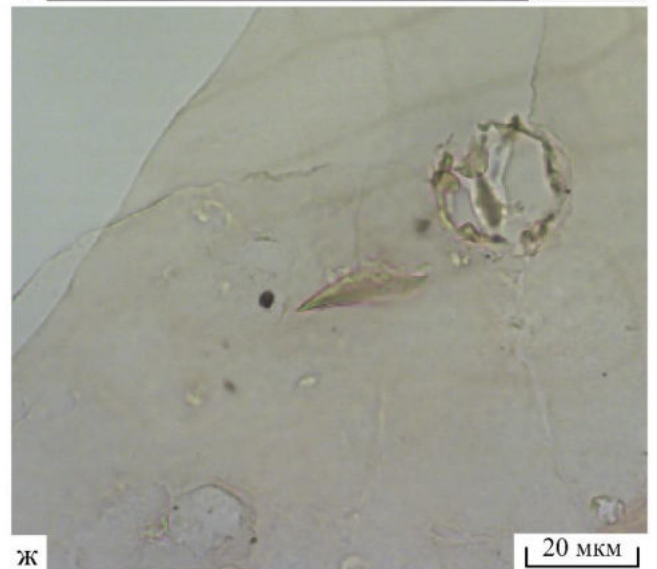
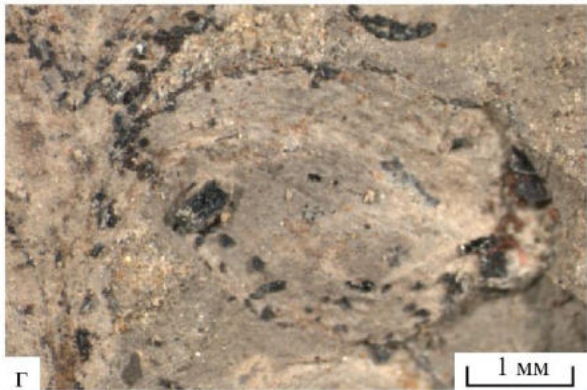
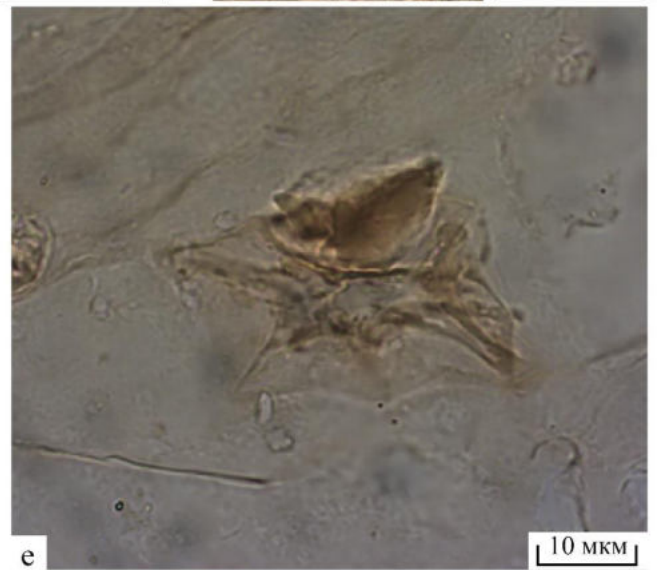
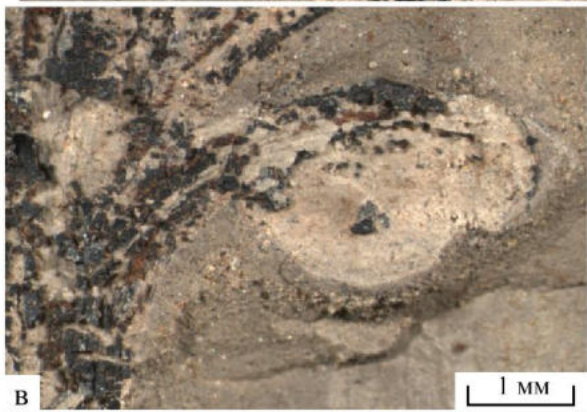


ТАБЛИЦА XVIII

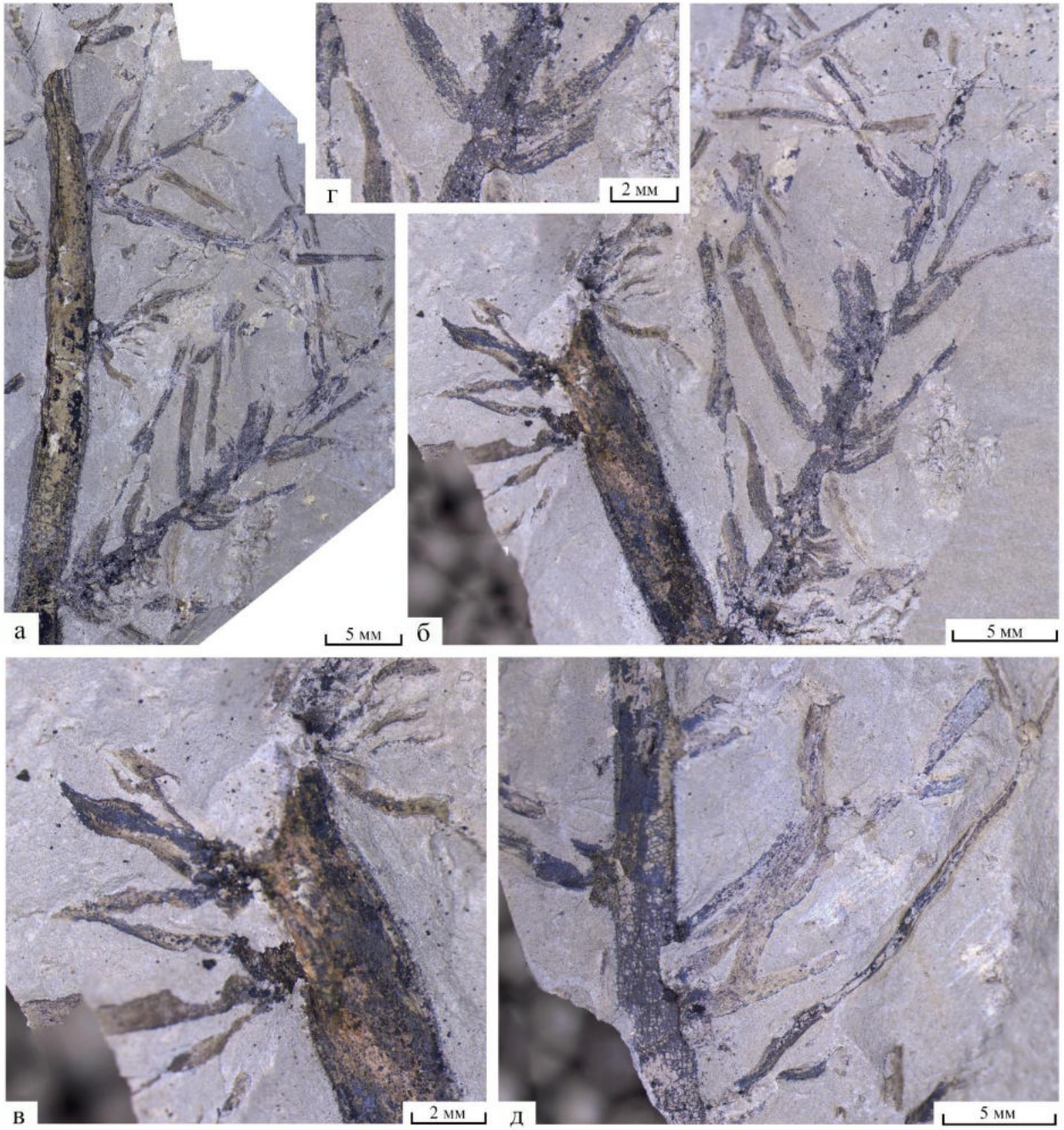


ТАБЛИЦА XIX

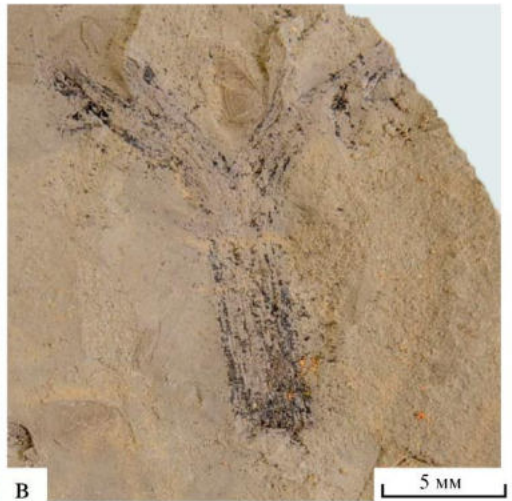


ТАБЛИЦА XX

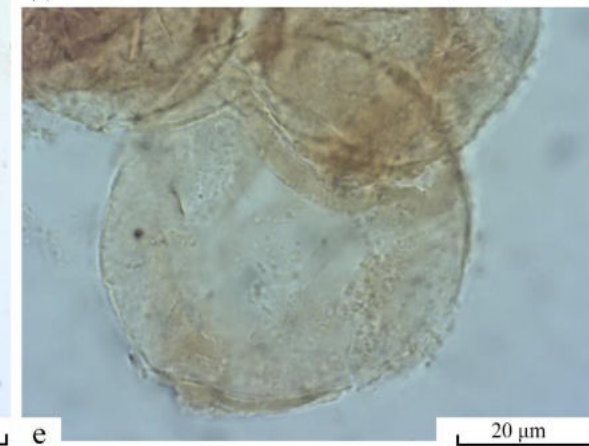
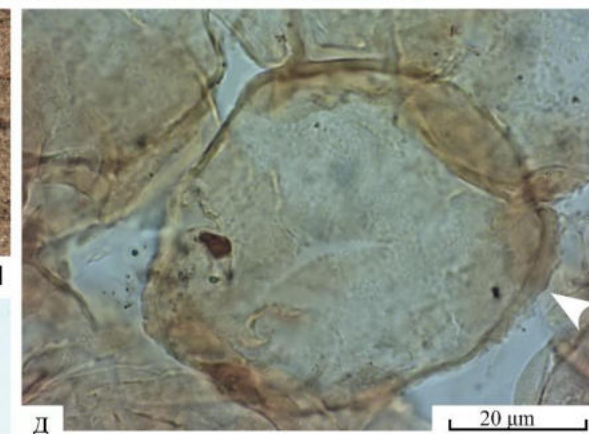
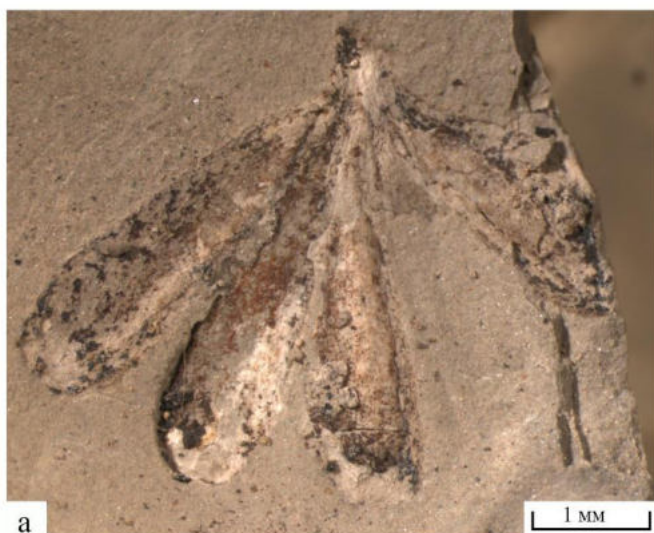


ТАБЛИЦА XXI

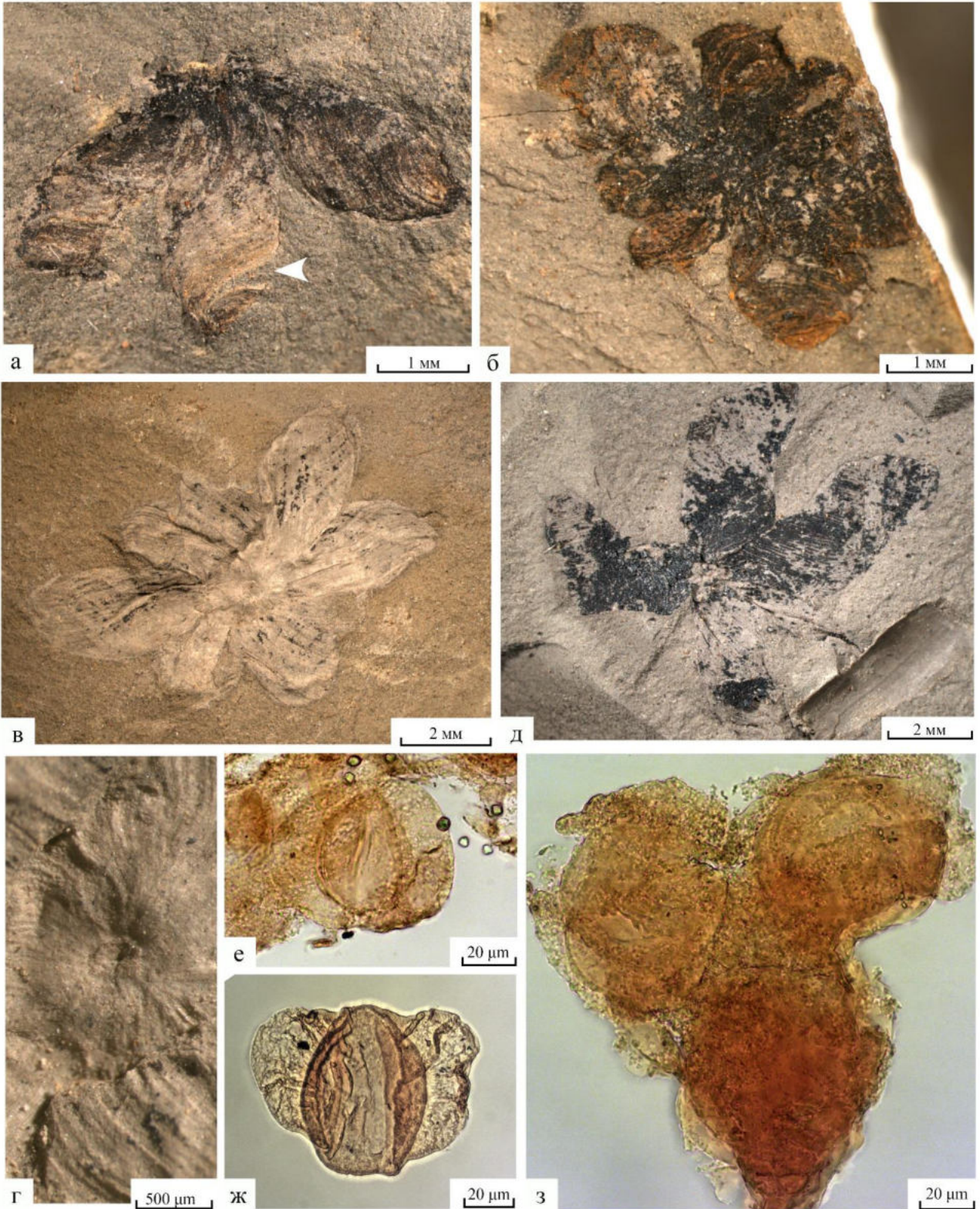


ТАБЛИЦА XXII

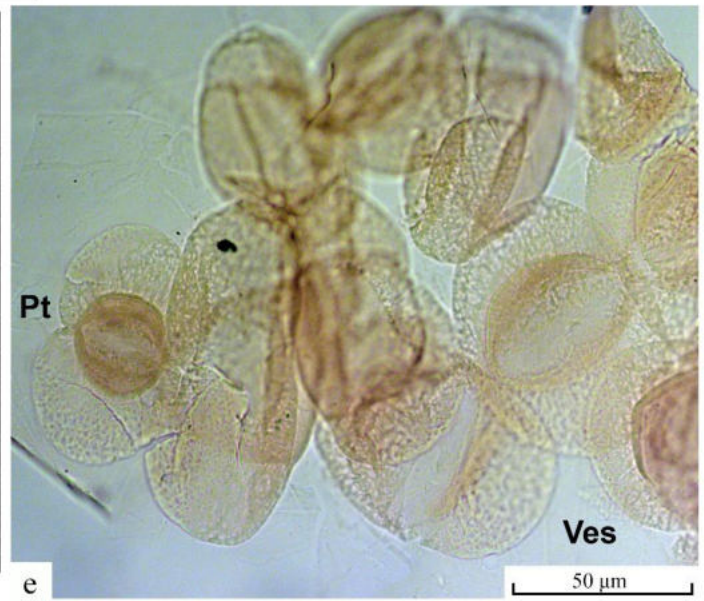
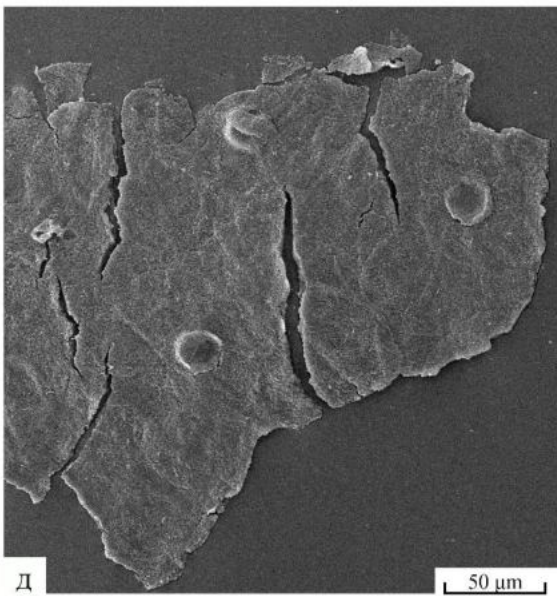
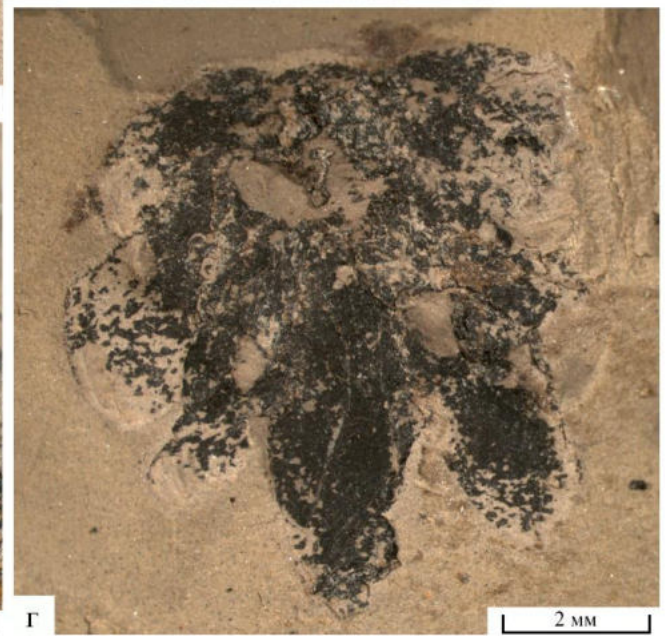
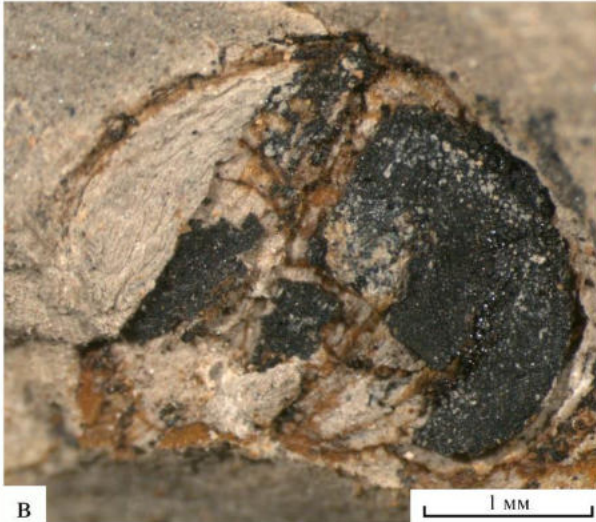
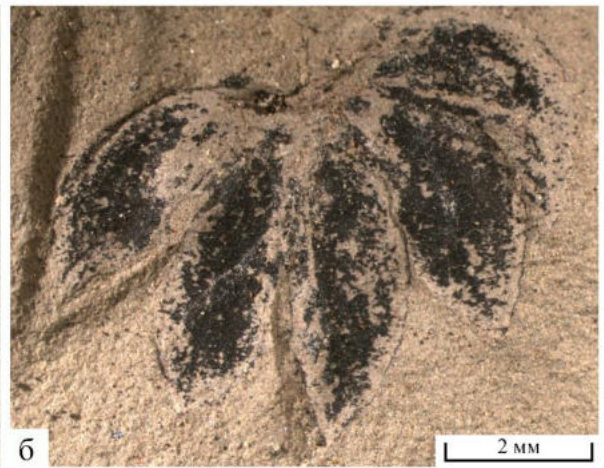
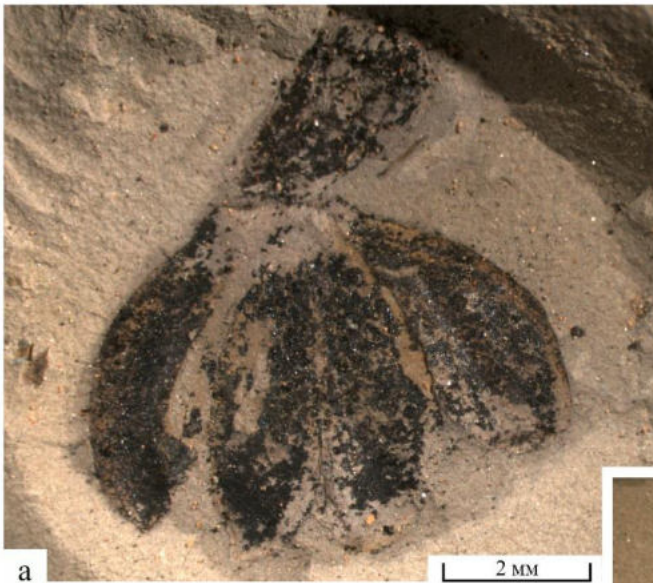


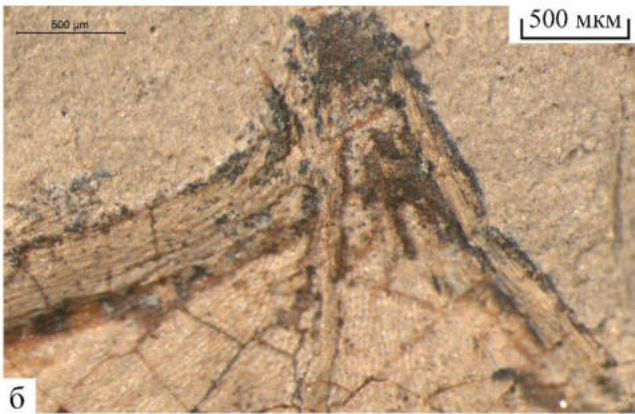
ТАБЛИЦА XXIII



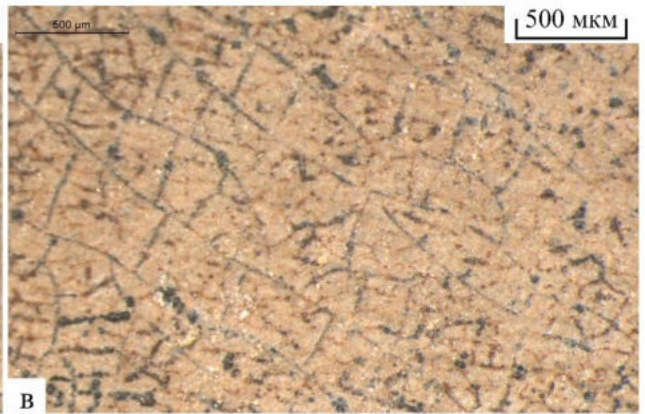
ТАБЛИЦА XXIV



а



б



В

ТАБЛИЦА XXV

