

ВЯЗНИКОВСКАЯ ФЛОРА И ПРИРОДА ПЕРМО-ТРИАСОВОГО ВЫМИРАНИЯ

С.В. Наугольных

Вымирание как морских, так и наземных организмов на рубеже палеозойской и мезозойской эр, выразившееся в исчезновении около 90% видов в море [Raup, 1979] и не менее 80% видов на суше и сопровождавшееся серьезными и глубокими изменениями в структуре экосистем, в последние годы привлекло к себе внимание многих исследовательских групп [Call et al., 1998; Egwin, 1995; 1996a, б; Maxwell, 1992; Poort et al., 1997; Retallack, 1995; Schubert, Bottjer, 1995; Stanley, Yang, 1994; Teichert, 1990; Visscher et al., 1996; Wang, 1993; 1996b; Wignall, 1996; Wignall, Hallam, 1992; Wignall, Twitchett, 1997; Сенников, 2004] и др. К сожалению, в мире не так много регионов, где есть непрерывные разрезы континентальных отложений верхней перми и нижнего триаса. Учитывая характер седиментации в континентальных условиях, возможность присутствия скрытых перерывов в имеющихся разрезах, а также фаціальную неоднородность последних, изучение характера изменения наземной биоты в пермо-триасовом интервале сопровождается особенно большими трудностями. Из сравнительно полных континентальных стратиграфических последовательностей пермо-триасовых отложений, относительно хорошо охарактеризованных органическими остатками, следует назвать формацию Карру в южной Африке, ряд разрезов, располагающихся в Австралии [Retallack, 1980] и Антарктиде [Retallack, Krull, 1999], северной части Китая; наиболее представительный разрез переходных пермо-триасовых отложений в этом регионе – Даланкоу [Yang et al., 1986].

Последовательность пермо-триасовых отложений Русской платформы считалась неполной, поскольку предполагалось, что самые молодые пермские отложения, соответствующие части лопинского отдела современной международной стратиграфической шкалы пермской системы, в этом регионе отсутствуют [Граница..., 1998]. Однако благодаря исследованиям последних лет выяснилось, что лопинский интервал представлен на Русской платформе отложениями, охарактеризованными многими важными для стратиграфии континентальных отложений группами флоры и

фауны. Ранее эти отложения относились либо к татарскому ярусу (его самому верхнему горизонту – вязниковскому [Шишкин, 1990], разрезы Вязники и Гороховец), либо к нижнему триасу – разрез Недуброво [Krassilov et al., 1999; Losovsky et al., 2001].

В соответствии с современными представлениями, отложения, вскрытые в разрезах Вязники, Гороховец, Недуброво, а также в разрезе Пурлы (верхнее течение р. Пижмы, бассейн р. Вятки) [Граница..., 1998], залегают над вятским горизонтом татарского яруса и перекрываются отложениями нижнего триаса с остатками лабиринтодонтов *Tupilakosaurus*. Присутствие в ряде местонахождений разреза Вязники прекрасно сохранившихся растительных остатков позволяет дополнить имеющуюся эволюционную последовательность пермо-триасовых флор этого региона [Meуen, 1982; Есаулова, 1998] очень важным звеном. Вязниковская флора Русской платформы – последняя пермская флора, существовавшая на этой территории и отражающая характер экосистем, находившихся в преддверии пермо-триасового кризиса.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Палеонтологического института РАН В.В. Буланову, В.К. Голубеву, Ю.М. Губину и А.Г. Сенникову за предоставленные для изучения материалы, В.Р. Лозовскому за обсуждение полученных результатов, Н.В. Горьковой (Геологический институт РАН) за техническую помощь в изучении кутикул и спор под электронным сканирующим микроскопом *CamScan*, а также А.А. Окуневу (Геологический институт РАН) за фотографирование некоторых образцов.

Материал и методика

Растительные остатки, послужившие материалом для настоящего исследования, были собраны автором летом 2004 г. во время совместных полевых исследований с сотрудниками Палеонтологического института РАН В.В. Булановым, В.К. Голубевым и Ю.М. Губиным. Отдельные образцы из тех же местонахождений были переданы автору В.К. Голубевым и А.Г. Сенниковым. Общее коли-

чество имеющихся остатков ископаемых растений вязниковской флоры составляет не менее 100 экземпляров; точный учет материала невозможен, поскольку в некоторых случаях порода просто переполнена дисперсными кутикулами и другими растительными остатками (табл. I, 8). Растительные остатки представлены фитолеймами и отпечатками. Иногда встречаются слабо ожелезненные фрагменты побегов и древесины. Фитолеймы мацерировались в концентрированной азотной кислоте без добавления бертолетовой соли, поскольку растительные остатки в значительной мере испытали естественную мацерацию во влажных, слабо литифицированных аргиллитах. После обработки в растворе аммиака и промывки в дистиллированной воде полученные кутикулы монтировались в постоянные препараты с глицерин-желатиновой средой для изучения в оптическом микроскопе, а также на предметные столики для изучения в сканирующем электронном микроскопе. Для этого предметный столик покрывался тонким слоем акрилового клея. После слабого подсыхания клея к поверхности столика прижимались фрагменты кутикулы, которые затем выравнивались с помощью препаровальной иглы под бинокляром. Особое внимание уделялось тому, чтобы была экспонирована и внутренняя, и внешняя поверхность кутикулы, принадлежавшей одному виду растения.

Стратиграфический очерк

Изученные местонахождения приурочены к средней (сероцветной) пачке Вязниковского разреза, представленного несколькими обособленными обнажениями, получившими свои собственные названия: Быковский Овраг, Быковка, Соковка, Вязники-1, Вязники-2, Балымотиха (рис. 1, 2). Во многих из указанных обнажений были найдены дисперсные кутикулы, принадлежавшие высшим растениям, однако растительные остатки, хорошо сохранившиеся на макроморфологическом уровне, были найдены в двух обнажениях - Соковка и Балымотиха.

Общая последовательность верхнепермских отложений Вязниковского разреза представляется автору следующим образом. Нижняя пачка, сложенная желтыми или охристо-красноватыми песками с редкими плотными песчаниковыми стяжениями, имеет видимую мощность около 6 м. Наиболее хорошо эта пачка наблюдается в обнажениях Вязники-2 (северо-восточная окраина г. Вязники, у смотровой площадки), а также Вязники-1 (в промоине напротив старого раскопа Б.П. Вьюшкова). Вторая (средняя) пачка сложена линзовидными телами сероцветных глин и слабо ли-

тифицированных аргиллитов с растительными остатками. В сероцветные линзы врезаны песчаные линзы с прослоями гравелитов в основании. В этих линзах встречаются остатки тетрапод вязниковского комплекса *Dvinosaurus egregius* Shishkin, *Elginia* sp., *Bystrowiana permira* Vjushkov, *Uralerpeton tverdochlebovae* Golubev, *Archosaurus rossicus* Tatarinov, *Moschowia* *whaitsia* vjuschkovi Tatarinov, *Whaitsiidae* idet., *Dicynodontidae* gen. idet. [Ивахненко и др., 1997; Голубев и др., 2005]. Мощность пачки сероцветных глин меняется от 0 до 2,5 м (в обнажении Балымотиха). Наиболее крупная костеносная линза расположена в обнажении Соковка. Максимальная мощность песков линзы составляет 2,5 м. Выше располагается третья (верхняя) пачка Вязниковского разреза, сложенная красными и оранжево-красными песками и алевропелитами, иногда характерного кирпичного оттенка. Мощность этой пачки составляет не менее 20 м.

Тафономические особенности изученных местонахождений

Все изученные растительные остатки приурочены к сероцветным линзам, сложенным глинистыми отложениями. В местонахождении Соковка вмещающие глины тонкозернистые, тонкослоистые, в выветрелом состоянии легко разбиваются на плитки. На глубине 1–2 метра от поверхности обнажения они становятся пластичными, влажными, с трудом раскалываются по плоскостям наслонения. Растительные остатки в местонахождении Соковка представлены относительно крупными фрагментами побегов, листьями (представительными фрагментами или даже практически целыми листьями), репродуктивными органами (встречаются как отдельные органы – стробилы, семенные диски, – так и их собрания, например, кистевидные и головчатые собрания семенных дисков), отдельными семенами. Размер остатков может составлять 8–10 см по максимальному измерению. Растительные остатки встречаются относительно редко, изредка вместе с ними присутствуют остатки насекомых. В среднем, один крупный растительный фрагмент попадает на 1 м² вскрытой поверхности напластования. В местонахождении Балымотиха ситуация прямо противоположная: растительные остатки представлены, как правило, мелкими фрагментами, максимальный размер которых редко превышает 1 см, но при этом они часто образуют массовые скопления растительного детрита (табл. I, 8). При этом отчетливо видно, что растительные фрагменты ориентированы своими длинными осями в одном направлении.

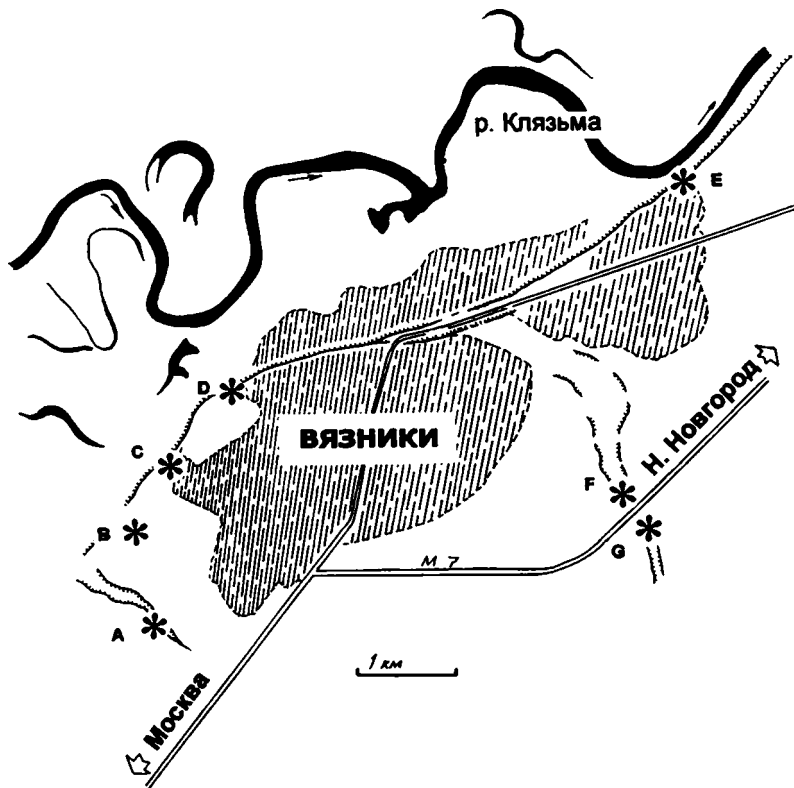


Рис. 1. Расположение основных обнажений Вязниковского разреза (отмечены астерисками). А – Быковский овраг; В – Быковка; С – Соковка; D – Вязники-1 (напротив раскопа Вьюшкова); Е – Вязники-2 (смотровая площадка); F – Балымотиха (северное обнажение); G – Балымотиха (южное обнажение). Длина масштабной линейки – 1 км.

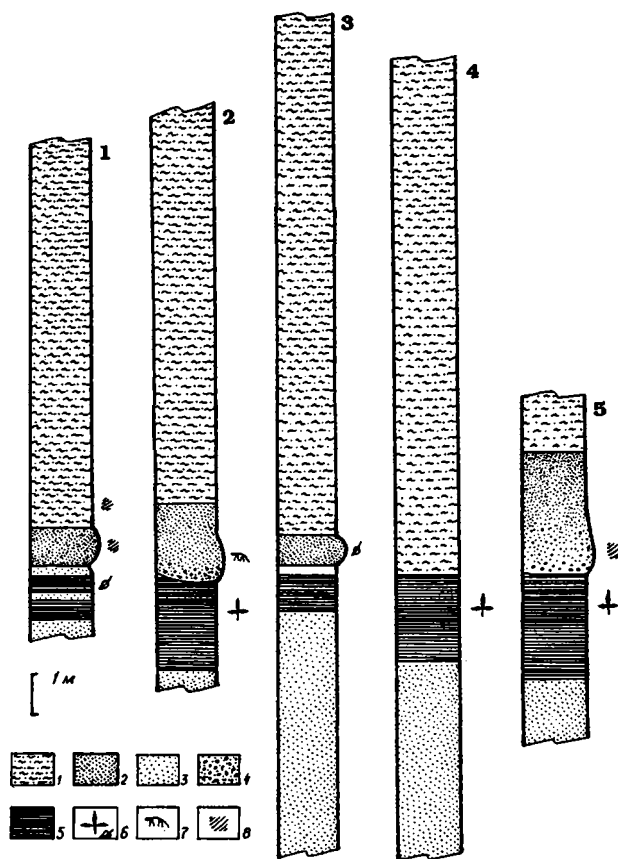


Рис. 2. Стратиграфические колонки основных обнажений Вязниковского разреза. 1 – Быковский овраг, 2 – Соковка, 3 – Вязники-2 (смотровая площадка), 4 – Вязники-1 (промоина напротив раскопа Вьюшкова), 5 – Балымотиха. Длина масштабной линейки – 1 м.

Условные обозначения: 1 – рыхлые алевропелиты; 2, 3 – пески и песчаники, плотные (2) и рыхлые (3); 4 – гравелиты и конгломераты; 5 – глины и аргиллиты; 6 – местонахождения растительных остатков, трилистник – макромерные растительные остатки, простой лист, повернутый верхушкой вниз – дисперсные кутикулы; 7 – остатки тетрапод; 8 – косая слоистость.

Сделанные наблюдения позволяют предположить, что отложения местонахождения Соковка формировались в относительно спокойных условиях, на некотором удалении от береговой линии, предположительно, в условиях эвтрофного озера или старицы. На эвтрофность указывает серый цвет породы, обогащенной органическим углеродом. Отложения местонахождения Балымотиха образовались в условиях с более высокой гидродинамикой, поскольку растительные остатки претерпели значительный перенос, были отсортированы и ориентированы потоком в одном направлении. Присутствие двух разных типов ориктоценозов приблизительно на одном стратиграфическом уровне (см. рис. 2) при незначи-

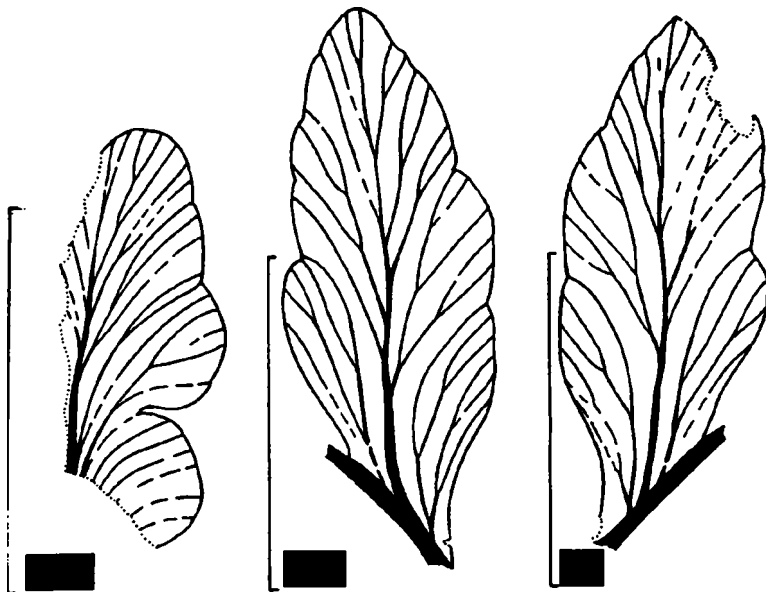


Рис. 3. Папоротники Вязниковской флоры. А–С – *Prynadaeopteris* (?) sp., А – терминальная часть пера последнего порядка; В, С – отдельное перышко (сегмент последнего порядка) с лопастным краем. Местонахождение Балымотиха. Длина масштабной линейки – 1 см.

ном удалении друг от друга (около 5,5 км) указывает на высокую пестроту, мозаичность ландшафтных условий, существовавших в этом районе в конце позднепермской эпохи.

Таксономический состав флоры

В вязниковском флористическом комплексе присутствуют членистостебельные, папоротники, птеридоспермы, предполагаемые гинкговые и хвойные. Доминируют остатки пельтаспермовых птеридоспермов, составляющие около 50% (местонахождение Соковка) или даже до 80% (местонахождение Балымотиха).

Членистостебельные

Членистостебельные представлены остатками осевых побегов (как правило, небольшими фрагментами с одним-двумя сохранившимися узлами), а также частями побегов последнего порядка с сохранившимися листовыми мутовками [Naugolnykh, 2005, figs. 18.2, 18.3]. Вязниковские членистостебельные или, по меньшей мере, их значительная часть, обнаруживают сходство с членистостебельными из медистых сланцев (купфершифер) Западно-Европейского цехштейна, обычно определяемыми как *Neocalamites mansfeldicus* (Weigelt) Weigelt. Сходные побеги членистостебельных были описаны как *Koretrophyllites chantaica* Mogut. [Моручева, 1973, табл. I, 6-8] и *Annularia epeclissensis* Mogut. [Моручева, 1973, табл. II, 7-13].

Папоротники

Остатки папоротников были обнаружены только в местонахождении Балымотиха. Они представлены изолированными перышками (сегментами последнего порядка), а также фрагментами перь-

ев последнего порядка (рис. 3; табл. I, 1, 3-5). Большая их часть может быть предварительно определена как *Sphenopteris* sp. или *Ovopteris* sp., однако по характеру жилкования, а также по некоторым другим морфологическим особенностям (тип расчленения листовой пластинки, строение рахиса) эти остатки могут быть сопоставлены с типично ангарским родом *Prynadaeopteris* Radcz., характерным для верхней части нижней перми и всей средней и верхней перми Печорского угольного бассейна, Приуралья и Сибири. Присутствие этого же рода папоротников отмечалось для нижнего триаса Сибири. Помимо папоротников, морфологически близких *Prynadaeopteris*, в коллекции есть остатки с уникальными перышками и хорошо развитыми гидатодами (табл. I, 1), сходные с некоторыми папоротниками из верхней перми и нижнего триаса Катазии.

Птеридоспермы

Пельтаспермовые птеридоспермы вязниковской флоры представлены остатками листьев, а также семеносными дисками (пельтоидами), образующими компактные кистевидные собрания, и изолированными семенами. Своеобразие вязниковских пельтаспермовых довольно высоко. Часть из них отнесена к новым видам в составе семейства *Peltaspermeaceae*.

Pursongia meyenii Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 4, 10, С; табл. I, 6, 7; II, III.

Этимология. Вид назван в честь Сергея Викторовича Мейена, выдающегося российского палеоботаника.

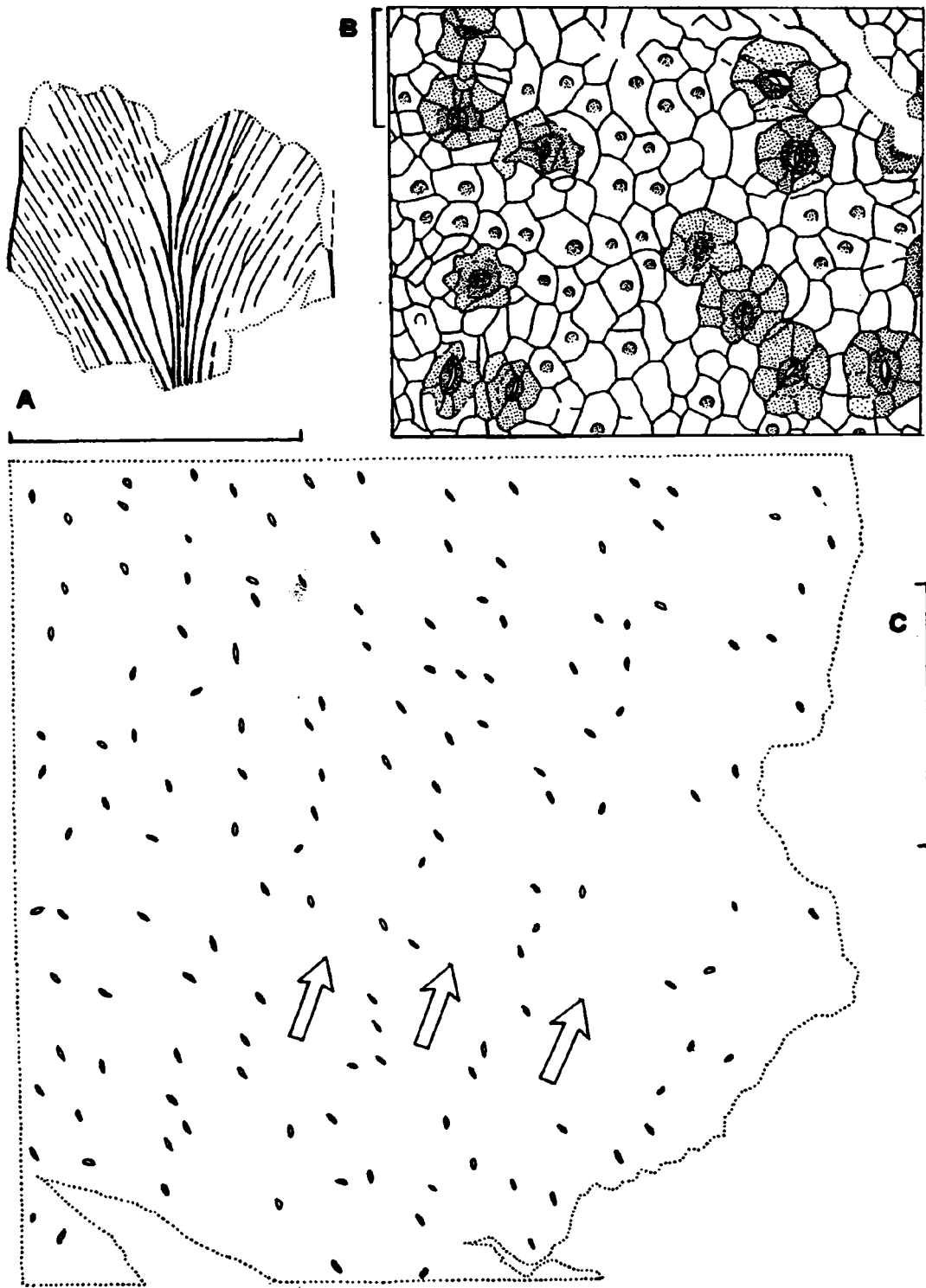


Рис. 4. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov. Строение голотипа. А – макроморфология; В – прорисовка эпидермально-кутикулярного строения верхней стороны листа; С – распределение устьиц по верхней стороне листа (стрелками отмечены намечающиеся костальные поля, лишённые устьиц. Местонахождение Балымотиха. Длина масштабной линейки – А – 1 см, В – 100 мкм, С – 500 мкм.

Голотип. ГИН 4851/85. Изображен на рис. 4, А – макроморфология, рис. 4, В, С – эпидермально-кутикулярное строение; табл. I, 6 – макроморфология, табл. I, 7; табл. II, III – эпидермально-кутикулярное строение; происходит из местонахождения Балымотиха.

Diagnosis. Lanceolate or strip-like leaves with rounded apices and narrow wedge-like bases. Venation is fan-shaped. Veins in the medial part of the leaf form a false midvein (a bunch of 4–5 closely disposed veins). Lateral veins are simple or rarely dichotomizing up to two times. Leaves amphistomatic. On the lower leaf side cuticle the stomata are more numerous. Common epidermal cells are polygonal, usually tetragonal or pentagonal. Sometimes the cells form rows located along the lateral veins. Common epidermal cells are relatively isometrical, rarely slightly prolonged; the average size 30x40 μm . Many common epidermal cells bear well-developed and distinct papillae. Cellular walls thick, straight or slightly curved or undulated. Stomata disposed in irregular lines or randomly, in some places they form feebly shaped strips. Distance between stomata inside one strip is 50 up to 90 μm . Occasionally they occur paired; stomata with joint subsidiary cells could be observed. Stomatal apertures are obliquely oriented towards the barely outlined stomatiferous rows and strips. Subsidiary cells of stomata are specialized, strongly cutinized, often bearing proximal papillae or proximal ring-like thickening. Stoma size (together with subsidiary cells) on average is 55x60 μm . The length of the aperture is 20 μm .

Описание. В коллекции имеется около двадцати фрагментов ланцетовидных или лентовидных листьев с закругленными верхушками и слабо оттянутыми основаниями. Ширина листьев в среднем равна 1 см; полная длина листьев остается неизвестной вследствие отсутствия в коллекции полных листьев этого вида. Судя по имеющимся фрагментам, она не должна была превышать 5 см. Жилкование веерообразное. Жилки в средней части листа могут формировать пучок (ложную среднюю жилку). Латеральные жилки преимущественно простые или изредка дихотомирующие до двух раз.

У голотипа (см. рис. 4, А; табл. I, 6) было изучено эпидермально-кутикулярное строение (рис. 4, В, С; табл. I, 7, II, III). Были получены кутикулы обеих сторон листа, имеющие в целом близкое строение. Листья амфистоматные. На предполагаемой нижней стороне листа устьица более многочисленны. Покровные клетки эпидермы располагаются беспорядочно относительно друг друга; реже образуют неотчетливые ряды, ориентированные вдоль жилок (рис. 4, С; табл. III, 5). Покровные клетки эпидермы полигональные, обычно че-

тырех- или пятиугольные (табл. II, 5). Клетки относительно изометричные, реже – удлинённые; в среднем имеют размер 30x40 мкм. Многие покровные клетки несут хорошо развитые, отчетливые папиллы. Клеточные стенки относительно толстые, прямые или слабоизогнутые.

Устьица располагаются неотчетливыми рядами или беспорядочно, реже образуют слабо выраженные полосы (рис. 4, С; табл. III, 5). Расстояние между устьицами одной полосы колеблется от 50 до 90 мкм; изредка встречаются попарно сближенные устьица с общими побочными клетками. Устьица моноциклические или неполно дициклические, их апертуры ориентированы косо к намечающимся устьичным рядам и полосам. Побочные клетки устьиц специализированные. Одно устьице в среднем имеет 5–6 побочных клеток. Побочные клетки могут нести проксимальные папиллы (табл. I, 7; II, 6; III, 1, 2, 4) или проксимальное кольцевидное утолщение (табл. III, 3), причем оба типа побочных клеток устьиц встречаются в пределах одного листа. Размер устьичного аппарата вместе с побочными клетками в среднем составляет 55x60 мкм. Длина апертуры – 20 мкм.

Сравнение. Новый вид *Pursongia meyenii* отличается от других близких видов рода *Pursongia* Zalesky (*P. amalitzkii* Zal., *P. belousovae* (Radcz.) Gorn. et S. Meyen, *P. asiatica* Zal.) своими очень мелкими размерами (длина листьев *P. meyenii* не превышала 5 см, в то время как у других перечисленных видов в среднем равнялась 10–15 см, но могла превышать и 20 см (*P. amalitzkii*), а также существенно более широко расставленными жилками в их медиальном пучке. От вида *P. benschae* (при первоописании этого вида было использовано неправильное написание видового эпитета: *benschii*) Savitzkaja et Iskandar. отличается значительно более широким медиальным пучком. У вида *P. benschae* он очень узкий и формирует ложную среднюю жилку [Савицкая, Искандарходжаев, 1984].

Замечания. Род *Pursongia* был установлен М.Д. Залесским для ланцетовидных листьев с перистым жилкованием на материале из верхнепермских отложений Татарстана [Zalesky, 1929; 1933], северных районов европейской России (Архангельская и Вологодская области) [Zalesky, 1937] и Южного Приуралья (бассейн реки Сакмары) [Zalesky, 1937]. Листья *Pursongia*, описанные Залесским из этих местонахождений, были отнесены к двум синонимичным видам: *P. amalitzkii* Zal. и *P. angustifolia* Zal., обладавшим единым планом строения и характерным для близких по возрасту отложений татарского яруса. Несмотря на то, что в протологе род *Pursongia* был охарактеризован только макроморфологическими признаками, судя по сохранности некоторых из типовых образцов

Залесского, хранящихся в Палеонтологическом институте РАН, а также образцов из местонахождения Завражье (Архангельская обл., р. Малая Северная Двина) [Naugolnykh, 2001], микроструктурные признаки этих листьев также могут быть изучены, что подтверждено мнением и других исследователей пермских растений этого региона. Так, например, С.В. Мейен пишет: "... В коллекции автора есть несколько сот экземпляров *Pursongia*, значительная часть которых с хорошими фитолеймами, в том числе прозрачными" [Мейен, 1969, с. 94].

С.В. Мейеном [1969] был описан род *Tatarina* S. Meyen по образцам из отложений татарского яруса, обнажающихся в бассейне реки Ветлуги (Кировская обл.). В диагнозе рода *Tatarina*, помимо макроморфологической характеристики, идентичной диагностике рода *Pursongia*, Мейен приводит и описание эпидермально-кутикулярных признаков рода *Tatarina*.

Мне представляется не вполне оправданным вводить новое родовое название для каждой новой формы сохранности или при получении исследователем материала лучшей сохранности, чем типовой. В случае с типовым видом рода *Pursongia* – *P. amalitzkii* и видами рода *Tatarina* можно с уверенностью говорить о том, что они принадлежали растениям, относящимся к одному естественному ботаническому роду, исходя как из особенностей макроморфологического строения, так и характера географического и стратиграфического распространения. Именно поэтому описываемые в настоящей работе листья *Pursongia meyenii*, охарактеризованные как макроморфологическими, так и эпидермально-кутикулярными признаками, отнесены не к роду *Tatarina* (по мнению автора, младшему синониму рода *Pursongia*), а к роду *Pursongia*.

Материал. Двадцать фрагментарных листьев.

Местонахождение. Балымотиха.

Vjaznikopteris Naugolnykh, gen. nov.

Этимология: от г. Вязники (Владимирская обл.)

Типовой вид. *Vjaznikopteris rigida Naugolnykh, sp. nov.*

Diagnosis. Как у типового вида (Same as for the type species).

Сравнение. Новый род обладает общим сходством с родами, установленными на перистых листьях, принадлежавших представителям пельтаспермовых птеридоспермов: *Compsopteris Zalessky*, *Glenopteris Sellards*, *Protoblechnum Lesq.*, *Supaia White*, *Comia Zalessky*. Распределение макроморфологических признаков между этими родами, сведенных в единую таблицу, приведено автором ранее [Наугольных, 1999]. От всех этих родов новый

род *Vjaznikopteris* отличается существенно меньшими размерами вайи и присутствием специализированных базальных сегментов в основании вайи.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Верхняя пермь Русской платформы и, предположительно, Приуралья.

Vjaznikopteris rigida Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 5, А–D; 6, А–D, G; 7; табл. IV, 1–3, 6; V, VI, VII

Этимология. *rigidus* (лат.) – жесткий (указание на плотную консистенцию листьев птеридоспермов этого вида)

Голотип ГИН 4851/65. Изображен на рис. 6, В; табл. IV, 2; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Leaves monopinnate or compound (adult fronds only). The apical portion of the frond bears two opposite pinnules, forming the apex overtopping. Apical pinnules are prolonged and lanceolate. The pinnules disposed in middle and basal portions of the frond are shorter. Length of the pinnules gradually increases in direction of the frond apex. Apical pinnules as well as pinnules of the middle portion of the frond have rounded tops. Basal pinnules have subtriangular outlines with acute tops, curved in the direction of the frond basis. Sometimes pinnules of similar shape could be observed in apical portions of the frond. Venation pinnate to fan-shaped. Veins of catadromous part of the pinnule come from the pinna rachis. Epidermal-cuticular structure of both leaf sides is similar. Leaves amphistomatic. Common epidermal cells are irregularly disposed. The epidermal cells are polygonal, usually hexagonal isometric; on average size is 25x35 µm. Sometimes epidermal cells bear papillae. Cellular walls are thick, straight. Stomata are located random to each other. Distance between neighboring stomata is on average 90–100 µm. Sometimes groups of two-four closely disposed stomata are observed. Such stomata may have joint subsidiary cells. Stomata monocyclic or incompletely dicyclic. Subsidiary cells are specialized. One stoma has 5 or 6 (less often) subsidiary cells. Subsidiary cells could bear proximal papillae. The size of the stoma together with subsidiary cells is approximately 70x75 µm. Much smaller undeveloped stomata could be observed, though rather rarely. Length of the aperture averages 10 µm.

Описание. В коллекции имеются фрагментарные и почти целые листья. Фрагменты представлены как отдельными перышками (сегментами последнего порядка), так и приверхушечными и базальными частями перистых листьев.

Судя по наиболее представительным экземплярам (рис. 6, В; табл. IV, 2), листья имели простоперистое строение, но у развитых листьев появились дополнительные порядки сегментации,

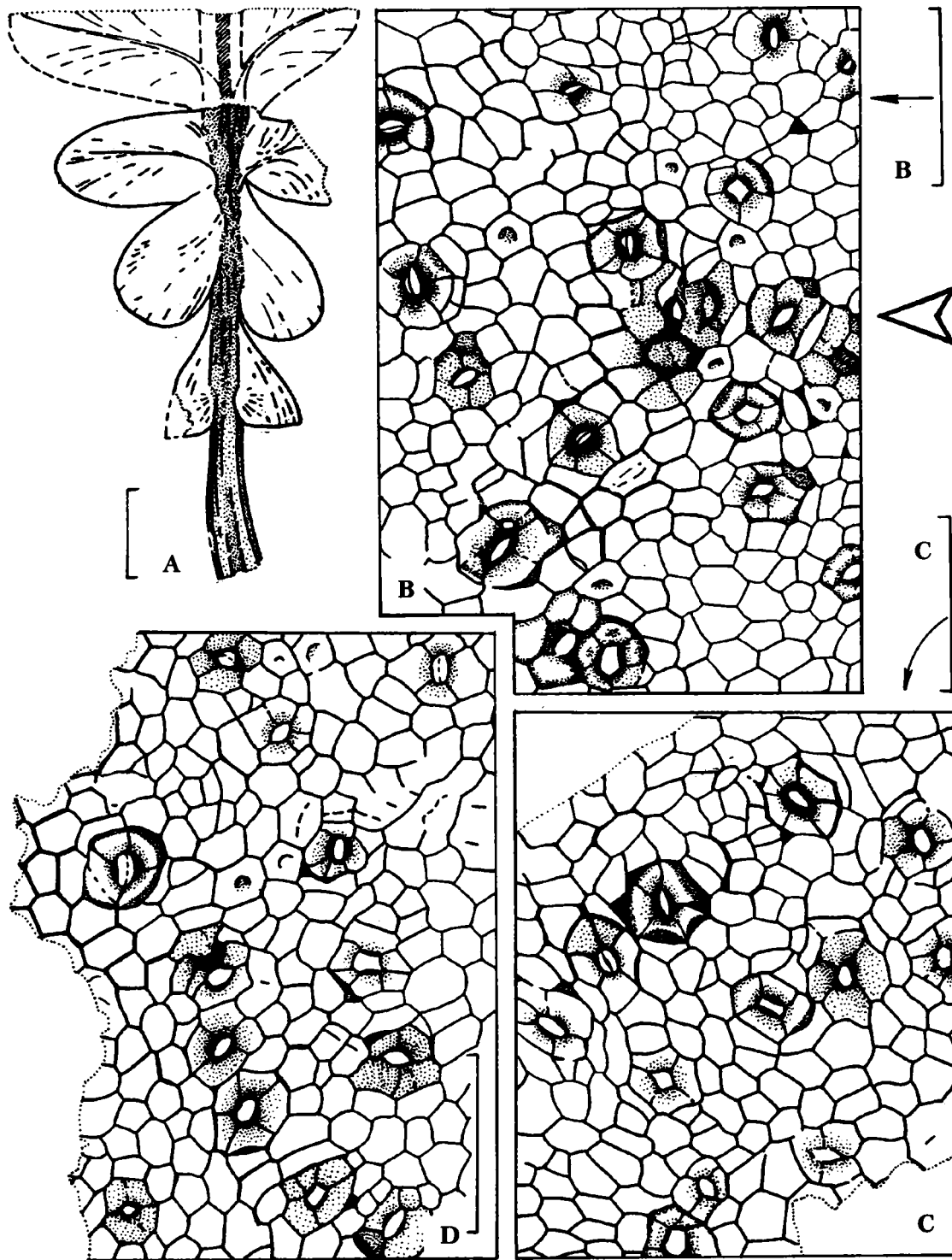


Рис. 5. *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov. A – базальная часть вайи с сохранившимся черешком и базальными сегментами субтреугольной формы (с этого экземпляра были получены препараты кутикулы, изображенные на Рис. 5, В–D и таблицах V, 2–6; VI, VII). B, D – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа; на B большой стрелкой справа отмечено место с ненормальным заложением устьичных аппаратов. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – A – 1 см, B–D – 100 мкм.

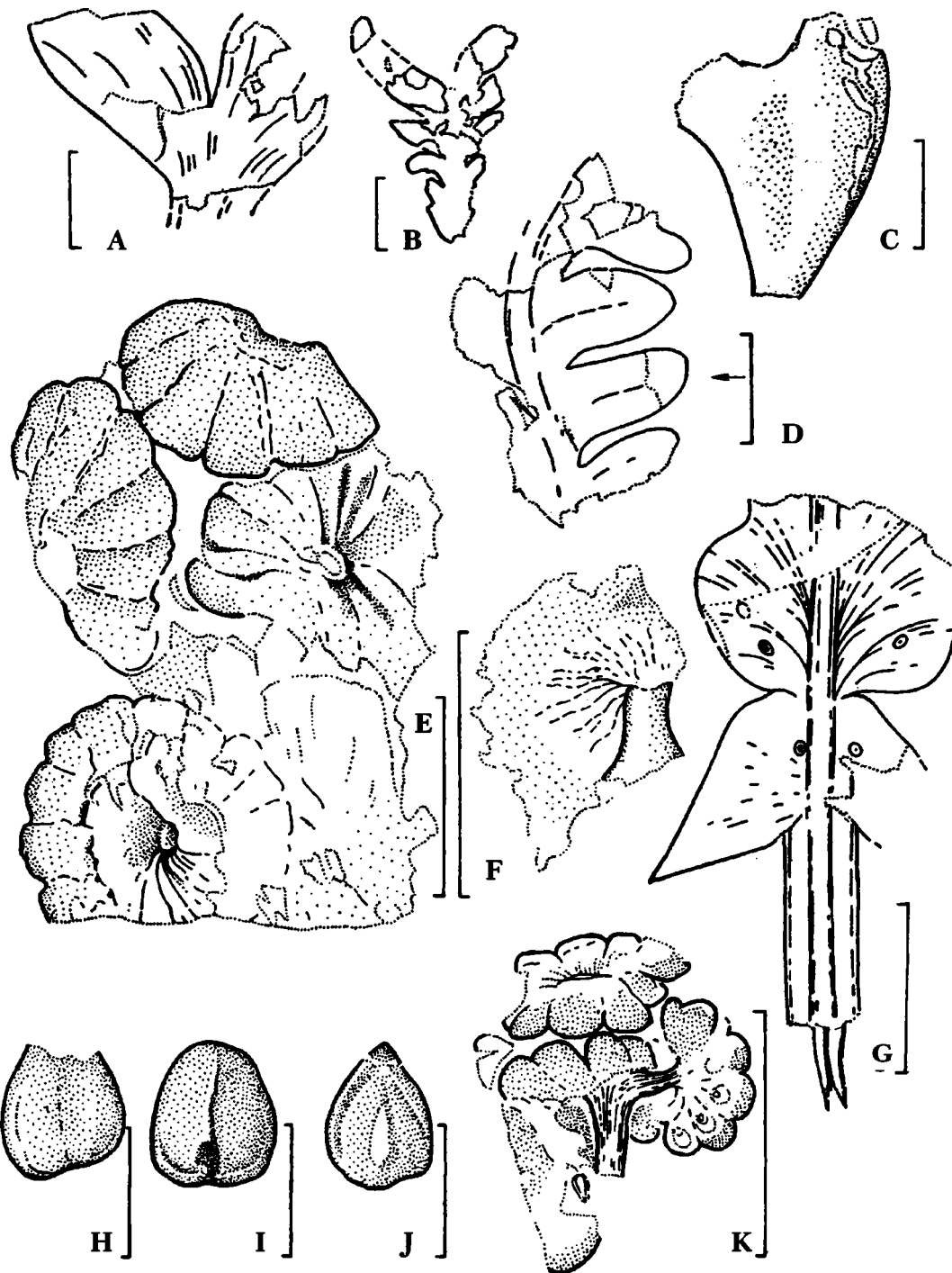


Рис. 6. Птеридоспермы Вязниковской флоры.

A-D, G - пельтаспермовый птеридосперм *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: A - апикальная часть вайи с парноперистой верхушкой, напоминающей верхушку простоперистых листьев рода *Compsopteris* Zalessky; B - голотип; почти целая простоперистая слаборазвитая вайя с ланцетовидными перышками в приверхушечной части и укороченными перышками в базальной части; C - перышко с двулопастной верхушкой; D - средняя часть простоперистого листа; G - базальная часть вайи с субтреугольными сегментами; на перышках видны округлые рубцы, связанные с грибковой инфекцией.

E, F, K - семенные диски *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov. (E, F, K) и семена, возможно, принадлежавшие тому же растению (H-J). E - кистевидное собрание семенных дисков; F - отдельный семенной диск с разрушенным краем щитка; K - голотип; головчатое собрание семенных дисков; H-J - изолированные семена, возможно, принадлежавшие пельтаспермовому птеридосперму.

Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки - 1 см.

связанные с появлением лопасти перышек, впоследствии преобразующейся в сегменты последнего порядка. Верхушка листа несла супротивно расположенные парные перышки (рис. 6, А; табл. IV, 1), образующие перевернутое вращение. Перышки приверхушечной части вайи были более удлиненными; перышки, располагавшиеся в средней части вайи были короче (рис. 6, D; табл. IV, 3). Длина перышек постепенно увеличивается в направлении верхушки вайи (рис. 6, В; табл. IV, 2; V, 1). Верхушки перышек апикальной и средней части вайи закругленные. Базальные перышки вайи имели субтреугольные очертания с приостренными верхушками, оттянутыми в направлении основания вайи (рис. 5, А; 6, G; табл. IV, 6; V, 1). Длина вайи в среднем составляла от 5 до 10 см при ширине 3–6 см, размеры геронтических листьев могли быть крупнее. Жилкование от перистого до веерообразного; жилки в катадромной части перышек отходят от рахиса пера.

С одного из образцов выборки (рис. 5, А; табл. V, 1) были получены препараты кутикулы (рис. 5, В–D, 7; табл. V, 2–6; VI, 1–4; VII, 1–4). Получены кутикулы обеих сторон листа. Строение обеих сторон листа сходно. Листья амфистоматные. Покровные клетки эпидермы расположены беспорядочно относительно друг друга (рис. 5, В–D, 7, В; табл. V, 2–6; VII, 4). Покровные клетки эпидермы полигональные, обычно шестиугольные. Клетки изометричные; в среднем имеют размер 25x35 мкм. Иногда покровные клетки несут папиллы. Клеточные стенки толстые, прямые.

Устьица расположены беспорядочно относительно друг друга (рис. 5, В–D, 7, В; табл. VII, 3, 4). Расстояние между соседними устьицами равняется 90–100 мкм; иногда встречаются попарно сближенные устьица или группы из трех-четырех устьиц. Имеются также соприкасающиеся устьица с общими побочными клетками. Устьица моноциклические или, реже, неполно дициклические. Побочные клетки устьиц специализированные. Одно устьице в среднем имеет 5, реже 6 побочных клеток. Побочные клетки иногда несут проксимальные папиллы. Размер устьичного аппарата вместе с побочными клетками в среднем составляет 70x75 мкм. Иногда встречаются более мелкие недоразвитые устьица. Длина апертуры в среднем составляет 10 мкм.

Замечания. В эпидермально-кутикулярном строении листьев, описанных выше, очень много общего со строением кутикулы экземпляров *Lepidopteris martinsii* из верхнепермских отложений (цехштейна) Западной и Центральной Европы [Stoneley, 1958, Pl. 37, fig. 2; Schweitzer, 1960, Abb. 4, Taf. 3, 1; Poort, Kerp, 1990, Pl. III, IV] и Северного Китая [Wang, 1985, Pl. II, 4–6; Wang, Wang, 1986, X, 2–7], однако макроморфологическое строение

листьев из Вязников не позволяет отнести их к этому виду.

Довольно своеобразной чертой строения перистых листьев *Vjaznikopteris rigida* является наличие в их основании треугольных сегментов, верхушки которых направлены вниз, к основанию рахиса вайи.

Сходные базальные сегменты известны у некоторых других пермских представителей птеридоспермов s.l., например, у видов рода *Comia* Zalessky (*C. enisejevensis* Schwedov f. *petschorensis* Tschalyshev из казанского яруса Печорского бассейна: [Фефилова, 1973, табл. XL, 3]; *C. norilskiensis* Rasskasova f. *grandifolia* Fefilova из казанского и татарского ярусов Печорского бассейна: [Фефилова, 1973, табл. XLII, 3, 4]). Очень близкие по морфологии субтреугольные или ромбические базальные сегменты известны у псигофиллоидов, например, *Psygmophyllum* (vel *Iniopteris*) *sibiricum* (Zal.) Burago: [Залесский, 1918, pl. XLII, 1; Нейбург, 1948, табл. XXIX, 1; Burago, 1982, рис. 1, а].

У молодых слабо развитых листьев каллиптерид (*Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart и близких видов), у которых еще не успела развиться сложноперистая конструкция вайи, а сам лист имеет простоперистое строение с уникогерентным строением перьев последнего порядка, базальные перья могут быть существенно отогнуты вниз, к основанию вайи [Barthel, 1983, Abb. 79]; этот же экземпляр изображен в работе: [Kerp, 1988, Pl. XVI, 4]). Иногда такие же загнутые книзу базальные перья встречаются и у хорошо развитых листьев *C. conferta* [Barthel, 1983, Abb. 70; Barthel, Haubold, 1980].

Один из наиболее морфологически близких видов для *Vjaznikopteris rigida* – вид *Lepidopteris* (al. *Callipteris*) *martinsii* (Germar) Townrow из отложения цехштейна Западной Европы. Этот вид обладает рядом промежуточных признаков, позволяющих рассматривать его в качестве связующего звена между пермскими каллиптеридами и триасовыми представителями родов *Lepidopteris* Schimper и *Scytophyllum* Bornemann. У молодых слабо развитых листьев *L. martinsii* иногда присутствуют субтреугольные базальные сегменты, направленные верхушками к основанию вайи [Poort, Kerp, 1990, Pl. I, 1]. Степень рассеченности листа этого вида на сегменты, а также порядок перистости, как и у многих других представителей птеридоспермов, зависел от степени развитости листа.

Много общего наблюдается в строении листьев *Vjaznikopteris rigida* и некоторых триасовых птеридоспермов.

Сходный план строения вайи известен у *Dicroidium* Gothan. Особенно велико сходство в строении *Vjaznikopteris rigida* с видами *D. crassinervis*,

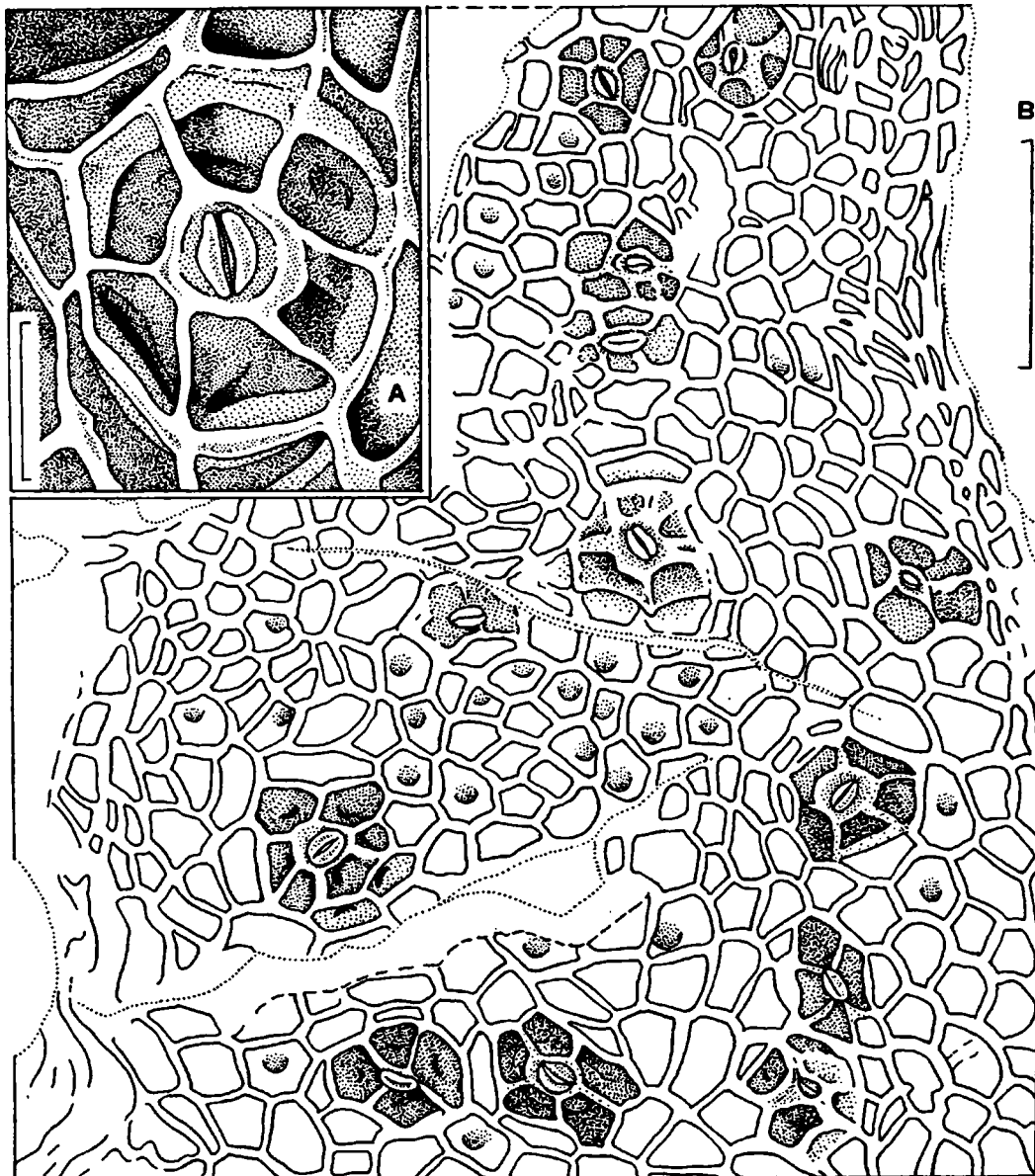


Рис. 7. Пельгаспермовый птеридосперм *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа, показанного на рис. 5, А и фототаблице V, 1. А – строение устьица, вид с внутренней стороны; В – общая топография кутикулы. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – А – 20 мкм, В – 100 мкм.

D. odontopteroides (Morris) Gothan, т.е. теми видами, для которых характерен один порядок расщепления листовой пластинки [Anderson, Anderson, 1989]. Большое сходство наблюдается между вязниковским птеридоспермом и видом *D. nondichotoma* Anderson et Anderson с простоперистым строением листа и округлыми или субтреугольными перышками. Однако для *D. nondichotoma* характерны мелкоизвилистые клеточные стенки, в то время как клеточные стенки птеридосперма из Соковки всегда прямые или очень слабо изогнутые (рис. 8, В; табл. VI, VII). Верхушки ба-

зальных перышек *D. nondichotoma* иногда могут быть слабо оттянуты вниз [Anderson, Anderson, 1989, Pl. 7, 1].

У представителей рода *Lepidopteris* известны базальные сегменты, как правило, с уникогерентным жилкованием, направленные верхушками к основанию вайи (например, вайи вида *L. brownii*: [Anderson, Anderson, 1985, 1989, p. 89, generic panorama, 5, p. 94, fig. 2]; этот же рисунок репродуцирован в работе [Blanc-Louvel, Marguerier, 1987, Pl. VII, 1]). Аналогичные базальные сегменты известны у птеридосперма, первоначально описанного как *Aipteris pamirica* Sixtel

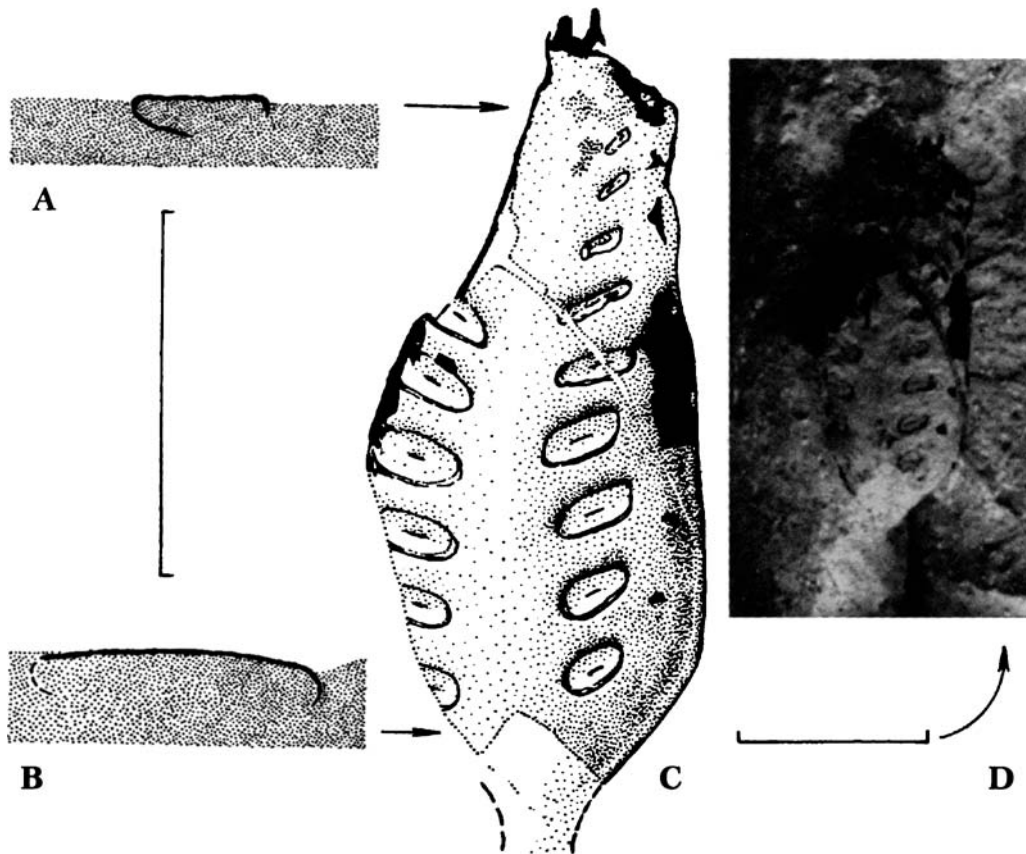


Рис. 8. *Stiphorus ovatum* Naugolnykh, sp. nov. Строение голотипа. А – характер погружения края апикальной части репродуктивного органа в породу; В – характер погружения края базальной части репродуктивного органа в породу; С, D – строение семенной пластинки. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – 1 см.

[Сикстель, 1960, рис. 12] из триасовых отложений Памира. Отмечалась близость этого вида представителям рода *Scytophyllum* [Добрускина, 1969].

В работе Х.-И. Швайцера и М. Кирхнера описана и изображена практически целая вайя *Scytophyllum persicum* (Schenk) Kilpper [Schweitzer, Kirchner, 1998, Abb. 3; Taf. 2, Fig. 1] с сохранившейся базальной частью, в основании которой видны небольшие перышки – “зачаточные” перья (в данном случае сегменты последнего порядка), отходящие от рахиса вайи под прямым углом или слабо отогнутые книзу, в то время как сегменты последнего порядка, расположенные в средней и верхней частях вайи, наклонены в направлении верхушки вайи под углом около 40°.

В монографии В.Д. Принады изображен фрагмент сложноперистого листа [Принада, 1970, рис. 18] под названием *Neuropteridium tunguskanum* Ргупада, происходящий из нижнетриасовых отложений корвунчанской серии Тунгусского бассейна. На рахисе этого листа справа внизу располагается интеркалирующий сегмент (перышко) субтреугольных очертаний с направленной вниз

верхушкой. Общие очертания этого перышка очень близки форме базальных сегментов пельтаспермового птеридосперма из Соковки.

Сходные субтреугольные сегменты, направленные верхушками к основанию листа, наблюдаются у некоторых современных цветковых растений, обладающих перисто-рассеченной листовой пластинкой (например, *Taraxacum officinale*, *Mycelis muralis*).

Совместно с листьями *Vjaznikopteris rigida* в местонахождении Соковка автором были обнаружены отдельные семенные диски и их собрания, предварительно определенные как *Peltaspermum* sp. nov. [Naugolnykh, 2005]. Ниже эти семенные диски описаны в качестве нового вида.

Материал. Десять листьев, включая один почти полный, избранный голотипом.

Местонахождение. Соковка.

***Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov.**

Рис. 6, Е, F, K; табл. IV, 4, 5; VIII, 1–6; IX, 1–6

Этимология: *capitatus* (лат.) – головчатый (по головчатой форме собраний пельтатных дисков).

Голотип. ГИН 4851/46. Изображен на рис. 6, К; табл. IV, 4; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Female reproductive organs consist of ovuliferous discs combined into head-like or racemous aggregations. Disc margin lobed. Each disc bears 14–18 seeds. Seed scars round, disposed on the lower (adaxial) surface of the ovuliferous disc.

Описание. Диски в среднем имеют диаметр 7–10 мм. Внешняя поверхность дисков разделена пологими ребрами и складками на радиальные сектора в количестве 14–18. Один из дисков (рис. 9, А; табл. V, 5) был подвергнут мацерации. Полученные кутикулы (табл. VIII, IX) обладают сходством в строении с кутикулами листьев *Vjaznikopteris rigida*, что может указывать на принадлежность листьев и семенных дисков одному материнскому растению.

Сравнение. Из наиболее близких по морфологии верхнепермских семенных органов, описанных в составе синонимичных родов *Peltaspermum Harris* и *Peltaspermopsis Gom.*, следует назвать виды *Peltaspermum martinsii* (Germar) Poort et Kerp, *Peltaspermum buevichiae* Gom. et S. Meyen и *Peltaspermopsis polyspermis Naug.* От *Peltaspermum martinsii* и *P. buevichiae* новый вид отличается значительно большим количеством лопастей и соответствующих им радиальных секторов. Очевидно, количество продуцируемых семян у *Peltaspermum capitatum* также было значительно большим. От вида *Peltaspermopsis polyspermis* новый вид, напротив, отличается меньшим количеством семян и существенно большими размерами семенных дисков. Сравнительные характеристики других видов *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* обобщены автором ранее [Наугольных, 2002].

Материал. Два собрания семенных дисков (одно из них избрано голотипом) и три изолированных семенных диска.

Местонахождение. Соковка.

Гинкгофиты

В качестве предполагаемых остатков гинкговых следует назвать фрагменты побегов с листьями *Sphenobaiera* (sp. nov.; описание готовится к публикации), находящимися в естественном прикреплении [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 8]. Такого же типа листья найдены в том же местонахождении в изолированном виде [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 10]. Листья вязниковских *Sphenobaiera* узкие, с отчетливым рассечением на две лопасти, оттянутым основанием, что отличает их от многих других представителей этого рода. Помимо листьев *Sphenobaiera*, в Вязниковской флоре изредка встречаются и другие листья “гинкговой” морфологии. Так в местонахождении Быковка был найден фрагментарно

сохранившийся лист с лопастным краем, предварительно определенный как *Ginkgoites* (?) sp. (табл. I, 2).

Stiphorus ovatum Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 8, А–D

Этимология: *ovatum* (лат.) – яйцевидный.

Голотип. ГИН 4851/61. Изображен на рис. 8, А–D; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Foliar planate seed-bearing organs of ovoid shape bear ovate seed scars disposed on the lower side of the seed-bearing organ. Seed scars with the small and short linear scarlet of conducting bundle disposed at the seed scar middle part. Seed scars form two lines disposed along seed-bearing organ axis. Each line bears at least nine seed scars. Apex of the seed-bearing organ narrower than the seed-bearing organ base.

Описание. В коллекции имеется единственный остаток семенного органа, отнесенного к данному виду. Он представляет собой отпечаток уплотненной фоллиарной семенной пластинки с частично сохранившейся фитолеймой и со слегка подогнутыми и погруженными в породу краями (рис. 8, А, В). Длина остатка составляет 20 мм, ширина – 8 мм. Общая форма семенного органа яйцевидная (апикальная часть более узкая, чем базальная). Вдоль осевой части семенной пластинки располагаются отчетливые семенные рубцы с хорошо заметным коротким линейным рубчиком выхода проводящего пучка, находящимся в середине каждого семенного рубца. Семенные рубцы удлинненно-овальной формы, ориентированы длинной осью перпендикулярно главной (продольной) оси семенной пластинки. На левой (по положению на рис. 8) стороне семенного органа наблюдаются шесть семенных рубцов, из которых за счет частичного разрушения края пластинки полностью сохранился только один. На правой стороне семенного органа видны девять семенных рубцов, сохранившихся практически полностью. Размеры семенных рубцов постепенно уменьшаются в предполагаемом апикальном направлении (к верхушке семенной пластинки). Наиболее крупные семенные рубцы имеют длину 1,5 мм при ширине 0,8 мм, самые маленькие – длину 0,8 мм при ширине 0,3 мм.

Сравнение. От близких видов *Stiphorus biseriatus* S. Meyen (рис. 9, I) и *S. crassus* (Mogut.) S. Meyen новый вид отличается яйцевидной формой семенной пластинки и существенным изменением размера семенных рубцов в пределах одного репродуктивного органа. Размер семян, продуцировавшихся репродуктивными органами *Stiphorus ovatum*, также, скорее всего, сильно варьировал.

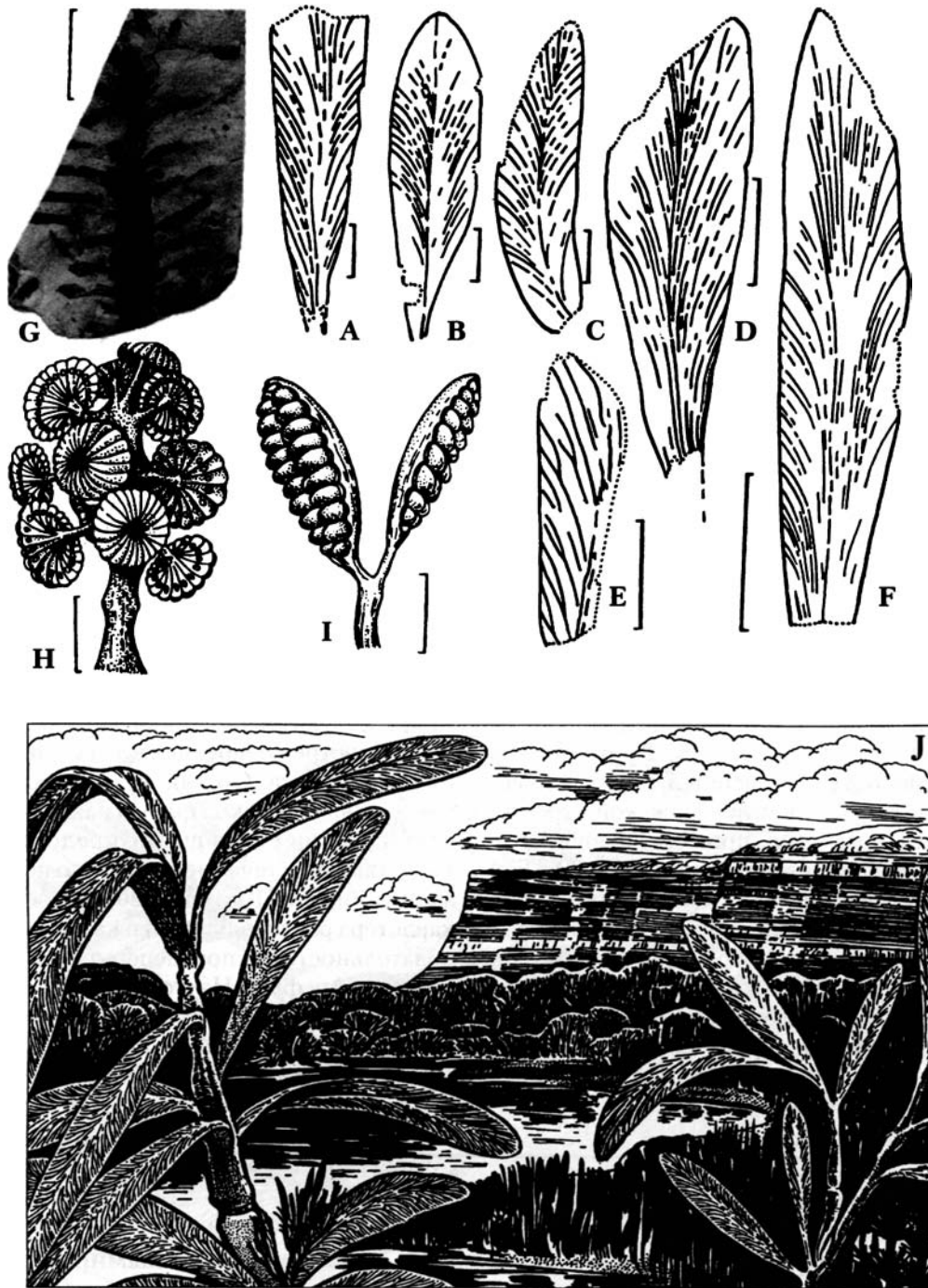


Рис. 9. Флорогенетические предшественники вязниковских голосеменных. А–D – *Pursongia* spp., E – *Rossovites* cf. *petschorensis* Zal.; F – *Zamiopteris* sp. (А–F – верхняя пермь Печорского угольного бассейна); G – вегетативный побег вольщиевого хвойного, условно определен как *Geinitzia* sp. [Арефьев, Наугольных, 1998], местонахождение Мутовино, р. Сухона, Вологодская обл.; H – *Peltaspermosis polyspermis* Naug., реконструкция кистевидного собрания семенных дисков, по образцам из местонахождения Завражье (р. Малая Северная Двина), Архангельская обл. [Наугольный, 2001]; I – генерализованная реконструкция фоллиарного семенного органа *Stiphorus biseriatus* S. Meyen [Meyen, 1982], с изм.; J – ландшафт татарского века, Русская платформа; на переднем плане вегетативные побеги *Pursongia amalitzkii* Zal., показаны пережимы побегов, отражающие сезонные перерывы роста. (А–Е – рисунки по фотографиям, опубликованным в [Пухонто, Фефилова, 1983]. Длина масштабной линейки – 1 см.

Замечания. Остатки фолларного семеносного органа *Stiphorus ovatum* были обнаружены в местонахождении Соковка совместно с билобатными листьями *Sphenobaiera* (по всей видимости, их следует отнести к новому виду этого рода). Этот вид, так же как и другие представители рода *Stiphorus* S. Meyen, обладает очень существенным сходством с родом *Hamshawvia* Anderson et Anderson. Уплощенные листовидные семеносные пластинки *Hamshawvia longipedunculata* Anderson et Anderson, располагающиеся попарно на длинных черешках, были обнаружены в среднетриасовых отложениях Южной Африки (формация Молтено) в прикреплении к укороченным побегам вместе с листьями *Sphenobaiera* [Anderson, Anderson, 2003]. Этот факт косвенно подтверждает возможную принадлежность вязниковских листьев *Sphenobaiera* и семеносных органов *Stiphorus ovatum* одному материнскому растению.

Материал. Голотип.

Местонахождение. Соковка.

Хвойные

Хвойные вязниковской флоры представлены побегами с листьями, сохранившимися в прикреплении [Naugolnykh, 2005, Fig. 18, 1]. Кроме этого, в коллекции имеется единственный, но практически полностью сохранившийся мужской стробил кониферофита, возможно, принадлежавший тем же материнским растениям [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 7; Fig. 18, 9]. Наиболее сходные хвойные известны из европейского цехштейна – *Ullmannia frumentaria* (Schlotheim) Goepfert; см., например, [Stoneley, 1958] и др. Редкость хвойных и фрагментарность их остатков косвенным образом указывают на то, что эти растения произрастали на некотором удалении от формировавшихся танатоценозов, скорее всего, на более возвышенных участках речной долины (рис. 10).

Значение вязниковской флоры для палеоэкологических, палеоклиматических и палеофитогеографических реконструкций

Тафономические особенности местонахождений Вязниковской флоры, а также исключительно хорошая сохранность кутикул ее растений, позволяют использовать полученные данные для общих построений, связанных с реконструкцией палеоэкологических и палеоклиматических условий, существовавших на Русской платформе в позднепермскую эпоху. Судя по приуроченности растительных остатков к линзам сероцветных отложений, образовавшихся в эвтрофных пре-

сноводных водоемах с относительно спокойным (местонахождение Соковка) или более активным (местонахождение Балымотиха) гидродинамическим режимом, большая часть растений вязниковской флоры, включая как споровые (членистостебельные, папоротники), так и голосеменные (птеридоспермы), произрастала вблизи водоемов. По всей видимости, эти растения образовывали околородное сообщество и служили, таким образом, нижним звеном катены. Верхнее катениальное звено могло быть сформировано хвойными, остатки которых изредка встречаются в местонахождении Соковка.

Значительная толщина кутикул обеих сторон листа вязниковских пельтаспермовых птеридоспермов, а также мощная кутинизация устьичных аппаратов и сильная папиллозность эпидермы некоторых из этих растений (например, *Pursongia meyenii*), свидетельствуют о том, что палеоклиматические условия времени существования Вязниковской флоры должны были соответствовать семиаридному климату с редкими сезонными увлажнениями. Этот вывод хорошо согласуется с красноцветностью терригенных толщ, залегающих ниже и выше сероцветной пачки с растительными остатками в Вязниковском разрезе, а также изредка встречающимися в этих отложениях кристаллами гипса. Общий мезо-ксерофильный характер Вязниковской флоры находится в соответствии с существующими представлениями о нарастающей в течение пермского периода аридизации климата [Климат..., 2004] и реконструкции характера растительности и катениальных последовательностей в позднепермскую эпоху в этом регионе [Арефьев, Наугольных, 1998].

Наличие в составе Вязниковской флоры растений, близких типичным представителям флоры цехштейна (*Neocalamites mansfeldicus*, *Lepidopteris martinsii*, *Ullmannia frumentaria*), позволяет отнести эту флору к Евразийской аридной провинции [Wang, 1985; 1996a].

Вязниковская флора и природа пермотриасового вымирания. Комплексный, экосистемный характер перестройки наземной биоты на рубеже перми и триаса

Вязниковская флора, занимающая пограничное положение в эволюционном ряду от пермских к триасовым флорам данного региона, позволяет дополнить представления о характере пермотриасовой биосферной перестройки.

По существующим представлениям, наиболее важное значение для кризисных событий в эволюции как наземных, так и морских организмов на

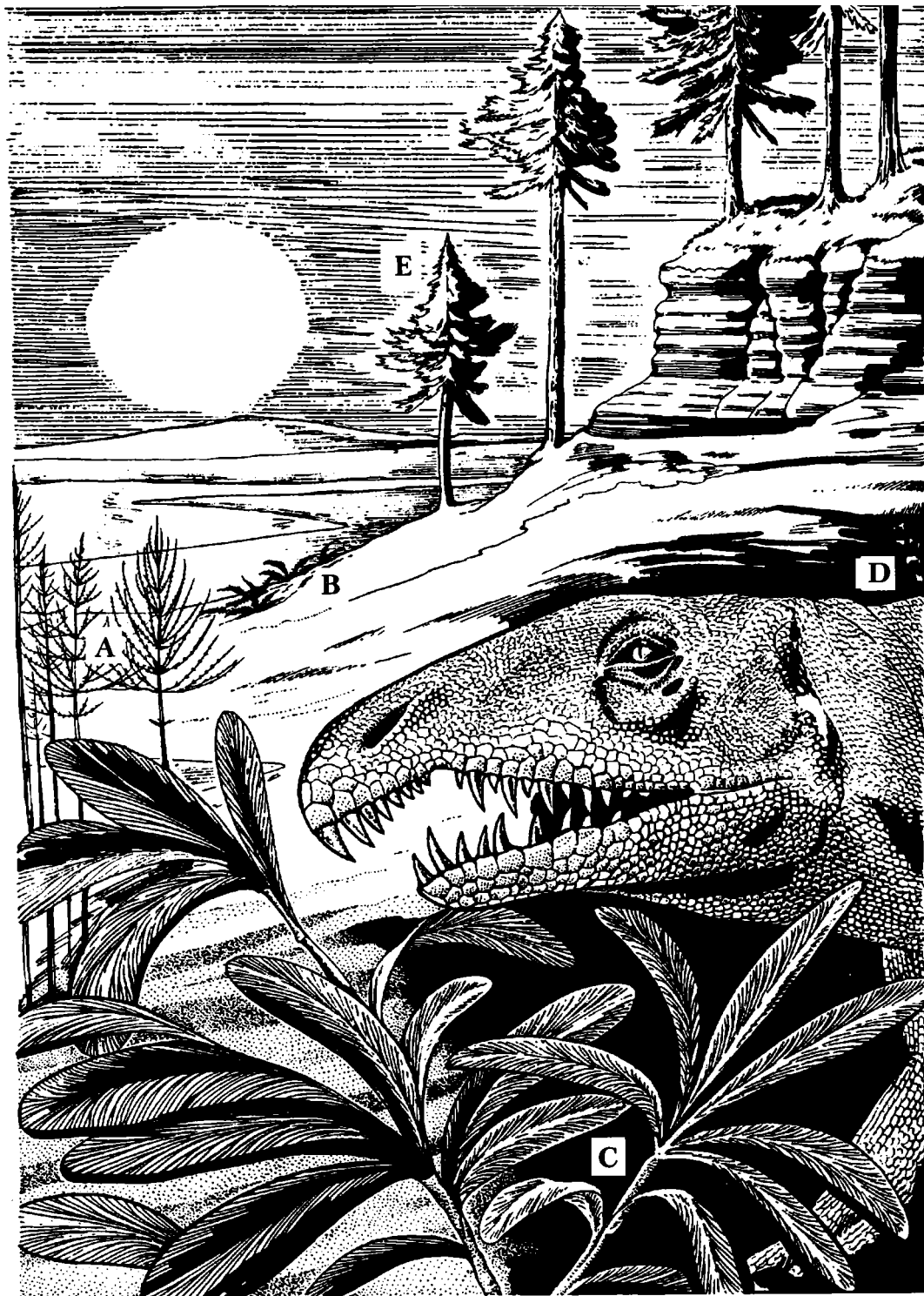


Рис. 10. Вязниковский семиаридный ландшафт, позднепермская эпоха. Растения гигрофильной (гигро-мезофильной ?) растительной ассоциации: А – членистостебельные *Neocalamites cf. mansfeldicus*; В – папоротники и пельтаспермовые птеридоспермы *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; С – *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov.; растения ксерофильной ассоциации: Е – хвойные *Ullmannia* (?) sp.; D – наиболее древний из известных к настоящему времени архозавров (*Archosaurus rossicus* Tatarinov).



Рис. 11. Плевромейевая растительность. На переднем плане – лабиринтодонт *Benthosuchus*.

рубеже палеозойской и мезозойской эр, имели аноксические явления в океане [Wignall, Hallam, 1992; Isozaki, 1994; Kajiwara et al., 1994], вызвавшие выделение большого количества углекислого газа в атмосферу и обусловившие парниковый эффект, проявившийся на границе перми и триаса, а также одновременная с парниковым эффектом активизация Сибирского траппового вулканизма [Campbell et al., 1992; Call et al., 1998]. Однако не

меньшее значение для уменьшения продуктивности и общей редукции наземных экосистем было иссушение климата, спровоцированное появлением обширных опустыненных внутриконтинентальных пространств после образования пермской Пангеи. Таксономическое разнообразие Вязниковской флоры значительно ниже, чем разнообразие более древнего “татаринского” комплекса [Гоманьков, Мейен, 1986; см. здесь рис. 9], но, в то же время,

Появление обширных опустыненных внутриконтинентальных пространств, удаленных от побережья

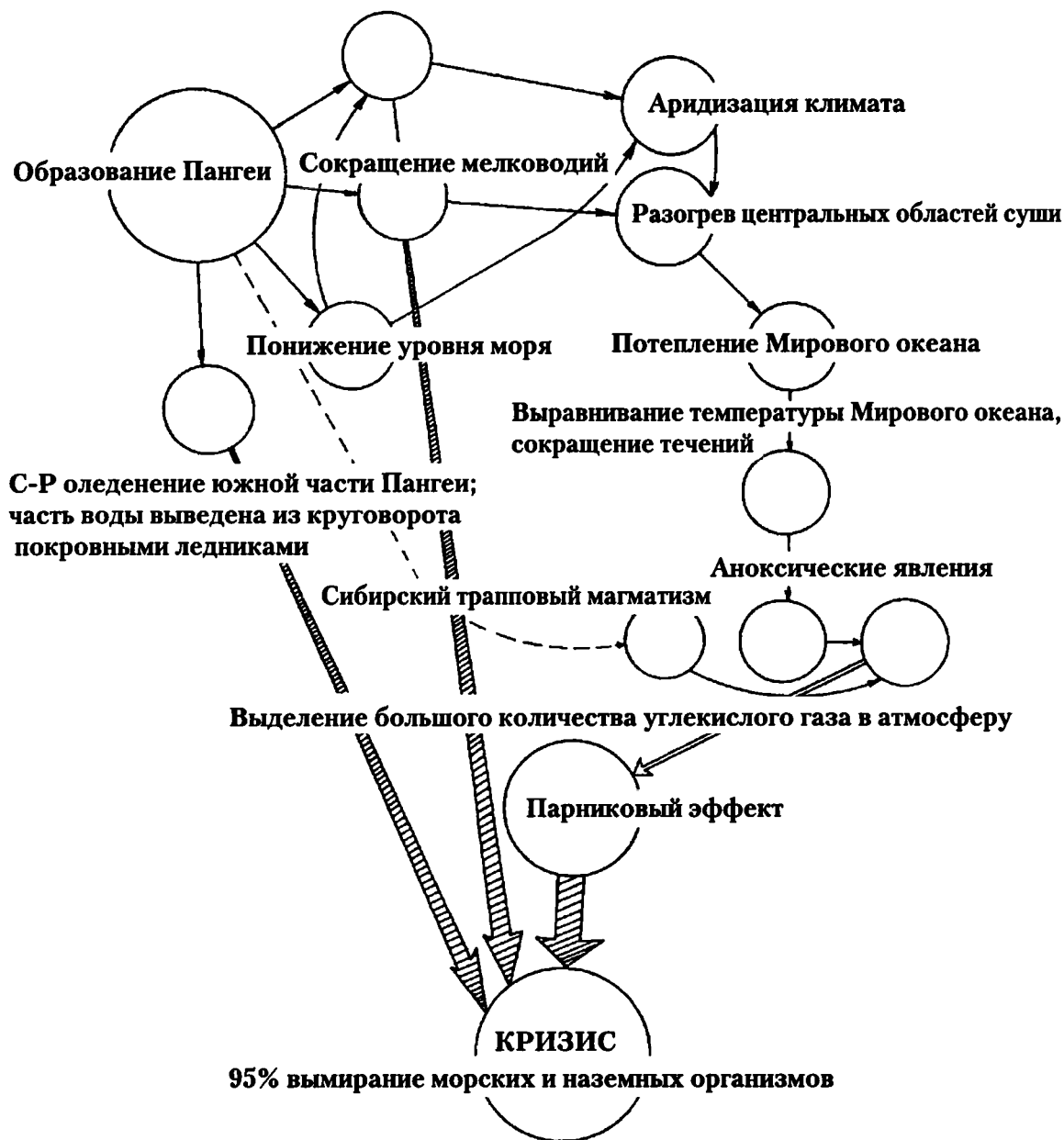


Рис. 12. Общий сценарий развития пермо-триасового биосферного кризиса.

вязниковская флора значительно более разнообразна, чем сменившая ее плевромейевая флора (рис. 11). Раннетриасовые растительные сообщества с доминирующими плевромейевыми, широко представленные в начале мезозоя во многих регионах земного шара, однозначно интерпретируются как пионерные [Wang, 1993; Grauvogel-Stamm, 1999], представляющие собой первую фазу восстановления растительности после пермо-триасового кризиса. Сложность, комплексность процессов в преобразовании биоты на пермо-триасовом рубеже, связанные с (1) образованием Пангеи, (2)

сокращением площади мелководных эпиконтинентальных морских бассейнов и уменьшении протяженности береговой линии, (3) аридизацией климата и образованием больших опустыненных пространств во внутренних регионах Пангеи, (4) формированием гиперсолённых лагун и эвапоритовых бассейнов, (5) Сибирским трапповым магматизмом и (6) аноксическими явлениями в Мировом океане, указывает на многоступенчатый, поэтапный характер пермо-триасового кризиса и на его экосистемный характер (рис. 12).

Промежуточное положение вязниковской флоры между типичными пермскими и триасовыми флорами, а также наличие в ее составе элементов, позволяющих на их основе проводить межрегиональные корреляции, придает вязниковскому флористическому комплексу исключительное, можно сказать, ключевое значение для реконструкции условий перехода от палеофита к мезофиту на Русской платформе.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Гранта Президента Российской Федерации МД-1703.2005.5 "Изучение эволюции наземной растительности на рубеже палеозоя и мезозоя", Государственной программы научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5), РФФИ (гранты № 06-04-48762а, 06-04-63135к), а также научной программы 25 ОНЗ "Эволюция биосферы".

Литература

- Арефьев М.П., Наугольных С.В.* Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.
- Бураго В.И.* К морфологии листа рода *Psugmophyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128–136.
- Голубев В.К., Сенников А.Г., Наугольных С.В.* Новые данные по стратиграфии и палеонтологии верхнепермских отложений окрестностей г. Вязники (Владимирская область) // Палеострат-2005. Годичное собрание Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Тезисы докладов. М.: Отдел оперативной печати Геологического факультета МГУ, 2005. С. 14–15.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). Труды Геологического ин-та РАН. Вып. 401. М. Наука, 1986. 174 с.
- Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. Материалы к Международному Симпозиуму "Верхнепермские стратотипы Поволжья". Под ред. В.Р. Лозовского, Н.К. Есауловой. М.: ГЕОС, 1998. 246 с.
- Добрускина И.А.* Род *Scutyophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука. 1969. С. 35–58 (Труды Геологического института АН СССР. Вып. 190).
- Есаулова Н.К.* Флора и фитоценозная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. Казань: Экоцентр. 1998. 65 с.
- Залесский М.Д.* Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас // Труды Геолкома. 1918. Нов. Сер. Вып. 174. 76 с.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. Труды Палеонтологического ин-та РАН. Том 268. М.: ГЕОС, 1997. 216 с.
- Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Труды Геологического института РАН, вып. 550. Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. 299 с.
- Мейен С.В.* О роде *Zamiopteris Schmalhauseni* и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. Тр. Геологического ин-та АН СССР. Вып. 190. 1969. С. 85–104.
- Могучева Н.К.* Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. М.: Недра, 1973. 160 с.
- Наугольных С.В.* Новый вид рода *Compsopteris* Zalesky из верхней перми Пермского Прикамья // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 80–91.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с. (Палеонтология СССР. Том XII. Часть 3. Вып. 2).
- Принада В.Д.* Ископаемая флора Корвунчанской свиты. М.: Наука, 1970. 78 с.
- Пухонто С.К., Фефилова Л.А.* Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 28–92.
- Савицкая Л.И., Исхандарходжаев Т.А.* Описание растений и некоторые материалы к истории развития растительности в позднем палеозое Средней Азии // Стратиграфия каменноугольных и пермских континентальных отложений восточного Узбекистана и прилегающих территорий. Под ред. В.А. Арапова. Ташкент: Фан, 1984. С. 68–80.
- Сенников А.Г.* Глобальный биотический кризис на границе перми и триаса: его характер и последствия // Доклады всероссийского совещания "Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы". Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2004. С. 60–63.
- Сукстель Т.А.* Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Труды Ташкентского Гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 176. Ташкент: Изд-во СамГУ, 1960. 147 с.
- Фефилова Л.А.* Папоротниковидные перми севера Предуральяского прогиба. Л.: Наука, 1973. 192 с.
- Шишкин М.А.* О трехчленном подразделении верхнетатарского подъяруса верхней перми по фауне позвоночных // Бюллетень МОИП. Отд. геология. 1990. Том 65. Вып. 2. С. 117.
- Anderson J.M., Anderson H.M.* Palaeoflora of Southern Africa: Prodrum of South African megaflores, Devonian to Lower Cretaceous. Rotterdam: Balkema, 1985. 423 p.
- Anderson J.M., Anderson H.* Paleoflora of Southern Africa, Molteno formation (Triassic). V. 2. Gymnosperms (excluding Dicroidium). Rotterdam: A.A. Balkema, 1989. 567 p.
- Anderson J.M., Anderson H.M.* Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Strelitzia. V. 15. Pretoria: National Botanical Institute. 2003. 390 p.
- Barthel M.* Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rotliegenden. Ed. H. Haubold. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag, 1983. S. 63–131.
- Barthel M., Haubold H.* Zur Gattung *Callipteris* Brgt. T. I. Die Ausbildung von *C. conferta* im mitteleuropäischen Rotliegenden // Schriftenr. Geol. Wiss. 1980. Bd. 16. S. 49–105.
- Blanc-Louvel C., Marguerier J.* Aperçu panoramique de la paleoflore gondwanienne // Groupe français d'étude du Gondwana. 1987. № 10. P. 41–70.
- Call J.-C., Grauvogel-Stamm L., Nel A., Papier F.* La crise biologique du Permien et la renaissance triassique // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planetes / Earth and Planetary Sciences. 1998. V. 326. P. 1–12.
- Campbell I.H., Czmanske G.K., Fedorenko V.A. et al.* Synchronism of the Siberian traps and the Permian-Triassic boundary // Science. 1992. V. 258. P. 1760–1763.
- Erwin D.H.* The End-Permian Mass Extinction // The Permian of Northern Pangea. V. 1: Paleogeography, Paleocli-

mates, Stratigraphy. Eds.: P.A.Scholle, T.M.Peryt, D.S.Ulmer-Scholle. Berlin: Springer-Verlag, 1995. P. 20–34.

Erwin D.H. Permian global bio-events // Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic. Ed.: Walliser O.H. Berlin: Springer Verlag, 1996a. P. 351–264.

Erwin D.H. Understanding biotic recoveries: extinction, survival, and preservation during the end-Permian mass extinction // Evolutionary Paleobiology. Eds.: D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps. Chicago: University of Chicago Press. 1996b. P. 398–418.

Grauvogel-Stamm L. *Pleuromeia sternbergii* (Munster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias. Eine ganz andere Welt. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. S. 271–282.

Isozaki Y. Superanoxia across the Permo-Triassic boundary: record in accreted deep-sea pelagic chart in Japan // Canadian Soc. Petrol. Geol. Mem. 1994. V. 17. P. 805–812.

Kajiwara Y., Yamakita S., Ishida H., Imai A. Development of a largely anoxic stratified ocean and its temporary massive mixing at the Permian/Triassic boundary supported by the sulfur isotopic record // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1994. V. 111. P. 367–379.

Kerp H. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermeae) and form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. V. 54. P. 249–360.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Lozovsky V.R. Floristic evidence of transitional Permian-Triassic deposits of the Volgadvina region // Permophiles. 1999. № 34. P. 12–14.

Lozovsky V.R., Krassilov V.A., Afonin S.A., et al. Transitional Permian-Triassic deposits in European Russia, and non-marine correlations // Natura bresciana. Ann. Mus. Civ. Sc. Nat., Brescia. Monographia № 25. 2001. P. 301–310.

Maxwell W.D. Permian and Early Triassic extinction of non-marine tetrapods // Palaeontology. 1992. V. 35. № 3. P. 571–583.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaland: a synthesis // Biological Memoirs. 1982. V. 7. P. 1–109.

Naugolnykh S.V. A new peltaspermeaceous pteridosperm from the Upper Permian of the Russian Platform // Palaeobotanist. 2001. V. 50. P. 189–205.

Naugolnykh S.V. Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction // Eds. S.G. Lucas, K.E. Ziegler. The Nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin 30. 2005. P. 226–242.

Poort R.J., Clement-Westerhof J.A., Looy C.V., Visscher H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XVII. Conifer extinction in Europe at the Permian-Triassic junction: morphology, ultrastructure and geographic/stratigraphic distribution of *Nuskoisporites dulhuntyi* (prepollen of *Ortiseia*, Walchiaceae) // Review of Palaeobotany and Palynology. 1997. V. 97. P. 9–39.

Poort R.J., Kerp J.H.F. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. XI: On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermea* Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. V. 63. P. 197–225.

Raup D.M. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications // Science. 1979. V. 206. P. 217–218.

Retallack G. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin // A guide to the Sydney Basin. Bull. Geol. Surv. NSW. 1980. V. 26. P. 385–430.

Retallack G.J. Permian-Triassic life crisis on land // Science. 1995. V. 267. P. 77–80.

Retallack G.J., Krull E.S. Landscape ecological shift at the Permian-Triassic boundary in Antarctica // Australian Journal of Earth Sciences. 1999. V. 46. 785–812.

Schubert J.K., Bottjer D.J. Aftermath of the Permian-Triassic mass extinction event: palaeoecology of Lower Triassic carbonates in the western USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1995. V. 116. P. 1–39.

Schweitzer H.-J. Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinld. U. Westf. 1960. Bd. 6. 46 S.

Schweitzer H.-J., Kirchner M. Die rhaeto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 11. Pteridospermophyta und Cycadophyta. I. Cycadales // Palaeontographica. Abt. B. Bd. 248. Lief. 1-3. S. 1–85.

Stanley S.M., Yang X. A double mass extinction at the end of the Paleozoic era // Nature. 1994. V. 266. P. 1340–1344.

Stoneley H. The Upper Permian flora of England // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.). 1958. V. 3. P. 293–337.

Teichert C. The Permian-Triassic boundary revisited // Extinction Events in Earth History. Eds. E.G. Kauffman, O.H. Walliser. Berlin: Springer Verlag, 1990. P. 199–238.

Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D.L., et al. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 2155–2158.

Wang Z.-Q. Palaeovegetation and plate tectonics: palaeophytogeography of North China during Permian and Triassic times // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1985. V. 49. P. 25–45.

Wang Z.-Q. Evolutionary ecosystem of Permian-Triassic redbeds in North China: a historical record of global desertification // The Nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bull. 1993. № 3. P. 471–476.

Wang Z.-Q. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Palaeontology. 1996a. V. 39. Part 1. P. 189–217.

Wang Z.-Q. Recovery of vegetation from the terminal Permian mass extinction in North China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996b. V. 91. P. 121–142.

Wang Zi-Qiang, Wang Lixin. Late Permian fossil plants from the lower part of the Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // Bulletin Tianjin Institute Geol. Min. Res. 1986. № 15. P. 1–120.

Wignall P.B. The end-Palaeozoic double whammy // Palaeont. Newsletter. 1996. V. 32. P. 30.

Wignall P.B., Hallam A. Anoxia as a cause of the Permian/Triassic mass extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1992. V. 93. P. 21–46.

Wignall P., Twitchett R. The Permo-Triassic mass extinction in East Greenland // Palaeont. Newsletter. 1997. V. 36. P. 33.

Yang J., Qu L., Zhou H., et al. Permian and Triassic strata and fossil assemblages in the Dalongkou area of Jimsar, Xinjiang. 1986. 238 p.

Zalesky M.D. Sur des debris de nouvelles plantes permiennes // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929. V. 6. P. 677–689.

Zalesky M.D. New fossil plants of Anthracolite System of Kuznetzk basin. 1. // Reports of Academic Science. Mat. Natur. Sci. 1933. V. 8. P. 1213–1258.

Zalesky M.D. Flores permiennes du la plaine Russe, de l'Oural et du bassin de Kousnetzk et les correlations des depots qui les contiennent // Problems of Paleontology. 1937. V. 2–3. P. 9–35.

Таблица I. Папоротники (1, 3–5), птеридосперм (6, 7), гинкгофит (2) и общий характер ориктоценоза (8) Вязниковской флоры.

1 – терминальный фрагмент пера папоротника с уникогерентным жилкованием и гидатодами, располагающимися на концах жилок; 2 – *Ginkgoites* (?) sp., часть двуллопастного листа с разрушенным основанием; 3–5 – *Prynadaeopteris* (?) sp., отдельное перышко (сегмент последнего порядка) с лопастным краем (1, 2); терминальная часть пера последнего порядка (3); 6, 7 – *Pursongia meyenii* Naugolnykh sp. nov., строение голотипа; 6 – средняя часть листа с веерообразным жилкованием; 7 – устьице с проксимальными папиллами на побочных клетках; 8 – характер фитоориктоценоза в местонахождении Балымотиха; хорошо заметна ориентировка растительных остатков в одном направлении, отражающем направление движения потока. Местонахождение: 1, 3–8 – Балымотиха; 2 – Соковка (ранее цитировалось как Быковка). Увеличение: x2 (2, 8); x4,5 (1, 4–6); x5,5 (3), x800 (7).

Таблица II. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov., 1–7 – эпидермально-кутикулярное строение голотипа; кутикула, принадлежавшая верхней стороне листа. Местонахождение Балымотиха. Увеличение: x170 (3); x350 (5); x1200 (1–4, 6, 7).

Таблица III. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov., 1–6 – эпидермально-кутикулярное строение голотипа; кутикула, принадлежавшая верхней стороне листа. Местонахождение Балымотиха. Увеличение: x800 (1–4); x100 (5); x200 (6).

Таблица IV. Растения Вязниковской флоры: 1–3, 6 – листья *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov. и семена (1–3), возможно, принадлежавшие тому же растению; 4, 5 – семенные диски *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov.; 4 – головчатое собрание семенных дисков; 5 – отдельный семенной диск с разрушенным краем щитка; Местонахождение Соковка. Увеличение: x1,25 (2); x2 (1, 4); x2,25 (6); x2,5 (3, 5); x3,5 (7, 8).

Таблица V. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: 1 – макроморфология; 2–6 – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1,4 (1); x420 (2–6).

Таблица VI. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; 1–4 – строение устьиц. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1000.

Таблица VII. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; 1–4 – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа. Местонахождение Соковка. Увеличение: x200 (4); x250 (3); x1000 (1, 2).

Таблица VIII. *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov., эпидермально-кутикулярное строение внешней (верхней; абаксиальной) поверхности семенного диска. 1 – частично сохранившийся семенной рубец; 2 – семенной рубец (слева внизу) на адаксиальной поверхности радиального сектора семенного диска; 3 – лишенная кутикулы поверхность семенного рубца; видна паренхиматозная ткань мезофилла; 4 – несколько мелких устьичных апертур; 5 – кутикула абаксиальной поверхности семенного диска (видны очертания вытянутых покровных клеток, располагавшихся вдоль радиальных секторов диска); 6 – поверхность костального поля адаксиальной стороны семенного диска. Местонахождение Соковка. Увеличение: x200 (1, 6); x500 (2); x1000 (4); x1700 (3, 5).

Таблица IX. *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov., 1–6 – эпидермально-кутикулярное строение: устьичные апертуры на сильно корродированной внешней поверхности семенного диска. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1500 (3); x2000 (6); x2250 (2, 4); x3000 (1, 5).

