

VM-Novitates

Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского

Государственный Геологический Музей им. В.И. Вернадского РАН
125009 Москва Моховая д. 11 корп.2

VM-Novitates	№ 14	20 с., 5 рис., 3 табл., 1 схема.	Москва, 2007
--------------	------	----------------------------------	--------------

УДК 581:551.736.1 (470.53) ISSN 1029-7812

Морфология и систематическое положение пермского плауновидного *Signacularia Zalesky, 1929*

Сергей В. Наугольных ГИН РАН, Москва. E-mail: naugolnykh@rambler.ru

Светлана К. Пухонто Государственный Геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва. E-mail: puh@sgm.ru

[NAUGOLNYKH S.V., PUKHONTO S.K., 2006. Morphology and systematic position of the Permian lycopsid *Signacularia Zalesky, 1929*. **Vernadsky Museum-Novitates, no 14 : 20**]

Abstract. Authors argue validity of the *Signacularia Zalesky* genus and its position in Pleuromeiaceae family, and discuss its external morphology and interpretation of some diagnostic features. Research history and different points of view on *Signacularia* systematic position are characterized in detail as well. The *Signacularia* genus is characteristic of the deposits of Middle (Biarmanian) Permian.

Key-words: paleobotany, Permian, State Geological Museum of Vernadsky, lycopods, evolution

Резюме. Авторами показана самостоятельность рода *Signacularia Zalesky*, дана его морфологическая характеристика и приведены основания для его отнесения к семейству Pleuromeiaceae. Рассмотрены история изучения рода и взгляды различных исследователей на систематическое положение *Signacularia*. Род *Signacularia* в основном характерен для отложений среднего (Биармийского) отдела пермской системы.

Ключевые слова: палеоботаника, пермская система, Государственный Геологический музей им. В.И. Вернадского, плауновидные, эволюция.

© С.В. Наугольных, С.К. Пухонто, 2007

© Государственный Геологический музей им. В.И.Вернадского РАН, 2007

Введение

Плауновидные растения играли важную роль во многих позднепалеозойских флорах. Начиная с середины девонского периода эта группа высших растений испытала и периоды расцвета, когда количество видов плауновидных составляло многие десятки и даже сотни, причем некоторые из них становились безусловными доминантами в растительных сообществах, и периоды упадка, когда разнообразие этой группы существенно понижалось за счет вымирания таксонов и родового, и семейственного, и порядкового уровня.

Некоторые из представителей позднепалеозойских плауновидных изучены с очень высокой степенью детальности. Особенно это касается экваториальных форм, произраставших в низкоширотных палеофитоценозах в условиях теплого и влажного климата. Ликоподиофиты из антитропических областей карбона и перми изучены значительно слабее.

Одним из таких таксонов, пока еще во многом остающихся загадочным, является род *Signacularia* Zalesky, остатки которого встречаются в отложениях казанского яруса Прикамья, Приуралья и Печорского угольного бассейна. Многие палеоботаники (Борсук и др., 1963; Meyen, 1976; Есаулова, 1982; Мейен, 1990) высказывали сомнения в самостоятельности этого рода. Представления о его систематическом положении были весьма противоречивыми.

В настоящей работе проанализирована история установления и изучения рода *Signacularia*, охарактеризованы его морфологические особенности и рассмотрена систематическая принадлежность. Приведены данные о предполагаемых непосредственных предках сигнакулярий.

Исследования поддержаны Грантом Президента Российской Федерации МД-1703.2005.5 "Изучение эволюции наземной растительности на рубеже палеозоя и

мезозоя", Государственной программой научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5), а также научной программой 25 ОНЗ "Эволюция биосферы" и грантами РФФИ № № 04-05-65283, 05-05-65234, 06-04-48762а, 06-04-63135к.

Материал

Основой для настоящего исследования послужили образцы, в разные годы собранные авторами в уфимских и казанских отложениях Приуралья и Печорского бассейна (рис. 1) и переданные в Отдел фондов ГГМ им. В.И. Вернадского (колл. ФЛ-0990, 04589-04593). Образец коры сигнакулярии из местонахождения Голушерма (Удмуртия) был предоставлен для изучения В.К. Голубевым (Палеонтологический институт РАН). Кроме этого, были переизучены типовые образцы *Signacularia arctica* Schwedov, хранящиеся в ЦНИГРМузее (Санкт-Петербург, ВСЕГЕИ, коллекция № 6311), а также оригиналы к работам Н.К. Есауловой (1983, 1986), хранящиеся в Казанском Государственном университете (КазГУ; кафедра исторической геологии; коллекция № 1).

Исторический очерк

Род *Signacularia* Zalesky был установлен М.Д. Залесским (Zalesky, 1929) на основе изучения двух образцов из казанских отложений Приуралья. Позднее (Zalesky, 1937) автор рода дал более развернутую характеристику типового вида *Signacularia noinskii* Zal., описав дополнительные образцы, в том числе экземпляр, представленный отпечатком и противотпечатком, на котором наблюдались филлоиды, сохранившиеся в естественном прикреплении к листовым подушкам.

К сожалению, в работах Залесского не был дан формализованный диагноз рода *Signacularia*. Тем не менее, было отмечено присутствие рубчика проводящего пучка,

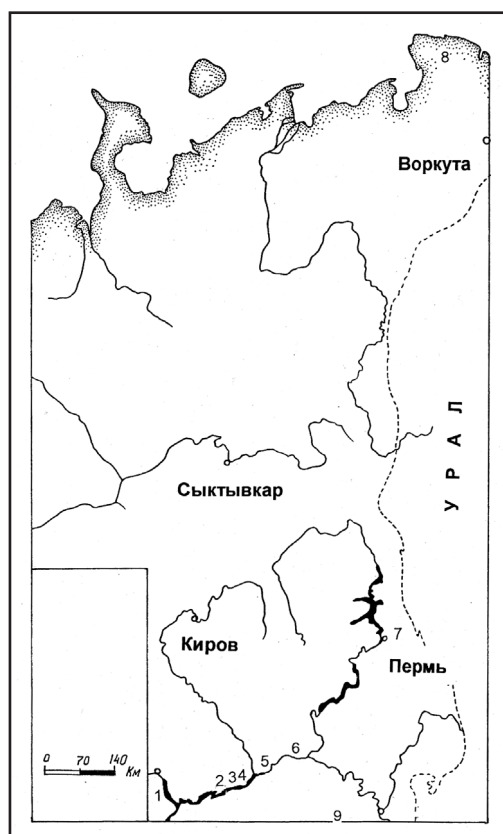


Рис. 1. Географическое распространение плауновидных рода *Signacularia* Zal.

1 - Кызыл-Байрак, 2 - Берсут, 3 - Вандовка, 4 - Соколки, 5 - Тарловка, 6 - Голюшерма, 7 - Алебастрово, 8 - Северо-Восточный Пай-Хой, р. Ер-Яга, 9 - р. Белебейка (Башкирия).

* * *

располагавшегося в средней части листовой подушки, а также наличие двух парихнотических рубцов слева и справа от выхода проводящих тканей. Род *Signacularia* Залесским был отнесен к порядку *Lycopodiales*. Наличие или отсутствие лигулы не обсуждалось. Залесский указал на внешнее сходство *Signacularia* и *Lepidodendron*, заключающееся в расположении листовых подушек, формировавших отчетливые парастихи.

Н.А. Шведов (1941) из верхнепермских отложений Пай-Хоя описал второй вид рода - *Signacularia arctica* Schwedov, отметив отсутствие (как показали дальнейшие исследования, кажущееся) лигулы ("следов язычковой камеры" - Шведов, 1941, с. 144).

В "Основах палеонтологии" (Борсук и др., 1963; также см. замечание на с. 463 в этой работе) Н.А. Шведовым впервые был сформулирован диагноз рода *Signacularia*:

"*Signacularia* Zalesky, 1929. Тип рода - *S. noinskii* Zalesky, 1929; в. пермь (казанский ярус), Урал. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Кора с небольшими сближенными поперечно-вытянутыми ромбовидными листовыми подушками. Листовые рубцы поперечно-овальные, несколько смещенные к верхнему краю подушек, снабжены точковидным рубчиком от выхода проводящего пучка" (Борсук и др., 1963, с. 469).

После диагноза рода было дано примечание: "Близкое морфологическое сходство остатков плауновидных, отнесенных к этому роду, с отпечатками некоторых форм сохранения *Viatcheslavia* позволяет высказать предположение о возможной принадлежности их к *Viatcheslavia*" (там же, с. 469).

Род *Signacularia* в "Основах палеонтологии" (Борсук и др., 1963) отнесен к "Родам плауновидных неустановленного систематического положения", род *Viatcheslavia* (правильное написание названия рода; см.: Наугольных, 2001a) - к семейству *Lepidodendraceae* Endlicher, 1836.

Т.А. Тефанова приводит список плауновидных казанского возраста из местонахождения Тарловка (правый берег р. Кама в 2 км выше санатория "Тарловка"): *Signacularia noinskii* Zal., *Lepidostrobis* sp., *Paichoa tschernovii* Zal., *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., *Viatcheslaviophyllum vorcutense* Neub., *Tylodendron speciosum* Weiss, *Knorria* sp., *Lepidophloios* sp.,

"мужской стробил" (Тэфанова, 1971; список приведен с исправлением опечаток и орфографических ошибок, имевших место в первоначальном тексте). В этом списке явно по ошибке фигурирует вид *Tylo dendron speciosum* Weiss, первоначально установленный для декортицированных пикноксильных побегов и стволов позднепалеозойских хвойных, преимущественно, относящихся к семейству Walchiaceae (см., например, Barthel, 1976, с. 115; 1983). Высока вероятность ошибочного определения "мужского стробила", а также остатков *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., *Lepidostrobus* sp. и *Lepidophloios* sp.

Остатки, отнесенные Тэфановой к *Signacularia noinskii*, представлены двумя основными формами сохранности: (1) суб-эпидермальной с остатками внешних покровов и хорошо заметными очертаниями листовых подушек; (2) побегами с высокой степенью декортикации (тип сохранности *Knorria*). Растительные остатки, описанные Тэфановой как *Paichoia* (?) *tschernovii* Zal. и *Paichoia* sp., скорее всего, представляют собой декортицированные фрагменты побегов *Signacularia noinskii*. Остатки близкой морфологии из этого же местонахождения позднее были описаны как *Tundrodendron tatarica* Vlad. (Владимирович, 1984, 1986; комментарии см. ниже).

В монографии, посвященной каменноугольным и пермским плауновидным Ангариды, С.В. Мейен (Meуen, 1976; Мейен, 1990, с. 116-117) пишет:

"*Signacularia* Zalesky, 1929. Этот род известен по казанскому ярусу бассейна р. Камы, хотя Эндрюс (Andrews, 1970, с. 197) ошибочно давал местонахождение как карбон Донецкого бассейна. Он включает ее в лепидофиты, близко связанные с *Viatcheslavia* (см. ниже). Сходство обоих родов отмечала Тэфанова (1971).

Viatcheslavia Zalesky, 1936, emend. Neuburg, 1960. Детальное описание нескольких

видов *Viatcheslavia* из Печорского бассейна дала М.Ф. Нейбург (1960), которая приписывала этому роду печорских видов *Rhizodendron*. Однако новый материал показывает, что этот род нуждается в некотором дальнейшем исследовании, особенно в отношении его связи с *Signacularia*, тем более, что листья и связанные с ними мегаспоры обоих родов также являются близко сходными. Образцы *Signacularia*, изображенные в работе Тэфановой (1971), иногда подобны *Viatcheslavia*. Поэтому представляется очень вероятным, что эти роды являются синонимами."

Л.А. Фефиловой (1981) был изображен фрагмент коры плауновидного, определенного как *Signacularia* sp., с относительно широкими филлоидами, сохранившимися в прикреплении (см. здесь рис. 2, D). В этой же работе отмечается, что род *Signacularia* характерен для отложений казанского яруса европейской части России.

Н. К. Есауловой (1983, 1986) были переизучены некоторые из образцов *Signacularia noinskii*, охарактеризованных Тэфановой, а также описаны дополнительные образцы, отнесенные к этому же виду. Есаулова приводит новый, исправленный диагноз рода *Signacularia*: "Кора довольно крупных стволов. Листовые подушки ромбической или округло-ромбической формы, соприкасающиеся, расположены по парастихам. Поле листовой подушки разделено на две равные части четким дугообразно изогнутым поперечным рубцом листового следа. Верхняя часть листовой подушки выпуклая, гладкая. На нижней вогнутой половине находится листовой рубец сердцевидной формы, на котором почти симметрично расположены два рубчика от парихи и в центральной части рубчик проводящего пучка. В небольшом углублении над верхней частью листового рубца округлый бугорок, соответствующий лигуле" (Есаулова, 1983, с. 4). В составе рода

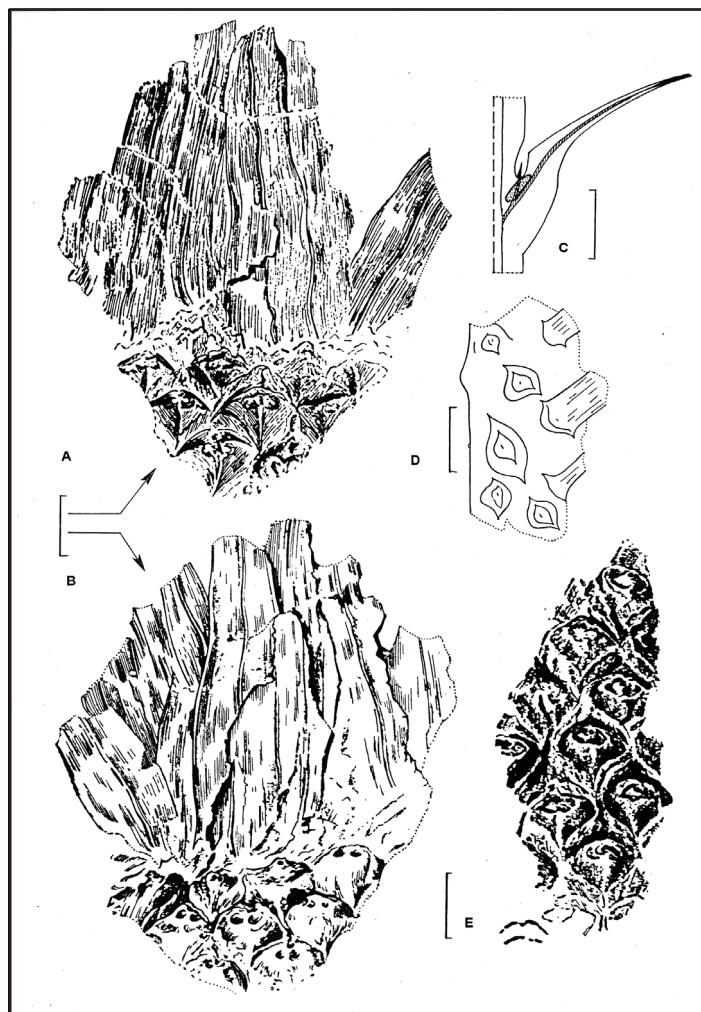


Рис. 2. *Signacularia* Zal., морфология типовых экземпляров и топотипов из казанских отложений Прикамья. А-С, Е - *Signacularia noinskii* Zal., А - негативный отпечаток поверхности побега с листовыми подушками; в верхней части образца видны филлоиды, сохранившиеся в прикреплении к побегу; В - противополопечаток от образца, показанного на А; наблюдается позитивный рельеф коры; видны хорошо заметные парные парихнотические рубцы и одиночные лигульные ямки, сохранившиеся на двух нижних листовых подушках, но не отмеченные при первоописании; С - схематическое строение филлоида *Signacularia noinskii*, продольное сечение; в основании лигулы показан гипотетический глоссоподий; D - отпечаток коры *Signacularia* sp., Е - *Signacularia noinskii*; отпечаток слабо декортицированного фрагмента коры (позитивный рельеф); видны одиночные точечные рубчики выхода проводящих тканей и окружающие их снизу округлые рубцы выхода парихнотических тканей, разделяющиеся у поверхности коры на два отдельных рубца, наблюдаемых в случае субэпидермальной сохранности коры (см. здесь А, В и рис. 3, А). (А, В, Е - по: Zalessky, 1937; D - по: Фефилова, 1981). Местонахождения: Башкирия, р. Белебейка, хутор Капассин (А, В, Е), D - р. Сок, с. Камышлы. Длина масштабной линейки - 1 см.

Есаулова указывает лишь типовой вид *Signacularia noinskii*, очевидно, считая самостоятельность вида *S. arctica* недостаточно обоснованной в протологе.

В опубликованной позднее монографии (Есаулова, 1986), помимо повторения обнародованного ранее описания *Signacularia noinskii*, дается указание на сонахождение остатков *Signacularia noinskii* и крупных мегаспор, описанных в качестве нового вида *Laevigatisporites accinctum* Есаулова. Есаулова характеризует мегаспоры как трехлучевые, имеющие округлые очертания, снабженные цингулюмом (каймой), с мелкобугорчатым экзоспорием. Дано изображение изолированного спорангия, наполненного многочисленными мегаспорами *Laevigatisporites accinctum*. Есаулова указывает на возможную изоспоровость материнского растения, однако это утверждение явно ошибочно: коль скоро у растения были мегаспоры, то должны быть и микроспоры.

В этой же работе Есауловой описаны и филлоиды, по всей видимости, принадлежавшие *Signacularia noinskii*, но отнесенные к самостоятельному виду *Viatscheshlaviophyllum kamiense* Есаулова.

В более поздних работах того же автора (см., например, Есаулова, 1998) род *Signacularia* используется в качестве зонального для верхней части уфимского, всего казанского и нижней части татарского яруса.

В.П. Владимирович (1986) по сборам В.П. Горского из местонахождения Тарловка, где встречаются многочисленные остатки *Signacularia noinskii* Zal. (Тэфанова, 1971; Есаулова, 1982, 1986), описала новый вид плауновидных, отнесенный ею к роду *Tundrodendron Neuburg*, 1964 - *T. tatarica* Vlad., и привела следующую характеристику этого вида: "Кора крупного плаунового со следами оснований филлоидов в виде округлых, округло-овальных рубцов, разме-

размерами 3x5, 5x7 мм, расположенными по парастихам на расстоянии 7-15 мм. Поле рубца продольно разделено узкой выемкой, у верхнего конца наблюдается крошечный бугорок (след проводящего пучка). На коре имеются резкие, прерывистые штрихи или валикоподобные утолщения, которые плавно огибают рубцы. От *T. petschorensis* Neub. из верхней перми бассейна р. Печора отличается присутствием валикоподобных утолщений, более расставленными филлоидами и выходом проводящего пучка у верхнего конца основания филлоида" (Владимирович, 1986, с. 33).

В депонированной ранее рукописи Владимирович (1984) указывает, что у имеющихся в ее распоряжении десяти экземпляров *T. tatarica* "отсутствуют какие либо следы листовых подушек" (с. 19), но это не так (см. изображение голотипа *T. tatarica* в работе Владимирович, 1986, табл. 151, фиг. 1; очертания поперечно вытянутых листовых подушек, смыкающихся краями, видны в правой части нижней трети фотографии).

К сожалению, восприятие приводимого Владимирович описания осложняется не всегда адекватной терминологией (например, "рубцы сохраняются в виде... эллипсоидальной, но с плоско-выгнутой поверхностью "нашлепки", расположенной над незначительным углублением в коре"; Владимирович, 1984, с. 19-20). Тем не менее, Владимирович косвенным образом указала на наличие структур, являющихся, по нашему мнению, парихнотическими рубцами, но никакой морфологической интерпретации этим структурам не дала: "Рубцы... сохранились в виде продольно-овальных впадин, которые серединной выемкой разделены на два чашеподобных углубления, между которыми у верхнего конца рубца находится продолговатый бугорок (след проводящего пучка)" (Владимирович, 1984, с. 20).

Наличие поперечно вытянутых листовых подушек, заметных справа в нижней трети на фотографии голотипа *Tundrodendron tatarica* (Владимирович, 1986, табл. 151, фиг. 1), а также парных парихнотических рубцов, расположенных по бокам от выхода проводящего пучка в филлоид, заставляют рассматривать вид *T. tatarica* как младший синоним вида *S. noinskii*, установленный на слабо декортицированных фрагментах побегов, аналогичных изображенным в работах Тэфановой (1971, рис. 5, рис. 8) и Есауловой (1982, табл. I, 2; табл. II, 2, 3).

С.К. Пухонто (1998) приводит изображения отпечатков коры плауновидных с поперечно вытянутыми листовыми подушками ромбических очертаний, определенных как *Signacularia arctica* Schwedov, *Paichoa ischernovii* Zal., *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., а также филлоидов *Viatcheslaviophyllum vorcutense* Neub. Все изображенные остатки происходят из местонахождения на р. Ер-Яга (Печорский бассейн). Местонахождение относится к верхней подсвите ерзягинской свиты, имеющей раннеказанский возраст (Пухонто, 1998).

Кора плауновидного, внешне сходная с корами *Signacularia* субэпидермальной формы сохранности, найденная вместе с филлоидами, определенными как *Viatcheslaviophyllum* sp., была охарактеризована, но не изображена, из казанских отложений северной части Гренландии (местонахождение Мидтккап: Wagner et al., 2002). В 1998 г. один из авторов (С.В.Н.), благодаря любезности коллег-палеоботаников Г. Керпа, С. Лаусберг и Р. Вагнера, ознакомился с коллекцией растительных остатков казанского возраста из этого местонахождения, хранящейся в Лаборатории палеоботаники геологического факультета университета г. Мюнстер (Германия). Остаток плауновидного, о котором говорилось выше, имеет близко расположенные, практически смыкающиеся краями листовые подушки, отчетливый

рубчик проводящего пучка, располагающийся в центре листовой подушки, небольшой вырез, возможно, соответствующий лигульной ямке (наблюдается не на всех листовых подушках), а также небольшие рубцы (предположительно, рубцы парихн) неясных очертаний, имеющие место слева и справа от выхода проводящих тканей. По мнению авторов, совокупность этих признаков позволяет отнести данный остаток к роду *Signacularia*.

В статье, посвященной палеоботанической коллекции Г.Т. Мауэра (Наугольных, 2005), в разделе "Позднепалеозойский-раннемезозойский этап в эволюции плауновидных Западной Ангариды", указано одно из главных отличий рода *Signacularia* от рода *Viatcheslavia*, заключающееся в более широких филлоидах, характерных для сигнаулярий. Отмечена приуроченность остатков обоих родов близким по генезису фациям, а также подчеркнута, что казанские сигнаулярии были филогенетическими потомками вячеславий, сохранившимися в таксономически более разнообразных растительных сообществах казанского века после восстановления фитоценотической структуры растительности после соликамского регионального экологического кризиса (Наугольных, 2004а).

Из отложений юговской свиты Приуралья, имеющей в соответствии с традиционной стратиграфической номенклатурой позднеуфимский (шешминский) возраст, был кратко охарактеризован фрагмент коры плауновидного, предварительно определенный как *Signacularia* sp. (sp. nov.) с частично ожелезненными листовыми подушками (Наугольных, 2004б). Некоторые особенности морфологии этого плауновидного позволяют рассматривать его как возможную переходную форму от *Viatcheslavia* к *Signacularia* (подробнее см. ниже).

Морфологические особенности представителей рода *Signacularia* Zalessky, 1929 (Табл. I, II; рис. 2-4)

Ниже дана обобщенная характеристика морфологии плауновидных рода *Signacularia*, основанная как на собственных наблюдениях авторов, так и на анализе литературных данных.

К роду *Signacularia* относятся древовидные плауновидные с неветвящимся побегом, линейными филлоидами и спорофиллами и, предположительно, клубневидным ризофором (по аналогии с ризофором *Viatcheslavia*, см.: Наугольных, 2005, с. 21, табл. IX, фиг. 3; табл. XI, фиг. 3). Спорофиллы, по всей видимости, формировали фертильные зоны, последовательно располагавшиеся на побеге взрослого растения. Поверхность побегов покрыта широко-ромбическими или, реже, округлыми листовыми подушками. Листовые подушки вытянуты в ширину, как правило, тесно смыкаются краями, образуя отчетливые правильные парастихи. Размер листовых подушек колеблется от 5 до 10 мм в ширину и до 9 мм в длину.

Листовые рубцы неотчетливых очертаний. Листовой рубец занимает значительную часть листовой подушки, как правило, от одной до двух третей верхней ее части. В центральной части листового рубца располагается точечный рубчик выхода проводящих тканей, идущих в основание филлоида или спорофилла. Слева и справа от рубчика выхода проводящих тканей располагаются парихнотические рубцы, наблюдающиеся только при хорошей (субэпидермальной) сохранности побегов. В верхней части листовой подушки может наблюдаться небольшая выемка, соответствующая лигульной ямке.

Во время Палеоботанического коллоквиума, организованного в рамках Международного Симпозиума "Верхнепермские стратотипы Поволжья" (г. Казань, 1998 г.),

участникам коллоквиума была предоставлена возможность ознакомиться с коллекциями ископаемых растений из казанских отложений Прикамья.

Среди образцов из местонахождения Тарловка присутствовал отпечаток репродуктивного органа, первоначально определенный как остаток семени. Однако после тщательного исследования этого остатка оказалось, что более вероятно иная его интерпретация. По нашему мнению, этот остаток представляет собой базальную (проксимальную) часть спорофилла плауновидного с оборванным дистальным сегментом. Характер сонахождения, а также некоторые элементы морфологии (общие очертания спорофилла, отсутствие четкого разделения пластинки спорофилла на фертильные и стерильные сегменты, морфология спорангия и т.д.), позволяют предположить, что этот спорофилл принадлежал лепидофиту *Signacularia noinskii*.

Длина сохранившегося фрагмента составляет 6 мм, максимальная ширина - 4 мм. В базальной части спорофилла располагается полукруглая выемка, очевидно, соответствующая месту прикрепления спорофилла к несущему побегу. По бокам выемки края основания спорофилла оттянуты книзу, что придает спорофиллу стреловидные очертания. Сходная оттянутость краев базальной части спорофиллов ранее отмечалась для других представителей пермских плауновидных, например, *Sadovnikovia belemnoides* Naug. из кунгурского яруса Приуралья (Наугольных, 1994) и *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. из уфимского яруса Приуралья и Печорского угольного бассейна (Наугольных, 2001б, рис. 3; см. также: Naugolnykh, Zavalova, 2004, Pl. 1, figs. 1, 7; Fig. 3, C). Параллельно нижнему краю основания спорофилла на его поверхности располагаются тонкие складки, встречающиеся и у других видов, принадлежащих



Таблица I. *Signacularia arctica* Schwedov. Голотип вида, ЦНИГР Музей 20/6311. Местонахождение: Северо-Восточный Пай-Хой. Увеличение: x 2.

* * *

этой группе растений (например, *Sadovnikovia belemnoides*; см.: Наугольных, 1998, рис. 9, В). Максимальная наблюдаемая ширина спорофилла расположена в 2,5 мм выше его основания. Далее края спорофилла постепенно сужаются. В месте максимальной ширины в середине остатка наблюдается овальная, продольно вытянутая структура, интерпретируемая нами как спорангий. Длина спорангия составляет 2,5 мм при ширине 2 мм. Инситные споры не обнаружены. Спорангий наблюдается с адаксиальной стороны. Под спорангием проходит проводящий пучок спорофилла,

наблюдаемый ниже и выше спорангия. Ширина проводящего пучка в базальной части спорофилла составляет 0,7 мм. В более дистальной по отношению к спорангию части спорофилла ширина проводящего пучка равна 0,25-0,3 мм. Слева и справа от проводящего пучка в этой части спорофилла располагаются пологие продольные складки, возможно, соответствующие месту расположения устьичных полос. Подобные устьичные полосы нередко присутствуют на филлоидах и спорофиллах пермских и триасовых плауновидных, принадлежащих семействам

Pleuromeiaceae и Takhtajanodoxaceae (Снигиревская, 1980, 1989). Вокруг спорангия расположена тонкая кайма, тянущаяся от основания спорофилла, вероятно, соответствующая велуму.

В распоряжении авторов находится остаток коры плауновидного раннеказанского возраста, происходящий из местонахождения Голюшерма (=Голюшурма, или Благодать; нижнее течение р. Кама), переданный В.К. Голубевым. Предварительно одним из авторов (С.В.Н.) этот остаток был определен как "Lepidophyta indet., тип сохранности *Aspidiaria*" (Голубев, 1995, 2001). Длина имеющегося фрагмента коры равна 60 мм, ширина - 36 мм. Дополнительное изучение этого образца позволяет предположить, что он представляет собой сильно декортицированный фрагмент побега *Signacularia*, аналогичный изображенному здесь остатку на рис. 3, В. Обращает на себя внимание очень близкое взаимное расположение листовых подушек. При их среднем размере 9 x 3 мм расстояние между соседними подушками одного парастиха составляет лишь 1,5-2 мм. Такое тесное расположение листовых подушек имеет место на всем протяжении наблюдаемой части побега. В отличие от *Signacularia*, зоны сближенного расположения листовых подушек у *Viatcheslavia* никогда не бывают настолько протяженными. Гораздо более обычны для *Viatcheslavia* части побегов с широко расставленными листовыми подушками (см. здесь табл. III, 1, 4).

Важной отличительной чертой рода *Signacularia* являются существенно более широкие филлоиды, чем филлоиды *Viatcheslavia*. У экземпляров *Signacularia noinskii*, изображенных Залесским (Zallessky, 1937, Fig. 60, 61), ширина филлоидов в их базальной части составляет не менее 14 мм. Ширина филлоидов *Signacularia noinskii*, описанных Есауловой (1986)

как *Viatcheslaviophyllum kamiense* Есаулова, колеблется от 4 до 7 мм. Ширина филлоидов *Viatcheslaviophyllum vorcutense*, принадлежавших *Viatcheslavia vorcutense*, в среднем составляла 3 мм и не превышала 4 мм.

Стратиграфическое распространение рода *Signacularia* Zallessky.

Типовой вид рода - *S. noinskii* Zal. встречается исключительно в казанских отложениях восточной части Русской платформы и в Приуралье. Из наиболее известных местонахождений казанского возраста, где были найдены фрагменты побегов и отпечатки коры *S. noinskii*, следует назвать Кызыл-Байрак (левый берег р. Волга выше г. Казань) и целый ряд разрезов, тянувшихся по правобережью Волги в этом же районе (Берсут, Вандовка, Тарловка: см. Есаулова, 1986), а также Голюшерма. Н.К. Есауловой (1986) отмечается, что вид *S. noinskii* в основном характерен для нижнеказанского подъяруса, но иногда встречается и в верхнеказанском подъярусе (местонахождение Кызыл-Байрак). *S. noinskii* входит в состав филладодермового суперкомплекса, выделяемого Н.К. Есауловой (1998). Совместно с остатками *S. noinskii* нередко встречаются листостебельные мхи *Protosphagnum* Neub., черновиевые *Paracalamites kutorgae* (Geinitz) Zal., *P. frigidus* Neub., *P. decoratus* (Eichwald) Zal., *P. similis* Zal., *Phyllothea* spp., *Tchernovia striata* Neub. (спороношения *Paracalamitina striata* Zal. emend. Naug., см. Нейбург, 1964; Naugolnykh, 2002), каламостахиевые *Calamites gigas* Brongn., *Annularia* spp., сфенофилловые или бовманитовые *Sphenophyllum stoukenbergii* Schmalh., папоротники *Prynadaeopteris* sp., *Todites* sp., *Pecopteris helenaeanae* Zal., *P. varsanofievae* Fef., *Lobatopteris* (?) sp., и др., птеридоспермы *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *Rhachiphyllum wangenheimii* (Fischer) Naug., *Psygmaophyllum nesterenkoi* (Zal.)

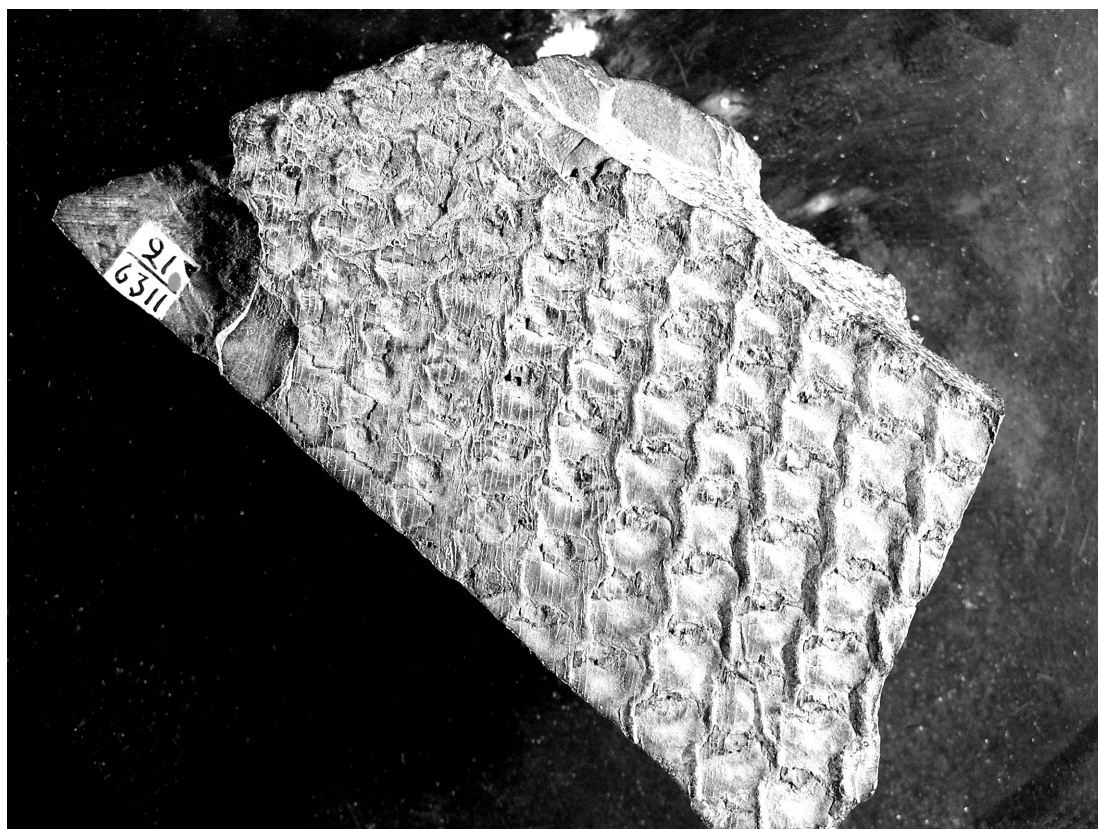


Таблица II. *Signacularia arctica* Schwedov. Синтип, ЦНИГР Музей 21/6311. Местонахождение: Северо-Восточный Пай-Хой. Увеличение: x 2.

* * *

Burago, *Phylladoderma meridionalis* S.Meyen, *P. sentjakensis* Esaul., *Pursongia* sp., цикадофиты *Taeniopteris tingii* Halle, *T. eckardtii* Germar, войновские s.l. (см. Наугольных, 2001a), *Rufioria* spp., "Cordaites" spp., гинкгофиты *Sphenobaiera* sp., *Rhipidopsis* aff. *ginkgoides* Schmalh., а также остатки изолированных семян *Samaropsis frigida* Neub., *S. heteromorpha* Esaul., *Bardocarpus elegans* Esaul., *Nucicarpus sentjakensis* Esaul., *N. tarlovskiensis* Esaul. (по Есауловой, 1986, с исправлениями и дополнениями).

Второй вид рода - *S. arctica* Schwed. - характерен для отложений нижней части печорской серии Печорского угольного бассейна и встречается от границы нижнего (Приуральского) и среднего (Биармийского) отделов пермской системы обновленной Общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы до средней части уржумского яруса. По С.К. Пухонто (1998), в Печорском Приуралье, помимо *S. arctica*, в состав флор с доминирующими филладодермами входят представители родов *Phylladoderma* Zalessky, *Wattia* Mamay, *Rufioria* S. Meyen (вид *R. synensis* (Zal.)

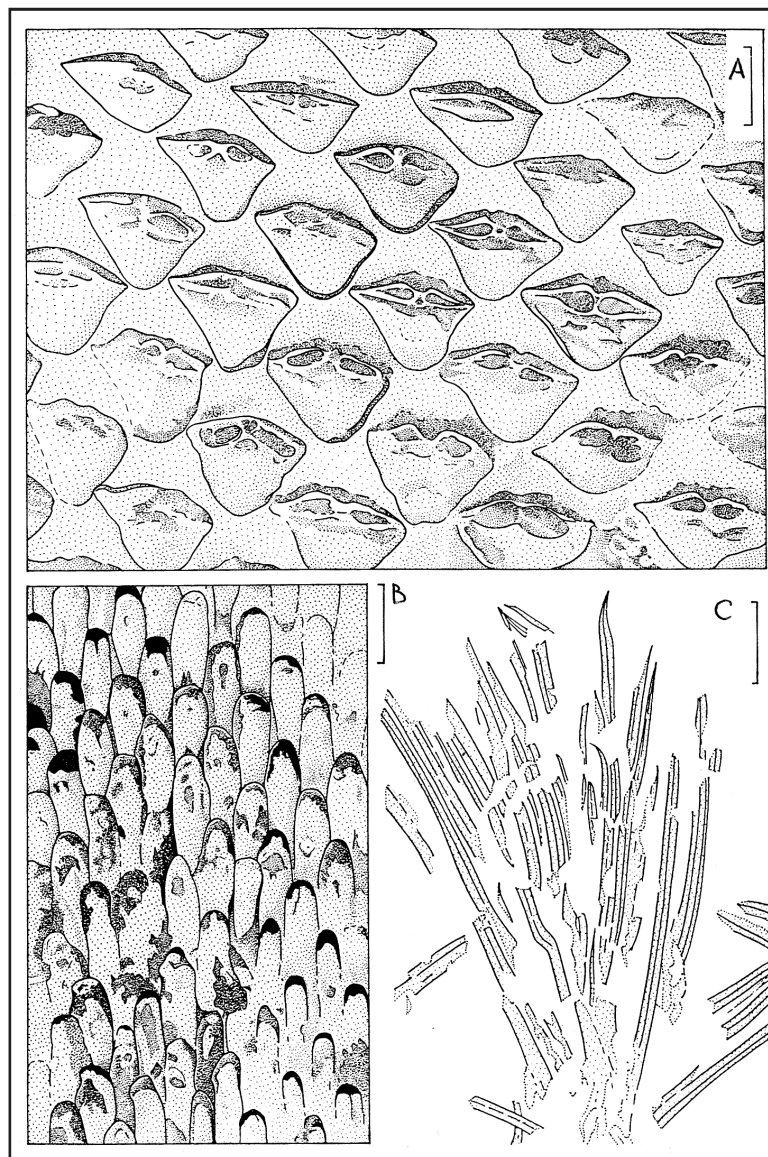


Рис. 3. *Signacularia* Zal., различные типы сохранности и строение филлоидов из казанских отложений Прикамья. А-С - *Signacularia noinskii* Zal. А - отпечаток представительного фрагмента коры субэпидермальной сохранности; хорошо видны парные рубцы выхода парихнотических тканей; у некоторых листовых подушек в середине верхнего края видны лигульные ямки; В - декортицированный фрагмент побега (сохранность типа *Knorria*); С - апикальная часть побега с филлоидами, сохранившимися в прикреплении. (А-С - рисунки по фотографиям, опубликованным Н.К. Есауловой, 1986).

Местонахождения: Тарловка (А, С); Вандовка (В). Длина масштабной линейки - 1 см.

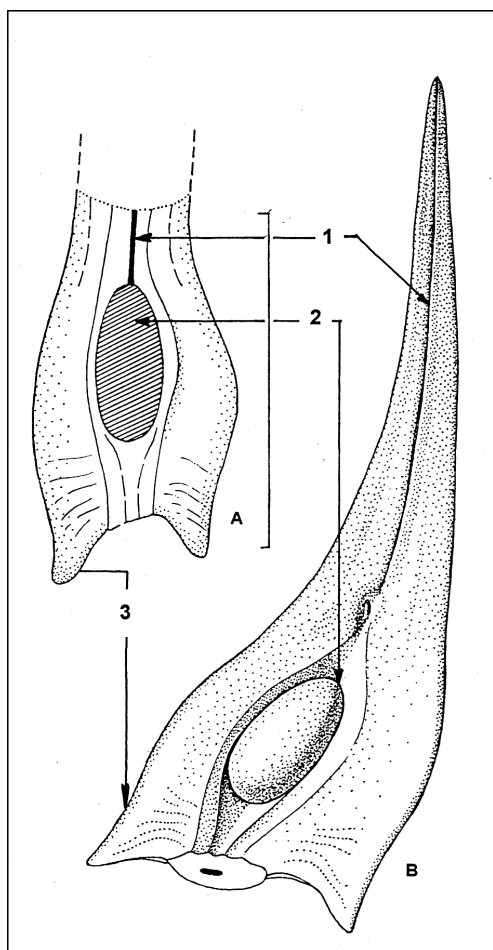


Рис. 4. *Signacularia* Zal., строение спорофилла (КазГУ, колл. № 1). А - отпечаток спорофилла; коллекция Казанского Государственного университета (см. замечания в тексте); В - реконструкция спорофилла; вид с адаксиальной стороны. 1 - проводящий пучок; 2 - спорангий; 3 - крыловидные выросты основания спорофилла. Местонахождение: Тарловка. Длина масштабной линейки - 5 мм.

* * *

S.Meyen), *Cordaites* Unger (*C. clercii* Zal.; печорские формы, условно относящиеся к этому роду, как и остальные ангарские "*Cordaites*", относятся не к порядку Cordaitales, а к порядку Vojnovskyales),

Paichoa Zal., а также многочисленные и разнообразные пельтаспермовые птеридоспермы (роды *Compsopteris* Zal., *Comia* Zal., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) Kerp, с учетом современной номенклатуры). В этих же отложениях данного региона присутствуют остатки семян, распределяемых по родам *Samaropsis* Goerpert, *Bardocarpus* Zalessky, *Nucicarpus* Neuburg, *Tungussocarpus* Suchov и др. По современной номенклатуре вмещающие данный флористический комплекс отложения относятся к шешминскому и сокскому горизонтам, уржумскому и северодвинскому ярусам. Западнее северной части Предуральского краевого прогиба вид *S. arctica* встречается в отложениях сейдинской и аячягинской свит, а также их аналогов.

Непосредственные филогенетические предшественники рода *Signacularia* Zalessky.

Как уже было отмечено в историческом очерке, в отложениях юговской свиты (местонахождение Алебастрово, правый берег р. Сытва, Пермская область), имеющих позднеуфимский (шешминский) возраст, одним из авторов (С.В.Н.) был найден отпечаток коры плауновидного растения, условно определенного как *Signacularia* sp. (sp. nov.).

Помимо единственного остатка коры (рис. 5, А, В) с хорошо сохранившимися частично ожелезненными листовыми подушками (на остатке наблюдается позитивный рельеф коры), были обнаружены отдельные филлоиды, скорее всего, принадлежавшие этому же растению. Особенности морфологии листовых подушек (общие очертания, наличие двух парихнотических рубцов), а также ассоциирующих филлоидов, более широких, чем филлоиды *Viatcheslavia*, указывают на его промежуточное положение между родами *Viatcheslavia* Zal. и *Signacularia* Zal. Само растение, судя по ширине имеющегося

фрагмента коры, было древовидным, с диаметром ствола не менее 8-9 см (рис. 5, С).

Листовые подушки широкие, поперечно вытянутые. Верхний край подушек прямой, нижний - округлый. В центральной части подушки наблюдается небольшое углубление, соответствующее выходу проводящих тканей. Слева и справа от этого углубления наблюдаются неясно выраженные парихнотические рубцы. Ширина листовых подушек составляет 7 мм при длине 4 мм. Подушки располагаются по правильным парастихам. Расстояние между соседними парастихами составляет 11 мм, расстояние между листовыми подушками одного парастиха равно 5-7 мм.

В верхней части листовых подушек, как бы нависая над ними, сохранился слепок необычной структуры субтреугольных очертаний. По всей видимости, это часть глоссоподия, сложенного плотными тканями, в процессе диагенеза и уплотнения осадка, наложившегося на листовую подушку.

В более древних (соликамских) отложениях Приуралья среди типичных представителей вида *Viatcheslavia vorcutensis* иногда встречаются экземпляры с субтреугольным вздутием, расположенным над листовой подушкой выше рубчика выхода проводящих тканей, но, при этом, частично перекрывающим лигульную ямку (см. здесь табл. III, 2). На наш взгляд, это вздутие может соответствовать зоне развития трансфузионной ткани, далее переходящей в основание филлоида или спорофилла и образующей глоссоподий.

Охарактеризованные выше формы из уфимских отложений Приуралья могут рассматриваться как возможные предки рода *Signacularia*. Судя по практически одновременному появлению в геологической летописи видов *S. noinskii* и *S. arctica*, можно предположить, что два этих вида появились в результате дивергентного

разделения предкового вида, близкого *Signacularia* sp. (sp. nov.) из отложений юговской свиты р. Сылвы.

Систематическое положение рода *Signacularia* Zalessky

Представления о систематическом положении рода *Signacularia* Zalessky, существовавшие до настоящего времени, нельзя признать непротиворечивыми. Согласно традиционным взглядам, этот род или описывался в составе плауновидных неясного систематического положения (Борсук и др., 1963), или был отнесен к порядку Lycopodiales (Zalessky, 1937).

С.В. Мейен в своей обобщающей работе указывает: "Плауновидные *Viatcheslavia* и *Signacularia* могли быть предками триасовых *Pleuromeiaceae*" (Мейен, 1987, с. 333). Об этом же говорится и на с. 80 при характеристике семейства *Pleuromeiaceae*: "Непосредственными предками семейства могут быть пермские роды типа *Viatcheslavia* и *Signacularia*". Однако, в этой же работе сказано: "Плевромейевые, по-видимому, произошли от чалонериевых, от которых унаследовали неветвящиеся стебли с дистальной фертильной зоной - стробилом". Из приведенных выше цитат легко сделать вывод, что род *Signacularia* Zal., вместе с синонимичным ему, по мнению Мейена (Мейен, 1987, 1990; Meyen, 1976), родом *Viatcheslavia* Zal., могли относиться к семейству *Chaloneriaceae*. Во всяком случае, и в цитированных выше, и в других работах Мейена, ни *Signacularia*, ни *Viatcheslavia* не отнесены непосредственно к семейству *Pleuromeiaceae*.

Следует сделать еще одно важное замечание. На наш взгляд, нельзя ставить знак равенства между терминальной фертильной зоной и терминальным стробилом, поскольку у фертильной зоны всегда сохраняется активная верхушечная меристема, в отличие от любого стробила.

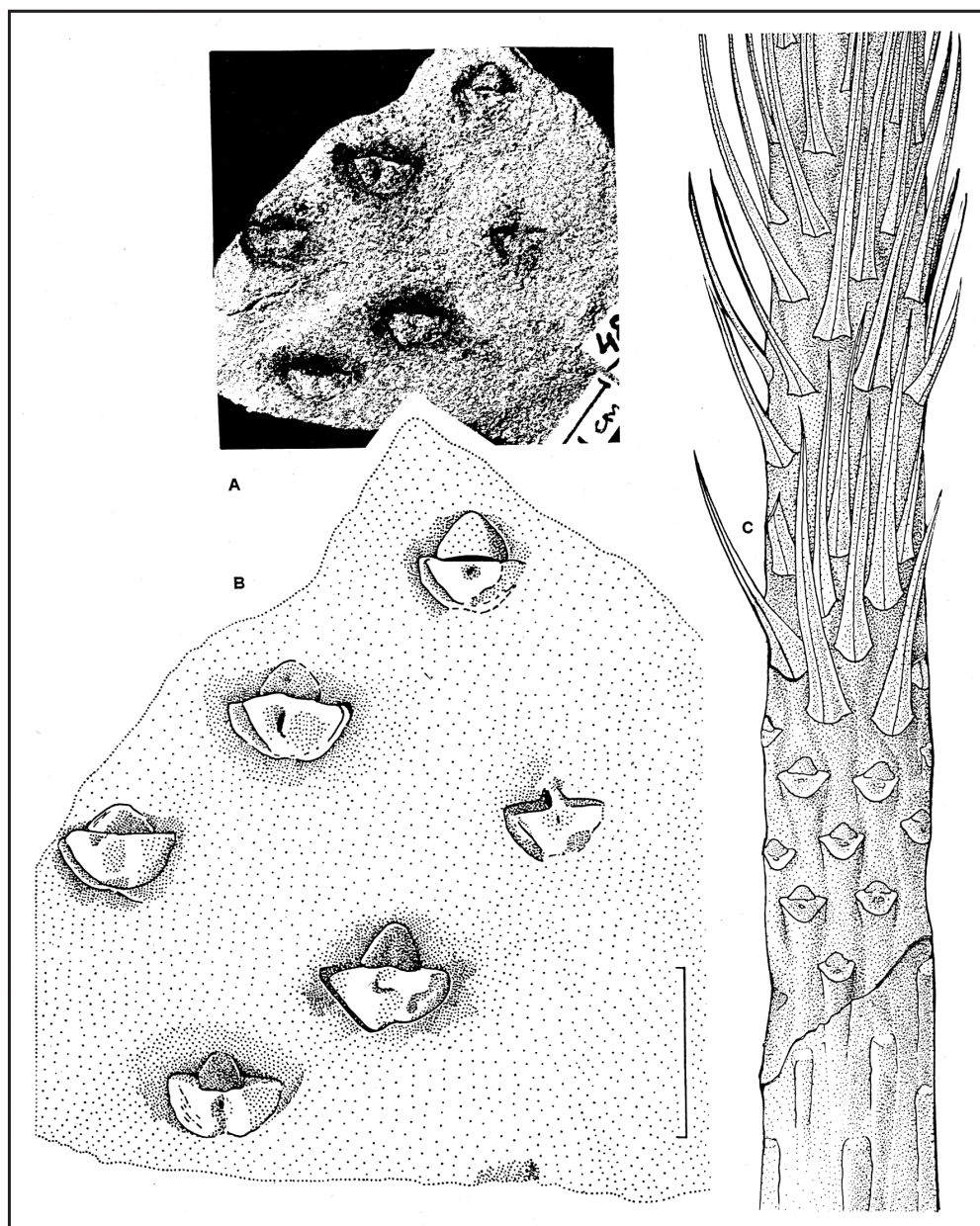


Рис. 5. А, В - отпечатки коры *Signacularia* sp. (sp. nov.?) с субтреугольным образованием в верхней части листовых подушек, интерпретируемым как базальная часть глоссоподия (экз. ГТМ ФЛ-0990-5 № 04593); С - предполагаемая форма роста *Signacularia* sp. (sp. nov.?) из уфимских (шешминских) отложений Приуралья. Местонахождение Алебастрово. Длина масштабной линейки - 1 см.

Морфологический архетип плевромейевых складывается из нескольких особенностей, касающихся строения как вегетативной, так и репродуктивной сферы. Для плевромейевых характерны неветвящиеся побеги, у некоторых форм укороченные. Побег несет располагающиеся по спирали простые линейные филлоиды с единственной средней жилкой. По мере роста растения филлоиды в проксимальной части побега опадают (см., например, Fuchs et al., 1991). У части видов филлоиды редуцированы или могут полностью отсутствовать у всех или значительной части экземпляров выборки (Нейбург, 1960б). Для всех плевромейевых характерен якоревидный или клубневидный ризофор (см., например, Grauvogel-Stamm, 1999). В отличие от лепидодендроновых (лепидокарповых), у плевромейевых развивался единственный терминальный стробил, по всей вероятности, образовавшийся путем редукции и олигомеризации фертильных зон плауновидных родов *Viatcheslavia* и *Signacularia* с последующим прекращением функционирования терминальной меристемы побега растения после достижения им репродуктивного возраста.

По мнению авторов, род *Signacularia* может быть отнесен с некоторой долей условности к семейству *Pleuromeiaceae*. В качестве признаков плевромейевых, наблюдаемых у *Signacularia* и *Viatcheslavia*, следует назвать (1) ламеллатное строение спородермы и наличие каватности микроспор (известно только для *Viatcheslavia*: Zavialova, Naugolnykh, 2004; Naugolnykh, Zavialova, 2004); (2) неветвящийся (в отличие от лепидокарповых) и хорошо развитый (в отличие от *Isoetaceae*) побег; (3) линейные филлоиды с единственной средней жилкой; (4) клубневидный ризофор (пока известен только для *Viatcheslavia*); (5) строение спорофиллов, сходных со спорофиллами *Tomiostrobus* Neub. С чало-

нериевыми же роды *Signacularia* и *Viatcheslavia* сближает только отсутствие настоящих стробиллов, вместо которых на побегах этих растений формировались циклично расположенные фертильные зоны.

Заключение

Род *Signacularia*, встречающийся в казанских отложениях Приуралья и восточной части Русской платформы, палеофитогеографически соответствующих западной ветви Субангарского экотонного пояса (Мейен, 1987), может рассматриваться в качестве ценного стратиграфического и палеофитогеографического маркера. Вместе с тем, встречаемость этого рода как в мезо-ксерофильных (Прикамье), так и гигрофильных (Печорский бассейн) растительных ассоциациях, указывает на его высокую экологическую толерантность. Род *Signacularia*, несмотря на морфологическую близость роду *Viatcheslavia*, тем не менее, обладает таксономической самостоятельностью и должен рассматриваться, вопреки мнению других исследователей (Борсук и др., 1963; Meуen, 1976; Мейен, 1990), как самостоятельный. На основе анализа морфологических особенностей рода *Signacularia* сделан вывод о его принадлежности семейству *Pleuromeiaceae*.

Список литературы

Борсук М.О., Новик Е.О., Радченко Г.П. Тип *Lycopsidea*. Плауновидные // Основы палеонтологии. Том 14. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Под ред. В.А. Вахрамеева, Г.П. Радченко и А.Л. Тахтаджяна. Москва: Изд-во АН СССР. 1963. С. 430-472.

Владимирович В.П. Типовая казанская флора Прикамья. Рукопись, депонированная в ВИНТИ, № 4571. 1984. 91 с.

Владимирович В.П. Высшие растения. *Telomophyta* // Атлас характерных комплек-

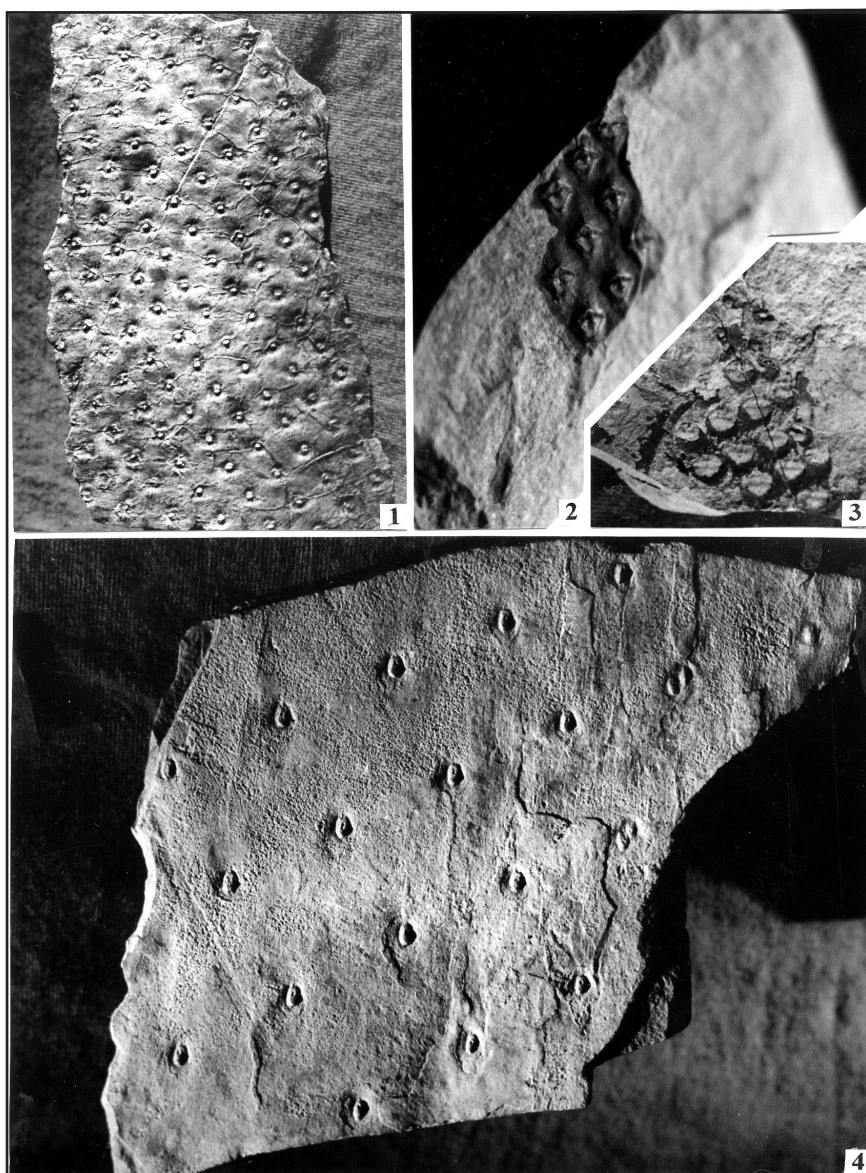


Таблица III. Предполагаемые филогенетические предшественники рода *Signacularia* Zal. из уфимских отложений Приуралья. 1-4 - *Viatcheslavia vorcutensis* Zal.; 1 - фрагмент побега с мелкими листовыми подушками; 2 - фрагмент коры с позитивным рельефом, видны треугольные вздутия над листовыми подушками; 3 - фрагмент коры с близко расположенными листовыми подушками; 4 - слепок крупного побега с мелкими листовыми подушками (колл. ГГМ ФЛ-0990; 04589-04592). Местонахождение: Полазна. Увеличение: x 0,9 (1, 4), x 1 (3), x 1,5 (2).

Схема 1. Стратиграфическое распространение плауновых в пермских отложениях Печорского Приуралья

Обновленная Общая (Восточно-Европейская) стратиграфическая шкала (2006)				Флористические суперкомплексы (Есаулова, 1998)	Флористические комплексы в Печорском Приуралье (Пухонто, 2004, 2005)	Стратиграфическое распространение плауновых в Печорском Приуралье							
Триас	Система	Отдел	Ярус										
Пермская	Приуральский	Кунгурский	Уфимский	Вячеславивейный	Viatschleslavia vorcutensis, Viatschleslaviophyllum vorcutense, Intia, Syrjagia, Kosjunia, Vojnovskya, Ruffloria loriformis, Samaropsis vorcutana	Pleuromeia							
							Артинский		Филладодермовый	Phylladoderma, Wattia, Ruffloria synensis, Cordaites clericii, Paichoia, Signacularia, птеридоспермы			
											Биармийский	Уржумский	Татарский
		Северодвинский	Вятский										
												нижний	верхний
							нижний	верхний					

	Viatschleslavia? triangulata Neub.
	Viatschleslavia orbicularis Neub.
	Viatschleslavia vorcutensis (Zal.) Neub.
	Viatschleslaviophyllum vorcutense Neub.
	Paichoia tschernovii Zal.
	Signacularia arctica Schwed.
	Viatschleslavia chejagensis Neub.
	Tundrodendron petschorense (Zal.) Neub.

сов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Ленинград: Недра. 1986. С. 32-38. (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер. Том 331).

Голубев В.К. Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из казанских отложений Прикамья // Палеонтологический журнал. 1995. № 3. С. 86-97.

Голубев В.К. Событийная корреляция морских отложений казанского яруса стратотипической области // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. Том 9. № 5. С. 40-58.

Есаулова Н.К. К вопросу о систематике рода *Signacularia* из верхнепермских отложений Прикамья. Казань. 1983. Рукопись, депонированная в ВИНТИ. № 4339-83 Деп. 13 с.

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

Есаулова Н.К. Флора и фитоценозальная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. Казань: Экоцентр. 1998. 65 с.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. Москва: Недра. 1987. 403 с.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники. Москва: Наука. 1990. С. 76-124.

Наугольных С.В. Новый лепидофит из кунгура Среднего Приуралья // Палеонтологический журнал. 1994. № 4. С. 131-136.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М: ГЕОС, 1998. 201 с. (Труды ГИН РАН, вып. 509).

Наугольных С.В. Морфология и систематическое положение представителей порядка *Vojnovskyales* // Палеонтологический журнал. 2001а. № 5. 95-105.

Наугольных С.В. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (плауновидные): морфология, систематика, палеоэкология // Палеонтологический журнал. 2001б. № 2. С. 97-102.

Наугольных С.В. Палеофитогеография пермского периода // Климат в эпохи круп-

ных биосферных перестроек (под ред. М.А.Семихатова и Н.М.Чумакова). Москва: Наука. 2004а. С. 194-220.

Наугольных С.В. Юговская флора (уфимский ярус, верхняя пермь) Приуралья // Проблемы региональной геологии: музейный ракурс. Москва: Акрополь. 2004б. С. 168-172.

Наугольных С.В. Ископаемые растения из верхней перми Пермского Приуралья (коллекция Г.Т. Мауэра) в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2005. № 13. 44 с.

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть I. Плауновидные и гинкговые (*Lycopodiales* et *Ginkgoales*). Москва: Изд-во АН СССР. 1960а. 64 с. (Труды ГИН РАН, вып. 43).

Нейбург М.Ф. *Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. Москва: Изд-во АН СССР. 1960б. С. 65-90. (Труды ГИН РАН, вып. 43).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть II. Членистостебельные (*Sphenopsida*). Москва: Наука. 1964. 137 с. (Труды ГИН РАН, вып. 111).

Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. Москва: Научный мир. 1998. 312 с.

Пухонто С.К. Нижняя граница казанского яруса в континентальных фациях // Докл. Всеросс. совещ. "Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы". Казань, 14-15 июня 2004 г. Казань: КазГУ, 2004. С. 57-59.

Пухонто С.К. Граница нижнего и среднего отделов перми в континентальных фациях на севере Европейской части России // Современные проблемы палеофлористики, палеогеографии и фитоценологии. Тр. Междунар. палеоботанич. конфер. Москва, 17-18 мая 2005 г. Вып. 1. М.: ГЕОС, 2005. С. 262-270.

Снигиревская Н.С. *Takhtajanodoxa* Snig. - новое звено в эволюции плауновидных //

Систематика и эволюция высших растений. Ленинград: Наука. 1980. С. 45-53.

Снигиревская Н.С. Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Ленинград: Наука. 1989. С. 74-88.

Тэфанова Т.А. Казанская флора района Тарловки на Каме // Геология Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казанского ун-та. 1971. С. 74-122.

Фефилова Л.А. Макрофлора // Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми севера Европейской части СССР. Ленинград: Наука. 1981. С. 16-18, 25-29, 74-83, 101-103, 109-114.

Шведов Н.А. Верхнепалеозойская флора северо-восточного Пай-Хоя // Труды Арктического научно-исследовательского института. 1941. Т. 158. С. 131-156.

Andrews H.M. Index of generic names of fossil plants, 1820-1965 // Geol. Surv. Bull. 1970. No. 1300. 354 p.

Barthel M. Die Rotliegendflora Sachsens // Abhandlungen des staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden. 1976. Band 24. 190 S.

Barthel M. Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rotliegenden (ed. H. Haubold). Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 1983. S. 63-131.

Fuchs G., Grauvogel-Stamm L., Mader D. Une remarquable flore à *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein Moyen (trias inférieur) de l'Eifel (R.F. Allemagne). Morphologie, paleoecologie et paleogeographie // Palaeontographica. Abt. B. 1991. Bd. 222. Lfg. 4-6. S. 89-120.

Grauvogel-Stamm L. *Pleuromeia sternbergii* (Munster) Corda, eine charakteristische

Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias. Eine ganz andere Welt. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 1999. S. 271-282.

Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. 1976. Abt. B. Bd. 157. Lief. 5-6. S. 112-157.

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

Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. London: Chapman and Hall, Ltd. 1987. 432 p.

Naugolnykh S.V. *Paracalamitina striata* - a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // Journal of Paleontology. 2002. Vol. 76 (2). P. 377-385.

Naugolnykh S.V., Zavalova N.E. *Densoisporites polaznaensis* sp. nov.: with comments on its relation to *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky // Palaeobotanist. 2004. Vol. 53. P. 21-33.

Wagner R.H., Lausberg S., Naugolnykh S. The Permian Angara flora from North Greenland: a progress report // Carboniferous of the World (Eds. L.V.Hills, C.M.Henderson, E.W.Bamber). Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 19. 2002. P. 382-392.

Zalesky M.D. Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux // Bull. Soc. Geol. De France. 1929. Serie 4. T. XXIX. P. 189-194.

Zalesky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. 1937. Vol. 2-3. P. 37-101.

Zavalova N.E., Naugolnykh S.V. Morphology and ultrastructure of lycophyte spores from the Permian deposits of the Ural mountains (Russia) // Polen (antes an. Asoc. Palinol. Leng. Esp.). 2004. Vol. 14. P. 41.

ISSN 1029-7812

Издатель:

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН
125009 Москва Моховая д. 11 корп. 2 fax:(495)203 47 98 E-mail: pavlov@sgm.ru

Свидетельство о регистрации СМИ № 017367 от 31.03.98

Рецензент: канд. геол.-мин. наук Л.А. Фефилова

Ответственный за выпуск: канд. геол.-мин. наук Т.М. Кодрул

Главный редактор: канд. геол.-мин. наук Л.В. Матюшин

Подписано к печати 20.12.2006 г.
