

DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-311-326

С.В. Наугольных¹, В.В. Кукарских², Д.В. Солодянкин²

¹ Геологический институт Российской академии наук,
119017 г. Москва, Российская Федерация

² Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук,
620144 г. Екатеринбург, Российская Федерация

Новая находка фолиарного семеносного органа в нижнепермских отложениях Урала в контексте флорогенетических связей позднепалеозойских и мезозойских флор

Статья посвящена находке фолиарного семеносного органа из местонахождения Александровское (нижняя пермь, кунгурский ярус; Свердловская область, Красноуфимский район). Семеносный орган условно отнесен к роду *Baruligyna* Krassilov et Doludenko в открытой номенклатуре. Остаток имеет 13 мм в длину и 8 мм в ширину. Верхушка семеносного органа оборвана; ось (рахис) уплощена; ширина ее постепенно уменьшается от основания (ширина 1,7 мм) в направлении к верхней части. Рахис несет продольный осевой желобок, расположенный на адаксиальной стороне. Поверхность рахиса относительно ровная, со слабо выраженными продольными складками. Высказано предположение о близости этого семеносного органа представителям користоспермовых птеридоспермов с листьями морфологического типа *Dicroidium*. Листья, сходные с листьями рода *Dicroidium*, встречаются в пермских отложениях Ангариды и прилегающих к ней областей. Возможно, некоторые из этих листьев могли принадлежать растению с семеносными органами *Baruligyna* sp. из нижнепермских местонахождений Приуралья.

© Наугольных С.В., Кукарских В.В., Солодянкин Д.В., 2021

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



Ключевые слова: Пермская система, кунгурский ярус, Приуралье, птеридоспермы, голосеменные, користоспермовые

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Геологического института РАН № 0135-2019-0044 «Фитостратиграфия, палеофлористика, кризисные события кайнозоя, мезозоя и палеозоя различных регионов Евразии, палеоклиматические, палеофитоценотические и палеофитогеографические реконструкции».

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Наугольных С.В., Кукарских В.В., Солодянкин Д.В. Новая находка фоллиарного семеносного органа в нижнепермских отложениях Урала в контексте флорогенетических связей позднепалеозойских и мезозойских флор // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11. № 3. С. 311–326. DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-311-326

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-311-326

S.V. Naugolnykh¹, V.V. Kukarskih², D.V. Solodyankin²

¹ Geological Institute RAS,
Moscow, 119017, Russian Federation

² Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS,
Ekaterinburg, 620144, Russian Federation

A new find of the foliar seed-bearing organ in the Lower Permian deposits of the Urals in a context of florogenetical links between Late Paleozoic and Mesozoic floras

The paper deals with a new find of the foliar seed-bearing organ from the locality Aleksandrovsкое (Lower Permian, Kungurian; Sverdlovsk region, Krasnoufimski district). This seed-bearing organ is conditionally assigned to the genus *Baruligyna* Krassilov et Doludenko in open nomenclature. Length of the plant fossil is 13 mm; width is 8 mm. The apex of the seed-bearing organ is detached; the axis (rachis) is flattened, its width is slowly decreases from the base (width is 1.7 mm) towards the apical part. Rachis bears the axial

furrow disposed on its adaxial side. The rachis surface is relatively smooth, with weakly expressed prolonged folds. Hypothesis on the taxonomical attribution of this seed-bearing organ to the crustospermean pteridosperms with the leaves of the morphological *Dicroidium* – type is suggested. The leaves similar to the genus *Dicroidium* occur in the Permian deposits of Angaraland and surrounding regions. It is quite possible that some of these leaves could belong to the plant with the seed-bearing organs *Baruligyna* sp. from the Lower Permian deposits of the Cis-Urals.

Key words: Permian system, Kungurian, Cis-Urals, pteridosperms, gymnospermae, Crustospermales

Acknowledgements. The work is fulfilled in a framework of the State Program of Geological Institute of RAS No. 0135-2019-0044 “Phytostratigraphy, paleofloristics, crises events in Cenozoic, Mesozoic, and Paleozoic of various regions of Eurasia, paleoclimatic, paleophytocoenotic, and paleophytogeographic reconstructions”.

CITATION: Naugolnykh S.V., Kukarskih V.V., Solodyankin D.V. A new find of the foliar seed-bearing organ in the Lower Permian deposits of the Urals in a context of florogenetical links between Late Paleozoic and Mesozoic floras. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2021. Vol. 11. No. 3. Pp. 311–326. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-311-326

Введение

Изучение флорогенетических связей позднепалеозойских и раннемезозойских флор было и остается важной задачей палеоботаники. Безусловно, флоры позднего палеозоя и раннего мезозоя – это два разных мира, в которых, на первый взгляд, мало общего. Однако подробное изучение филогенетических корней многих групп растений, доминировавших во флорах мезозоя, таких, например, как осундовые папоротники, хвощевидные семейства Equisetaceae, гетероспоровые плауновидные порядка Isoetales, вольциевые хвойные (семейство Voltziaceae), гинкгофиты s.s. (семейство Ginkgoaceae и близкие группы), показывает, что непосредственные предки этих групп сформировались уже в пермском периоде палеозойской эры. Детальное исследование растений, являющихся своего рода связующими звеньями между флорами позднего палеозоя и мезозоя, позволяет, во-первых, яснее представить переход от палеофита к мезофиту (о содержании этих терминов см. [Мейен, 1987]) и, во-вторых, подойти к реконструкции основных тенденций и процессов, имевших место в ходе становления мезозойских флор.

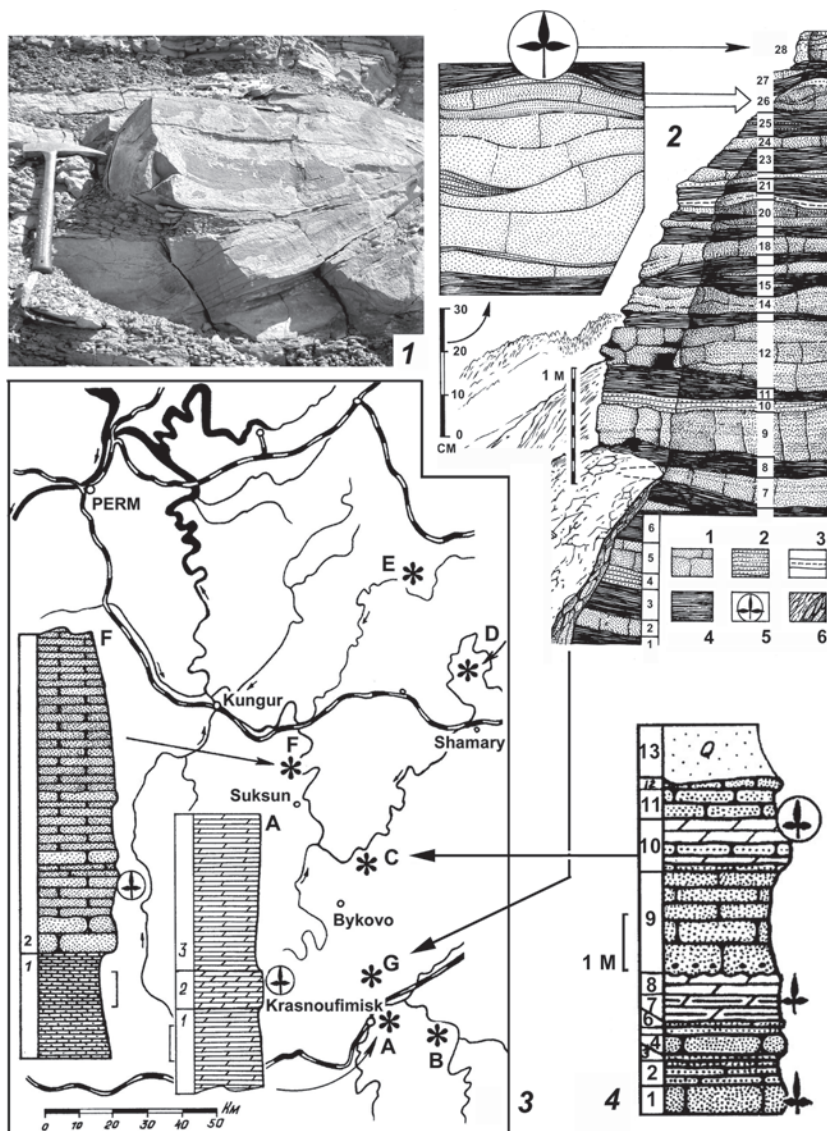


Рис. 1. Географическое расположение и геологическое строение изученных местонахождений:

1 – песчанниковый «раздвиг» в верхней части разреза Александровское;

2 – стратиграфическая колонка разреза Александровское;

3 – расположение основных геологических разрезов и местонахождений растительных остатков, цитируемых в настоящей работе:

Большое значение для изучения таксономического разнообразия флор пермского периода имеют местонахождения растительных остатков, расположенные в Приуралье (рис. 1), преимущественно, в Пермском крае (местонахождения ископаемых растений в отложениях кунгурского яруса: Мазуевка, Чекарда 1–2, Красная Глинка, Матвеево, Крутая Катущка 1–2; Таежное 1–2, Барда), в Свердловской области (местонахождения ископаемых растений в отложениях артинского яруса: Шайдурь, Шамары, Красноуфимские Ключики, Чигвинцево, Арти, Поташка 1–4, и др.; подробнее см. [Владимирович, 1981; Наугольных, 2018; Наугольных, Линкевич, 2020]; кунгурский ярус: Александровское), а также в Челябинской области (группа разрезов у г. Сим).

В местонахождении Чекарда-1 (см. рис. 1, С), хорошо известном широкой палеонтологической и стратиграфической аудитории благодаря находкам ископаемых растений и насекомых уникальной сохранности [Zalessky, 1937, 1939; Шаров, Синиченкова, 1977; Владимирович, 1986; Meyen, 1997; Наугольных, 1998, 2007; Naugolnykh, 2008, 2018],

А – генерализованная схема разрезов дивьинской свиты, расположенных в черте г. Красноуфимск (Свердловская обл.); Чигвинцево, Ермаково, Ключики и др.; В – Арти; С – Чекарда-1; D – Шайдурь; Е – группа местонахождений растительных остатков у с. Матвеево (Красная Глинка, Матвеево, Крутая Катущка 1–2, Таежное 1–2, Барда; подробнее см. [Naugolnykh, 2014]); F – Мазуевка; G – Александровское; 4 – местонахождение Чекарда-1, нижняя часть разреза.

Условные обозначения: 1 – песчаники, 2 – алевролиты, 3 – плотные аргиллиты с большим количеством карбонатной составляющей, 4 – слабо консолидированные аргиллиты, 5 – уровни сбора растительных остатков, 6 – осыпь

Fig. 1. Geographical position and geological structure of the localities studied:

1 – sandstones “thickening” in the upper part of the Aleksandrovskoe section; 2 – stratigraphical column (log) of the Aleksandrovskoe section; 3 – location of the main geological sections and the localities of the plant fossils cited in the present paper: A – generalized scheme of the position of the Divinskaya Formation sections disposed in the close vicinity of the City of Krasnoufimsk (Chigvintsevo, Ermakovo, Kluchiki etc.); B – Arti; C – Chekarda-1; D – Shaidury; E – group of the fossil plant localities disposed near the Matveevo village (Krasnaya Glinka, Matveevo, Krutaya Katushka 1–2, Taezhnoe 1–2, Barda; see for details: Naugolnykh, 2014); F – Mazuevka; G – Aleksandrovskoe; 4 – the locality Chekarda-1, lower part of the section.

Legend: 1 – sandstones, 2 – siltstones, 3 – dense argillites with large carbonate constituent, 4 – weakly consolidated argillites; 5 – levels of collecting of the plant fossils; 6 – recent proluvial and deluvial deposits

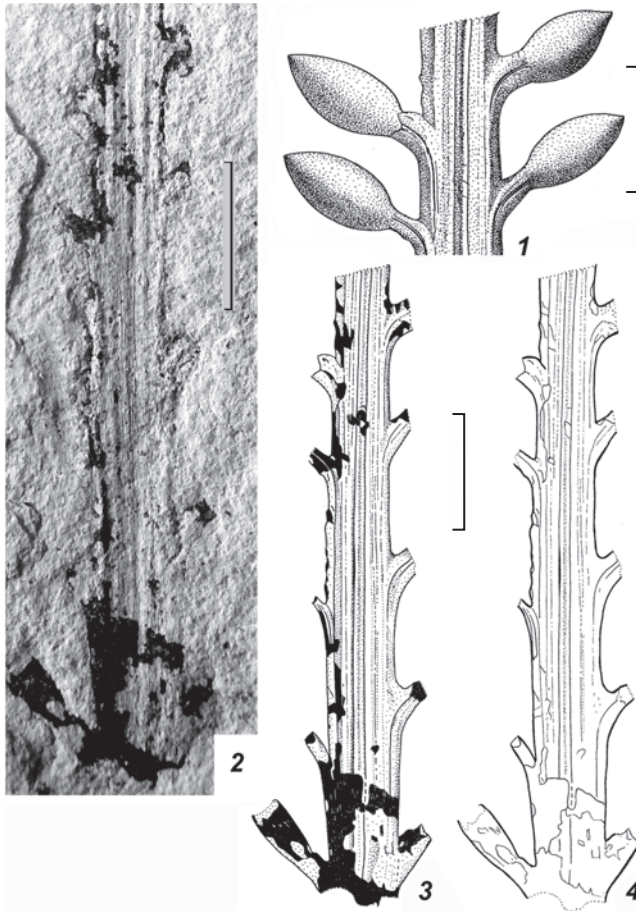


Рис. 2. *Baruligyna* sp. Строение пиннатного фолитарного семеносного органа:

1 – реконструкция части семеносного органа;
 2 – отпечаток семеносного органа в породе (тонкозернистом алевролите);
 3, 4 – прорисовка в технике line-tracing с разной степенью детализации.

Местонахождение: Чекарда-1, слой 10.

Длина масштабной линейки – 1 см

Fig. 2. *Baruligyna* sp. Morphology of the pinnate foliar seed-bearing organ:

1 – reconstruction of the portion of the seed-bearing organ;
 2 – imprint of the seed-bearing organ in the rock matrix (fine-grained siltstone);
 3, 4 – drawings in line-tracing technique with different extent of generalization.

The locality Chekarda-1, layer 10.

Scale bar is 1 cm

одним из авторов (С.В. Наугольных) был обнаружен необычный растительный остаток (рис. 2), представляющий собой ось с очередно-перистым прикреплением коротких латеральных отростков, интерпретированных как остатки семяножек [Наугольных, 2016, с. 127–130, рис. 66, 67, табл. XLIV, фиг. 5]. Было высказано предположение, что этот остаток мог принадлежать голосеменному, близкому среднеюрскому роду *Baruligyna* Krassilov et Doludenko (рис. 3), описанному из келловейских отложений Кавказа [Krassilov, Doludenko, 2004]. Отложения, из которых происходит приуральский (чекардинский) растительный остаток, гораздо древнее. Они относятся к кунгурскому ярусу нижнего отдела пермской системы.

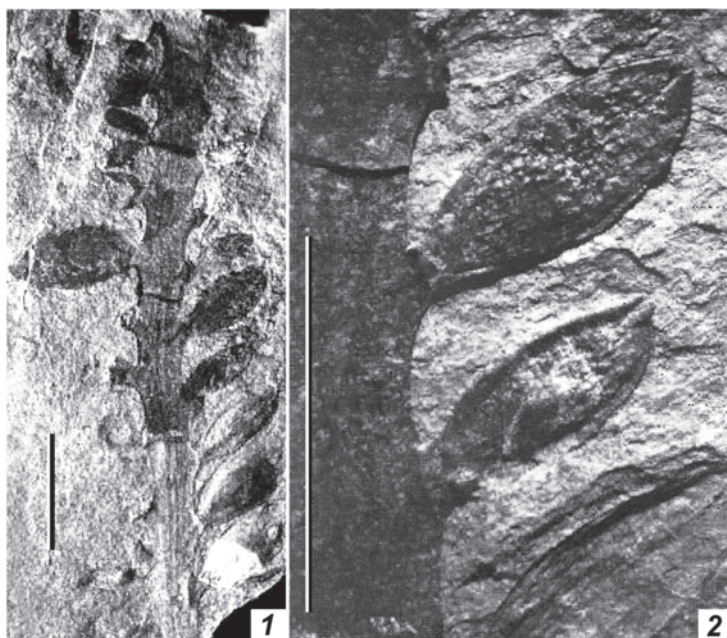


Рис. 3. Семенные органы *Baruligyna disticha* Krassilov et Doludenko из юрских отложений Кавказа

По: [Krassilov, Doludenko, 2004].

Длина масштабной линейки – 1 см

Fig. 3. The seed-bearing organs *Baruligyna disticha* Krassilov et Doludenko from the Jurassic deposits of Caucasus.

After: [Krassilov, Doludenko, 2004].

Scale bar is 1 cm

Предположение о том, что возможный фолиарный семеносный орган *Baruligyna* sp. из местонахождения Чекарда-1 был фертильным, было сделано исключительно дедуктивным, аналитическим методом. Однако спустя три года после публикации сведений о чекардинской находке барулигина-подобного растительного остатка в другом известном местонахождении Александровское (Красноуфимский район Свердловской области; подробнее см. ниже) был обнаружен еще один экземпляр такого же семеносного фолиарного органа, но с семенами, сохранившимися в прикреплении. Этой находке и посвящена настоящая статья.

Материал и методика

Растительный остаток, являющийся предметом этого исследования, был найден одним из авторов этой статьи (В.В. Кукарских) во время совместной геологической экскурсии на местонахождение Александровское в 2017 г. Растительный остаток представляет собой лимонитизированную фитолейму, сохранившуюся на поверхности напластования тонкозернистого известковистого алевролита, предположительно, лагунного происхождения.

Местонахождение Александровское, в котором был обнаружен растительный остаток, расположено в обрыве цокольной террасы левого берега р. Зюрги в 500 м севернее с. Александровское и в 50 м севернее моста-дамбы Александровского пруда, в борту (дорожной выемке) шоссе Пермь–Екатеринбург.

Обнажение является довольно представительным выходом песчано-глинистых отложений кошелевской свиты, относящейся к иренскому горизонту кунгурского яруса нижнего отдела пермской системы. Длина обнажения превышает 300 м, высота стенки обнажения в общей сложности равна 30 м. В нижней и средней частях обнажения преобладают выходы желтовато-охристых песчаников, преимущественно, среднезернистых, от тонко- и среднеслоистых до неяснослоистых и массивных. Слои песчаников разделены подчиненными прослоями серовато-желтых алевролитов и серых аргиллитов. В песчаниках наблюдаются деформации и элементы косой слоистости, указывающие на относительно высокую гидродинамику, в условиях которой эти отложения были сформированы. Однако в верхней части разреза Александровское располагается пачка переслаивания тонкозернистых алевролитов и аргиллитов общей мощностью около метра с очень тонкой параллельной слоистостью, указывающей на спокойные условия

осадконакопления. Именно из этой пачки переслаивания происходят растительные остатки хорошей сохранности, в том числе и семенной орган, обсуждаемый в настоящей работе. Прорисовки растительных остатков были сделаны по методике *line-tracing* с сохранением пропорций остатка.

Палеоботанические наблюдения

Многолетние сборы растительных остатков из местонахождения Александровское позволили составить подробное представление о таксономическом составе александровской флоры. Этот флористический комплекс включает представителей практически всех наиболее значимых групп пермских растений, характерных для северного полушария. В местонахождении Александровское найдены остатки плауновидных *Ufadendron ufaense* Naugolnykh; побеги хвощевидных *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *P. aff. striatus* (Schmalhausen) Zalessky; *Phyllothea campanularis* Zalessky emend. Naug., *P. sp.*, *Paracalamitina ignatievii* Naugolnykh; папоротники *Pecoperis uralica* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *P. cf. suksunensis* Zalessky; пельтаспермовые *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh, *Peltaspermum* sp., *Permothea* (?) sp.; користоспермовые *Baruligyna* sp.; гинкгофиты *Psygmapyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *P. intermedium* Naugolnykh, *P. sp.*; войновские-вые *Scirostrobos ornatus* (Zalessky) Doweld et Naugolnykh, *Ruflochia* spp.; хвойные *Tylocladus speciosum* Weiss, *Walchia* sp.; изолированные семена *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *C. sp.*, *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, *L. sp.*, *Sylvella alata* Zalessky, *Samaropsis* spp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp.

Фолиарный семенной орган (филлосперм, или слабо модифицированный кладосперм, по терминологии [Мейен, 1982, 1983; Meyen, 1988]) из местонахождения Александровское, условно отнесенный к роду *Baruligyna* в открытой номенклатуре, имеет в длину 13 мм и 8 мм в ширину (рис. 4). Верхушка филлосперма оборвана. Ось (рахис) филлосперма уплощена; ширина ее постепенно уменьшается от основания (ширина 1,7 мм) в направлении к верхней части филлосперма (минимальная наблюдаемая ширина рахиса в верхней части филлосперма – 0,4 мм). Рахис филлосперма несет продольный осевой желобок, расположенный на адаксиальной стороне. Поверхность рахиса относительно ровная, со слабо выраженными продольными складками.

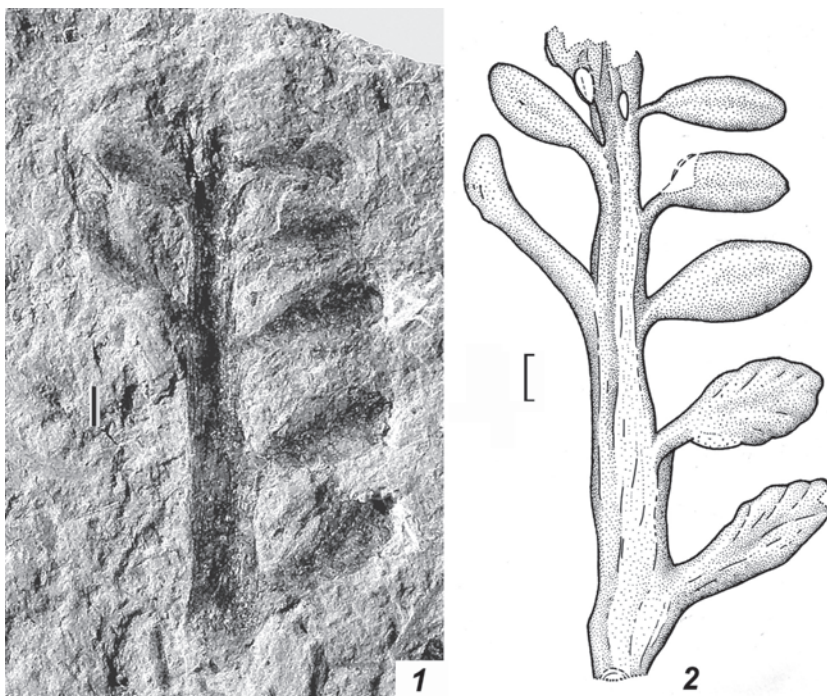


Рис. 4. *Baruligyna* sp. Строение пиннатного фолиарного семеносного органа: 1 – отпечаток семеносного органа в породе (тонкозернистом алевролите); 2 – прорисовка в технике *line-tracing*. Местонахождение Александровское. Длина масштабной линейки – 1 см

Fig. 4. *Baruligyna* sp. Morphology of the pinnate foliar seed-bearing organ: 1 – imprint of the seed-bearing organ in the rock matrix (fine-grained siltstone); 2 – drawing in line-tracing technique. The locality Aleksandrovsкое. Scale bar is 1 cm

Рахис несет перисто расположенные латеральные придатки. На правой стороне (по положению на рис. 3 и 4) сохранились пять придатков; на левой стороне – три придатка, причем один из них частично оборван. Все придатки прикрепляются к рахису филлосперма посредством отчетливых хорошо выраженных черешков, длина которых варьирует от 0,6 мм до 1 мм. Черешок придатка, проксимально расположенного на левой стороне филлосперма, достигает 2,7 мм. Ширина

черешков варьирует от 0,3 мм (у самого дистального придатка правой стороны филлосперма) до 0,8 мм (у самого проксимального придатка правой стороны филлосперма). Таким образом, ширина черешков боковых придатков постепенно уменьшается в направлении верхушки филлосперма.

На черешках сидят овальные тела, несколько различающиеся по форме и размеру. Два самых нижних придатка правой стороны филлосперма несут слабо выраженные складки, перисто расположенные под углом 30° к оси придатка, придающие этим придаткам сходство с сегментами перистого листа. Скорее всего, эти два придатка были стерильными и фотосинтезирующими. Остальные три придатка правой стороны филлосперма имеют яйцевидную форму и, по нашему мнению, могут быть интерпретированы как семязачатки. Такую же форму имеет средний придаток левой стороны филлосперма. По всей видимости, он нес недоразвитый семязачаток на гипертрофированном черешке. Верхний придаток левой стороны филлосперма сохранился плохо, но, возможно, и он тоже нес семязачаток.

Обсуждение

Охарактеризованный выше фолиарный семеносный орган обладает наибольшим сходством с овулифорами *Baruligyna disticha* Krassilov et Doludenko. Сходство заключается и в размере и пропорциях филлосперма, и в форме семязачатков, и в наличии стерильных придатков. Справедливости ради необходимо отметить, что присутствие стерильных придатков не было ясно отмечено в протологе *B. disticha*, несмотря на то, что они прекрасно видны на приведенных фотоизображениях [Krassilov, Doludenko, 2007, Plate I, figs. 1, 4]. Сходство образца из Александровского с типовым материалом *B. disticha* велико настолько, что если бы эти образцы были найдены в одних и тех же отложениях, их вполне можно было бы отнести к одному виду.

В.А. Красилов и М.П. Долуденко интерпретируют описанные ими остатки *B. disticha* как «протоцикадовые» (“protocycadalean ovuliphores” [Krassilov, Doludenko, 2007, p. 83]), отмечая при этом, что семеносные органы *B. disticha* обладают сходством с листьями *Pachypteris lanceolata* Brongniart, которые с ними ассоциативно связаны. По нашему мнению, принадлежность семеносных органов *Baruligyna disticha* птеридосперму со стерильными листьями *Pachypteris lanceolata* не просто высоко вероятна, а практически доказана, однако согласиться с их отношением к цикадовым (порядок Cycadales) даже в самом широком его понимании, мы не можем. На наш взгляд, барулигину нельзя рассматривать даже в качестве «протоцикадового» семеносного органа.

Гораздо выше вероятность принадлежности как приуральской формы, так и формы из юры Кавказа, другой линии эволюции голосеменных – користоспермовым (порядок *Corystospermales* или = *Umkomasiales*). Временем расцвета користоспермовых принято считать триасовый период, но в последние годы появились убедительные свидетельства в пользу существования этой группы голосеменных уже в пермском периоде [Blomenkemper et al., 2020].

Семенные органы користоспермовых (*Umkomasia* Thomas и близкие роды) представляли собой сложноветвящиеся конструкции, но отдельные элементы этих конструкций имели перистую форму (см., например, [Hirmer, 1937, Pl. 10, figs. 5, a–f; Shuqin et al., 2008, Fig. 1]). Семена користоспермовых были, в основном, инвертированными, но встречаются виды и с практически ортотропным расположением семян [Axsmith et al., 2000, Fig. 21]. Как уже было отмечено выше, среди родов, установленных для женских репродуктивных органов користоспермовых, есть формы с перистыми конструкциями, идентичными строению *Baruligyna*, например, *Dolianitia crassa* Millan [Millan, 1967].

Подавляющее большинство користоспермовых обладало перистыми листьями, образующими вильчатую конструкцию. Эти листья относятся к роду *Dicroidium* Gothan, к которому морфологически примыкают роды *Thinnfeldia* Ettingshausen и *Pachypteris* Brongniart ([Долуденко, 1969, 1971]; см. в этих работах анализ литературы по теме). Отличительной чертой листьев *Dicroidium*, помимо вильчатого строения вайи, является отсутствие или слабое развитие средней жилки в перышках ([Axsmith et al., 2000, Fig. 9; Bomfleur et al., 2011, Fig. 3]; в этой работе растение с *Dicroidium*-подобными листьями и семеносными органами типа *Umkomasia* отнесено к самостоятельному роду *Dejerseya* Herbst). К этой же морфологической группе примыкает нижнемеловой род *Rufloiria* Archangelsky [Taylor, Archangelsky, 1985, fig. 25].

Листья, сходные с листьями рода *Dicroidium*, изредка встречаются в пермских отложениях Ангариды и прилегающих к ней областей. Описан даже вид *Dicroidium adzvaeanum* Zalesky из пермских отложений Печорского угольного бассейна [Zalesky, 1934]. Кроме этой находки, описан вид “*Odontopteris*” *dentata* Bogov из худароченской свиты (относится к вордскому или казанскому ярусу среднего отдела пермской системы, по современной стратиграфической номенклатуре) Печорского угольного бассейна [Богов, 1969]. Листья близкой морфологии встречаются и в нижнепермских отложениях Приуралья. Возможно, некоторые из этих листьев могли принадлежать растению с семеносными органами *Baruligyna* sp. из местонахождений Чекарда-1 и Александровское.

Флорогенетические связи позднепалеозойских и мезозойских флор

Несмотря на свой довольно архаичный облик, семенные органы *Baruligyna* sp. из нижней перми Приуралья могут рассматриваться как «пред-мезозойские» элементы в кунгурской (бардинской) флоре, учитывая, что женские репродуктивные органы этого типа были характерны для триасовых и юрских представителей користоспермовых. Наличие в кунгурской флоре Приуралья растений, относящихся к группам, более типичным для мезозоя, нежели для позднего палеозоя, уже неоднократно отмечалось и обсуждалось в литературе [Мейен, 1971 и др.].

Уже в самых первых описаниях бардинских растений М.Д. Залесский указывал в составе этой флоры такие типично мезозойские роды, как *Lomatopteris* Schimper и *Ginkgoites* Seward, в составе которых описал виды *Lomatopteris superba* Zal. и *Ginkgoites multifida* Zal. [Zalesky, 1937]. Но, справедливости ради, надо отметить, что присутствие именно этих родов в кунгуре Приуралья еще требует проверки и, таким образом, остается под вопросом. Однако нет никаких сомнений в том, что в приуральских флорах этого возраста процветали гинкгофиты, встречались вольциевые хвойные, отмечены единичные находки гетероспоровых плауновидных, близких семействам плевромейевых (*Pleuromeiaceae*) и изетовых (*Isoetaceae*). Наличие всех этих растений в нижней перми Приуралья подтверждает ранее сделанный С.В. Мейеном (1971) вывод о том, что именно этот регион был одним из центров возникновения мезозойских флор.

Библиографический список / References

Богов А.В. Новые виды позднепермских птеридоспермов района Средней Печоры // Палеонтологический журнал. 1969. № 2. С. 117–121. [Bogov A.V. New species of the Late Permian pteridosperms of the Middle Pechora region. *Paleontological Journal*. 1969. No. 2. Pp. 117–121. (In Rus.)]

Владимирович В.П. Артинская флора Урала. Л., 1981. Рукопись, депонированная в ВИНТИ. № 2381-81. Деп. 41С. [Vladimirovich V.P. Artinskaya flora Urala [Flora of the Artinskian Stage of the Urals]. Leningrad, 1981. Manuscript deposited at VINITI. No. 2381-81. Dep. 41С.]

Владимирович В.П. Высшие растения // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л., 1986. С. 32–38. [Vladimirovich V.P. Higher plants. *Atlas kharakternykh kompleksov permskoifauny flory Urala i Russkoy platformy*. Leningrad, 1986. Pp. 32–38. (In Russ.)]

Долуденко М.П. О соотношении родов *Pachypteris* и *Thinfeldia* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М., 1969. С. 14–34. (Труды Геологического института АН СССР. Вып. 190). [Doludenko M.P. On relationship between the genera *Pachypteris* and *Thinfeldia*. *Pteridosperms of the Upper Paleozoic and Mesozoic*. Moscow, 1969. Pp. 14–34. (In Rus.)]

Долуденко М.П. *Thinfieldia* – младший синоним *Pachypteris* // Палеонтологический журнал. 1971. № 2. С. 99–104. [Doludenko M.P. *Thinfieldia* is a younger synonym of *Pachypteris*. *Paleontological Journal*. 1971. No. 2. Pp. 99–104. (In Rus.)]

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 130. С. 294–308. [Meyen S.V. Permian floras of the Russian platform and the Cis-Urals. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR*. 1971. Vol. 130. Pp. 294–308. (In Rus.)]

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. № 3. С. 303–323. [Meyen S.V. Reproductive organs of the gymnosperms and their evolution (as exemplified by paleobotanical data). *Zhurnal obshchey biologii*. 1982. Vol. 43. No. 3. Pp. 303–323. (In Rus.)]

Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1983. Т. 88. № 1. С. 3–14. [Meyen S.V. Systematics of the peltaspermalean pteridosperms and their place in the gymnosperm phylogeny. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*. 1983. Vol. 88. No. 1. Pp. 3–14. (In Rus.)]

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987. [Meyen S.V. *Osnovy paleobotaniki* [The basics of paleobotany]. Moscow, 1987.]

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М., 1998. (Труды Геологического института РАН. Вып. 509). [Naugolnykh S.V. *Flora kungurskogo yarusa Srednego Priuralya* [Kungurian flora of the Middle Cis-Urals]. Moscow, 1998.]

Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М., 2007. (Тр. ГИН РАН. Вып. 524). [Naugolnykh S.V. *Permskie flory Urala* [Permian floras of the Urals]. Moscow, 2007.]

Наугольных С.В. Флора Permica. Растительный мир пермского периода. Приуралье. М., 2016. (Труды Геологического института РАН. Вып. 612). [Naugolnykh S.V. *Flora Permica. Rastitelnyy mir permskogo perioda. Priurale*. [Flora Permica. The plant world of the Permian period. Cis-Urals]. Moscow, 2016.]

Наугольных С.В. Экология и палеоэкология – решение задач геомониторинга на примере Красноуфимска (Свердловская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 1. С. 38–64. [Naugolnykh S.V. Ecology and paleoecology in context of geomonitoring aims as exemplified by the City of Krasnoufimsk (Sverdlovsk region). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 1. Pp. 38–64. (In Rus.)]

Наугольных С.В., Линкевич В.В. Флора артинского яруса (нижняя пермь) стратотипического региона (Средний Урал) // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 2. С. 133–150. [Naugolnykh S.V., Linkevich V.V. Artinskian flora (Lower Permian) of the stratotypic area (the Middle Cis-Urals). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. No. 2. Pp. 133–150. (In Rus.)]

Шаров А.Г., Синиченкова Н.Д. Новые Palaeodictyoptera с территории СССР // Палеонтологический журнал. 1977. № 1. С. 48–63. [Sharov A.G., Sinichenkova N.D. New Palaeodictyoptera from the territory of the USSR. *Paleontological Journal*. 1977. No. 1. Pp. 48–63. (In Rus.)]

Axsmith B.J., Taylor E.L., Taylor T.N., Cuneo N.R. New perspectives on the Mesozoic seed fern order *Corystospermales* based on attached organs from the Triassic of Anarctica. *American Journal of Botany*. 2000. Vol. 87 (6). Pp. 757–769.

Blomenkemper P., Kerp H., Hamad A.A., Bomfleur B. Contributions towards whole-plant reconstructions of *Dicroidium* plants (Umkomasiaceae) from the Permian of Jordan. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2020. Vol. 276. P. 104210.

Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N. et al. Systematics and paleoecology of a new peltaspermalean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana. *International Journal of Plant Sciences*. 2011. Vol. 172 (6). Pp. 807–835.

Hirmer M. Die Pteridospermae, ins besondere die Caytoniales, und die Entwicklung der Angiospermae. *Deuxième congress pour l'avancement des études de stratigraphie carbonifère. Heerlen, september 1935. Compte rendu*. T. I. Maestricht, 1937. S. 271–289.

Krassilov V.A., Doludenko M.P. New Jurassic protocycadalean ovuliphores and the origins of the Cycadales. *Palaeobotanist*. 2004. Vol. 53. Issue 1/3. Pp. 83–89.

Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora. *Origin and evolution of gymnosperms*. Ch.B. Beck (ed.). New York, 1988. Pp. 338–381.

Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. Vol. 96. Pp. 351–447.

Millan J.M. Novas fructificações na flora *Glossopteris* do Gondwana inferior do Brazil. *Dolianitia* gen. nov. *Div. Geol. Min. Nat. Prest. Est.* 1967. Vol. 140. Pp. 1–19.

Naugolnykh S.V. A new gymnosperm *Sylvocarpus armatus* gen. et sp. nov. from the Lower Permian of the Ural Mountains. *Paleontological Journal*. 2008. Vol. 42. No. 4. Pp. 431–439.

Naugolnykh S.V. Fossil flora and stratigraphy of the terrigenous Kungurian beds (Lower Permian) of the basin of the Barda River (Urals, Perm krai). *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2014. Vol. 22. No. 7. Pp. 680–707.

Naugolnykh S.V. Lower Permian conifers of the Urals: Taxonomic and morphological diversity and paleoecology. *Paleontological Journal*. 2018. Vol. 52. No. 7. Pp. 34–51.

Shuqin Z., Axsmith B.J., Fraser N.C. et al. New evidence for laurasian circosperms: *Umkomasia* from the Upper Triassic of Northern China. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2008. Vol. 149. Pp. 202–207.

Taylor T.N., Archangelsky S. The Cretaceous pteridosperms *Ruflorinia* and *Ktalenia* and implications on cupule and carpel evolution. *American Journal of Botany*. 1985. Vol. 72. No. 12. Pp. 1842–1853.

Taylor T.N., Del Fueyo G.M., Taylor E.L. Permianized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: Implications for cupule and carpel evolution. *American Journal of Botany*. 1994. Vol. 81 (6). Pp. 666–677.

Zalesky M.D. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora I. *Bull. de l'Académie des Sciences de l'URSS. Ser. 7. Classe des Sciences*. 1934. № 2/3. Pp. 241–290.

Zalesky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Ouralet sur sa flore fossile. *Problems of Paleontology*. 1937. Vol. 2–3. Pp. 37–101.

Zalesky M.D. Végétaux Permien du Bardien de l'Oural. *Problems of Paleontology*. 1939. Vol. 5. Pp. 329–374.

Сведения об авторах / About the authors

Наугольных Сергей Владимирович – доктор геолого-минералогических наук; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт Российской академии наук, г. Москва

Serge V. Naugolnykh – Dr. Hab. (Geology and Mineralogy); Chief Scientist Officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute RAS, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6506-7319>

E-mail: naugolnykh@list.ru

Кукарских Владимир Витальевич – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории дендрохронологии, Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург

Vladimir V. Kukarskih – PhD in Biology; Senior Researcher at the Laboratory of Dendrochronology, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6552-1726>

E-mail: voloduke@mail.ru

Солодянкин Дмитрий Владимирович – лаборант-исследователь лаборатории дендрохронологии, Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург

Dmitrij V. Solodyankin – research laboratory assistant at the Laboratory of Dendrochronology, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russian Federation

E-mail: solodyankin@list.ru

Заявленный вклад авторов

С.В. Наугольных – подготовка текста и иллюстраций, палеоботаническая концепция, участие в полевых работах

В.В. Кукарских – участие в полевых работах, обсуждение результатов

Д.В. Солодянкин – участие в полевых работах, обсуждение результатов

Contribution of the authors

S.V. Naugolnykh – preparation of the text and illustrations, paleobotanical concept, participation in field work

V.V. Kukarskih – participation in field work, discussion of the research results

D.V. Solodyankin – participation in field work, discussion of the research results

All authors have read and approved the final manuscript

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи