

**ПЕРМСКИЕ ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ  
НОВЫЙ КУВАК И БУЗБАШ (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ):  
ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ**

С.В. Наугольных<sup>1</sup>, А.А. Сидоров<sup>2</sup>, Д.В. Варенов<sup>3</sup>, Т.В. Варенова<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Геологический институт РАН, г. Москва*  
<naugolnykh@rambler.ru>, <naugolnykh@list.ru>

<sup>2</sup>*Геолого-минералогический музей  
Самарский государственный технический университет, г. Самара*  
<asida@yandex.ru>

<sup>3,4</sup> *Самарский областной историко-краеведческий музей им. П.В. Алабина, г.  
Самара*  
<sup>3</sup><vdv-muz@mail.ru>, <sup>4</sup><tvv-muz@mail.ru>

**Summary.** S.V. Naugolnykh, A.A. Sidorov, D.V. Varenov, T.V. Varenova. Permian fossil plants from the localities Novy Kuvak and Buzbash (Samara region, Russia): taxonomical diversity.

The fossil flora of the Novy Kuvak and Buzbash localities (Kazanian Stage; Samara region, Russia) includes lycopods *Signacularia noinskii* Zalesky, equisetophytes *Paracalamitina striata* Zalesky emend. Naug., *Paracalamites frigidus* Neuburg, noeggerathiophytes (Gen. et sp. nov., undescribed), bowmanitids *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen; pectopterid ferns *Pecopteris helenaeanae* Zalesky, *P. micropinnata* Fefilova, peltasperms *Peltaspermum qualenii* Naug., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *Kuvakospermum pedatum* Naug. et Sidorov, *Arnhardtia* sp., psymgophylloids *Psymgophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper); ginkgophytes *Karkeniania* sp., *Kerpia belebeica* Naug., *Sphenobaiera* sp., voinovskyopsids *Suchoviella* sp., *Rufioria* sp., conifers *Quadrocladus* sp. Most of the fossil plants of these localities having Kazanian (Middle Permian) age are briefly characterized and figured. General considerations on palaeoecology of the localities are given.

**Key-words.** Permian, Kazanian, lycopodiophytes, equisetophytes, pteridophytes, gymnosperms, palaeobotany, Volga River basin.

Пермские флоры Северного полушария и, в особенности, Евразии изучены очень неравномерно. Довольно много сведений получено об ископаемых флорах начала пермского периода вплоть до кунгурского века раннепермской эпохи, которой завершился начальный этап эволюции пермской растительности. Во многих деталях описаны флоры конца пермского периода из ряда местонахождений Западной Европы (цехштейн: Weigelt, 1928, 1930; Schweitzer, 1960, 1963, 1968), Европейской части России (Гоманьков, Мейен, 1986; Naugolnykh, 2005; Наугольных, 2006); Северного Китая (Yang et al., 2011, 2012; Zhang et al., 2012) и Гондваны (Retallack, Krull, 1999; Singh et al., 2012). Однако в отношении флор Евразии середины пермского периода остается еще много вопросов.

К настоящему времени обнаружены данные о таксономическом составе среднепермских флор местонахождений Кызыл-Байрак, Сентяк, Котловка, Тарловка и др. (Есаулова, 1986), расположенных в Среднем Поволжье и в нижнем течении р. Камы (рис. 1). Появившиеся новые сведения о флоре Тарловки (Цимбал, 2012) позволяют

надеясь, что о морфологии и систематическом положении тарловских растений будут получены качественно новые данные.

Обобщенный таксономический состав флоры казанского яруса Европейской части России на текущий момент выглядит следующим образом: мхи *Protosphagnum* sp.; плауновидные *Signacularia noinskii* Zalessky (изолированные филлоиды *Viatscheslaviophyllum kamiense* Esaulova и мегаспоры *Laevigatisporites accinctum* Esaulova, очевидно, принадлежали тому же материнскому растению); членистостебельные: каламитовые (каламестахиевые) *Calamites gigas* Brongniart, *Annularia* sp., черновиевые *Paracalamitina striata* Zalessky emend. Naug., *Paracalamites kutorgae* (Geinitz) Zalessky, *P. frigidus* Neuburg, *P. decoratus* (Eichwald) Zalessky, *Phyllothea* sp., *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, сфенофилловые (бобманитовые) *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen; папоротники *Oligocarpia kamiensis* Esaulova, *Todites gracilis* Esaulova, *Acithea gigantea* Esaulova, *Corsinopteris petschoricum* (Fefilova) Doweld, *Prynadaeopteris* sp., *Pecopteris helenaeana* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goepfert) Zalessky, *P. micropinnata* Fefilova, *Sphenopteris* sp.; пельтаспермовые *Peltaspermum qualenii* Naug., *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug., *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., *C. olgae* Naug., *Gracilopteris* sp., *Pursongia* sp.; ангаропельтовые: *Phylladoderma volgensis* Esaulova, *Ph. meridionalis* S.Meyen, *Ph. sentjakensis* Esaulova; прегинкгофиты *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper); гинкгофиты: *Karkeniania* sp., *Kerpia belebeica* Naug., *Sphenobaiera* sp., *Baiera* cf. *gigas* Schmalhausen, *Rhipidopsis* aff. *ginkgoides* Schmalhausen; цикадофиты *Taeniopteris* cf. *eckardtii* Germar; войновские *Suchoviella* sp., *Vojnovskya* sp., *Rufioria* ex gr. *synensis* (Zalessky) S.Meyen, *Sylvella heteromorpha* Esaulova; хвойные *Pseudovoltzia cornuta* S.Meyen, *Quadrocladus* sp., *Concholepis* cf. *harrisii* S.Meyen (Мейен, 1971; Владимирович, 1984; Есаулова, 1986; Наугольных, 2007; список приведен с учетом новых данных).

Изучение недавно открытых местонахождений ископаемых растительных остатков Новый Кувак и Бузбаш, располагающихся в южной части Среднего Поволжья в пределах Самарской области (рис. 1), во многом может помочь закрыть «белые пятна», оставшиеся в палеоботанической характеристике отложений пермской системы, обнажающихся в пределах Европейской части России. Хорошая сохранность ископаемых остатков высших растений в этих местонахождениях позволяет изучить во всех подробностях их макроморфологическое строение, а в ряде случаев и получить данные об их анатомическом строении.

Общие сведения об истории открытия этих интересных и важных в научном отношении местонахождений уже были опубликованы ранее (Варенова и др., 2011; Наугольных, Сидоров, 2011). Изучением ископаемых флор местонахождений Новый Кувак и Бузбаш в настоящее время занимается большая группа исследователей, преимущественно, в г. Москве и Самаре. Первые данные этих исследований уже опубликованы (Варенова и др., 2011; Наугольных, Сидоров, 2011, 2012; Бухман, 2011; Черницкий, Сидоров, 2012).

Основная цель настоящей работы заключается в широком анализе таксономического состава флор Нового Кувака и Бузбаша в сравнительном аспекте с другими флорами близкого возраста из этого региона. Характеристика основных групп высших растений, представленных в местонахождениях Новый Кувак и Бузбаш, приведенная ниже, построена по следующему плану: (1) группа высших растений (отдел, класс, порядок, семейство); (2) мерономическая представленность ископаемых остатков данной группы, присутствующих в анализируемых местонахождениях или в одном из них; (3) родовая и видовая принадлежность растительных остатков; (4) палеофитогеографический статус; (5) палеоэкология.

**Отдел Lycopodiophyta. Класс Lycopodiopsida. Порядок Isoetales. Семейство Pleuromeiaceae.** Остатки плауновидных в имеющейся коллекции представлены

фрагментами коры и в различной степени декортицированных побегов, а также филлоидами (Табл. I, фиг. 1). На публикуемом снимке (Табл. I, фиг. 1; справа внизу) также виден фрагментарно сохранившийся спорофилл, внешне напоминающий спорофиллы более древнего плауновидного *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (см., например, Naugolnykh, Zavalova, 2004, Plate 2, fig. 7), что, на наш взгляд, свидетельствует в пользу несомненной филогенетической близости этих растений. В целом, имеющийся материал, несмотря на широкий диапазон макроморфологической изменчивости строения листовых рубцов, хорошо сопоставим с остатками сигнаулярий, изображенными в монографии Н.К. Есауловой (Есаулова, 1986, Табл. 1, фиг. 1-3), что позволяет отнести их без особых сомнений к виду *Signacularia noinskii* Zalessky. Палеофитогеографически плауновидные рода *Signacularia* Zalessky распространены от Печорского угольного бассейна до Южного Приуралья (Наугольных, Пухонто, 2007) и, таким образом, характеризуют западную часть Субангарского экотонного пояса (Мейен, 1987). Экологически эти растения, видимо, обладали высокой толерантностью и могли произрастать от околородных и хорошо увлажненных участков побережья мелководных озер и лагун до периодически увлажнявшихся дренируемых склонов, заселенных мезофильной растительностью. Основано это суждение на том, что иногда остатки сигнаулярий образуют гипавтохтонные ориктоценозы, явно сформировавшиеся недалеко от места произрастания материнских растений, но подчас встречаются и в одних ориктоценозах с типичными мезофиллами (например, каллиптеридами и псигмофиллоидами), причем сохранность и сигнаулярий, и мезофиллов указывает на то, что их остатки испытали примерно равный перенос к месту захоронения.

**Отдел Equisetophyta. Класс Equisetopsida. Порядок Equisetales. Семейство Tchernoviaceae.** Остатки эквизетофитов в имеющейся коллекции в подавляющем большинстве представлены фрагментами побегов, правда, в ряде случаев, обладающих довольно большими линейными размерами (до нескольких десятков см в длину). Облиственные побеги встречаются исключительно редко, а остатки спороношений пока не найдены. Возможно, это связано с тем, что нонокувакские и бузбашские эквизетофиты размножались преимущественно вегетативным путем (в основном, фрагментацией), что весьма характерно для многих ископаемых и современных околородных растений. Таксономически, среди хвощевидных доминируют паракаламиды вида *Paracalamites frigidus* Neuburg. Этот вид был распространен весьма широко в течение конца ранней перми и в середине пермского периода в пределах Субангарского экотонного пояса.

Помимо собственно хвощевидных, в местонахождении Бузбаш был обнаружен побег сфенофилла (порядок Sphenophyllales), к сожалению, без листьев, что делает невозможным его точное определение. Все же, можно высказать предположение, что этот остаток принадлежал клинолистнику вида *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen, весьма характерному для отложений казанского яруса Поволжья и Приуралья.

И хвощевидные, и сфенофиллы, произрастали в хорошо увлажненных экотопах, возможно, в полупогруженном в воду положении. Экологии этих растений посвящена весьма обширная литература, повторять которую здесь вряд ли оправданно.

**Отдел Polypodiophyta.** Остатки папоротников в местонахождениях Новый Кувак и Бузбаш пока представлены только стерильными листьями, в основном, пекоптероидной морфологии. Относительно уверенно среди них определяется вид *Pecopteris helenaiana* Zalessky (Табл. I, фиг. 3). Кроме этого, из местонахождения Бузбаш изображен экземпляр пера последнего порядка, определенный как *P. cf. micropinnata* Fefilova (Варенова и др., 2011, фото 2, фиг. 1, 2). Вид *Pecopteris helenaiana* встречается в пределах Субангарского экотонного пояса от кунгурского яруса до казанского яруса включительно; вид *P. micropinnata* известен из уфимских и казанских

отложений Печорского угольного бассейна (Фефилова, 1973) и отложений казанского яруса Поволжья и Прикамья (Наугольных, 2007, с. 242, фото слева внизу и рис. С). Судя по редкости встречаемости папоротников в местонахождениях Новый Кувак и Бузбаш, эти растения произрастали на некотором удалении от формировавшихся танатоценозов и, скорее всего, принадлежали мезофильной растительной ассоциации.

**Отдел Archaeopteridophyta (Progymnospermophyta). Порядок Noeggerathiales.** Обнаружение репродуктивных органов неггератиофитов в местонахождении Новый Кувак стало большой неожиданностью, несмотря на то, что неггератиофиты известны в пермских отложениях Евразии и Катазии. Особенности морфологического строения спорофиллов новокувакского неггератиофита (см. здесь Табл. III, фиг. 1, 2) были охарактеризованы ранее (Наугольных, Сидоров, 2011). Детальное описание этих интереснейших остатков – дело будущего. Скорее всего, их следует отнести к новому виду и роду. Бросаются в глаза необычно крупные размеры спорофиллов новокувакского неггератиофита. Вообще говоря, гигантизм характерен и для многих других растений из местонахождения Новый Кувак, что, вместе с другими особенностями новокувакской флоры, может говорить о ее островной природе.

**Отдел Pinophyta. Класс Peltaspermopsida. Порядок Peltaspermales. Семейство Peltaspermaceae.** Листья пельтаспермовых относятся к одной из наиболее распространенных категорий растительных остатков в местонахождении Новый Кувак. Помимо различных фрагментов перистых листьев, относящихся к формальной морфологической группе каллиптерид, в Новом Куваке обнаружены и репродуктивные органы пельтаспермовых по меньшей мере двух разных типов.

В отношении стерильных листьев каллиптерид, следует отметить, что в местонахождении Новый Кувак встречаются два вида с очень вариабильными макроморфологическими признаками: *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug. (Табл. II, фиг. 3, 5, 6) и *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug. Изображение двух крупных листьев последнего вида, возможно, образывавших вильчатую конструкцию, приведено в работе: (Наугольных, Сидоров, 2012, рис. 1, табл. II, фиг. 1). Оба вида очень характерны для казанских отложений Западной Субангариды. Скорее всего, эти растения были мезофилами, хотя ксероморфные мелкоперышковые варианты *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* могли быть адаптированы к произрастанию в сезонно сухих условиях.

Кроме этих двух видов, исключительно редко встречаются фрагменты листьев с сильно рассеченными перышками, внешне очень напоминающими листья нижнепермского евразийского рода *Arnhardtia* Haubold et Kerp (Табл. II, фиг. 2).

Для вида *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii*, очень широко распространенного в отложениях казанского яруса Русской платформы, характерны сложноперистые (обычно, дваждыперистые, реже - триждыперистые) вайи с псевдодихотомической верхушкой, образующейся за счет перевершинивания апикальных перьев вайи (Табл. II, фиг. 3), и хорошо развитыми интеркалирующими перышками, располагающимися непосредственно на рахисе вайи. Интеркалирующие перышки часто могут сливаться друг с другом, образуя единую сплошную кайму окрыления рахиса, имеющую уникальное жилкование. Молодые слабо развитые перья последнего порядка, несущие небольшие перышки, сливающиеся своими краями более, чем на две-третьи своей длины, также имеют уникальное жилкование (Табл. II, фиг. 5), и в изолированном состоянии могут быть отнесены к формальному роду *Comia* Zalesky. Перышки *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* обычно относительно короткие, с закругленными верхушками.

У некоторых экземпляров вида *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* наблюдается сочетание хорошо развитых интеркалирующих перышек, располагающихся в верхней и средней частях вайи, и слабо развитых, подчас редуцированных интеркалирующих перышек, расположенных в базальной части вайи

(см., например, Kutorga, 1844, Taf. V, Fig. 1). Слабое развитие окрыления рахиса и спорадическое отсутствие интеркалирующих перышек, на которое было указано ранее (Наугольных, 2002, с. 18), встречается только в базальных частях крупных хорошо развитых или геронтических вай, принадлежащих *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii*.

У рахисов листьев этого вида было изучено анатомическое строение (Наугольных, 2002). Установлено наличие ксилемы, состоящей из трахеид двух типов: (1) трахеиды метаксилемы, располагавшиеся ближе к осевой части рахиса, несущие кольцевые и спиральные утолщения на стенках; (2) трахеиды вторичной ксилемы, располагавшиеся ближе к периферической части рахиса, несущие круглые окаймленные поры, причем как однорядные, так и двурядные). Наличие вторичной ксилемы в рахисах вай каллиптерид определенно свидетельствует в пользу кладоидной природы этих органов (Наугольных, 2009).

Для второго вида каллиптерид, широко представленного в местонахождении Новый Кувак, *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naug., характерны простоперистые вайи с вильчатой парноперистой верхушкой и длинными ланцетовидными перышками с отчетливой средней жилкой. Перышки апикальной части вайи избегают, образуя отчетливое окаймление. Перышки базальной части вайи обычно имеют поджатые основания. Рахис базальной части вайи, как правило, лишен окрыления. Вполне возможно, что листья *Compsopteris salicifolius* имели вильчатую конструкцию и приближались по своей морфологии к листьям рода *Supaia* White, известным из пермских отложений Северной Америки, Западной и Центральной Европы и Китая.

Вместе с листьями каллиптерид в местонахождении Новый Кувак встречаются женские репродуктивные органы двух типов. Органы первого типа представляют собой относительно небольшие кистевидные собрания семенных дисков с лопастным или городчатым краем (Табл. II, фиг. 4). Эти репродуктивные органы без больших сомнений можно отнести к виду *Peltaspermum qualenii* Naug., описанному из медистых песчаников казанского яруса Приуралья (Наугольных, 2002). Второй тип репродуктивных органов (Табл. II, фиг. 1) представляет собой очень крупные пельтатные щитки с весьма специфическим лентовидным защитным кольцом, морфологически обособляющим эти органы от других типов женских фруктификаций пельтаспермовых. Этот тип репродуктивных органов был описан в качестве новых рода и вида *Kuvakospermum pedatum* Naug. et Sidorov (Наугольных, Сидоров, 2012).

**Отдел Pinophyta. Класс Ginkgoopsida. Порядок Incertae Sedis. Семейство Psymphyllaceae.** Листья псигмофиллоидов встречаются в местонахождении Новый Кувак довольно часто. В основном, они относятся к видам *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper и *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper (Табл. III, фиг. 4). Палеофитогеографически псигмофиллоиды характерны для перми Субангарского экотонного пояса, но также известны в центральных районах Ангарида (Норильский бассейн, Кузбасс) и в Северном Китае. Экологически эти растения, скорее всего, были мезофилами и произрастали в средних звеньях катены на дренируемых склонах и по берегам постоянных и временных водотоков.

**Отдел Pinophyta. Класс Ginkgoopsida. Порядок Ginkgoales. Семейство Karkeniaceae.** Представители гинкгофитов, относящихся к семейству каркениевых, появляются в пределах Западной Ангарида в конце ранней перми, в кунгурском веке (Naugolnykh, 2011). Семенные органы *Karkenia* sp. (Табл. III, фиг. 3, 6), вместе с ассоциирующими с ними гинкговидными листьями *Kerpia belebeica* Naug. (Табл. III, фиг. 5), обнаружены в местонахождении Новый Кувак, что указывает на дальнейшую эволюции этих гинкгофитов во второй половине пермского периода. Каркениевые, как и псигмофиллоиды, скорее всего, были мезофилами и занимали средние звенья катениальной последовательности.

**Отдел Pinophyta. Класс Vojnovskyopsida. Порядок Vojnovskyales. Семейство Vojnovskyaceae.** Растения класса войновскиевых, в старой палеоботанической литературе нередко именовавшиеся «ангарскими кордаитами», представлены во флорах Нового Кувака и Бузбаша изолированными ланцетовидными листьями типа *Ruffloria* S. Meyen. Следует попутно заметить, что после открытия у гондванских листьев рода *Noeggerathiopsis* Feistmantel так называемых «дорзальных желобков» (McLoughlin, Drinnan, 1996), различия между родами *Ruffloria* и *Noeggerathiopsis* практически стерлись.

Помимо стерильных листьев войновскиевых, в местонахождении Новый Кувак обнаружены отдельные изолированные семена (Табл. IV, фиг. 1), скопления семян (Табл. IV, фиг. 3, 4), и даже женский репродуктивный орган войновскиевого с семенами, сохранившимися в естественном прикреплении к семенной оси (Табл. IV, фиг. 2). Семена довольно крупные, обладающие хорошо развитым саркотестальным крылом, как правило, немного асимметричным, иногда гипертрофированным в апикальной (примикропилярной) части семени. Ориентировка семян узкой базальной оттянутой частью вниз, а более широкой, апикальной вверх, обусловлена положением семян на несущем фертильном побеге (см. здесь интерпретационный рис. 3).

Семена, морфологически сходные с семенами войновскиевых из Нового Кувака, были описаны М.Ф. Нейбург из отложений казанского яруса Печорского угольного бассейна (Нейбург, 1965) как *Samaropsis extensa* Neuburg и некоторые другие близкие виды (см., например, Нейбург, 1965, табл. XLI, фиг. 7 и др.). Нейбург, как и многие другие исследователи после нее, ошибочно ориентировала семена широкой частью вниз, считая ее базальной частью семени. Новокувакские семена отличаются от близких по морфологии семян из других пермских флор Приуралья и Русской платформы своими крупными размерами и гипертрофированной широкой апикальной крылаткой. Возможно, в будущем потребуются обособить их в новый род.

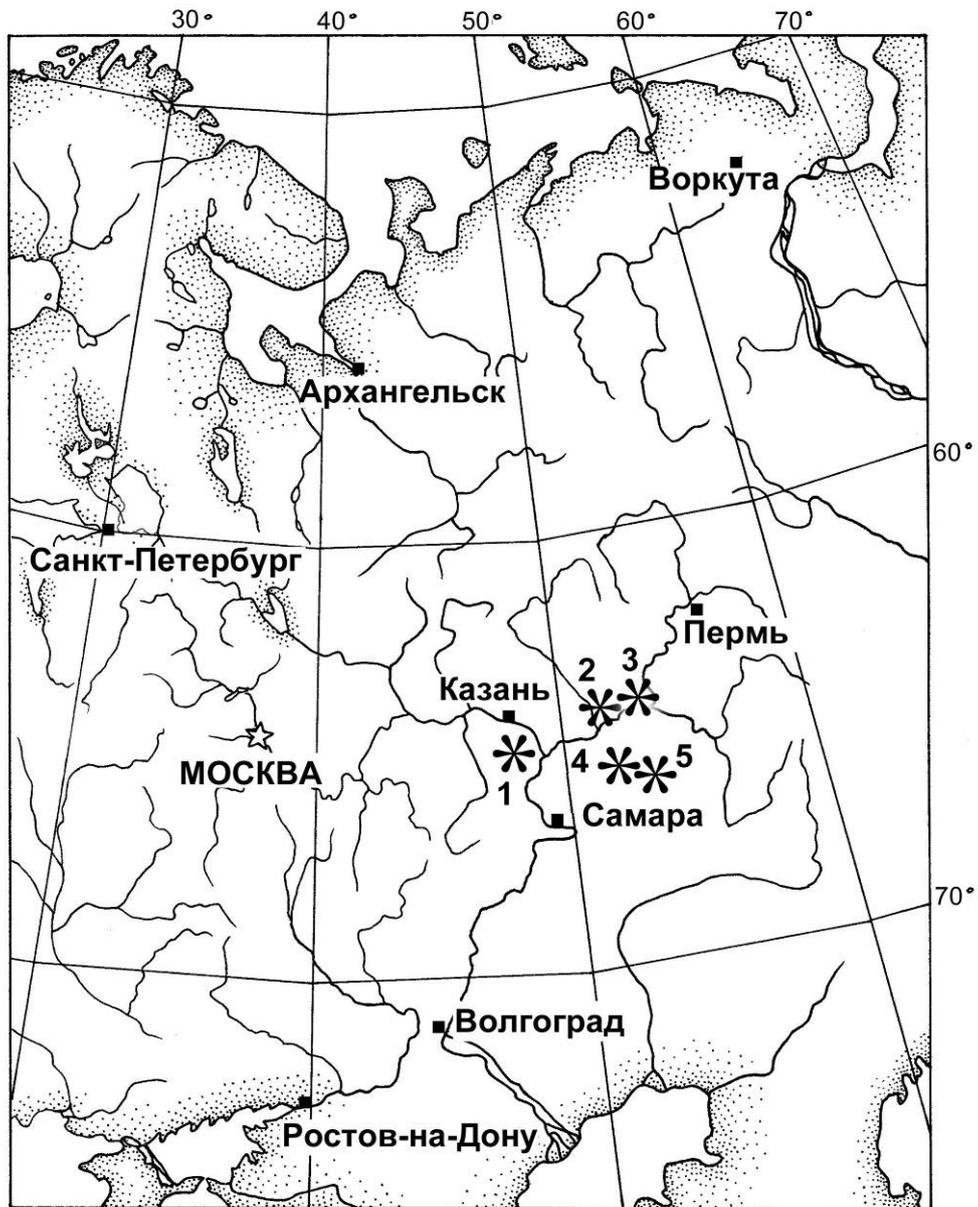
Войновскиевые традиционно считались типично ангарскими эндемиками, однако исходя из новых находок в некоторых районах Евразии (Rothwell et al., 1996), Катазии (Geng, Hilton, 1999) и Гондваны (Anderson, Anderson, 1985, p. 149, fig. 4; p. 343, pl. 168, figs. 1-5, 6) фруктификаций, близких по морфологии войновскиевым, можно предположить, что отдельные представители этой группы голосеменных могли проникать и далеко за пределы Ангариды. В Ангариде эти растения часто служили эдификаторами растительности, доминировали в растительных сообществах в субплакорных экотопах и создавали максимальное проективное покрытие. В Печорском, Норильском, Тунгусском и кузнецком угольных бассейнах эти растения были главными углеобразователями. В новокувакской флоре эти растения, скорее всего, произрастали на некотором удалении от бассейна, в котором формировался танатоценоз.

**Отдел Pinophyta. Класс Pinopsida. Порядок Voltziales. Семейство Incertae Sedis.** Остатки хвойных относительно часто встречаются в местонахождении Бузбаш (Табл. V, фиг. 1, 2). Изредка остатки сходной морфологии можно найти в местонахождении Новый Кувак. Различная степень количественного участия хвойных в составе фитоориктоценозов местонахождений Новый Кувак и Бузбаш скорее всего отражает разные условия формирования исходных танатоценозов этих местонахождений. Возможно, танатоценоз местонахождения Бузбаш в большей степени содержит растения ксерофильной растительной ассоциации, к которой, в большинстве своем, принадлежали пермские хвойные. Внешне хвойные местонахождения Бузбаш обладают сходством с представителями рода *Quadrocladus* Mädlar (см., например, Schweitzer, 1960, Taf. 11, Figs. 1-4; Taf. 14, Fig. 1), но это определение является сугубо предварительным и требует подтверждения эпидермально-кутикулярными признаками листьев и строением репродуктивных органов.

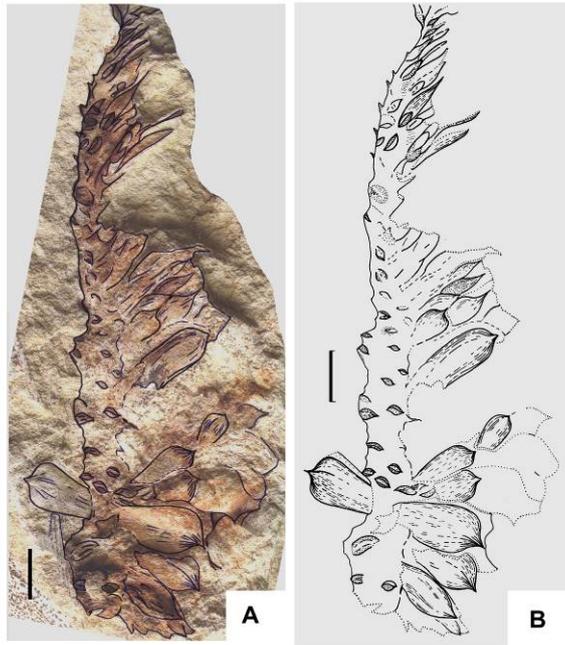
И в Новом Куваке, и в Бузбаше встречается большое количество крупных фрагментов минерализованных пикноксильных древесин с хорошо развитой вторичной ксилемой (Табл. V, фиг. 3-7). Традиционно остатки такого типа относят к родам *Dadoxylon* Endlicher, *Araucarioxylon* Kraus, *Dammaroxylon* Schultze-Motel, *Araucarites* Goerpert и др., но их номенклатура очень запутанна и требует фундаментальной ревизии. Поэтому было принято решение в настоящей работе не относить имеющиеся остатки пикноксильных древесин к какому-либо роду, ограничившись их изображением. Высока вероятность того, что одна часть стволов «кониiferoфитов» из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш принадлежала хвойным, а другая часть – войновскиевым. Надежных способов различить изолированные древесины этих двух групп пока не существует.

**Заключение.** Нет никаких сомнений в том, что разнообразные в таксономическом отношении ископаемые флоры Нового Кувака и Бузбаша свидетельствуют о богатом органическом мире, существовавшем на этой территории в пермском периоде. Безусловно, помимо растений здесь обитали разнообразные животные, прежде всего, членистоногие и тетраподы, остатки которых пока в местонахождениях Новый Кувак и Бузбаш не найдены, но о присутствии которых есть много косвенных свидетельств.

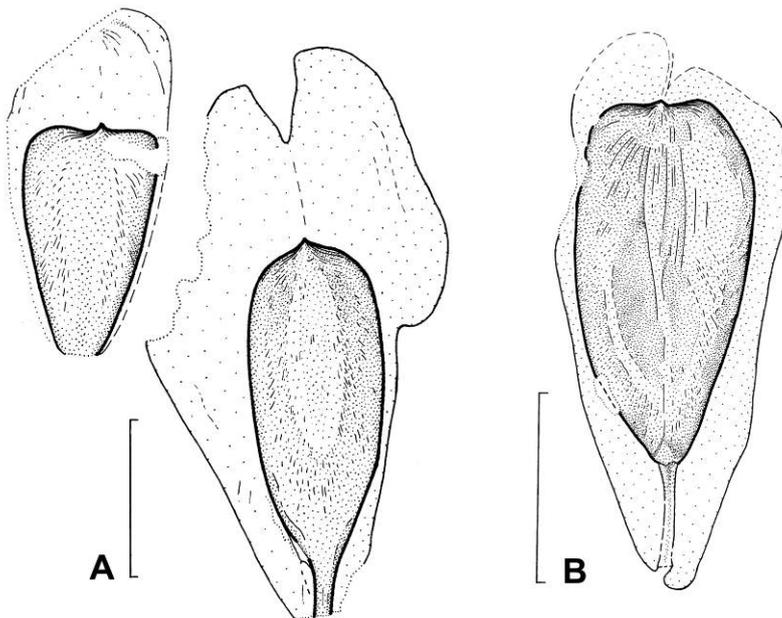
Между растениями и насекомыми палеоэкосистем Нового Кувака и Бузбаша существовали тесные симбиотические связи, что доказывается находками листьев с краевыми погрызами, семян с проколами и побегов с яйцекладками (Табл. III, фиг. 7). В ископаемых древесинах из местонахождения Новый Кувак обнаружены следы (ходы) проедания (Табл. III, фиг. 3), скорее всего, оставленные жуками из семейства пермокупедид. Аналогичные ходы проедания ранее были описаны на материале из местонахождения Тихие Горы, также казанского возраста (Наугольных, Пономаренко, 2010). В Новом Куваке найдены копролиты наземных позвоночных. Думается, что открытие ископаемых остатков пермских амфибий и рептилий в этих местонахождениях – вопрос недалеко будущего. Пока же перед исследователями стоят задачи, связанные с детальным описанием тех коллекций, которые уже собраны, а также с принятием мер по охране самих местонахождений, которые следовало бы объявить геологическими памятниками федерального значения.



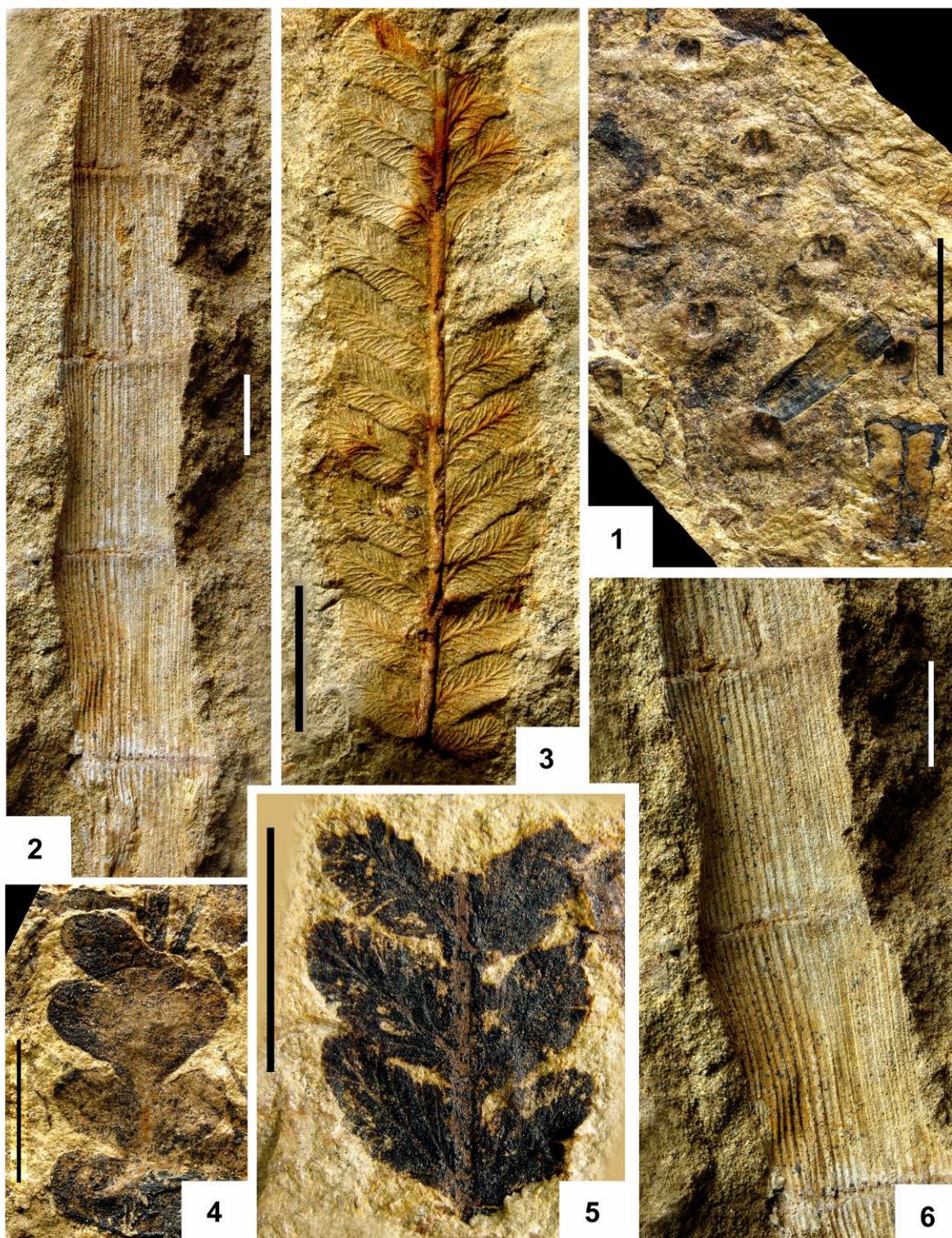
**Рис. 1.** Географическое расположение местонахождений Новый Кувак и Бузбаш, а также другие важные местонахождения растительных остатков казанского возраста, находящиеся в Поволжье и Приуралье. 1 – Кызыл-Байрак; 2 – Котловка; 3 – Тарловка; 4 – Новый Кувак; 5 – Бузбаш.



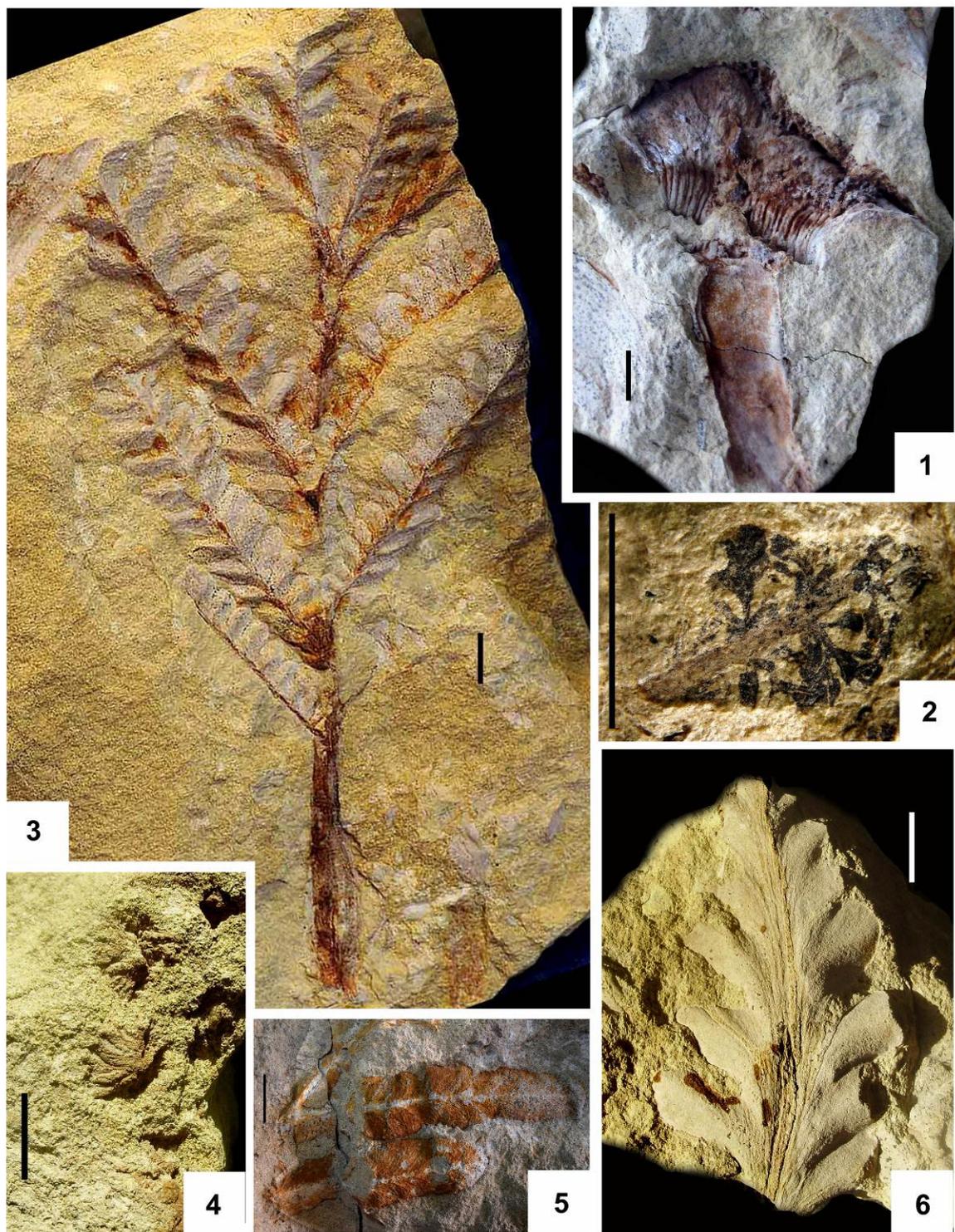
**Рис. 2.** Женский репродуктивный орган *Suchoviella* sp., представляющий собой кистевидное собрание семян с хорошо развитой апикальной крылаткой. А – графическая дешифровка морфологии остатка, изображенного на Табл. IV, фиг. 2; В – интерпретационная прорисовка, основанная на том же остатке. Местонахождение Новый Кувак. Длина масштабной линейки – 1 см.



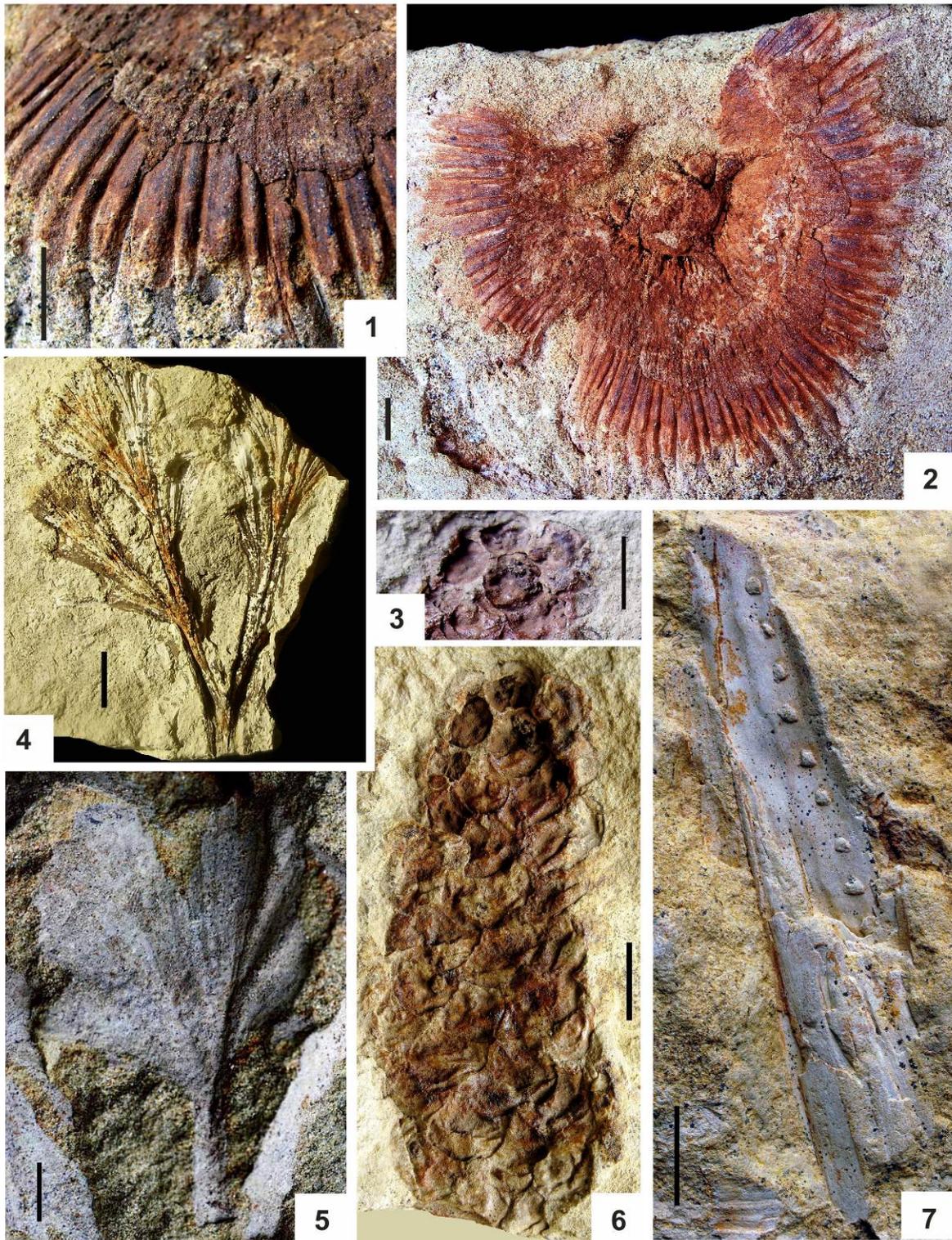
**Рис. 3.** Изолированные семена с хорошо развитой крылаткой, идентичные семенам, сохранившимся в прикреплении к семенному органу *Suchoviella* sp., изображенному на рис. 2 и табл. IV, фиг. 2. Местонахождение Новый Кувак. Длина масштабной линейки – 1 см.



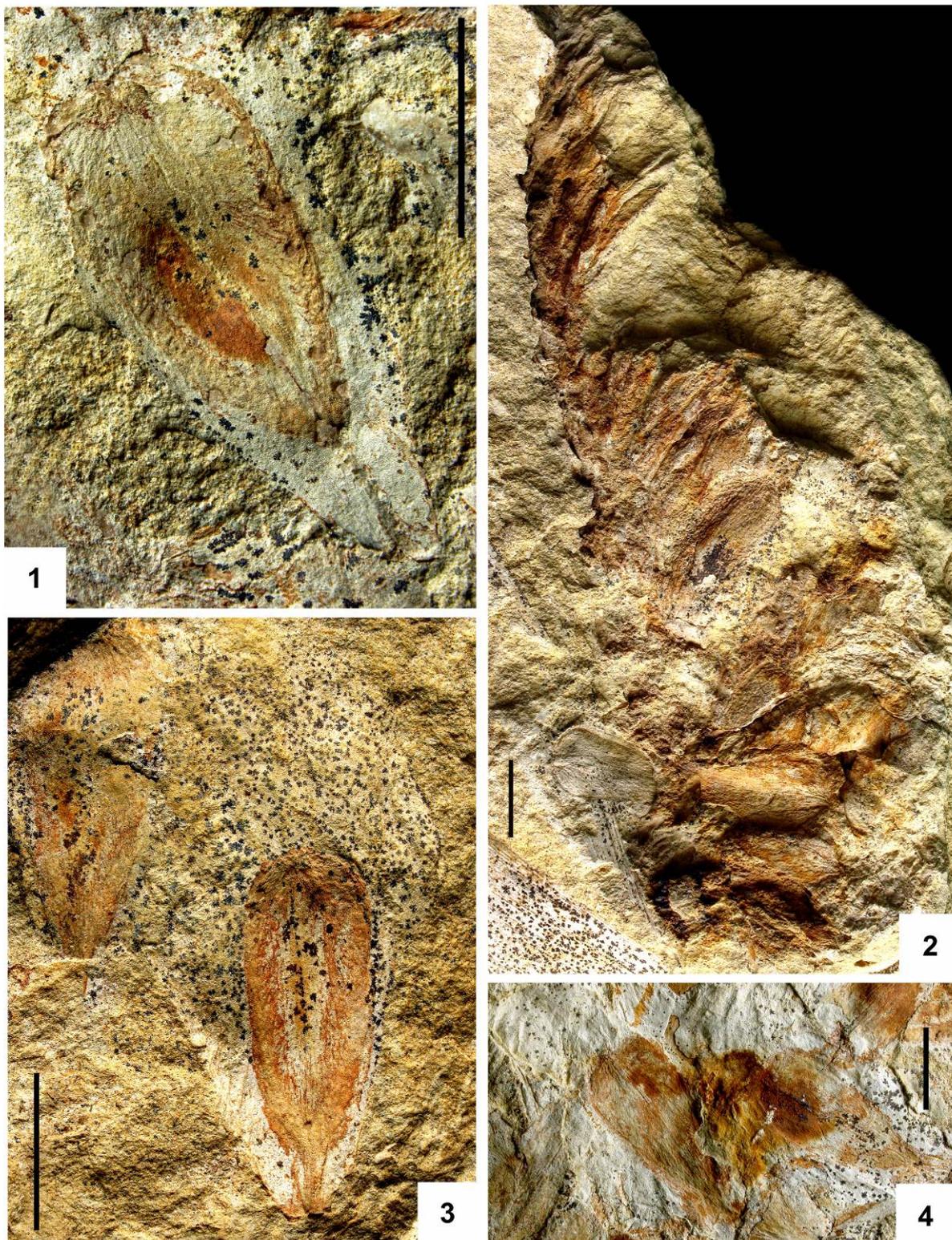
**Таблица 1.** Споровые растения из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш. 1 – фрагмент коры плауновидного *Signacularia* Zalesky, с широко расставленными листовыми рубцами; справа виден фрагмент филлоида и спорофилл (внизу), возможно, принадлежавшие этому же растению. 2, 6 – побег хвощевидного *Paracalamites frigidus* Neuburg. 3 – перо последнего порядка папоротника *Pecopteris helenaeana* Zalesky. 4 – фрагмент пера последнего порядка, предварительно определенное как *Pecopteris* cf. *micropinnata* Fefilova. 5 – фрагмент пера последнего порядка *Pecopteris* sp. Местонахождения: Бузбаш (1, 4, 5); Новый Кувак (2, 3, 6). Длина масштабной линейки – 1 см.



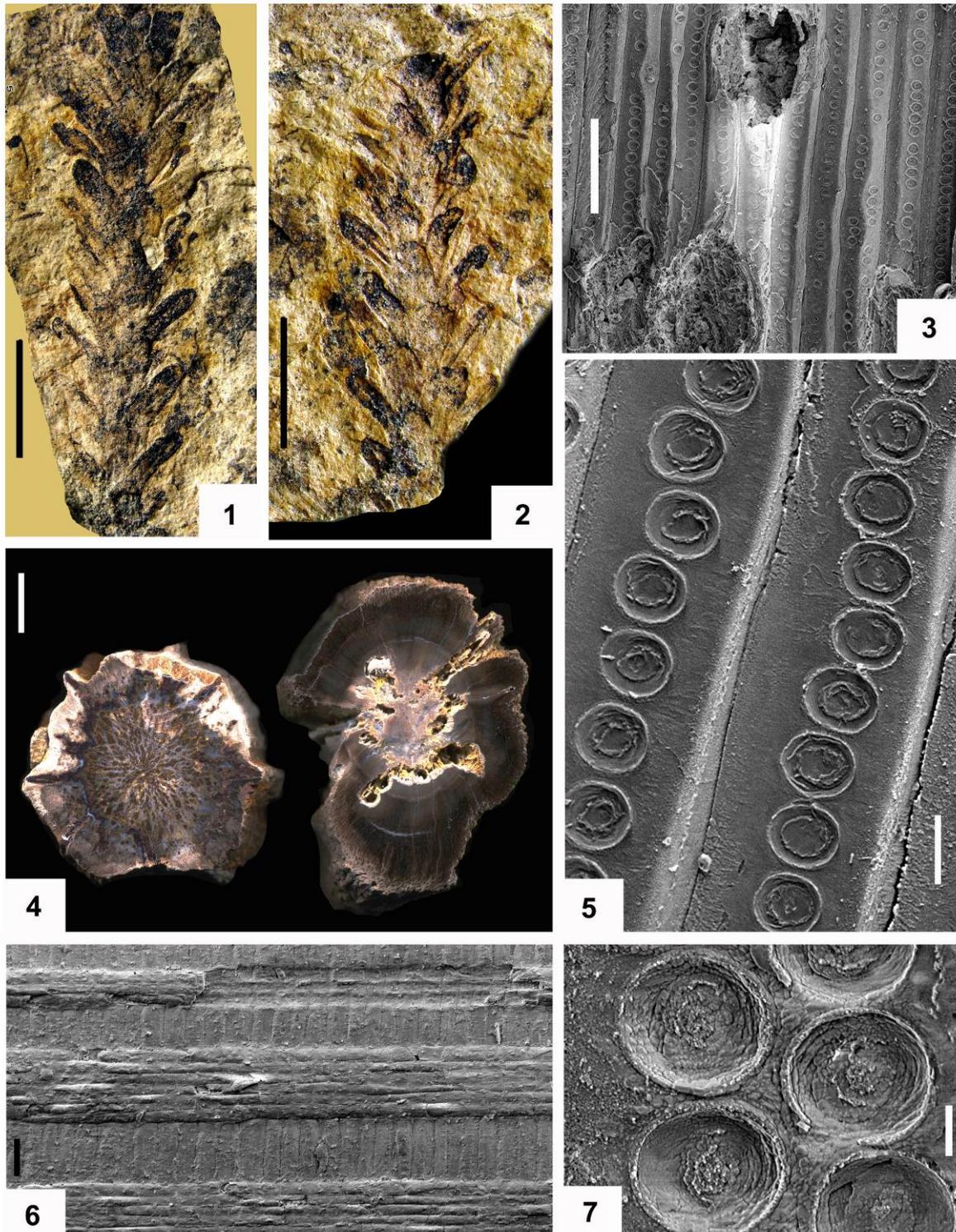
**Таблица II.** Голосеменные порядка Peltaspermales из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш; строение вегетативных и репродуктивных органов. 1 – *Kuvakospermum pedatum* Naug. et Sidorov, женский репродуктивный орган пельтаспермового. 2 – *Arnhardtia* sp., перо последнего порядка с лопастными перышками. 3, 5, 6 – *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naug.; 3 – практически полностью сохранившаяся вайя с вильчатой верхушкой; 5 – два молодых пера последнего порядка с уникогерентным жилкованием; 6 – хорошо развитое перо последнего порядка. 4 – *Peltaspermum qualenii* Naug., фрагмент кистевидного собрания семенных дисков. Местонахождения: Новый Кувак (1, 3-6); Бузбаш (2). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица III.** Неггератиофиты, прегинкгофиты, гинкгофиты и следы жизнедеятельности насекомых из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш. 1, 2 – часть стробила неггератиофита, относящегося к новым роду и виду. 3 – апикальная часть стробила гинкгового *Karkenya* sp., хорошо видны округлые семена. 4 – *Psugmophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper, почти целый лист прегинкгофита. 5 – *Kerpia belebeica* Naug., практически целый лист гинкгофита. 6 – почти полностью сохранившийся стробил гинкгового *Karkenya* sp. (деталь с другим освещением показана на фиг. 3). 7 – яйцекладка насекомого (стрекозы?) на рахисе птеридосперма. Местонахождение Новый Кувак. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица IV.** Семена и женский репродуктивный орган войновскиевых. 1 – семя с базальными «ушками» крыла, примыкавшими к несущей фертильной оси. 2 – семеносный орган, предварительно определен как *Suchoviella* sp., с семенами, сохранившимися в прикреплении к несущей оси. 3 – два изолированных семени, расположенных рядом и ориентированных апикальными частями вверх, в одном направлении. 4 – скопление семян, скорее всего, принадлежавших одному семеносному органу. Местонахождение Новый Кувак. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица V.** Облиственные побеги хвойных и древесины кониферофитов анатомической сохранности. 1, 2 – *Quadrocladus* (?) sp., апикальные части облиственных ветвей последнего порядка. 3 – фрагмент минерализованной древесины кониферофита с ходами проедания, скорее всего, оставленными жуками из семейства пермокупедид. 4 – поперечные сечения двух древесин с сохранившейся сердцевинкой. 5 – две соседних трахеиды с окаймленными порами. 6 – фрагмент древесины с трахеидами и сердцевинными лучами. 7 – окаймленные поры с тонкой концентрической морщинистостью. Местонахождения: Бузбаш (1, 2); Новый Кувак (3 - 7). Длина масштабной линейки – 1 см (1, 2, 4); 100 мкм (3, 6); 10 мкм (5); 5 мкм (7).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бухман Л.М.** Таксономический состав ископаемой флоры из местонахождения Новый Кувак (казанский ярус, верхняя Пермь; Самарская область) // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб: Маматов. 2011. С. 15-22.
- Варенова Т.В., Варенов Д.В., Степченко Л.В.** Пермские ископаемые растения в Самарском областном историко-краеведческом музее им. П.В. Алабина // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб: Маматов. 2011. С. 60-64.
- Владимирович В.П.** Типовая казанская флора Прикамья. Деп. в ВИНТИ № 4571. 1984. 91 с.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.** Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). Москва: Наука. 1986. 174 с. (Труды Геологического ин-та РАН, вып. 401).
- Есаулова Н.К.** Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казанского университета, 1986. 176 с.
- Мейен С.В.** Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Труды Палеонтологического института АН СССР. 1971. Том 130. С. 294-308.
- Мейен С.В.** Основы палеоботаники. Москва: Недра. 1987. 403 с.
- Наугольных С.В.** Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И.Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В.** Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания // Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. Москва: Геос. 2006. С. 42-71. (Труды Геологического института РАН, вып. 580).
- Наугольных С.В.** Казанская и татарская растительность пермского периода (по палеоботаническим данным из разрезов Татарстана и сопредельных территорий) // Геологические памятники природы Республики Татарстан. Казань: Акварель-Арт. 2007. С. 237-254.
- Наугольных С.В.** Сравнительный анализ основных типов семенных органов пермских и триасовых пельтаспермовых (семейства Peltaspermaeae и Angaropeltidaceae) с замечаниями о строении ассоциирующих с ними листьев // Верхний палеозой России. Биостратиграфия и фашиальный анализ. Материалы Второй Всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Николая Алексеевича Головкинского. Казань: КГУ. 2009. С. 200-204.
- Наугольных С.В., Пономаренко А.Г.** Предполагаемые следы питания жуков в древесине кониферофита из казанского яруса Прикамья // Палеонтологический журнал. 2010. № 4. С. 105-110.
- Наугольных С.В., Пухонто С.К.** Морфология и систематическое положение пермского плауновидного *Signacularia Zalessky*, 1929 // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2007. № 14. 20 с.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А.** Первая находка репродуктивного органа неггератиофита в пермских отложениях России // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб: Маматов. 2011. С. 65-69.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А.** Новый представитель голосеменных порядка Peltaspermales из местонахождения Новый Кувак (казанский ярус; Самарская область) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. Москва: Геос. 2012. С. 71-78.
- Нейбург М.Ф.** Пермская флора Печорского бассейна. Часть III. Кордаитовые (Cordaitales), войновские (Vojnovskyales), семена голосеменных неопределенного систематического положения (*Semina gymnospermarum incertae sedis*). Москва: Наука. 1965. 144 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 116).
- Фефилова Л.А.** Папоротниковидные перми севера Предуралья. Ленинград: Наука. 1973. 192 с.
- Цимбал В.А.** Ископаемые остатки растений из отложений казанского яруса местонахождения «Тарловка-1» (правый берег р. Волги, Татарстан) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. Москва: Геос. 2012. С. 82-91.
- Черницкий И.В., Сидоров А.А.** Изучение анатомической структуры петрифицированной древесины из верхнепермских отложений местонахождения Новый Кувак (Самарская область) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. Москва: Геос. 2012. С. 92.
- Anderson J.M., Anderson H.M.** Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African megaflores Devonian to Lower Cretaceous. Rotterdam: A.A.Balkema. 1985. 423 p.
- Geng B., Hilton J.** New coniferophyte ovulate structures from the Early Permian of China // Botanical Journal of the Linnean Society. 1999. Vol. 129. P. 115-138.
- Kutorga S.S.** Zweiter Beitrag zur Palaontologie Russlands // Verhandl. Russ.-Kais. Mineralog. Gesell. 1844. S. 62-104.
- McLoughlin S., Drinnan A.N.** Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from east Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 92. P. 207-227.
- Naugolnykh S.V.** Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance,

and the nature of the Permian/Triassic extinction // The Nonmarine Permian. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science. 2005. Bulletin 30. P. 226-242.

**Naugolnykh S.V.** A new species of *Karkenya* (Ginkgoales) from the Lower Permian of the Urals (Russia) and the associated leaves probably belonging to the same parent plant // Evolution of the organic world in the Paleozoic and Mesozoic. Saint-Petersbourg: Mamatov publishing. 2011. P. 25-38.

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

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

**Rothwell GW, Mapes G, Mapes RH.** Anatomically preserved voynovskyaean seed plants in Upper Pennsylvanian (Stephanian) marine shales of North America. Journal of Paleontology. 1996. Vol. 70. P. 1067–1079.

**Schweitzer H.-J.** Die Makroflora des Niederrheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinld. und Westf., Krefeld. 1960. Bd. 6. S. 1-46.

**Schweitzer H.-J.** Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica. 1963. Bd. 113. S. 1-29.

**Schweitzer H.-J.** Die Flora des Oberen Perms in Mitteleuropa // Naturwiss. Rundsch. 1968. Bd. 21. S. 93-102.

**Singh K.J., Naugolnykh S.V., Saxena A.** Permian and Triassic plant assemblages from the Tatapani-Ramkola Coalfield (India) // Palaeontology and evolution of the biodiversity in the Earth history (in museum context). Moscow: Geos. 2012. P. 98-107.

**Weigelt J.** Die Pflanzenwelt des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment // Fortschr. Geol. Palaeont. 1928. Bd. 6. № 19. S. 395-592.

**Weigelt J.** Neue Pflanzenfunde aus dem Mansfelder Kupferschiefer // Leopoldina. 1930. Bd. 6. S. 643-668.

**Yang Tao, S. V. Naugolnykh, Sun Ge.** A new representative of *Neocalamites* Halle from the Upper Permian of Northeastern China (Jiefangcun Formation) // Paleontological Journal. 2011. Vol. 45, No.3. P. 335-346.

**Yang Tao, Sun Ge, Naugolnykh S.V.** Late Permian Jiefangcun flora from Hunchun of Jilin, China // Japanese Journal of Palynology. 2012. Vol. 58. Spec. Issue. P. 265-266.

**Zalessky M.D.** Flore Permienne des limites Ouraliennes de l'Angaride. Atlas. Mem. du Comité Geologique. Nouvelle serie. 1927. Vol. 176. 52 p. XLVI pl.

**Zhang Y. Zheng S., Naugolnykh S.V.** A new species of *Lepidopteris* discovered from the Upper Permian of China, with its stratigraphic and biologic implications // Chinese Science Bulletin. 2012. Vol. 57. Issue 27. P. 3603 - 3609.