

**МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ЧЕКАРДА
(КУНГУРСКИЙ ЯРУС, НИЖНЯЯ ПЕРМЬ ПРИУРАЛЬЯ):
КРАТКАЯ ИСТОРИОГРАФИЯ, БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
ТАФНОМИЯ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ**

С.В. Наугольных¹, Д.В. Наумкин², В.Г. Новокшенов³

¹Геологический институт РАН, г. Москва

²Горный институт УрО РАН, г. Пермь

³Пермский государственный университет, г. Пермь

Аннотация: В статье рассматривается знаменитое местонахождение Чекарда (нижняя пермь, кунгур; Пермский край, Среднее Предуралье, Россия), широко известное среди палеонтологов и стратиграфов благодаря разнообразным ископаемым растениям и насекомым хорошей сохранности. Краткая история открытия и изучения этого местонахождения изложена в настоящей статье. Рассмотрено биоразнообразие флористического комплекса и энтомофауны Чекарды. Тафномические и палеоэкологические особенности местонахождения Чекарда обсуждаются в широком контексте палеонтологических наблюдений. Местонахождение Чекарда сформировалось на дне мелководной лагуны. Полученные данные показывают, что некоторые симбиотические отношения между кунгурскими насекомыми и высшими растениями имели место уже в раннепермское время.

Ключевые слова: пермь, кунгур, растения, насекомые, лагерштетт, тафномия, палеоэкология, Урал.

Введение

Несмотря на интенсивные исследования палеозойских лагерштеттов, которые сейчас ведутся буквально по всему миру, местонахождений, где соседствовали бы ископаемые остатки растений и насекомых уникальной сохранности, не очень много. К счастью для российской науки, одно из таких местонахождений находится у нас в Приуралье, в Суксунском районе Пермского края. Это местонахождение уже дало богатейший палеоботанический и палеоэнтомологический материал, который был положен в основу целой серии научных статей и монографий. Речь идет о местонахождении Чекарда (рис. 1), широко известном как специалистам по палеонтологии и стратиграфии пермской системы, так и геологам, краеведам и экспертам по охране геологических и ландшафтных памятников.

Статья, предлагаемая вниманию читателя, посвящена краткой историографии, тафномии и палеоэкологии Чекарды. Палеоэкологические и тафномические вопросы положены в контекст таксономических обзоров по ископаемым растениям и насекомым Чекарды, чтобы конкретные наблюдения были связаны с той или иной группой флоры или фауны.

Это исследование было задумано авторами еще в середине девяностых годов прошлого века, но преждевременный уход из жизни одного из авторов (-ВГН) заставил приостановить работу над рукописью. Исследование было завершено только сейчас. Окончательный текст статьи основан на совмещении и редакционной обработке первоначальных записей и, отчасти, личных писем, сохранившихся в архиве первого автора (-СВН). Доведение этих материалов до публикации в открытой печати представляется совершенно необходимым как с точки зрения этико-морального долга перед ушедшим другом и коллегой, так и с точки зрения чисто научной целесообразности.

IN MEMORIAM

Оба автора познакомились с Виктором Григорьевичем Новокшеновым в далеком 1989 г. В дневнике одного из авторов (-СВН) сохранилась запись об этом, на основе которой ниже от его лица излагается мемориальная часть этой статьи.

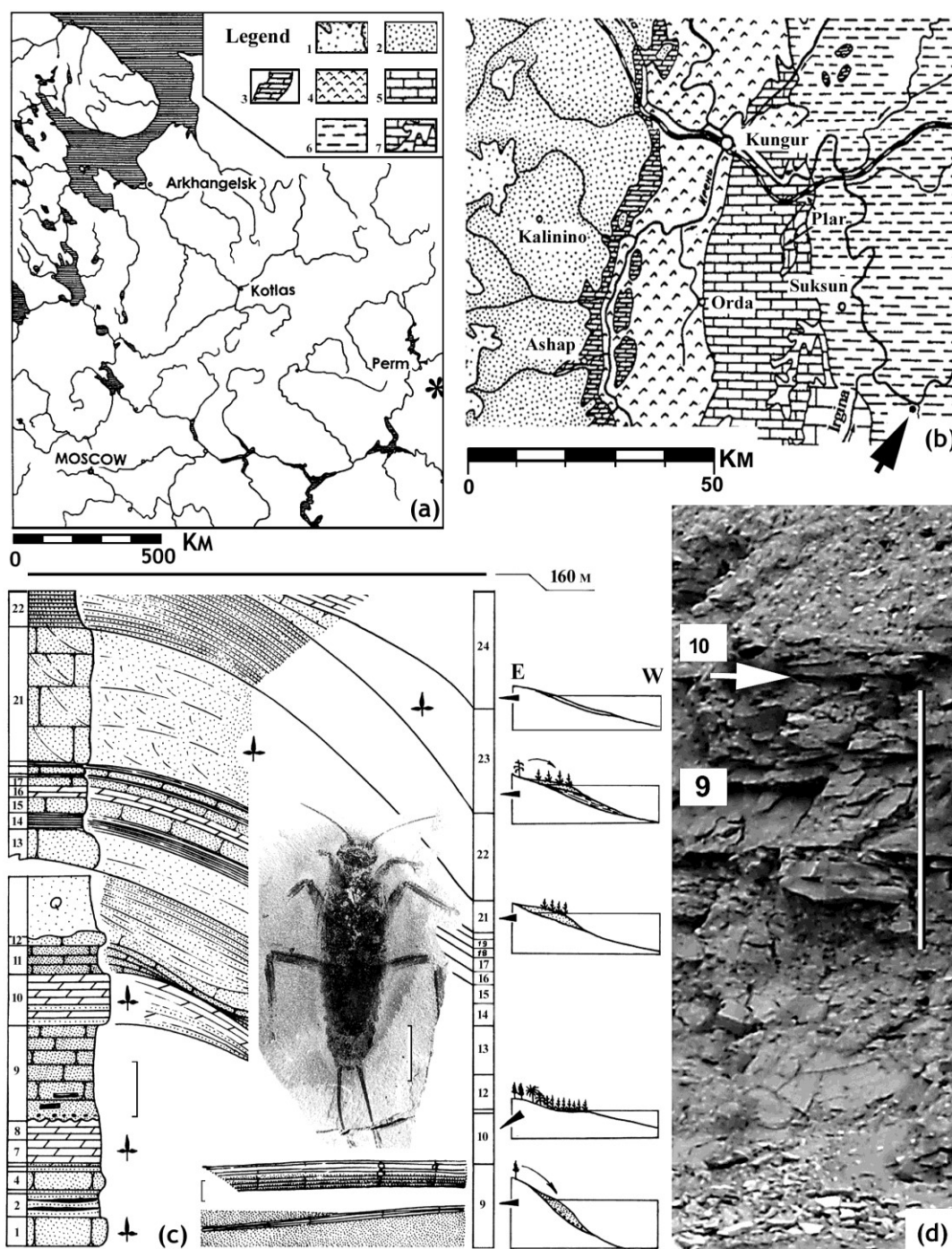


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое положение местонахождения Чекарда-1.

(а) расположение местонахождения отмечено астериском; (б) геологическая карта-схема района расположения местонахождения, положение местонахождения указано стрелкой; (с) геологическое строение разреза Чекарда-1, знаком трилистника отмечены слои с высоким содержанием растительных остатков, на врезке дано изображение отпечатка гриллоблатиды *Gurvanovella* sp. из слоя 10 (длина масштабной линейки – 1 см); внизу – характер 3D-сохранности побегов хвощевидных *Paracalamites* sp. из слоя 1; справа (по центру рисунка) – палеогеографическая интерпретация фациальной природы слоев 9, 10, 21, 23 и 24; (д) характер контакта алевролитов и тонкозернистых песчаников слоя 9 и плитчатых мергелей слоя 10 (длина масштабной линейки для (д) – 1 м).

Условные обозначения (а, б): 1 – песчаники казанского яруса; 2 – песчаники шешминского горизонта уфимского яруса; 3 – плитчатые мергели соликамского горизонта уфимского яруса; 4 – карбонатно-сульфатные отложения иренского горизонта кунгурского яруса; 5 – карбонатные отложения филипповского горизонта кунгурского яруса; 6 – песчано-глинистые отложения кунгурского яруса; 7 – органогенные постройки сылвенской свиты, частично перекрытые нижнекунгурскими отложениями.

«Произошло это знакомство совсем не в Перми, как можно было бы подумать. Витя в те годы учился на биологическом факультете Пермского государственного университета, а я родился и закончил школу в Перми и жил в этом городе до поступления в Московский университет, и считаю Пермь родной, хотя мой дед по материнской линии после окончания Ленинградского технологического института, до войны и эвакуации жил вместе с бабушкой в Московской области в г. Рошаль.

Познакомились мы с Витей на сессии Всероссийского (тогда Всесоюзного) Палеонтологического общества. Я привез для обсуждения с коллегами-палеоботаниками свои наработки по пермским растениям Приуралья, а Витя мечтал посмотреть остатки пермских насекомых, хранящиеся в музеях Ленинграда.

Мы очень быстро нашли общий язык и договорились в этом же году поехать вместе в поле. В качестве потенциально перспективного разреза остановились на Чекарде, известной и мне, и Виктору как именно то место, где и пермские, и столетние палеонтологи собирали богатые коллекции нижнепермских растений и насекомых.

Еще до выезда в поле, я по приглашению Виктора зашел к нему в гости в общежитие. Витя жил вместе со своей молодой супругой прямо напротив 1-го корпуса Пермского университета, где находилась администрация и биофак. Как только я вошел в Витину комнату, сразу понял, что здесь обитает мой единомышленник. Одна из стен была под потолок забрана в немудреный, но очень емкий и практичный книжный стеллаж, на котором ряд за рядом красовались тщательно подобранные книги по общим вопросам биологии и по энтомологии. Особенно меня подкупило то, что рядом с книгами стояли две большие черно-белые фотографии с винтажными изображениями скульптурных реконструкций иностранцевии (*Inostrancevia alexandri* Amalitsky) и скутозавра (*Scutosaurus karpinskii* Amalitzky), созданных по результатам северодвинских раскопок В.П. Амалицкого.

Мы с Витей оперативно набросали план поездки и договорились встретиться на вокзале Пермь-2 перед посадкой на электричку до Кунгура, откуда рассчитывали на автобусе или попутках добраться до Чекарды.

Впечатления от этой первой совместной поездки в Чекарду довольно подробно описаны в историографических заметках [1; 2], поэтому я не буду их здесь повторять. Наши с Витей палеонтологические публикации по Чекарде начали выходить практически одновременно, начиная с 1991-92 гг. Совместные поездки, беседы в поездах и автобусах, обсуждение полевых впечатлений очень скоро привели нас к необходимости обобщить сделанные наблюдения. Так была задумана эта статья. Первые текстовые наброски были сделаны в середине 1990-х годов, но вскоре работа над рукописью приостановилась, а трагически оборвавшаяся жизнь Виктора не позволила завершить начатое при его непосредственном участии» (-СВН, рукописные материалы).

Статья, предлагаемая вниманию читателей, состоит из двух совмещенных блоков. Первый блок преимущественно посвящен ископаемым растениям Чекарды, тафономическим и палеоэкологическим наблюдениям и, в некоторой части, историографии исследований Чекарды. Второй блок подготовлен и дополнен уже после смерти Виктора. Он составлен из рукописных материалов, присланных одному из авторов (-СВН) В.Г. Новокшеновым для подготовки совместной работы. Предварительные тексты Виктора подверглись некоторому редактированию.

Материал и методы исследований

Растительные остатки, изображенные и (или) упоминаемые в настоящей работе, хранятся в Геологическом институте РАН (г. Москва), Государственном геологиче-

ском музее им. В.И. Вернадского РАН (г. Москва), Государственном Дарвиновском музее (г. Москва). Кроме того, ниже кратко охарактеризованы палеоботанические сборы из Чекарды, хранящиеся в музее Горного института УрО РАН (г. Кунгур).

Для получения препаратов кутикулы растительные остатки мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце, полученные кутикулы изучались в электронном сканирующем электронном микроскопе Vega Tescan MV 2300 и в оптическом микроскопе Meiji Techno (MT 9930) в Геологическом институте РАН. Здесь и далее везде под местонахождением Чекарда подразумевается разрез Чекарда-1, слой 10 (по: [3, fig. 1]; подробнее см. ниже).

Остатки ископаемых насекомых из Чекарды хранятся в Палеонтологическом институте РАН (г. Москва), Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (г. Москва), Палеонтологическом музее пермской системы им. Б.К. Поленова при геологическом факультете Пермского государственного университета (г. Пермь) и в Музее Пермских древностей при Пермском краеведческом музее (г. Пермь).

Основной объем образцов чекардинской коллекции Горного института (музей карста и спелеологии, г. Кунгур) собран во время двух полевых выездов сотрудников Кунгурской лаборатории на обнажение Чекарда-1 в августе 2006 г. (О.И. Кадебская, Д.В. Наумкин, М.С. Пятунин) и июле 2010 г. (Н.В. Лаврова, О.И. Осетрова). Общий объем коллекции невелик – всего 26 единиц хранения. В ней представлены (по убыванию) членистостебельные, гинкгофиты, хвойные, папоротники и птеридоспермы, войновские. Несмотря на незначительный объем коллекции, мерономическая представленность составляющих ее таксонов мало отличается от соотношений, выявленных в литературе для всего местонахождения в целом [4]. Очень небольшое число образцов с листьями руфлорий (как и папоротников) в коллекции объясняется тем, что для музея отбирали наиболее аттрактивные и максимально сохранившиеся экземпляры, выделяющиеся на фоне многочисленных фрагментарных отпечатков. Подробные описания образцов из Чекарды представлены в специальной публикации, посвященной палеоботанической коллекции музея [5].

Исторический обзор

История изучения Чекарды богата яркими и продуктивными в отношении научной работы фигурами (рис. 2).

«В конце 1928 года лесничий Г.Т. Мауэр любезно прислал мне на определение два отпечатка насекомых, взятых им летом того же года на реке Сылта у деревни Чекарды Кунгурского уезда, Пермской губернии» – такой фразой начал свою статью выдающийся российский энтомолог А.В. Мартынов [6]. Именно этой публикацией открывается первая страница истории изучения ископаемых насекомых Чекарды. Г.Т. Мауэр и тесно сотрудничавшей с ним преподавателем Пермского государственного университета Е.В. Пермяковой в ходе нескольких поездок на Чекарду в 1931, 1935 и 1936 гг. была собрана большая коллекция ископаемых растений и насекомых из этого местонахождения. Остатки насекомых были переданы для изучения палеоэнтомологам А.В. Мартынову и Ю.М. Залесскому. Результаты этих исследований были опубликованы [7; 8]. К началу 1940-х гг. из Чекарды было официально описано более сорока видов насекомых. Преждевременный уход из жизни А.В. Мартынова не дал ему полностью завершить монографическую обработку чекардинской коллекции. Работа, посмертно подготовленная вдовой А.В. Мартынова О.М. Мартыновой и его учеником Б.Б. Родендорфом, увидела свет в 1940 г. Отдельные ископаемые остатки насекомых из чекардинской коллекции описывались в течение нескольких последующих лет О.М. Мартыновой и Б.Б. Родендорфом.



Рис. 2. Выдающиеся исследователи палеобиоты Чекарды.

- (a) Г.Т. Мауэр, первооткрыватель местонахождения Чекарда (годы жизни: 1881–1940);
(b) М.Д. Залесский (1877–1946); (c) Ю.М. Залесский (1908–1963);
(d) С.В. Мейен (1935–1987)

В первые послевоенные годы чекардинский разрез неоднократно посещал Ю.М. Залесский, опубликовавший результаты своих исследований насекомых Чекарды в серии статей [7, 9, 10]. Он собрал новый богатый материал, что подтвердило уникальность этого местонахождения и его большое значение для российской науки. Но в 1948 г. Ю.М. Залесский публикует в журнале «Природа» заметку об исчезновении этого местонахождения, в котором сетует на то, что одним из весенних паводков

оно было размыто и полностью разрушено [11]. Это мнение довольно широко распространилось среди специалистов, и только через двадцать лет уже другой палеоэнтомолог – А.Г. Шаров, к тому времени широко известный, заслуженный и уважаемый специалист, параллельно с насекомыми позднее занимавшийся и мезозойскими летающими рептилиями, организовал новую экспедицию за пермскими насекомыми в бассейн р. Сылвы, рассчитывая найти здесь новые местонахождения. Экспедиция состоялась в 1959 г. К вящему удивлению А.Г. Шарова, ниже по течению от устья р. Чекарды он обнаружил на левом берегу р. Сылвы большое обнажение, в котором он буквально в течение нескольких минут нашел два прекрасных отпечатка насекомых. После кратковременной пятидневной работы (9-14 августа 1959 г.) Шаров продолжил лодочный маршрут вниз по течению Сылвы с тем, чтобы вернуться в Чекарду уже на следующий год. В течение полевых сезонов 1960 и 1961 гг. Шаров проводит планомерные сборы ископаемых насекомых и, отчасти, растений в Чекарде. За это время участниками экспедиций было собрано свыше пяти тысяч отпечатков насекомых. Эта коллекция хранится в Палеонтологическом институте РАН и к настоящему времени частично обработана. Подробную библиографию работ, посвященных монографическому описанию чекардинской энтомофауны, см. в [2]. Коллекция ископаемых растений из Чекарды была передана в Геологический институт РАН С.В. Мейену.

История палеоботанических исследований кунгурских отложений Приуралья в целом и местонахождения Чекарда в частности довольно подробно изложена одним из авторов [12] и повторять ее во всех подробностях, наверное, нет необходимости. Здесь лишь следует специально отметить заслуги выдающихся российских палеоботаников М.Д. Залесского (1877-1946) и С.В. Мейена (1935-1987), установивших целый ряд новых таксонов ископаемых высших растений из Чекарды и других приуральских местонахождений кунгурского возраста. С конца 1980-х до середины 1990-х гг. на местонахождении Чекарда масштабные работы вели палеонтологи Пермского государственного университета во главе с В.Г. Новокшионовым (рис. 3).

В настоящее время планомерным мониторингом местонахождения Чекарда занимаются музейные сотрудники, геологи и палеонтологи из различных учреждений Москвы, Перми и Кунгура, имеющие необходимую аккредитацию и государственные лицензии.

Ископаемые растения Чекарды

Несмотря на то, что ископаемым растениям Чекарды посвящена обширная литература, нельзя сказать, что чекардинская флора известна нам уже совершенно досконально. Тем не менее, за почти столетие изучения чекардинских растений таксономический состав этой флоры уже установлен во многих подробностях (рис. 4-10).

В состав флоры Чекарды входят практически все основные группы высших растений, характерных для пермских отложений северного полушария, за очень небольшим исключением. Более того, в Чекарде есть эндемики на видовом и родовом уровне, известные исключительно из кунгурских отложений Среднего и Южного Приуралья. При этом в состав чекардинской флоры, как и многих других пермских флор Субангариды, входят мигранты из Евразии и одновременно присутствуют многочисленные ангарские элементы [13-18; 19], что позволяет эффективно использовать данные по приуральской растительности кунгурского века для палеофитогеографических реконструкций и для межрегиональных стратиграфических корреляций. Существование дальних миграций растений в пермском периоде подтверждено на материалах и из других регионов [20; 21].

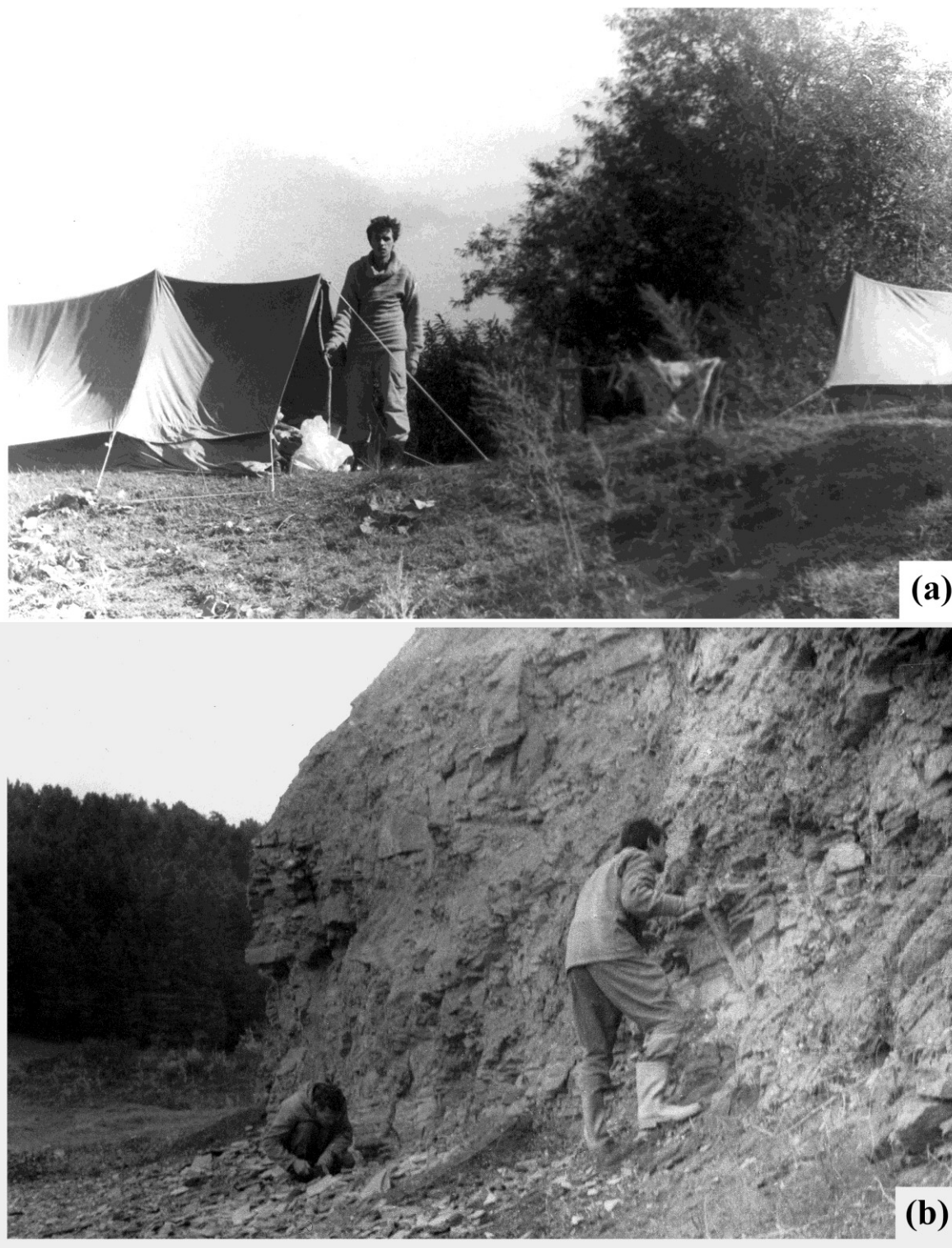


Рис. 3. Экспедиция в Чекарду, 1989 г.

(а) В.Г. Новокшенов в полевом лагере у устья р. Чекарды; (б) работа на обнажении

Плауновидные Чекарды представлены единственным редко встречающимся видом — *Sadovnikovia belemnoides* Naug., занимающим промежуточное положение между семействами *Pleuromeiaceae* и *Isoetaceae* [22]. Гораздо больше, как в отношении видового разнообразия, так и в плане количественного участия, в местонахождении представлены хвощевидные (отдел *Equisetophyta*). Среди них особенно много черновиевых (семейство *Tchernoviaceae*; рис. 4б). Эти растения, по всей видимости, доминировали в

водных и околоводных растительных сообществах кунгурского века раннепермской эпохи в Приуралье (рис. 5). Пермские хвощевидные Приуралья занимают важное место в эволюции этой группы растений в целом, находясь в числе прямых предков современного хвоща (*Equisetum* L.) [23-25; 26; 27-28].

Несколько реже в местонахождении встречаются остатки бовманитовых (рис. 4с, справа), представленных очень полиморфным видом *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naug. [29; 30].

В отношении находок черновиевых и бовманитовых в Чекарде необходимо отметить одну интересную тафономическую особенность. Черновиевые (в частности, вид *Phyllothesa campanularis* Zalessky emend. Naug.) и бовманитовые (*Sphenophyllum biarmicum*) нередко встречаются в виде нескольких побегов, соединенных вместе, идущих от одного основания и иногда даже с корневыми придатками. Это со всей определенностью указывает на то, что растения произрастали здесь же, на мелководье лагуны с очень низкой гидродинамикой. Однако быстрое поступление тонкого обломочного и глинистого материала не позволило этим растениям развиваться дальше, захоронив их в толще осадка.

Изредка в Чекарде встречаются побеги, спороношения и облиственные побеги каламита *Calamites gigas* Brongniart (рис. 4f). Этот реликтовый представитель каламостахидеальных был характерен для зон с сезонно сухим климатом [31-33; 34; 35]. Остатки *Calamites gigas* всегда находятся в аллохтонном состоянии, что указывает на то, что материнское растение произрастало на удалении от формирующегося танатоценоза. Это наблюдение хорошо согласуется с тем, что *Calamites gigas* по своим морфофизиологическим адаптациям сейчас большинством палеоботаников рассматривается как суккулент [34].

Папоротники Чекарды очень разнообразны, хотя среди наиболее широко распространенных видов можно ответить только два: мараттиевый папоротник *Convexocarpus distichus* (Naug.) Naug. (рис. 4d), которому принадлежали стерильные листья *Pecopteris uralica* Zalessky [36], а также лептоспорангиатный папоротник *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky (рис. 4а, е), спороношения которого пока со всей определенностью не установлены. Общий список папоротников флоры Чекарды включает следующие виды: *Acrogenothesa ramificata* Naug., *Corsinopteris dicranophorus* (Naug.) Doweld, *Pecopteris helenaeana* Zalessky, *P. synica* Zalessky, *P. tchekardensis* Vladimirovich, *Sphenopteris* sp., *Ovopteris* sp. и др. [3; 29; 36; 37; 38].

Присутствие мараттиевых папоротников, составляющих значительный процент от всех папоротников Чекарды, указывает на теплый тропический климат, существовавший в Приуралье в раннепермскую эпоху.

Голосеменные чекардинской флоры весьма разнообразны. Судя по тому, что в нескольких случаях обнаружены репродуктивные органы представителей этой группы с повреждениями, оставленными насекомыми, чекардинские голосеменные, или, по меньшей мере, некоторые из них, были симбиотически связаны с насекомыми (см. ниже). В Чекарде известны редкие находки листьев и семян тригокарповых (медуллезовых) птеридоспермов [37; 39], а также многочисленные находки листьев пельтаспермовых из формально-морфологической группы каллиптерид (отдел *Lyginopteridophyta* или *Pteridospermae*), относящихся к роду *Permocallipteris* Naug., с краевыми повреждениями, оставленными какими-то листогрызущими членистоногими (рис. 6а-d; рис. 7а, б). Судя по другим находкам (обсуждение проблемы см. в: [40-41]), и женскими, и мужскими органами пельтаспермовых (рис. 8а-d; рис. 12а-d) питались представители палеодиктиоптер и некоторых других близких им групп. Насекомые могли играть роль опылителей пермских пельтаспермовых [42].

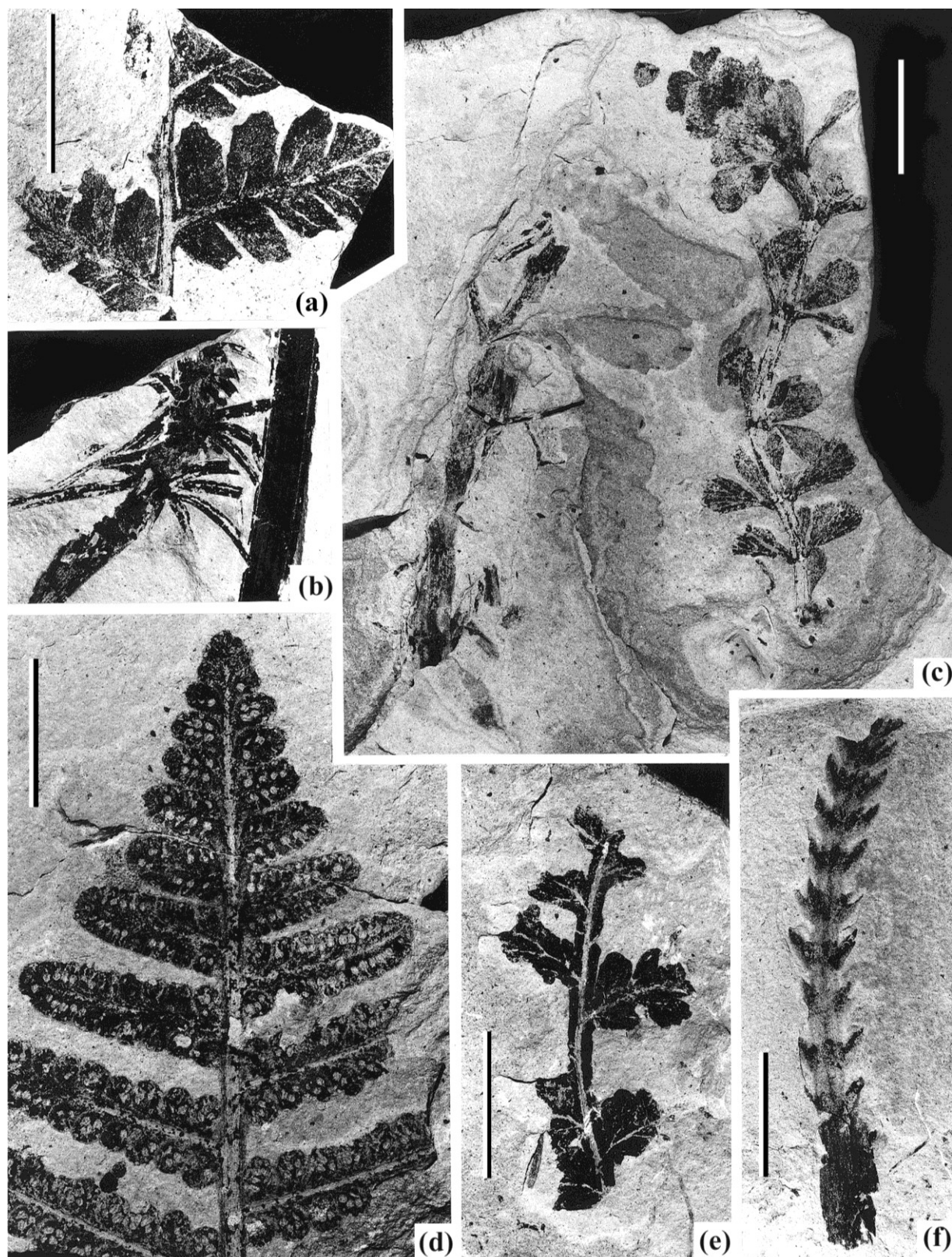


Рис. 4. Споровые растения Чекарды:

- (a) *Pecopteris anthriscifolia* (Goepper) Zalesky; (b) *Annulina neubirgiana* (Radczenko) Neuburg;
 (c) *Phyllothea* sp. (слева) и *Sphenophyllum biarmicum* Zalesky emend. Naug. (справа);
 (d) *Convexocarpus distichus* (Naug.) Naug.; (e) *Pecopteris anthriscifolia* (Goepper) Zalesky;
 (f) “*Phyllothea*” *biarmica* Zalesky, фрагмент побега, принадлежавшего *Calamites gigas* Brongniart.
 Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см

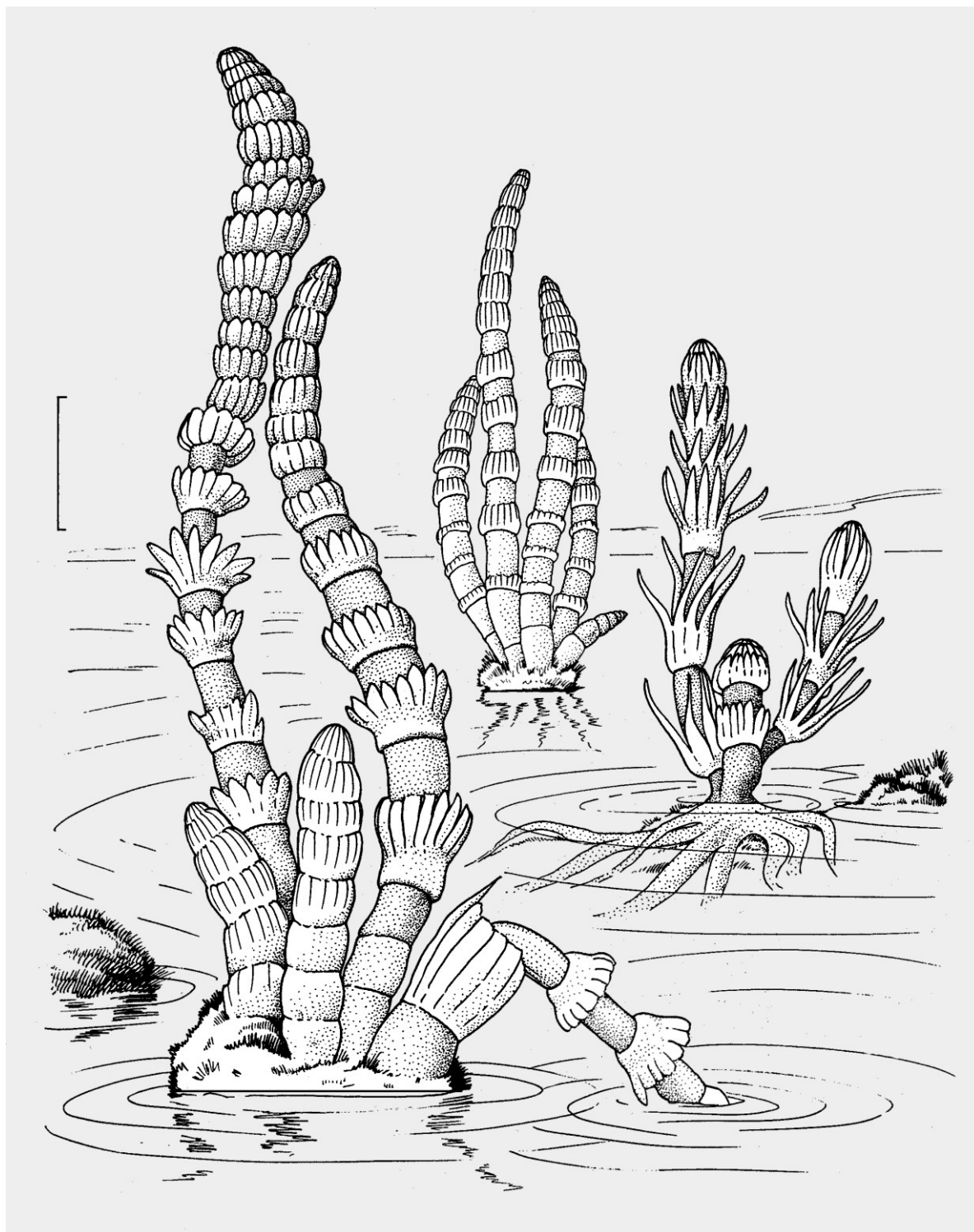


Рис. 5. Доминант гидрофильной растительности Чекарды; околотоводное сообщество:
Phyllothea campanularis Zalessky emend. Naug., реконструкция. Длина масштабной линейки – 1 см

В ходе изучения листьев кунгурских пельтаспермовых были решены и некоторые сложные номенклатурные проблемы [43]. На рахисах чекардинских птеридоспермов встречаются яйцекладки насекомых (рис. 8g, h). Сходные яйцекладки известны и из других приуральских местонахождений раннепермского возраста [44]. Прямые потомками пермских каллиптерид были представители рода *Lepidopteris* Schimper, характерного для триаса, но встречающегося и в терминальной перми [45].

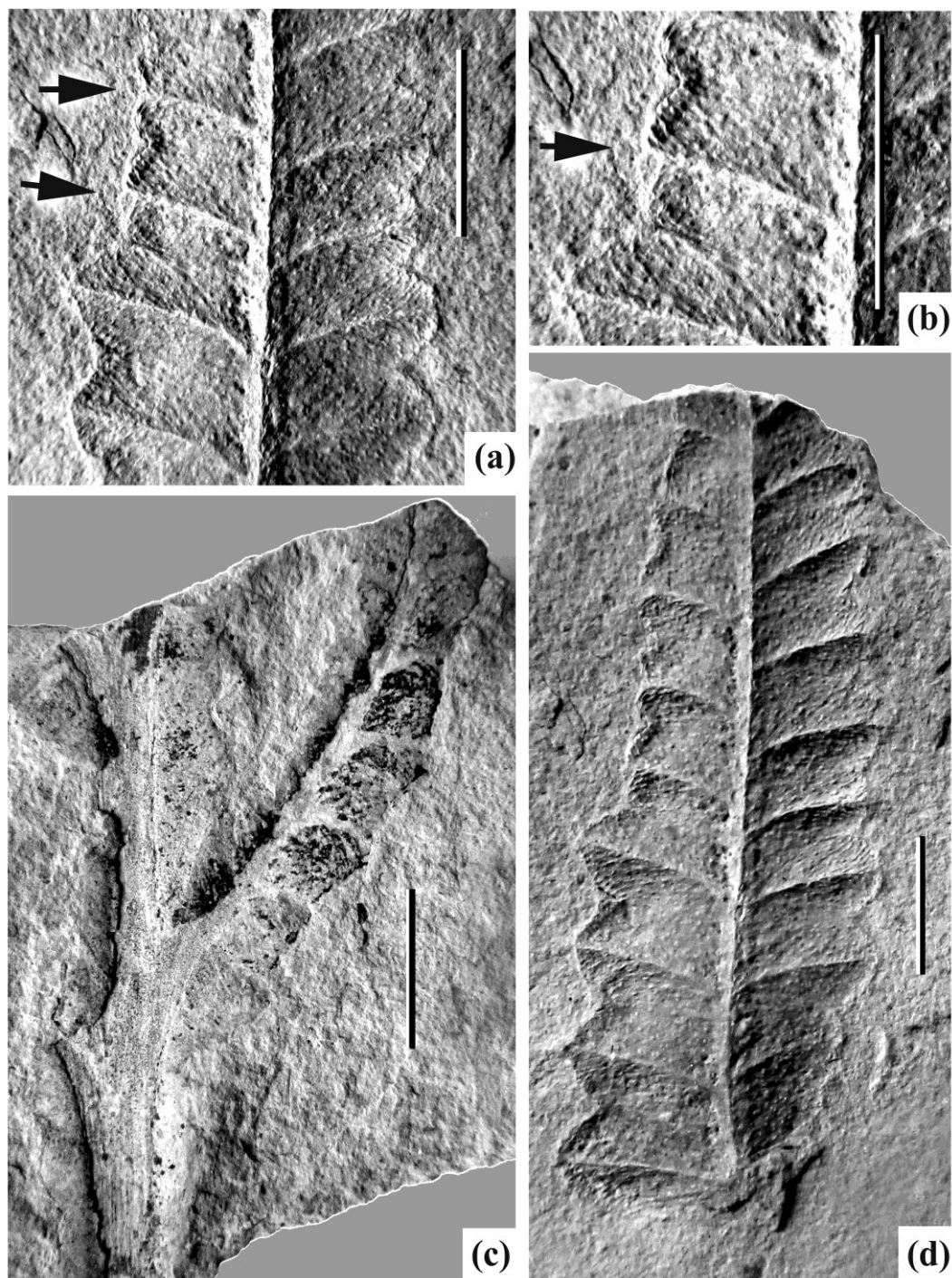


Рис. 6. *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naug., листья с краевыми погрызами:
 (а) часть пера последнего порядка с поврежденными верхушками перышек; (б) детальное изображение верхушки поврежденного перышка; (с) фрагмент вайи с повреждением верхушек перышек (справа);
 (д) общий вид пера последнего порядка с повреждением верхушек перышек. Стрелками на (а) и (б) отмечены повреждения края листовой пластинки, оставленные членистоногими.
 Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см

В Чекарде довольно много листьев гинкгофитов (отдел Ginkgophyta), распределяемых по видам *Psymphyllum expansum* (Brongn.) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *P. intermedium* Naug., *Bardia mauerii* Zalessky, *Flabellofolium lamellatus* Naug., *Kerpia macroloba* Naug., *Sphenobaiera kungurica* Naug., *Biarmobaiera uralensis* Zalessky; были описаны побеги гинкгофитов, отнесенные к новым роду и виду *Psymphyllodendron uralensis* Naug. [46-48].

Кроме стерильных листьев, встречаются и репродуктивные органы различных гинкгофитов, относимые к видам *Alternopsis stricta* Naug., *Cheirocladus longicheirus* Naug., *Biarmopteris pulchra* Zalesky, *Karkeniania permiana* Naug. [16-17; 29; 36; 47].

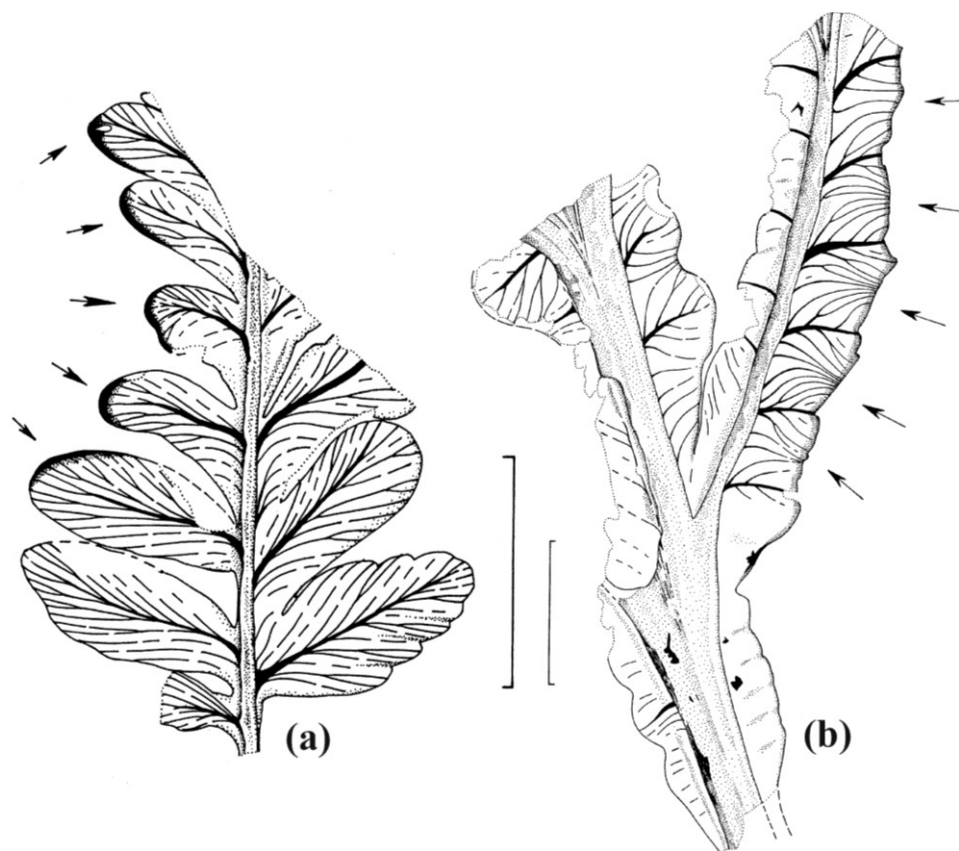


Рис. 7. *Permocallipteris retensoria* (Zalesky) Naug., листья с краевыми погрызами:
(а) часть пера последнего порядка с поврежденными верхушками перышек;
(б) фрагмент вайи с повреждением верхушек перышек (справа). Стрелками на (а) и (б) отмечены повреждения края листовой пластинки, оставленные членистоногими.
Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см

Хвойные Чекарды также довольно многочисленны и разнообразны [17-18; 49-50]. Они распределяются по трем семействам: *Walchiaceae* (виды *Walchia bardaeana* Zalesky, *W. appressa* Zalesky; последнему виду принадлежали стробилы, описанные под самостоятельным названием *Kungurodendron sharovii* S. Meyen), *Bartheliaceae* (вид *Bardella splendida* Zalesky и, возможно, синонимичный ему вид *Bardospermum rigidum* S. Meyen); *Voltziaceae* (виды *Uralostrobos voltzioides* Naug., *Archaeovoltzia meyeniana* Naug.). Судя по толстым абаксиальным кутикулам большинства чекардинских хвойных, эти растения произрастали на возвышенных участках побережья, возможно, в условиях сезонного недостатка влаги. На это же указывают папиллозность кутикул и присутствие длинных краевых и поверхностных трихом. Приуроченность пермских хвойных к зонам развития ксерофитной низкоширотной растительности послужила основанием для выделения так называемого *Walchia*-биома [51]. В Чекарде известны находки семязачатков хвойных с проколами спермодермы, оставленными сосущими насекомыми (рис. 8f).

И, наконец, следует вспомнить еще одну важную группу голосеменных, которая в настоящее время обособлена не только в самостоятельный порядок *Vojnovskyales*, но и в самостоятельный класс *Vojnovskyopsida*. Войновские по своему общему морфологическому архетипу близки кониферофитам s.l., хотя и отличаются целым рядом особенностей в строении репродуктивных органов (рис. 9a-g; рис. 10a-c).

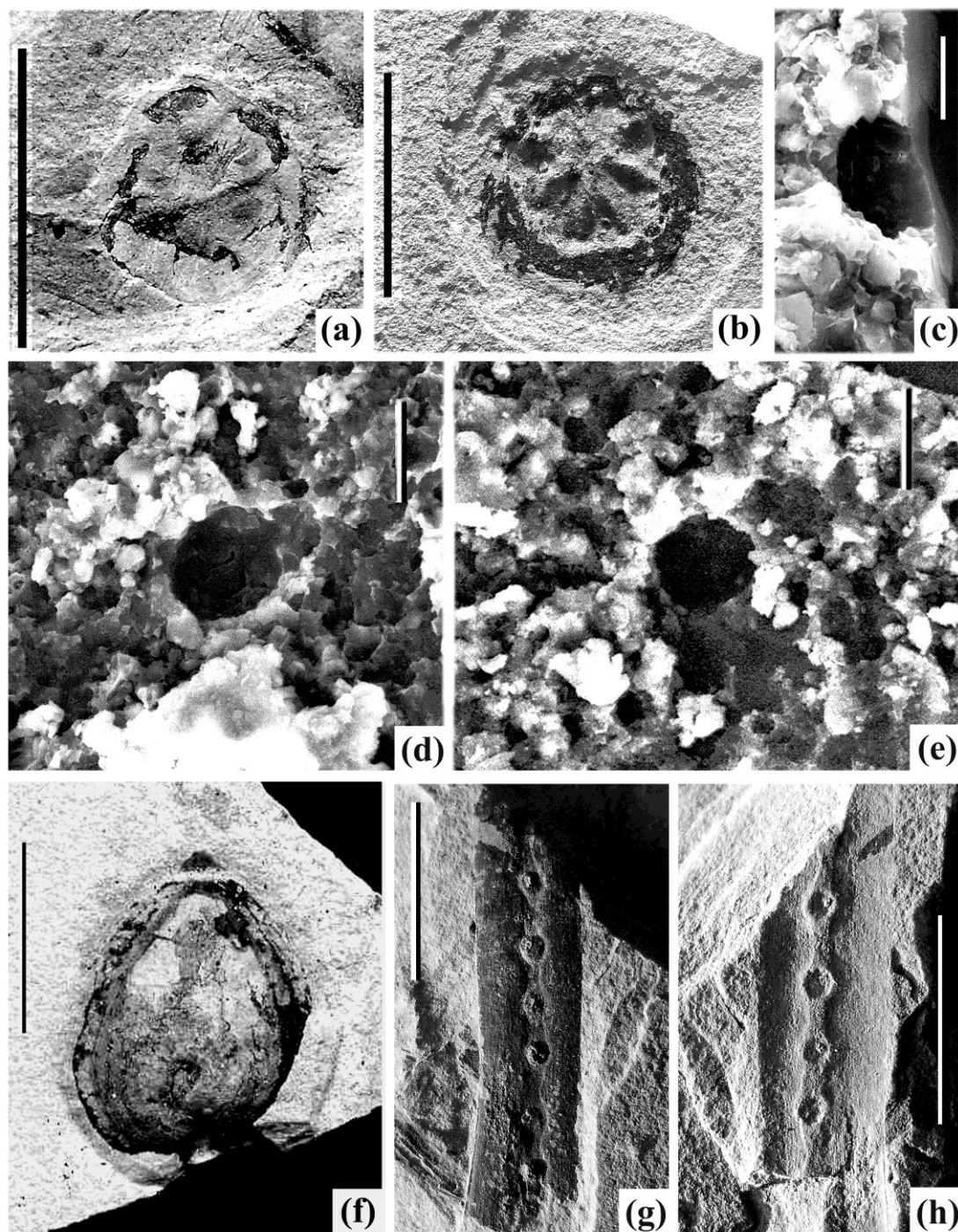


Рис. 8. Голосеменные кунгурской флоры Приуралья, симбиотически связанные с насекомыми: (a), (b) *Sylvocarpus armatus* Naug., семенные капсулы; (c), (d), (e) несквозные перфорации верхней (абаксимальной) кутикулы семенных капсул *Sylvocarpus armatus*; (f) прокол спермодермы семязачатка хвойного *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen; (g), (h) рахис птеридосперма с яйцекладкой, оставленной стрекозой (судя по размеру яйцекладки, скорее всего, *Proditaxineurella pritykinae* Novokshonov).

Местонахождения: Чекарда-1 (a, c-h); Таежное-1 (b).

Длина масштабной линейки – 1 см (a, b, f, g, h); 10 мкм (c-e)

В Чекарде встречены многочисленные листья войновскиеих, отнесенные к видам *Rufioria salamatensis* (Zalessky) Naug., *R. derzavini* (Neuburg) S. Meyen, *R. recta* (Neuburg) S. Meyen, *R. rasskasovae* S. Meyen, *Nephropsis crinitus* Gluchova, *Lepeophyllum sabanakovae* Vladimirovich, а также репродуктивные органы *Suchoviella tri-*

quetraphora Naug., *Astrogauusia imbricata* (Naug.) Naug., *Scirostrobos pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., *Vojnovskya* sp. [37; 52; 53]. Войновские, как и пельтаспермовые, могли быть насекомопыляемыми, судя по предположительно пахучим секреторным органам, встреченным у некоторых представителей этой группы (данные готовятся к публикации).

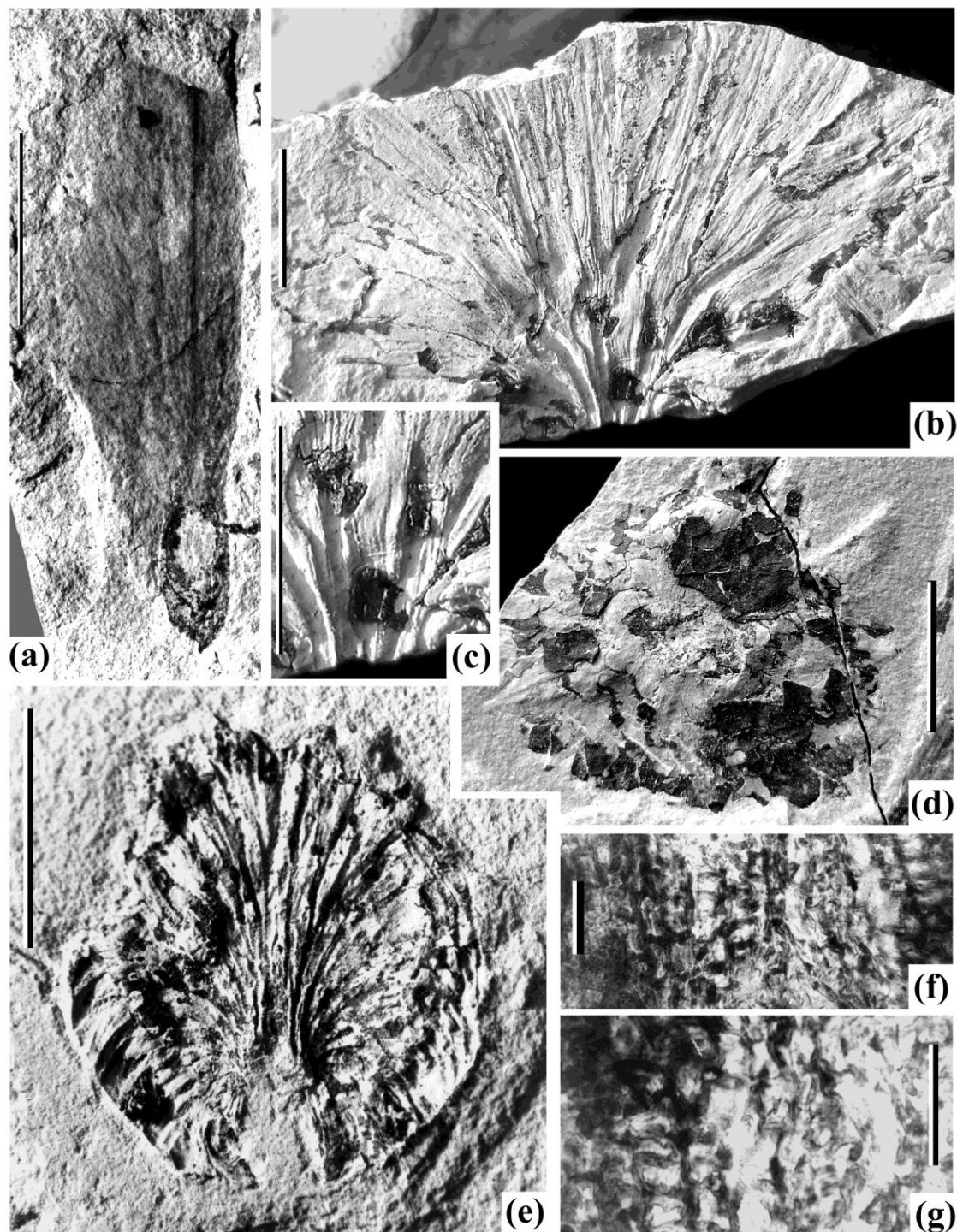


Рис. 9. Голосеменные кунгурской флоры Приуралья, войновские (порядок Vojnovskyales; класс Vojnovskyopsida): (a) семя *Sylvella alata* Zalessky; (b), (c), (d) розетковидные семенные органы *Astrogauusia imbricata* (Naug.) Naug.; (e), (f), (g) семенной орган *Scirostrobos pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug., (e) макроморфология, (f), (g) кутикулярное строение. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см (a-e); 100 мкм (f, g)

В тафономическом плане обращает на себя внимание то, что в Чекарде время от времени встречаются скопления растительных остатков и насекомых, образующие подобие полос, скорее всего, отражающих незначительное придонное волнение на мелководье чекардинской лагуны. Вместе с тем, очень хорошая сохранность практически всех ископаемых остатков в Чекарде, а также тонкозернистость осадков в слое 10, свидетельствуют в пользу низкой гидродинамики чекардинской лагуны, как это уже было отмечено выше.

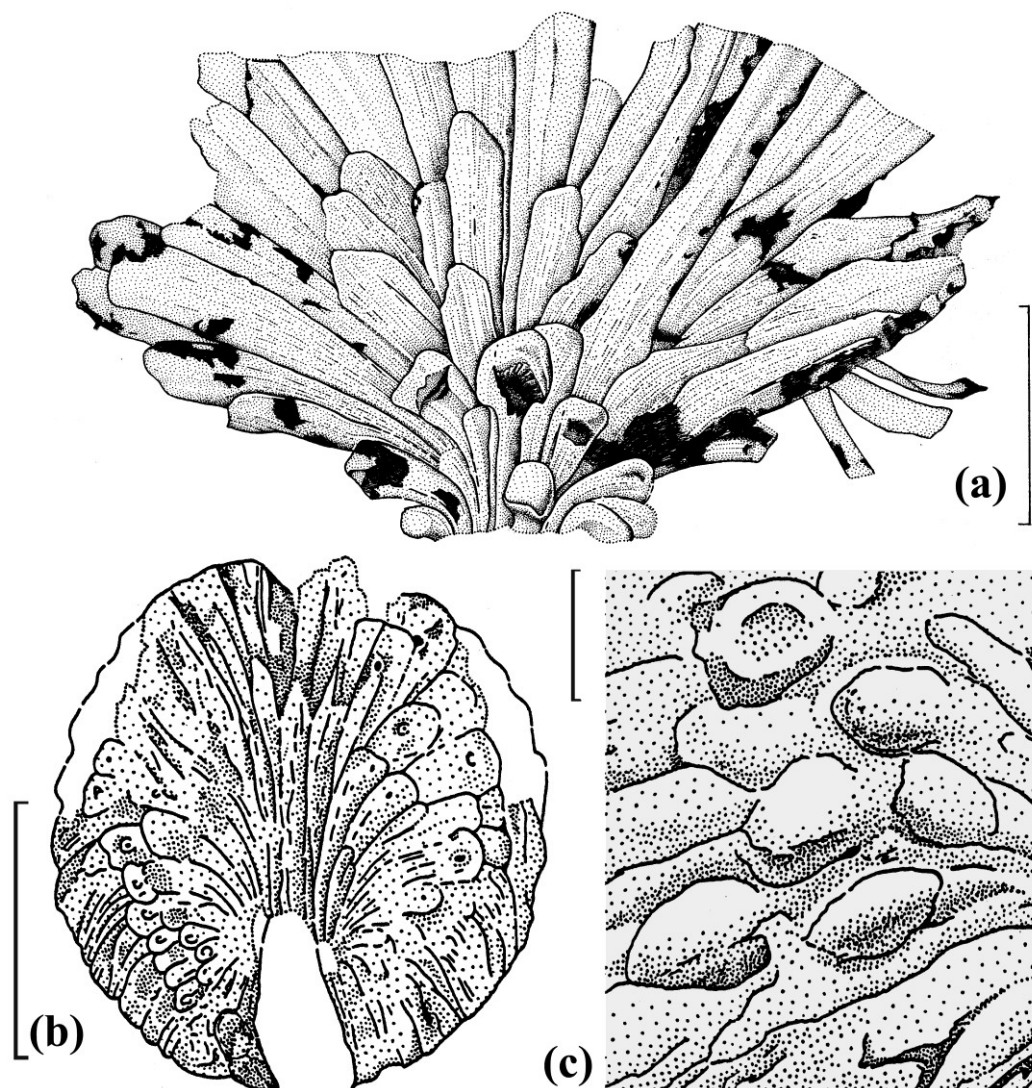


Рис. 10. Голосеменные кунгурской флоры Приуралья. Войновские (порядок *Vojnovskyales*; класс *Vojnovskyopsida*): (a) розетковидный семенной орган *Astrogaussia imbricata* (Naug.) Naug.; (b), (c) семенной орган *Scirostrobos pterocerum* (Naug.) Doweld et Naug.; (b) макроморфология, (c) прорисовка семенных рубцов. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см (a, b); 1 мм (c)

Отдельно следует отметить наличие явлений мимикрии среди чекардинских насекомых и растений, в частности, сходство жилкования крыльев скорпионниц *Petromantis sylvaensis* (Martynov) и листьев *Sphenophyllum biarmicum* (рис. 11), что указывает на симбиотические адаптации, имевшие место в чекардинской палеоэкосистеме. Этот вывод подтверждается наличием повреждений репродуктивных органов чекардинских голосеменных, как уже отмеченных выше, так и тех, которые будут обсуждаться в контексте изучения чекардинских насекомых (рис. 12a-e).

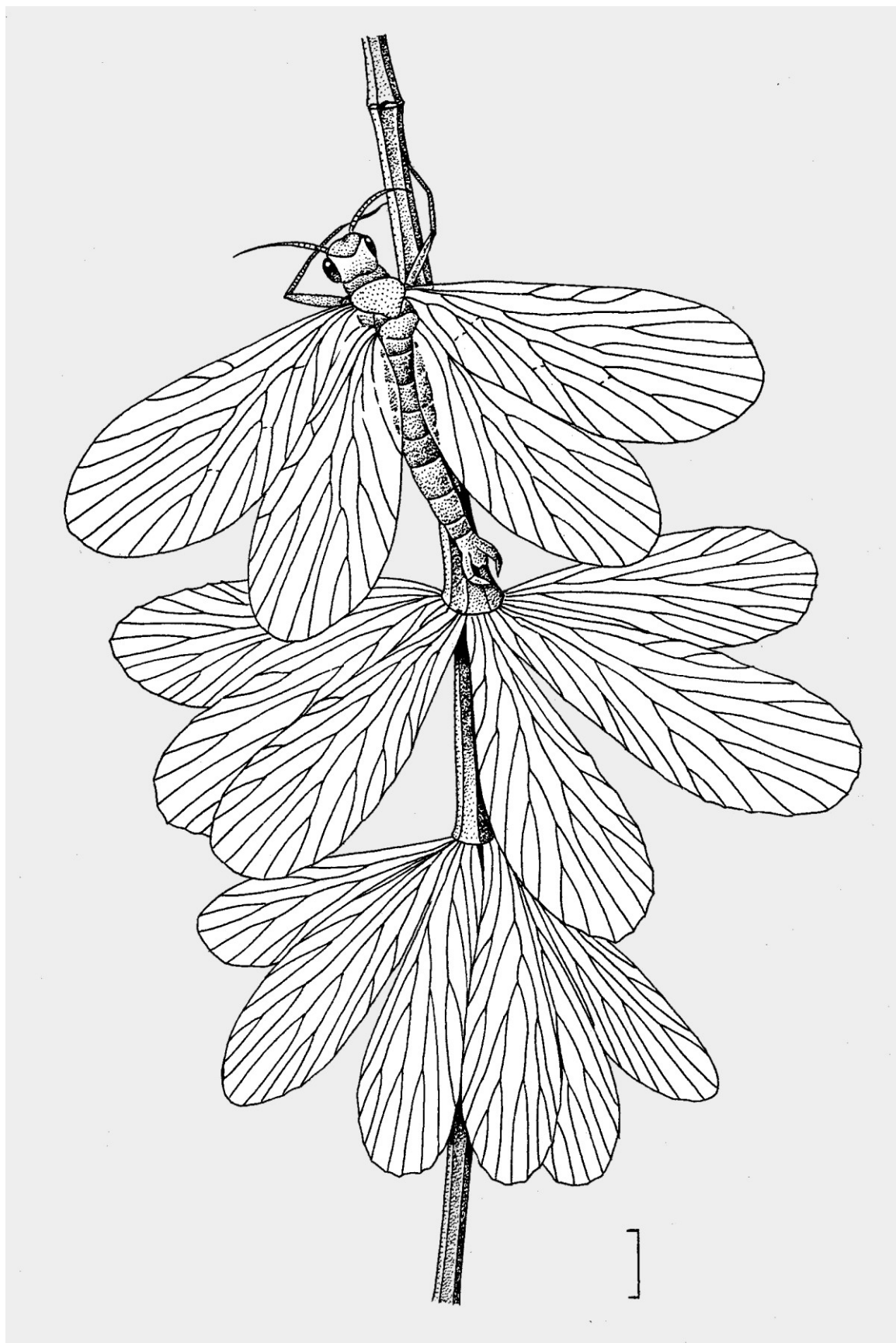


Рис. 11. Пример мимикрии чекардинских организмов: *Petromantis sylvaensis* (Martynov)
на побеге клинолистника *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky emend. Naug.
Длина масштабной линейки – 2 мм

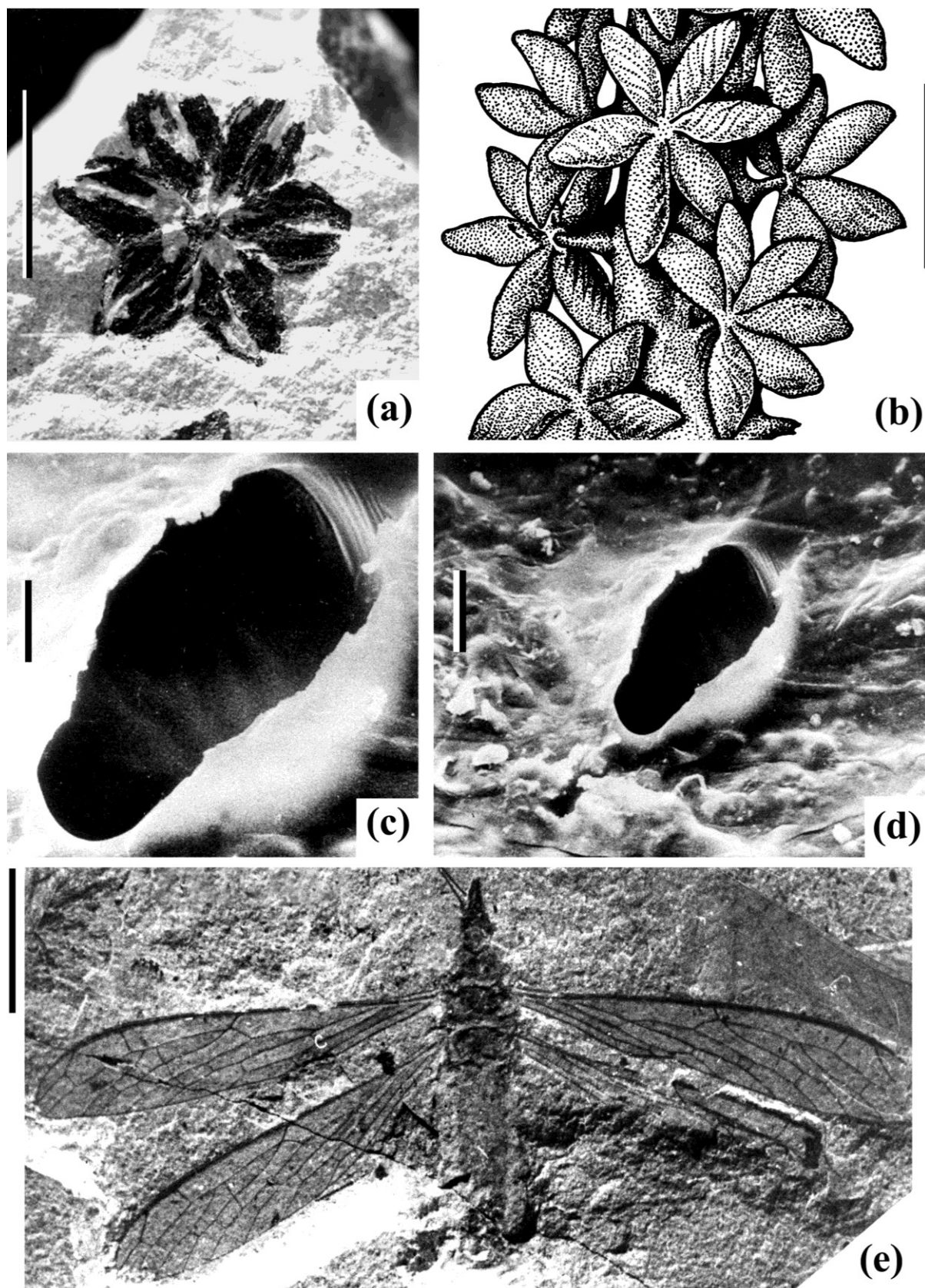


Рис. 12. Морфология и проколы микроспорангиев *Permotheca* spp.: (a) строение розетковидного собрания микроспорангиев; (b) реконструкция части микростробила; (c), (d) прокол стенки микроспорангия; (e) *Pseudohymen carpenteri* Novokshonov с ротовым стилетом для прокалывания репродуктивных органов. Длина масштабной линейки – 0,5 см (a, e); 1 см (b); 10 мкм (c); 20 мкм (d)

Палеоэнтомологические наблюдения

Изучение чекардинской энтомофауны вызывает особый интерес в контексте расшифровки ранней эволюции всего класса насекомых, поскольку таксономический состав насекомых пермского периода разительно отличается от энтомофауны карбона. В каменноугольном периоде особенно широким распространением пользовались диктионевриды или палеодиктиоптеры (отряд *Dictyoneurida* или *Palaeodictyoptera*), представленные сосущими фитофагами, приспособленными к высасыванию содержимого семязачатков примитивных голосеменных растений (птеридоспермов и кордаитов). В меньшей степени, но все же достаточно широко, были представлены грызущие фитофаги, питавшиеся репродуктивными органами растений. Вполне вероятно, что часть из них была палинофагами (представители отрядов *Blattinopseida*, *Caloneurida*, *Hypoperlida* и др.), а также гриллоновые – обитатели лесной подстилки (*Gryllones* – тараканы, гриллоблаттиды, прямокрылые и др.), среди которых были и хищники, и потребители мертвых животных и растительного детрита; встречались воздушные хищники – стрекозы-меганевриды (*Meganeuroidea*). Грызущие филлофаги в карбоне практически отсутствовали.

В пермском периоде сильно сокращается количество представителей некогда широко распространенных диктионеврид (*Dictyoneurida*); количество представителей родственной группы мисхоптерид (*Mischopterida*) тоже заметно уменьшается. Появляется и начинает активно эволюционировать новая важная группа насекомых – равнокрылые (отряд *Cimicida* или *Homoptera*). Гомоптеры, в отличие от диктионеврид, специализировались не на высасывании семязачатков, а на сосании их проводящих элементов. Справедливости ради необходимо отметить, что это заключение справедливо не для всех представителей пермских гомоптер.

Разнообразие грызущих фитофагов в пермском периоде было весьма высоко, но среди них продолжали преобладать формы, специализировавшиеся на питании репродуктивными органами растений (представители отрядов (*Blattinopseida*, *Hypoperlida*, *Caloneurida*). Безусловно грызущие филлофаги из пермских отложений неизвестны, хотя и в Чекарде, и во многих других местонахождениях пермских растений в Приуралье известны краевые погрызы листовых пластинок (см. здесь рис. 6а-d; рис. 7а-b). Наряду с известными из каменноугольных отложений сапрофагами появляются новые группы насекомых – скорпионницы (*Panorpida* или *Mecoptera*), жуки (отряд *Scarabaeida* или *Coleoptera*), а также некоторые другие. Количество остатков гриллоблаттид в местонахождениях, также как и таксономическое разнообразие этой группы, заметно повышается. Существенно возрастает число воздушных хищников – стрекоз, но одновременно с этим разнообразие *Meganeuromorpha*, крупных, а иногда и гигантских стрекоз с размахом крыльев свыше 70 см, постепенно уменьшается.

Таксономический состав энтомофауны Чекарды в целом типичен для энтомофаун раннепермской эпохи, но обладает и некоторым своеобразием. Одна из важных особенностей чекардинского местонахождения, делающая Чекарду уникальной, заключается в том, что подавляющее большинство насекомых здесь сохраняется практически полностью (рис. 13-15). Это позволяет во всех подробностях изучить и жилкование крыльев, и строение тел и конечностей (подробнее см.: [6-10; 54-64; 65-66; 67; 68; 69-70; 71; 72; 73; 74; 75]; подробная библиография приведена в: [2]). Исключительная тонкозернистость мергелей и алевропелитов слоя 10 местонахождения Чекарда-1 позволяет сохраняться весьма тонким и мелким морфологическим элементам, включая глаза и органы размножения членистоногих.

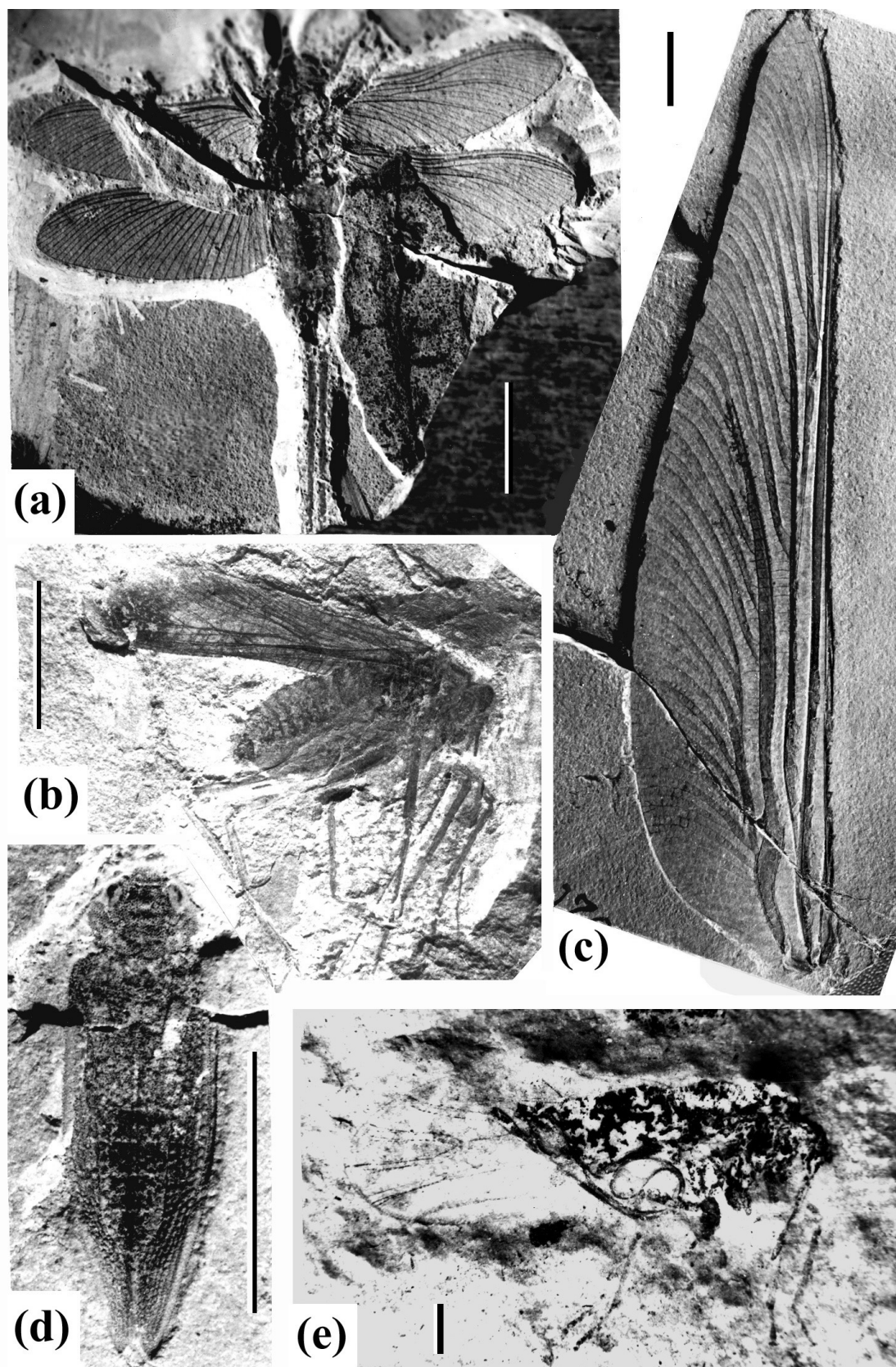


Рис. 13. Насекомые Чекардинской биоты: (a) *Paradunbaria pectinalis* Sinitschenkova, голотип; Dictyoneurida; 1700/358; (b) *Permelcana kukalovae* Sharov; Gryllidea; 1700/4289; (c) *Arctotypus sylvaensis* Martynov; Libellulida; 1700/3245; (d) *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko; Scarabeida; 1700/1662; (e) Archescytinidae, Gen. et sp. indet.; Cimicida. Местонахождение Чекарда-1. Длина масштабной линейки – 1 см (a, b, c); 0,5 см (d), 0,1 см (e)

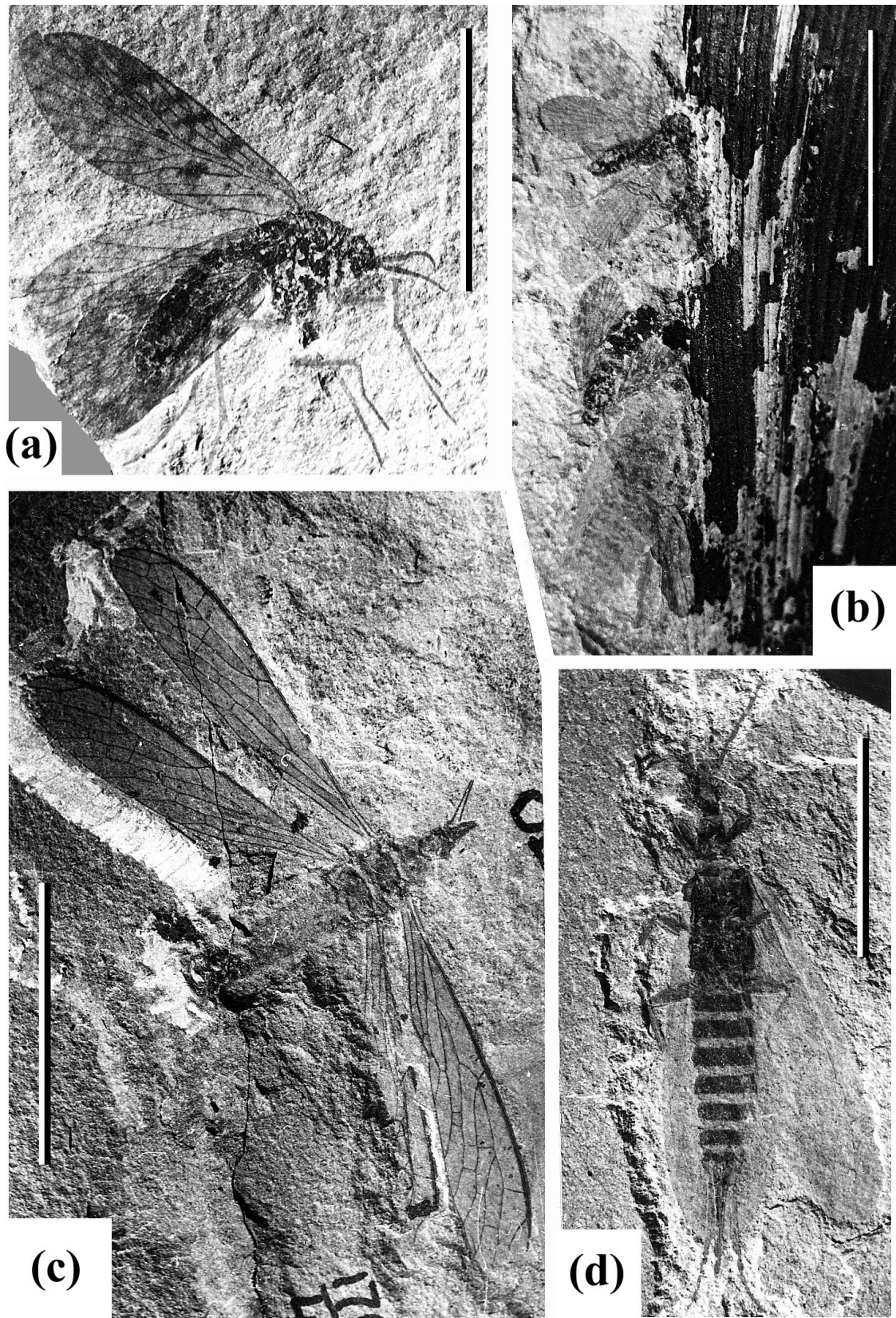


Рис. 14. Насекомые Чекардинской биоты: (a) *Agetopanorpa permiana* (O. Martynova); Panorpida; 1700/4476; (b) *Kamopanorpa uralensis* (Martynov); Phryganeida; 1700/4393-94; (c) *Pseudohymen carpenteri* Novokshonov; Mischopterida; 1700/4153; (d) *Tillyardembia brevipes* G. Zalesky; Grylloblattida; 1700/1177. Местонахождение Чекарда-1.

Длина масштабной линейки – 0,5 см (a); 1 см (b-d)

По своему таксономическому составу энтомофауна Чекарды имеет много общего с артинскими фаунами насекомых из местонахождений штата Канзас (США). Так, например, среди скорпионниц присутствует общий для Чекарды и Канзаса род *Agetopanorpa* Carpenter (рис. 14а); среди мисхоптерид (отряд *Mischopterida*) – род *Pseudohymen* Martynov (рис. 14с). Некоторые представители чекардинской энтомофауны обладают большим сходством с родственными насекомыми местонахождения Оборы (Моравия; Чешская республика), причем у примитивных ручейников сходство обнаруживается даже на подродовом уровне.

В Чекардинской фауне насекомых присутствуют и несомненные приуральские эндемики. В качестве примера таких эндемиков можно привести семейство *Tillyardembidae*. По количеству найденных экземпляров род *Tillyardembia* G.Zalessky (рис. 14d) в местонахождении Чекарда составляет около половины всех находок представителей отряда гриллоблаттид. Общее количество найденных тилльярдембий превышает три сотни. В Чекарде очень часто встречаются остатки взрослых гриллоблаттид семейства *Sylvaphlebiidae*, которое тоже можно считать эндемичным для Приуралья. Эти гриллоблаттиды обитали в так называемой «крупно-скважинной» подстилке и питались перегнивающим растительным детритом.

В Чекарде, а также в других местонахождениях насекомых кунгурского возраста в Приуралье, встречаются личинки представителей еще одного семейства гриллоблаттид – *Atactophlebiidae* [76]. В Чекарде собрано более ста экземпляров представителей этой группы насекомых.

Довольно обычный компонент чекардинской энтомофауны – тараканы (*Blattidea* или *Blattoidea*). Все чекардинские тараканы относятся к вымершему семейству *Archimylacrididae*. Самки представителей этого семейства, в отличие от современных тараканов, имели длинный наружный яйцеклад (рис. 15а). У современных тараканов яйцеклад редуцирован и преобразован во внутренний, скрытый в полости тела. Архимилакридида откладывали яйца в полости с субстрате, в почву или в растительную подстилку. Современные тараканы несут яйца с собой внутри специальной защитной капсулы – оотеке. Но при этом образ жизни этих насекомых в целом мало изменился с пермского периода. Тараканы были и остаются обитателями лесной подстилки, типичными сапрофагами, питающимися разлагающейся органикой [77].

Прямокрылые (*Orthoptera*; их типичными современными представителями являются кузнечики) в Чекарде обильны и разнообразны. Наиболее крупные из них имели крылья длиной до 15 см; при этом длина тела самых мелких не превышала 2 см. Большинство ортоптер имело хорошо развитые прыгательные задние ноги. У самок имелся мощный зазубренный яйцеклад.

Веснянки (отряд *Perlida* или *Plecoptera*) в Чекарде довольно обычны. Попадают как их водные личинки, так и имаго. Собрано несколько десятков экземпляров перлид, но разнообразие этой группы в Чекарде, при этом, относительно невелико (от пяти до семи видов).

В Чекарде много стрекоз (отряд *Libellulida* или *Odonata*); большинство из них принадлежит вымершему подотряду *Meganeurina*. Некоторые из чекардинских стрекоз имели резко стебельчатые крылья, причем крылья складывались косо над брюшком, как это характерно для некоторых современных стебельчатокрылых стрекоз – *Lestomorpha*. В Чекарде встречаются крупные меганевриды рода *Arctotypus* Martynov (рис. 13с), которые также известны из среднепермских отложений Приуралья и Архангельской области.

Поденки (отряд *Ephemera* или *Ephemeroptera*) в Чекарде попадают редко. За всю историю изучения этого местонахождения их найдено не более двух десятков

экземпляров. Чекардинские поденки имели передние и задние крылья одинакового размера, в то время как задние крылья современных представителей этой группы заметно меньше передних. В Чекарде найдены как имаго, так и редкие личинки поденок.

Палеодиктиоптеры (*Palaeodictyoptera*) в Чекарде представлены всего тремя родами; в каждом – по одному виду. Постепенное исчезновение этой группы связывают с вымиранием кормовых растений и конкуренцией с активно эволюционировавшими стрекозами, представлявшими, очевидно, для палеодиктиоптер серьезную опасность [78; 79]. Мисхоптеридовые (отряд *Mischopterida*) более многочисленны. В Чекарде известны представители четырех родов из трех семейств. Наиболее обычен род *Pseudohymen* (рис. 14с), к которому в Чекарде отнесены пять видов, часть из которых может оказаться синонимичными.

Среди представителей другой эволюционной ветви сосущих насекомых – равнокрылых (отряд *Cimicida*) преобладают представители семейства *Archescytinidae* (рис. 13е). Некоторые из этих насекомых обладали очень длинным, петлеобразно подвернутым под брюшко яйцекладом. Эти формы, скорее всего, откладывали яйца в шишки голосеменных, которые в чекардинском местонахождении очень многочисленны и разнообразны (см. выше). Таким образом, личинки этих представителей цимисид могли развиваться в репродуктивных органах этих растений (скорее всего, пельтаспермовых, хвойных и войновскиевых). Из других представителей равнокрылых следует отметить редкие единичные находки цикад, получивших более широкое распространение только в среднепермскую эпоху [80; 81].

Отряд сеноедов (*Psocida* или *Psocoptera*) в Чекарде довольно обычен. Сеноеды были мелкими насекомыми с удлинённым грызущим ротовым аппаратом. Не исключено, что они, свободно обитая на растительности, могли питаться содержимым семязачатков пельтаспермовых и других голосеменных чекардинской флоры.

Жуки (отряд *Scarabeida*) в Чекарде представлены всего десятком экземпляров. Все они относятся к единственному семейству – *Tshekardocoleidae* (рис. 13d). Эти жуки сравнительно «недавно» (в эволюционном смысле) перешли от четырехкрылого к двухкрылому полету и, скорее всего, плохо летали. Было высказано предположение, что эти жуки с самого начала были симбиотически связаны с ксероморфными пермскими голосеменными, скорее всего, хвойными, и питались их гниющей древесиной [82]. Позднее это предположение подтвердилось находкой ходов проедания, оставленных жуками пермокупедидами в древесине кониферофита из среднепермского местонахождения Тихие Горы [83].

Весьма многочисленны в Чекарде представители отряда скорпионниц (*Panorpida*), которые в имеющейся коллекции (ПИН РАН) насчитывают полторы сотни экземпляров. Все они относятся к семейству *Agetopanorpidae* и в настоящее время распределяются по десяти родам. Агетопанорпиды еще не имели клювообразно вытянутой головы, характерной для современных скорпионниц; предполагается, что именно от этого семейства произошли все современные семейства скорпионниц. Питались эти насекомые, скорее всего, растительным детритом и, возможно, могли поедать мертвых насекомых.

Отряд ручейников (*Phryganeida* или *Trichoptera*) в Чекарде очень многочислен, представлен двумя сотнями экземпляров из двух семейств. Не исключено, что личинки чекардинских ручейников, в отличие от современных, развивались не в воде, а на суше, среди растительного опада.

Кроме перечисленных выше отрядов, в Чекарде известны находки еще нескольких полностью вымерших отрядов, таких как *Caloneurida*, *Blattinopseida*, *Permothemisida* и др.

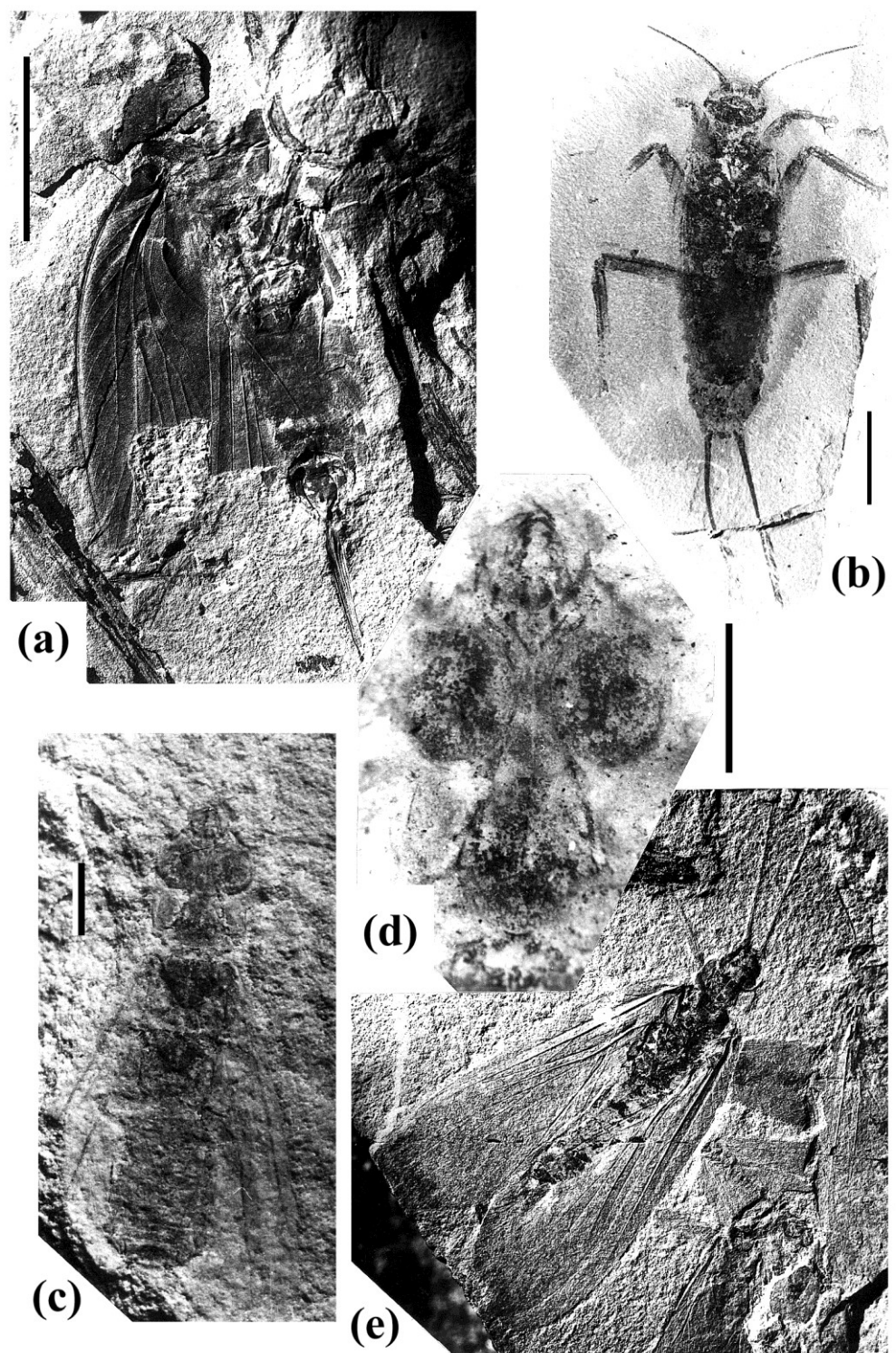


Рис. 15. Насекомые Чекардинской биоты: (a) *Kunguroblattina microdictya* Becker-Migdisova et Vishniakov; Blattida; 514/1; (b) *Gurianovella* sp.; Grylloblattida; 1700/4029; (c), (d) *Barmaleus dentatus* Novokshonov, голотип, 1/396; c – общий вид насекомого; б – голова с мощными зазубренными челюстями; (e) *Sylviodes perlouides* Martynov; Grylloblattida. Местонахождение Чекарда-1.
Длина масштабной линейки – 1 см (a, b, e); 1 мм (c, d)

Палеоэкология и ландшафтная реконструкция

Очередная фаза активного орогенеза, затронувшая Палео-Урал в раннепермскую эпоху, неизбежно отразилась на палеогеографических условиях произрастания кунгур-

ской растительности и жизни насекомых и других членистоногих, по меньшей мере некоторые из которых были симбиотически связаны друг с другом. Изучение содержимого кишечников некоторых из чекардинских насекомых показало, что в них содержатся пыльцевые зерна, принадлежавшие различным голосеменным, прежде всего, пельтаспермовым [84-85].

В мелководных прибрежных участках быстро отступавшего морского бассейна, а также на дне лагун и озер накапливались тонкие осадки, способствовавшие формированию уникальных местонахождений остатков растений и насекомых.

Чекарда (во время формирования слоя 10, см. выше) в раннепермскую эпоху, скорее всего, представляла собой именно такую лагуну, причем не связанную с открытым морем, поскольку заведомо морские организмы здесь не найдены. При этом, судя по отсутствию водноживущих личинок насекомых, вода этой лагуны обладала ненормальной соленостью (скорее всего, повышенной, с избытком карбоната кальция). Имеющиеся в коллекции водные личинки веснянок и поденок, очевидно, были перенесены сюда текущими водами рек или ручьев.

Выводы

Полученные данные со всей определенностью указывают на то, что уже в кунгурский век раннепермской эпохи в Приуральских палеоэкосистемах присутствовали тесные симбиотические связи между растениями и насекомыми. Эти связи были обусловлены, во-первых, трофическим взаимодействием растений и насекомых, во-вторых, использованием насекомыми (преимущественно стрекозами) побегов растений для откладывания яиц и, в третьих, мимикрией некоторых насекомых под листья растений, например, скорпионница *Petromantis sylvaensis* и бовманитовое *Sphenophyllum biarmicum*.

Благодарности

Авторы признательны всем друзьям и коллегам из Палеонтологического института РАН (ПИН), Геологического института РАН (ГИН), Пермского краеведческого музея и Пермского государственного университета, которые способствовали подготовке настоящей работы и ее выходу в свет. Авторы глубоко благодарны Д.С. Аристову (ПИН) за поддержку и ценные консультации, касающиеся палеознтомологической фауны Чекарды, А.Б. Герману (ГИН) за предоставленный портрет С.В. Мейена, В.А. Цимбалу (г. Москва) за возможность ознакомиться с проколотым семязачатком *Cardiocarpus cordatus* (Eichwald) Schmalhausen из местонахождения Чекарда, а также сотрудникам Отдела истории геологии ГИН за предоставленные портреты исследователей пермской системы.

Работа выполнена в рамках темы Госзадания Геологического института РАН и Горного института УрО РАН.

Исследование выполнено при финансовой поддержке
Министерства науки и образования РФ
(рег. номер НИОКТР 10220405005583-2-1.5.6).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Наугольных С.В. Чекарда: следы исчезнувшего леса // Палеомир. – 2009. – № 2 (7). – С. 20-31.
2. Жужгова Л.В., Аристов Д.С., Пономарева Г.Ю., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. – Пермь: Зебра, 2015. – 159 с.
3. Naugolnykh S.V. New male reproductive organs of gymnosperms *Permotheca colovratika* sp. nov. from the Lower Permian of the Ural mountains // Paleontological Journal. – 2013. – V. 47, № 1. – P. 114-126.

4. Наугольных С.В. Flora Permica. Растительный мир пермского периода. Приуралье. – М.: Геос, 2016. – 336 с. – (Тр. Геологич. ин-та РАН. Вып. 612).
5. Наумкин Д.В. Ископаемые растения Уральского региона в составе палеонтологической коллекции музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН: комплектование, описание, использование // Горное эхо. – 2022. – № 1 (86). – С. 25-39. – DOI: 10.7242/echo.2022.1.4.
6. Мартынов А.В. О двух новых прямокрылых насекомых из пермских отложений Кунгурского уезда, Пермской губернии // Ежегодник Русского Палеонтологического общества. – 1930. – Т. 8. – С. 35-47.
7. Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. (ст. I-II) // Проблемы палеонтологии. – 1937. – Т. II-III. – С. 60-613.
8. Мартынов А.В. Пермские ископаемые насекомые Чекарды // Труды Палеонтологического института. – 1940. – Т. 11, Вып. 1. – С. 1-62.
9. Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. ст. III. Новые представители Protohymenoptera, Homoptera, Hemipsocoptera, Protopleraria и Protoblattoidea // Проблемы палеонтологии. – 1939. – Т. V. – С. 33-91.
10. Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. Ст. IV. Новые представители группы Eriembiodea и эволюция эмбий // Вопросы палеонтологии. – Л, 1950. – Т. 1. – С. 41-60.
11. Залесский Ю.М. Исчезновение известного местонахождения ископаемых насекомых на Урале // Природа. – 1948. – № 11. – С. 65.
12. Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. – М.: Геос, 2007. – 322 с.: ил. – (Тр. Геологич. ин-та РАН. Вып. 524).
13. Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: a synthesis // Biological Memoirs. – 1982. – V. 7. – P. 1-109.
14. Meyen S.V. *Trichopitys*, *Medullopteris* and *Autunia* revisited // IOP Newsletters. – 1983. – № 18. – P. 4-6.
15. Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Botanical Review. – 1984. – V. 50. – № 1. – P. 1-111.
16. Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. – London: Chapman and Hall, Ltd, 1987. – 432 p.
17. Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of Gymnosperms / ed. Ch.B.Beck. – New York, 1988. – P. 338-381.
18. Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1997. – V. 96, № 3-4. – P. 351-447. – DOI: 10/1016/S0034-6667(96)00046-2.
19. Naugolnykh S.V. Flora of the Kungurian Stage of the Middle Cis-Urals and Its Correlation with the Central Angaraland Floras // Stratigraphy and Geological Correlation. Interperiodica. – 1993. – V. 1, № 5. – P. 522-531.
20. Leven E.Ja., Naugolnykh S.V., Gorgij M.N. New findings of Permian marine and terrestrial fossils in Central Iran (the Kalmard block) and their significance for correlation of the Tethyan, Uralian and West European scales // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. – 2011. – V. 117, №. 3. – P. 355-374.
21. Naugolnykh S.C., Uranbileg L. A new discovery of *Glossopteris* in southeastern Mongolia as an argument for distant migration of Gondwanan plants // Journal of Asian Earth Sciences. – 2018. – V. 154. – P. 142-148. – DOI: 10.1016/j.jseas.2017.11.039.
22. Naugolnykh S.V. A new lepidophyte from the Kungurian of the Central Urals // Paleontological Journal. – 1994. – V. 28, № 2. – P. 168-175.
23. Naugolnykh S.V. *Paracalamitina striata* – a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // Journal of Paleontology. – 2002. – V. 76, № 2. – P. 377-385.
24. Naugolnykh S.V. On some aberrations of extant horsetails (*Equisetum* L.) and the origin of the family Equisetaceae // Paleontological Journal. – 2004. – V. 38, №. 3. – P. 335-342.
25. Naugolnykh S.V. A new fertile *Neocalamites* from the Upper Permian of Russia and equisetophyte evolution // Geobios. – 2009. – V. 42. – P. 513-523.
26. Escapa I., Cuneo R. A New Equisetalean Plant from the Early Permian of Patagonia, Argentina // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2005. – V. 137, № 1-1. – P. 1-14. – DOI: 10/1016/j.revpalbo.2005.06.002.
27. Yang T., Naugolnykh S.V., Sun G. A new representative of *Neocalamites* Halle from the Upper Permian of Northeastern China (Jiefangcun Formation) // Paleontological Journal. – 2011. – V. 45, № 3. – P. 335-346.
28. Yang T., Sun G., Naugolnykh S.V. Late Permian Jiefangcun flora from Hunchun of Jilin, China // Japanese Journal of Palynology. – 2012. – V. 58, Spec. Issue. – P. 265-266.
29. Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. – 1937. – V. 2-3. – P. 37-101.
30. Naugolnykh S.V. Morphology and taxonomy of *Sphenophyllum biarmicum* Zalessky, 1937 from the Lower Permian of the Cis-Urals // Paleontological Journal. – 2003. – V. 37, № 2. – P. 205-215.
31. Barthel M. Calamiten aus dem Oberkarbon und Rotliegenden des Thüringen Waldes // Museum für Naturkunde, 100 Jahre Arboretum. – 1980. – P. 237-257.
32. Barthel M. Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rotliegenden / ed. H. Haubold. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. – 1982. – P. 63-131.

33. Barthel M. Ein Calamit, den schon Goethe kannte / Wiss. Z. Humboldt-Univ. – Berlin, Math.-Naturwiss. – 1989. – R. 38. – P. 346-352.
34. Barthel M., Rößler R. Paläontologische Fundschichten im Rotliegend von Manebach (Thüringen.Wald) mit *Calamites gigas* (Sphenophyta) // Veröffentlichungen Naturhist. – Museum Schleusingen. – 1996. – Bd. 11. – P. 3-21.
35. Naugolnykh S.V. Permian *Calamites gigas* Brongniart, 1828: the morphological concept, paleoecology, and implications for paleophytogeography and paleoclimatology // Paleontological Journal. – 2005. – V. 39. № 3. – P. 321-332.
36. Zalesky M.D. Végétaux Permians du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. – 1939. – V. 5. – P. 329-374.
37. Владимирович В.П. Высшие растения. Telomophyta // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. – Л.: Недра, 1986. – С. 32-38. (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер. Том 331).
38. Naugolnykh S.V. New species of *Ptychocarpus* Weiss from the Lower Permian of the Middle Cisurals with remarks on systematics and morphology of some associated features // Palaeontological journal. – 1995. – V. 29, № 1 A. – P. 44-62.
39. Naugolnykh S.V. New Isolated trigonocarpoid ovules of the Bardian flora // Paleontological Journal. – 1997. – V. 31, № 3. – P. 329-335.
40. Naugolnykh S.V. A new gymnosperm *Sylvocarpus armatus* gen. et sp. nov. from the Lower Permian of the Ural Mountains // Paleontological Journal. – 2008. – V. 42, № 4. – P. 431-439.
41. Naugolnykh S.V. *Vetlugospermum* and Vetlugospermaceae: a new genus and family of peltasperms from the Lower Triassic of Moscow syneclise (Russia) // Geobios. – 2012. – V. 45, № 5. – P. 451-462. – DOI: 10.1016/j.geobios.2011.10.009.
42. Naugolnykh S.V., Oskolski A.A. An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? // Wulfenia. – 2010. – V. 17. – P. 29-43.
43. Kerp H., Naugolnykh S.V., Haubold H. *Gracilopteris*, a new name for *Sphenocallipteris* Haubold et Kerp // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1991. – V. 69. – P. 369-370.
44. Василенко Д.В., Наугольных С.В. Эндифитные яйцекладки насекомых в перми европейской части России // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. – СПб., 2011. – С. 58-59.
45. Wang Z.-Q. Recovery of vegetation from the terminal Permian mass extinction in North China // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1996. – V. 91, № 1/4. – P. 121-142.
46. Naugolnykh S.V. A new genus of *Ginkgo*-like leaves from the Kungurian of the Urals region // Paleontological Journal. – 1995. – V. 29, № 3. – P. 130-144.
47. Naugolnykh S.V. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the Early evolution of the Ginkgoales // Paleontological journal. – 2007. – V. 41, № 8. – P. 109-153.
48. Naugolnykh S.V. A new species of *Psymophyllum* Schimper from the Lower Permian of the Urals // Paleontological Journal. – 2012. – V. 46, № 2. – P. 208-218.
49. Naugolnykh S.V. A new genus of male cones of voltzialean affinity, *Uralostrobus voltzioides* nov. gen., nov. sp., from the Lower Permian of the Urals (Russia) // Geobios. – 2014. – V. 47. – P. 315-324.
50. Naugolnykh S.V. Lower Permian conifers of the Urals: taxonomic and morphological diversity and paleoecology // Paleontological Journal. – 2018. – V. 52, № 7. – P. 34-51.
51. Ziegler A.M., Rees P. McA., Naugolnykh S.V. Differentiating global from local effects of climate change // Canadian Journal of Earth Sciences. – 2002. – V. 39. – P. 223-238.
52. Doweld A.B., Naugolnykh S.V. *Scirostrobis* – a new replacement name for *Pholidophyllum* Zalesky, 1937 (Vojnovskyales, Pinophyta) // Paleontological Journal. – 2002. – V. 36, № 3. – P. 322.
53. Naugolnykh S.V. Morphology and systematics of representatives of Vojnovskyales // Paleontological Journal. – 2001. – V. 35, № 5. – P. 545-556.
54. Новокшионов В.Г. Ручейники рода *Katopanorpa* (Trichoptera, Microptysmatidae) из кунгурских отложений местонахождения Чекарда (Пермская область) // Палеонтологический журнал. – 1992. – № 3. – С. 106-110.
55. Новокшионов В.Г. Новый вид стрекозы из пермских отложений Среднего Урала // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала: Материалы IV совещ. энтомологов Урала. – Екатеринбург, 1992. – С. 107-109.
56. Новокшионов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta) из кунгурских отложений Чекарды // Палеонтологический журнал. – 1995. – № 3. – С. 61-67.
57. Новокшионов В.Г. Новые таксоны ископаемых насекомых (Insecta) из нижней перми Чекарды // Палеонтологический журнал. – 1997. – № 4. – С. 39-44.
58. Новокшионов В.Г. Ранняя эволюция скорпионниц. – М.: Наука, 1997. – 140 с.
59. Новокшионов В.Г. Новые насекомые (Insecta: Нуроперлида, Мисхоптериды, Юриниды) из нижней Перми Чекарды (Средний Урал) // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 1. – С. 50-57.

60. Новокшонов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta: Grylloblattida, Caloneurida, Hypoperlida, Incertae sedis) из нижней Перми Чекарды (Средний Урал) // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 4. – С. 41-46.
61. Новокшонов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta: Hypoperlida, Panorpida, Incertae sedis) из местонахождения Чекарда // Палеонтологический журнал. – 1999. – № 1. – С. 54-57.
62. Новокшонов В.Г. Новый род семейства Kortchakoliidae (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Урала // Геология Западного Урала на пороге XXI века: материалы регион. науч. конф. / ПГУ. – Пермь, 1999. – С. 166-168.
63. Новокшонов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta: Grylloblattida, Ordinis incertis) из нижней перми Среднего Урала // Палеонтологический журнал. – 2000. – № 5. – С. 42-47.
64. Новокшонов В.Г. Новые и малоизвестные представители семейства Hypoperlidae (Insecta: Hypoperlida) // Палеонтологический журнал. – 2001. – № 1. – С. 41-44.
65. Новокшонов В.Г., Аристов Д.С. Гриллоблатиды рода *Sylvaella* (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Чекарды // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Геология. – 1999. – Вып. 3. – С. 109-114.
66. Новокшонов В.Г., Аристов Д.С. Новые и малоизвестные пермские насекомые (Grylloblattida: Orthoptera) из местонахождения Чекарда (Средний Урал) // Палеонтологический журнал. – 2002. – № 6. – С. 73-77.
67. Новокшонов В.Г., Вилесов А.Л. Обзор ископаемых насекомых (Insecta) из кунгурских отложений Чекарды // Охраняемые природные территории: тез. докл. междунар. науч. конф. / ПГУ. – Пермь, 1994. – Ч. 2. – С. 78-80.
68. Новокшонов В.Г., Вильманн Р. К морфологии *Astenohymen uralicum* (Insecta; Diaphanopterida: Astenohymenidae) из нижней Перми Урала // Палеонтологический журнал. – 1999. – № 5. – С. 65-71.
69. Новокшонов В.Г., Новокшопова Е.А. *Neraphidia mitis* gen. et sp. nov. (Insecta: Grylloblattida: Protembidiidae) из нижней перми Чекарды (Перская область) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Геология. – 1997. – Вып. 4. – С. 123-125.
70. Новокшонов В.Г., Новокшопова Е.А. Новый вид диафаноптерид из Чекарды (Insecta; Diaphanopterida: Astenohymenidae): *Astenohymen zalesskyi* n. sp. // Проблемы геологии Пермского Урала и Приуралья: Материалы регион. науч. конф. / ПГУ. – Пермь, 1998. – С. 79-81.
71. Новокшонов В.Г., Расницын А.П. Новый вид насекомых отряда Paleomanteida = Miomoptera из нижней перми Чекарды (Пермская обл.) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Геология. – 2001. – Вып. 3. – С. 110-114.
72. Novokshonov V.G., Storozhenko S.Yu. New genus of the family Sojanoraphidiidae (Grylloblattida) from Lower Permian of Ural // Far Eastern Entomologist. – 1996. – № 33. – P. 1-4.
73. Novokshonov V.G., Novokshonova E. *Okolpania favorabilis* n. sp. (Planipennia; Neuroptera: Permitionidae) aus dem unteren Perm des Urals // Paläontologische Zeitschrift. – 1997. – Bd. 71. Lief. 1-2. – S. 89-90.
74. Rasnitsyn A.P., Novokshonov V.G. On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanopterida) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // Entomologica Scandinavica. – 1997. – V. 28. – P. 27-38.
75. Вилесов А.П. Пермские сетчатокрылые (Insecta: Myrmeleontida) из местонахождения Чекарда (Урал) // Палеонтологический журнал. – 1995. – № 2. – С. 95-105.
76. Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. – М.: Наука, 1980. – 191 с.: ил. – (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, Т. 174).
77. Вишнякова В.Н. Новые виды рода *Kunguroblattina* из нижней перми Приуралья // Палеонтологический журнал. – 1965. – № 4. – С. 50-59.
78. Шаров А.Г., Синиченкова Н.Д. Новые Palaeodictyoptera с территории СССР // Палеонтологический журнал. – 1977. – № 1. – С. 48-63.
79. Синиченкова Н.Д. Ревизия отряда Pennothemistida (Insecta) // Палеонтологический журнал. – 1980. – № 4. – С. 91-106.
80. Беккер-Мигдисова Е.Э. Связь филогении Psyllomorpha с пищевой адаптацией на растениях-хозяевах // Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика А.А. Борисяка. – М.: Наука, 1972. – С. 3-4.
81. Попов Ю.А. Отряд Cimicida. Полужестkokрылые или хоботные // Историческое развитие класса насекомых. – М., 1980. – С. 58-69. – (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, Т. 175).
82. Пономаренко А.Г. Историческое развитие жестkokрылых архостемат. – М.: Наука, 1969. – 240 с. – (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, Т. 125).
83. Naugolnykh S.V., Ponomarenko A.G. Possible traces of feeding by beetles in coniferophyte wood from the Kazanian of the Kama river basin // Paleontological Journal. – 2010. – V. 44, № 4. – P. 468-474.
84. Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. Pollen in the guts of Permian insects: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance // Lethaia. – 1997. – V. 29. – P. 369-372.
85. Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P., Afonin S.A. Pollen morphotypes from the intestine of a Permian booklouse // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1999. – V. 106. – P. 89-96.