

Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова

Геологический факультет



НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

***ЛОМОНОСОВСКИЕ
ЧТЕНИЯ***

СЕКЦИЯ ГЕОЛОГИИ

***Подсекция
палеонтологии***

Руководитель – зав. кафедрой, академик Лопатин А.В.

СБОРНИК
ТЕЗИСОВ ДОКЛАДОВ

Москва
2021

Содержание:

1. Фораминиферо-водорослевые ассоциации башкирского яруса южной части Бузулукской впадины
Е.Л. Зайцева, Г.В. Агафонова, Е.В. Рахимова 2
2. Лингулоидный род *Lingulasma* Ulrich, 1889 из верхнедевонских отложений центральных районов Европейской платформы
Т.Н. Смирнова, Е.А. Жегалло 4
3. К вопросу о появлении гетероспории у высших растений
О.А. Орлова, Д.А. Мамонтов 6
4. Ультраструктура спородермы миоспор нового рода *Maiaspora* Mamontov et al., 2021 из верхнего визе Московской синеклизы
Д.А. Мамонтов, О.А. Орлова 9

ФОРАМИНИФЕРОВО-ВОДОРΟΣЛЕВЫЕ АССОЦИАЦИИ БАШКИРСКОГО ЯРУСА ЮЖНОЙ ЧАСТИ БУЗУЛУКСКОЙ ВПАДИНЫ

Е.Л. Зайцева¹, Г.В. Агафонова², Е.В. Рахимова²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, ²МГРИ-РГГРУ им. Серго Орджоникидзе

Исследование основано на материалах поисково-оценочных и разведочных скважин, пробуренных в пределах южной части Бузулукской впадины на Воронской, Полевой и Новенькой площадях. Изученный интервал разреза по фораминиферовым ассоциациям отвечает верхней части нижнебашкирского подъяруса и нижней части верхнего. На позднебашкирский возраст пород указывает присутствие *Pseudostaffella gorskyi* и *Ozawainella* cf. *pararhomboidalis* – зональных форм черемшанского горизонта верхнебашкирского подъяруса – в основании изученного интервала Новенькой площади и, по крайней мере, в верхней части Полевой площади. Фораминиферы представлена многочисленным и разнообразным комплексом, включающим более 70 видов, относящимся к 29 родам. Среди фузулинид определены *Eostaffella* spp., *Plectostaffella* spp., *Pseudostaffella* spp., *Ozawainella* spp. и др. Наибольшим таксономическим разнообразием отличается надсем. *Archaeodiscacea*, в составе которых отмечаются представители следующих родов: *Archaeodiscus*, *Asrteroarchaediscus*, *Neoarchaediscus*, *Rugosoarchaediscus*, *Planoarchaediscus*, *Panospirodiscus*, *Permodiscus*.

Альгофлора представлена зелеными и багряными водорослями. Зеленые водоросли отличаются большим, по сравнению с багряными, таксономическим разнообразием. В их составе преобладают сифонокладовые водоросли, среди которых определены представители 7 родов: *Donezella*, *Beresella*, *Dvinella*, *Antracoporellopsis*, *Uraloporella*, *Kamaenella*, *Claracrusta*. В комплексе альгофлоры доминируют *Donezella*, включающие виды *D. lutugini*, *D. lunaensis*, *D. collosa* и *D. askynica*. Подчиненное значение имеют дазикладовые (обнаружены *Antracoporella girtyi*). Багряные водоросли представлены 5 родами (*Ungdarella*, *Pseudoungdarella*, *Komia*, *Stachaeoides*, *Pseudostachaeoides*). Наибольшее распространение свойственно *Pseudoungdarella linearis* и *Ungdarella uralica*. В изученных разрезах водоросли встречаются в разных сочетаниях друг с другом: 1. доминирование зеленых, 2. преобладание багряных, 3. примерно в равных соотношениях. В фациях, где основным компонентом являются известковые водоросли, наибольшее таксономическое разнообразие среди фораминифер свойственно архедисцидам, которые в ассоциациях доминируют и количественно. Особенно ярко эта закономерность наблюдается в сочетании с зелеными водорослями.

Башкирские отложения в изученных разрезах представлены преимущественно карбонатными породами – известняками и доломитами, в составе которых по структурным

особенностям выделено 6 групп и более 10 литогенетических типов (ЛГТ) [1]. Данные отложения характеризуются широким развитием фораминиферо-водорослевых разностей. В нашем исследовании рассмотрены те ЛГТ, в которых фораминиферы и водоросли представлены автохтонными или параавтохтонными ассоциациями. Сопутствующие организмы включают иглокожих (преимущественно криноидей), брахиопод и остракод.

Среди биоморфно-детритовых водорослевых известняков выделяется две разновидности. Первая характеризуется преобладанием зеленых водорослей, которые могут составлять до 90 %. Доминантом среди них является *Donezella*. Основным компонентом таких ассоциаций обычно являются фораминиферы (5-15 %), а также иглокожие и брахиоподы (до 5%). Вторая разновидность отличается преобладанием багряных водорослей (до 75 %) с доминированием *Pseudoungdarella linearis* и *Komia abundans*, присутствием небольшого количества зеленых водорослей (5-10%), а также фораминифер (5-15 %), иглокожих, брахиопод и остракод (до 5 %). Криноидно-фораминиферо-водорослевые известняки характеризуются преобладанием водорослей, при этом зеленые составляют более 50 %, багряные до 15 %, количество фораминифер достигает 15-25 %, а криноидей – 10-15 %. В микробиальных известняках зеленые водоросли составляют 10-15 %, единичные раковины фораминифер сильно микритизированы. В органогенно-обломочных поликомпонентных известняках наблюдаются примерно такие же соотношения, как и в биоморфно-детритовых разностях (зеленые водоросли более 50 %, багряные – до 25 %, фораминиферы – до 25 %, иглокожие – до 10 %), однако органические остатки часто несут следы окатанности, заключены в микритовые оболочки и сцементированы яснокристаллическим кальцитом.

Важно отметить хорошую сохранность архедисцид, что, вероятно, объясняется типом микроструктуры стенки раковины (стенка однослойная, состоящая из радиального кальцита, реже с внутренним микрозернистым слоем), менее подверженной микритизации по сравнению с микрогранулярной стенкой эндотирид и фузулинид). Такой эффект сохранности наблюдается и у обызвествленных зеленых водорослей, у которых иногда остается только наружный светлый кальцитовый слой, а внутренний, микрозернистый, разрушается.

1. Агафонова Г.В., Зайцева Е.Л., Рахимова Е.В. Новые данные о строении отложений башкирского яруса в пределах южной части Бузулукской впадины / Экзолит – 2020. Литологические школы России. Годичное собрание (научные чтения), посвященное 215-летию основания МОИП. Москва, 25-26 мая 2020 г. Сборник научных материалов; под ред. Ю.В. Ростовцевой. Москва, МАКС Пресс. 2020. С. 89-91.

ЛИНГУЛОИДНЫЙ РОД *LINGULASMA* ULRICH, 1889 ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Т.Н. Смирнова¹, Е.А. Жегалло²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, ²ПИН РАН им. А.А. Борисяка

Род относится к семейству *Lingulasmatidae* Winchell et Schuchert, 1893, характеризующейся двояковыпуклой раковиной, имеющей форму от овально-вытянутой до субквадратной; орнаментация в виде радиальных струй с пустулами. Маленькое круглое отверстие для выхода ножки. Ордовик Европы и США [1]. Семейство имеет один род *Lingulasma* Ulrich, 1889 с мало изученной морфологией раковины и неизученной микроструктурой раковинного вещества.

Приводятся описания морфологии, микроструктуры и микроскульптуры раковины для двух видов *Lingulasma* из верхнедевонских франских отложений из двух разрезов Воронежской антеклизы. Виды отличаются наружным строением раковины, они имеют идентичную микроструктуру раковинного вещества.

Лингулиды происходят из стратотипа семилукских отложений близ г. Семилуки и из скважины близ с. Ульяново. Материал был отобран и описан из скважины УГ-1 в южной части Калужской области близ с. Ульяново сотрудниками кафедры палеонтологии МГУ А.С. Алексеевым, Л.И. Кононовой и Р.А. Воиновой.

Lingulasma sp. 1. Спинная створка округло-квадратной формы с грубыми линиями роста и прямым, длинным смычным краем. Макушечная часть спинной створки в виде конуса, отделяется от брэфической раковины резким перегибом.

Lingulasma sp. 2. Спинная створка имеет округло-квадратную переднюю часть створки и вытянутую заднюю часть створки, закругленный, короткий, смычный край, линии роста сглаженные. На макушечной части спинной створки имеется протегулюм высокий, конусовидный, он нерезко дифференцируется от брэфической раковины. Брэфическая раковина имеет округло-четырёхугольные очертания, резко отделяется от взрослой раковины валиком.

Микроструктура задней части створки лучше сохранилась на спинной створке *Lingulasma* sp. 1. Микроструктура протегулюма. На поверхности протегулюма видны тонкогранулированные пластины. Первичный слой представлен верхней плотной, тонкогранулированной пластиной. Верхняя часть вторичного подслоя в виде двух, местами трех пластин, также тонкогранулированных, сильно перекристаллизованных. Верхняя поверхность пластин имеет бугристый рельеф. Брэфическая раковина имеет тонкогранулированную поверхность первичного слоя. В разрушенной части первичного слоя

виден вторичный слой, представленный “агрегатами гроздевидной апатитовой мозаики с включением отдельных сферул” – терминология А. Вильямса, М. Кусак и С. Маккей [2]. Для микроскульптуры взрослой части спинной створки у *Lingulasma sp.* 1. характерны радиальные ряды мелких пустул размерами 2-3 мкм различной, в основном неправильной формы.

Lingulasma sp. 2. Брюшная створка. Протегулюм, уплощенный на вершине имеет круглое отверстие для ножки. Различается первичный слой на поверхности брефической раковины; вторичный слой состоит из агрегатов гроздевидной апатитовой мозаики с включением отдельных сферул. На взрослой части брюшной створки, рядом с брефической раковиной и до середины створки наблюдается чередование прямых радиальных струек с дуговидно изогнутыми струйками, состоящими из пустул. На переднем крае брюшной створки радиальные струйки прямые.

Заключение.

1. Впервые ордовикский род *Lingulasma* встречен в верхнедевонских отложениях.
2. Впервые изучена микроструктура раковины рода *Lingulasma*, обнаружено характерное строение вторичного слоя, ранее не встреченное у ископаемых лингулят. Оно имеет вид гроздевидной апатитовой мозаики с включением отдельных сферул; такая микроструктура встречена у современной *Lingula anatina* Lamarck.
3. Наружное строение раковины, характерные черты микроскульптуры, наличие маленького круглого отверстия для выхода ножки на вершине протегулюма не отличаются от ордовикских представителей рода *Lingulasma*.

Литература

1. Treatise on Invertebrate Paleontology. Kansas: Geological Society of America. University of Kansas. 1997. Part H. Brachiopoda. V.1.
2. Williams A., Cusack M., Mackay S. Collagenous chitinophosphatic shell of the brachiopod *Lingula*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1994. Ser. B. Part. 346. P. 223-266.

К ВОПРОСУ О ПОЯВЛЕНИИ ГЕТЕРОСПОРИИ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

О.А. Орлова^{1,2}, Д.А. Мамонтов¹

¹ МГУ им М.В. Ломоносова, ² ПИН РАН им. А.А. Борисяка

Феномен гетероспории высших растений интересует ученых достаточно давно. С начала прошлого века вышло более 40 работ, посвященных этому вопросу (основная часть относится ко второй половине XX века). Такой большой интерес связан в основном не с попытками разобраться в сложном процессе эволюционной инновации – гетероспории, а, прежде всего, с тем, чтобы понять строение предков первых семенных растений [1]. Адаптивная природа гетероспории трудно объяснима и недостаточно исследована [2]. Неоднократно отмечалось, и этот факт подтверждается на современных разноспоровых растениях, что гетероспория, скорее всего, возникла в условиях влажного теплого климата в водном или околоводном пространстве. В современной флоре гетероспория проявляется лишь у небольшого числа споровых растений: у хвощевидных, некоторых плауновидных и папоротниковидных. Однако, в палеонтологической летописи, несмотря на ее неполноту, гетероспоровых растений было отмечено существенно больше. Обычно определяют два типа проявления гетероспории: 1) физиологическая гетероспория при морфологической изоспории (равноспоровости), в современной флоре этот тип наблюдается у рода *Equisetum* (хвощовые); 2) физиологическая и морфологическая гетероспория, такой тип характерен для современных родов плауновидных *Isoetes* и *Selaginella*, а также для гетероспоровых папоротников порядков марсилиевые (род *Marsilia*) и сальвиниевые (роды *Azolla*, *Salvinia* и др.). К сожалению, первый тип гетероспории проследить на ископаемом материале практически невозможно. Палеоботаники могут опираться в своих выводах исключительно на данные по второму типу, когда споры различаются по размеру и по морфологии. Поэтому диаметр спор для определения гетероспории является одним из ключевых признаков у палеонтологов. Граница в 200 мкм – это рубеж, который был принят в разграничении дисперсного ископаемого материала. Споры больше 200 мкм в диаметре рассматриваются как мегаспоры, а споры меньше 200 мкм как миоспоры. Неоднократно отмечалось, что на рубеже силура и девона происходит существенное увеличение диаметра миоспор, по сравнению с диаметром силурийских таксонов. Первые дисперсные мегаспоры были описаны из нижнедевонских отложений. Долгое время считалось, что гетероспория появилась в середине девона. Действительно, в среднем девоне (в живете) появляется сразу несколько родов гетероспоровых плауновидных, микро- и мегаспоры которых могли упорядоченно находиться как в биспорангиатных стробилах (роды *Mixostrobus*, *Senkevitsch* et al., 1993 [3] и *Yuguangia*, *Нao* et al., 2007 [4]), так и в моноспорангиатной структуре (роды

Longostachys, Cai, Chen, 1996 [5] и *Chamaedendron*, Schweitzer, Li, 1996 [6]). Причем гетероспория в живетское время была свойственна не только плауновидным, но и археоптерисовым. Из верхнеживетских отложений Республики КОМИ (возраст материала был уточнен Юриной, Раскатовой, 2017 как позднеживетский [7], в работе Медяник, 1982 – раннефранский) были изучены микро- и мегаспоры из спорангиев *Svalbardia cf. osmanica* [8], причем в некоторых спорангиях была отмечена анизоспория, явление, при котором в одном спорангии могут находиться споры разных размеров, микро- и мегаспоры. Из верхнего живета Воронежской области были установлены микро- и мегаспоры из спорангиев археоптерисовых *S. furcihasta* [9].

Недавняя работа американских палеоботаников [10] пролила свет в вопросе в какой же группе споровых растений впервые появилась гетероспория. Из нижнедевонских (эмских) отложений формации Кампбеллтон, Нью-Брансуик, Канада было описано новое гетероспоровое плауновидное *Omniastrabus dawsonii* Bonacorsi et al., 2021 (баринифитовые). Стробилы *O. dawsonii* содержали большое количество спор двух размерных групп: 1) 70-150 мкм и 2) 200 -280 мкм. Интересен и тот факт, что этому растению, как и некоторым средне-позднедевонским археоптерисовым рода *Svalbardia*, была свойственна анизоспория [10]. Ранее гетероспоровые баринифитовые были известны только из верхнего девона. Это на сегодняшний день самое древнее, первое, обнаруженное в раннем девоне, гетероспоровое растение. Находки рода *Omniastrabus* восполняют наш пробел знаний о гетероспоровых растениях раннего девона и в настоящий момент определяют первую ступень ранней гетероспории. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 19-04-00498.

Литература

1. Bateman R.M., DiMichele W.A. Heterospory: the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom // *Biological Review*. 1994. V. 69. P. 345-417.
2. Petersen K.B., Burd M. Why did heterospory evolve? // *Biological Review*. 2017. V. 92, Iss. 3, P. 1739-1754.
3. Senkevitsch M. A., Jurina A. L., Arkhangelskaya A. D. On fructifications, morphology and anatomy of Givetian Lepidophytes in Kazakhstan (USSR) // *Palaeontographica. Abt. B*. 1993. V. 230. P. 43–58.
4. Hao S. G., Xue J. Z., Wang Q., Liu Z. F. *Yuguangia ordinata* gen. et sp. nov., a new lycopsid from the Middle Devonian (late Givetian) of Yunnan, China, and its phylogenetic implications // *International Journal of Plant Sciences*. 2007. V. 168. P. 1161–1175.

5. Cai C., Chen L. On Chinese Givetian lycopod, *Longostachys latisporophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: its morphology, anatomy and reconstruction // *Palaeontographica. Abt. B.* 1996. V. 238. P. 1–43.
6. Schweitzer H.-J., Li C.-S. *Chamaedendron* nov. gen. eine multisporengiate Lycophyte aus dem Frasnium Südchinas // *Palaeontographica Abt. B.* 1996. V. 238. P. 45–69.
7. Юрина А.Л., Раскатова М.Г. Споры из спорангиев археоптерисового растения *Svalbardia* и значение аналогичных дисперсных миоспор для установления их ботанической принадлежности // Актуальные проблемы современной палинологии: Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции, посвященной памяти В.П. Гричука. Географический факультет МГУ Москва, 2017. С. 407-410.
8. Медяник С.И. Спороношение нижнефранского *Archaeopteris* из Южного Тимана // Палеонтологический журнал. 1982. № 2. С. 121-127.
9. Jurina A., Raskatova M. *Svalbardia* from Givetian of Central Russia (Voronezh Region): leaf morphology and spores from sporangium // *Palaeobotanist.* 2014. V. 63. P. 99-112.
10. Bonacorsi N.K., Gensel P.G., Hueber F.M., Leslie A.B. *Omniastrobus* gen. nov., an Emsian plant with implications for the evolution of heterospory in the early Devonian // *Int. J. Plant Sci.* 2021. V. 182, N 3. P. 198–209.

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ МИОСПОР НОВОГО РОДА

MAIASPORA MAMONTOV ET AL., 2021

ИЗ ВЕРХНЕГО ВИЗЕ МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

Д.А. Мамонтов, О.А. Орлова

МГУ имени М.В. Ломоносова

Ультратонкое строение спородермы является наиболее консервативным признаком и зачастую единственным источником информации о ботаническом родстве дисперсных спор и продуцировавших их материнских растений [1]. В связи с этим ультраструктура визейского рода *Maiaspora* Mamontov, McLean, Orlova, Gavrilova, 2021 представляет особенный интерес. Данные миоспоры покрыты метаретикулоидной скульптурой, которая состоит из конических мурей, образующих полигональные ячейки, в днищах которых зияют воронковидные ямки (скробикулы) [2]. С одной стороны, метаретикулоидный орнамент не имеет прямых аналогов у спор современных растений [1]. С другой стороны, ископаемые находки метаретикулоидных спор *in situ* по ультраструктуре отнесены к глейхениевым папоротниковидным и известны только из московского яруса Франции [3] и Чехии [4]. Таким образом, остается непонятным в какой же степени своеобразный орнамент *Maiaspora* определяет ботаническое родство, а не является очередным следствием конвергентной эволюции неродственных групп растений. Поэтому целью настоящей работы является исследование ультратонкого строения миоспор *Maiaspora* в сравнении со строением спородермы известных метаретикулоидных спор *in situ*.

Материал для исследования происходит из отложений михайловского горизонта верхнего визе карьера Мстихино (Калужская область) [2]. Пять экземпляров *Maiaspora* хорошей сохранности были последовательно изучены в световом (СМ), сканирующем электронном (СЭМ) и трансмиссионном электронном (ТЭМ) микроскопах. Подготовка миоспор для исследования в ТЭМ осуществлялась по стандартной методике [5] в Палеонтологическом институте имени А.А. Борисяка РАН и в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

В результате изучения ультратонких срезов в ТЭМ у всех экземпляров спор обнаружен специализированный глейхениоидный тип спородермы, который характеризуется развитием срединного экзоспория (Em) только в области проксимальных киртомов («flange») вдоль щели разверзания (апертуры). Таким образом, оболочка миоспор *Maiaspora* в апертурной части состоит из трех слоев: тонкого внутреннего экзоспория из плотно сжатых

ламелл (Ei), срединного слоя с ундулирующими ламеллами и большим количеством микрополостей внутри них (Em), а также гомогенного наружного экзоспория (Eo), который формирует метаретикулоидную скульптуру. Волнообразные ламеллы срединного экзоспория вытянуты вдоль щели разверзания на 1/3–2/3 от ее высоты и никогда не перекрывают саму щель. Во внеапертурных частях оболочка *Maiaspora* состоит из двух слоев: внутреннего и наружного экзоспория. Граница между слоями подчеркнута частыми вертикальными канальцами, образованными на поздних стадиях уплотнения (гомогенизации) экзоспория.

Глеихениоидный экзоспорий, описанный нами у *Maiaspora*, характерен для современных реликтовых семейств лептоспорангиатных папоротников *Gleicheniaceae*, *Matoniaceae* и *Dipteridaceae*, входящих по молекулярным маркерам в относительно древний порядок *Gleicheniales* [6, 7]. Данные светолюбивые растения представлены преимущественно травянистыми жизненными формами и произрастают в тропических районах Австралии, Новой Зеландии, Японии, Южной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии, Малайзии, на островах Тихого океана.

В тоже время глеихениоидный тип экзоспория позволяет уверенно сопоставлять между собой визейские миоспоры *Maiaspora* и споры *in situ* из спорангиев *Radiitheca dobranyana* из московского яруса Франции и Чехии. Следовательно, метаретикулоидные мио- и микроспоры могут быть объединены в специализированную группу папоротниковидных, которые в раннем карбоне приобрели глеихениоидный экзоспорий в качестве симплезиоморфного признака.

Таким образом, ультраструктура у визейских миоспор *Maiaspora* анонсирует самое раннее появление предковой группы растений для семейства *Gleicheniaceae*, наиболее древнего среди реликтовых семейств в современном порядке *Gleicheniales*.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 19-04-00498.

Литература

1. Tryon A.F & Lugardon B. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. New York: Springer-Verlag. 1991. 648 p.
2. Mamontov D. A., McLean D., Orlova O. A., Gavrilova O. A. *Maiaspora*: a new miospore genus with enigmatic sculpture from the late Visean of European Russia // *Papers in Palaeontology*. 2021. V.7. № 1. P. 263–306.
3. Brousmiche-Delcambre C., Lugardon B., Coquel R., Goubet P. Decouverte dans le bassin Houiller Sarro-Lorrain du genre *Radiitheca* (organs reproducteurs de Filicophytes) et ultrastructure du genre *Microreticulatisporites* [Discovery of the genus *Radiitheca* in the Sarre-

- Lorraine coalfield (fructification of Filicophyta) and ultrastructural features of the genus *Microreticulatisporites*]. *Geobios*. 1997. V.30. P. 3–14. [In French]
4. Brousmiche C., Coquel R., Laveine J. P., Loboziak S., Šetlik, J. *Radiitheca dobranyana* n. gen., n. sp., fougère pécoptéridienne du Carbonifère, productrice de spores de type *Microreticulatisporites* (Knox) Potonié et Kremp. *Compte Rendu 9 eme Congrès international de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère (Washington et Champaign-Urbana 1979)*. 1985. V.5. P. 145–154.
 5. Завьялова Н.Е., Теклева М.В., Полева С.В., Богданов А.Г. Исследование палинологических объектов методами электронной микроскопии. М.: РИПОЛ классик, 2018. 334 с.
 6. Smith A. R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns // *Taxon*. 2006. V.55. P. 705–731.
 7. Schuettpelz E., Schneider H., Smith A.R. et al. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // *Journal of Systematics and Evolution*. 2016. V.56. № 6. P. 563–603.