На правах рукописи

Горденко
Наталья Владиславовна

ФЛОРА СРЕДНЕЮРСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПЕСКИ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

25.00.02. Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва 2005

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова и в Палеонтологическом институте РАН.

Научные руководители: доктор геолого-минералогических наук
профессор А.Л. Юрина
доктор геолого-минералогических наук
профессор В.А. Красилов

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук
М.П. Долуденко (Геологический институт РАН)
кандидат геолого-минералогических наук
А.Г. Олферьев (Палеонтологический институт РАН)

Ведущая организация: Институт геологии и разработки горючих ископаемых, Москва

Защита диссертации состоится 20 мая 2005 г. в 14 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д.501.001.87. по защите диссертаций при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу:
119992 Москва, Воробьевы Горы, МГУ, геологический факультет, ауд. 829.

С диссертацией можно ознакомиться в Библиотеке геологического факультета МГУ (6 этаж).

Автореферат разослан 19 апреля 2005 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экземплярах просьба направлять по адресу: 119992 Москва, Воробьевы Горы, МГУ, геологический факультет, кафедра палеонтологии, ученому секретарю.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук

Т.В. Кузнецова

2136332
2006-4
4641

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Работа посвящена изучению среднеюрской флоры местонахождения Пески (Московская область), ее анализу в таксономическом, стратиграфическом, палеоэкологическом и палеофитогеографическом аспектах. Рассматриваются систематический состав данной флоры, ее возраст, условия захоронения растительного материала, синэкологические связи некоторых растений и реконструкция растительного сообщества, а также значение флоры местонахождения Пески для палеофитогеографии. Предлагаются подходы для решения проблем, возникших в систематике мезозойских голосеменных формального семейства Miroviaceae Bose et Manum. Для уточнения систематического положения данного семейства мы привлекаем, кроме материалов из Песков, некоторые находки из недавно открытого нами местонахождения батской флоры Михайловский рудник (г. Железногорск, Курская область).

Среднеюрские отложения Центрально-Европейской части России – это классический объект исследования стратиграфов и палеонтологов, начиная с первой половины XIX века. Интерес исследователей был в основном сосредоточен на изучении морских отложений, поскольку они содержат богатую фауну беспозвоночных.

Кроме морских отложений средней юры, имеющих преимущественно келловейский возраст, на территории центральных областей России развиты и континентальные, накопившиеся перед началом келловейской трансгрессии. Эти отложения палеонтологически плохо охарактеризованы. По спорово-пыльцевым спектрам их возраст датируется байосом – верхним батом (Волкова, 1952; Олферьев, 1986). В публикациях, посвященных литологии этих отложений, содержатся лишь краткие сообщения о растительных остатках. Палеофлористический комплекс, пригодный для сравнения с наиболее полно представленными близлежащими комплексами, ранее в этих отложениях выделить не удавалось. В результате сведений о среднеюрской флоре на территории Центра Европейской части России практически не было. Оставалось невыясненным, какого типа растительные сообщества здесь произрастали. Поскольку сведения о флоре практически отсутствовали, граница между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской палеофлористическими областями по В.А. Вахрамееву (биомов умеренного летневлажного и субтропического зимневлажного климата по В.А. Красилову) для среднеюрского времени была проведена на этом участке гипотетически. Недавно открытое среднеюрское местонахождение Пески позволило впервые выделить палеофлористический комплекс, реконструировать растительность и уточнить положение границы между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской областями на территории Восточной Европы.

Важность местонахождения Пески заключается также в том, что растительный материал представлен фитолеймами с кутикулами хорошей сохранности, что позволяет применить в нашем исследовании эпидермально-кутикулярный анализ. В ряде случаев сохранилось анатомическое строение листьев.

В последнее время особую остроту приобрела классификация линейных параллельнонервных листьев голосеменных с одной, двумя и более устьичными полосами и несколькими смоляными ходами. Листья с такой

РОС. НАЦИОНАЛЬНАЯ БИБЛИОТЕКА С.Петербург 09 1005 акт 272

морфологией встречаются как у современных и ископаемых представителей порядка Pinales, так и у ископаемых Ginkgoales. Существует проблема их систематики. Особо сложная ситуация сложилась с семейством Miroviaceae, выделенным только на основе морфологии и эпидермального строения листьев. Микроморфологические признаки до сих пор не были в полной мере использованы для решения таксономических проблем, связанных с разграничением гинкговых и хвойных, а также отдельных семейств последних на ископаемом материале. Исключительная сохранность растительных остатков из местонахождений Пески и Михайловский рудник позволила нам не только детально рассмотреть эпидермальное строение листьев родов *Tritaenia* Mägdefrau et Rudolf и *Oswaldheeria* Bose et Manum, относимых к формальному семейству Miroviaceae, но и впервые изучить их анатомию. Полученные данные позволили уточнить положение семейства Miroviaceae в системе голосеменных.

Цели и задачи исследования. Цель настоящего исследования заключается в выявлении таксономического состава флоры местонахождения Пески с использованием эпидермально-кутикулярного анализа, определении возраста выделенного флористического комплекса, реконструкции условий формирования захоронений, реконструкции растительного сообщества, а также определении фитогеографического положения рассматриваемой флоры. Важно также установить систематическую принадлежность семейства Miroviaceae, положение которого до сих пор оставалось спорным.

Для достижения перечисленных целей были поставлены следующие задачи:

1) Определить таксономический состав флоры местонахождения Пески.

2) Установить возраст палеофлористического комплекса этого местонахождения.

3) Изучить анатомию и особенности эпидермального строения листьев *Tritaenia* и *Oswaldheeria*, и на основе полученных данных для уточнения их систематического положения сравнить эти роды с другими мезозойскими и современными голосеменными, имеющими сходную морфологию листовой пластинки.

4) Изучить условия формирования тафоценозов местонахождения Пески.

5) Реконструировать растительное сообщество. При помощи эпидермально-кутикулярного анализа определить условия произрастания беннеттитов этого местонахождения. На основе тафономического и эпидермально-кутикулярного анализов, а также выявленных синэкологических связей, реконструировать растительные ассоциации и катениальную последовательность.

6) Сравнить выделенный нами палеофлористический комплекс с близлежащими одновозрастными комплексами с целью установления фитогеографического положения флоры Песков. Внести уточнения в существующие палеофитогеографические схемы для средней юры Европы.

Научная новизна. Впервые изучена и монографически описана флора местонахождения Пески и выделен среднеюрский палеофлористический комплекс для Центральных областей Европейской части России. В ней установле-

ны 34 таксона, из них новых для науки семь: *Stachypteris psammitica* Gordenko, *Sagenopteris rossica* sp. nov., *Ptilophyllum riparium* Gordenko, *Otozamites paradoxus* sp. nov., *Nilssoniopteris infera* sp. nov., *Tritaenia glabra* Gordenko и *T. striata* Gordenko. Для папоротника рода *Stachypteris* Pomel впервые реконструирована жизненная форма и установлена его синэкологическая связь с кейтониями. На основе эпидермально-кутикулярного анализа и данных тафономического анализа сделана реконструкция растительного сообщества. Показано, что в этом местонахождении имеются два аллохтонных комплекса, отвечающих двум растительным ассоциациям, выделяемым впервые.

Получены предварительные данные о флоре местонахождения Михайловский рудник (Курская область), имеющего батский возраст. Определен состав флоры этого местонахождения на родовом и отчасти видовом уровне. Здесь установлены один род по древесине (?*Podocarpoxylon* Gothan) и четыре рода по листьям (*Pachypteris* Brongniart, *Ginkgoites* Seward, *Pagiophyllum* Heer, и *Oswaldheeria*). Выделен новый вид – *Oswaldheeria eximia* sp. nov. Род *Oswaldheeria* впервые отмечен в среднеюрских отложениях России.

Установлено, что сообщества с *Tritaenia* являются экологическим аналогом сообществ с *Pseudotorellia* Florin, распространенных в Сибирской палеофлористической области. Сравнение флоры местонахождения Пески с близлежащими одновозрастными флорами позволило внести некоторые уточнения в существующие фитогеографические схемы, составленные для средней юры Евразии.

Впервые изучена анатомия листьев родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria* из формального семейства Miroviaceae. Полученные данные по анатомии впервые применены для решения вопросов систематики рассматриваемого семейства. Показано, что формальное семейство Miroviaceae относится к хвойным, а не к гинкговым. При этом оно представляет собой хорошо обособленную группу, по морфологии листовой пластинки демонстрирующую наибольшее родство с подокарповыми.

Защищаемые положения.

1. Впервые в среднеюрских отложениях Центра Европейской части России выделен палеофлористический комплекс, имеющий верхнебатский возраст.

2. Микроморфологический анализ листьев беннеттитов применен для реконструкции условий их произрастания. На основе микроморфологического и тафономического анализов выделены две новые растительные ассоциации.

3. Показано, что формальное семейство Miroviaceae относится к хвойным (Pinales), а не к гинкговым (Ginkgoales) и по морфологии листовой пластинки обнаруживает наибольшую степень родства с семейством Podocarpaceae Neger. В рамках данного семейства мы рассматриваем род *Tritaenia*, который не является младшим синонимом рода *Pseudotorellia* (Ginkgoales).

4. Для уточнения границы между зонами теплого и тепло-умеренного климата впервые использованы данные по распространению растений группы "Miroviaceae". Предложено рассматривать наличие представителей этой группы во флористических комплексах как индикатор экотонной зоны. Подтверждено, что эта граница проходила по Европейской части России не

субширотно, а отклонялась на северо-запад. Установлено, что она проходила севернее, чем было принято считать, под острым углом к нынешней 50-й параллели северной широты.

Теоретическая и практическая ценность работы. Палеофлористический комплекс местонахождения Пески может быть использован при корреляции стратонов. Монографическое описание растений может использоваться как определитель среднеюрской флоры Московской области. Кроме того, благодаря изучению флоры местонахождения Пески с привлечением данных о флоре из местонахождения Михайловский рудник уточнена граница между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской палеофлористическими областями на территории Восточной Европы, разделенными широкой экотонной зоной.

Результаты исследования в области систематики формального семейства Miroviaceae уточняют положение этого семейства в системе голосеменных. Выявлены критерии, по которым представители этого семейства отличаются от гинкговых семейства Pseudotorelliaceae Krassilov, имеющих сходную морфологию листовой пластинки.

Апробация работы. Основные результаты работы докладывались на конференциях молодых палеонтологов МОИП (ПИН РАН 1998, 2002, 2003), на VII конференции молодых ботаников (БИН РАН им. В.Л. Комарова, 2000), на чтениях памяти В.А. Вахрамеева (ГИН РАН, 2001), на чтениях памяти С.В. Мейена (ГИН РАН, 2002), на VI Европейской палинологическо-палеоботанической конференции (Греция, 2002), на конференции "Ботаника и ботаническое образование: традиции и перспективы" (биофак МГУ, 2004), на VII международной конференции палеоботанического общества (Аргентина, 2004), на I Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (ПИН РАН, 2004), на V чтениях памяти А.Н. Криштофовича (БИН РАН им. В. Л. Комарова, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 4 статьи и 8 тезисов.

Материал и методика. Материалом для данной работы послужила коллекция ископаемых растений из среднеюрских континентальных отложений карьера Пески, в двух километрах от станции Пески (Московская область). Привлекаются также материалы из местонахождения Михайловский рудник (Курская область). В коллекции насчитывается около 500 экземпляров. Растительные остатки представлены фрагментами листьев и древесины, семенами, а также дисперсными спорангиями и кутикулами.

Сбор материала проводился в течение пяти полевых сезонов автором, а также сотрудниками лаборатории палеоботаники ПИН РАН С.А. Афониным, Н.Е. Завьяловой, В.А. Красиловым и Н.П. Масловой, сотрудниками лаборатории низших тетрапод ПИН РАН М.Б. Ефимовым и А.Г. Сенниковым, сотрудником лаборатории рыб и рыбообразных О.А. Лебедевым, сотрудницей лаборатории членистоногих И.Д. Сукачевой, а также А.А. Канюкиным (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова), Е. Брагиной и С.В. Молошниковым, за что автор выражает им благодарность.

Сохранность растительного материала заслуживает особого внимания. Листовые фрагменты и семена представлены фитолеймами с хорошо сохранившимися кутикулами. В ряде случаев хорошо сохранилось анатомиче-

ское строение листьев (например, мезофилл и проводящие пучки). Вместе с тем, практически весь растительный материал, за редким исключением, представлен довольно мелким детритом, что в ряде случаев затрудняло определение таксономической принадлежности. Результативное изучение данного материала стало возможным именно благодаря хорошей сохранности кутикул.

Методика обработки ископаемого материала включала препаровку, объемную мацерацию в воде и плавиковой кислоте для извлечения мезофоссилий – дисперсных кутикул и спорангиев, измерение и описание растительных макроостатков под бинокулярным микроскопом МБС-9, фотографирование под микроскопом CITOVAL. Листовые кутикулы подвергались мацерации по стандартной методике и были изучены при помощи светового микроскопа AXIOPLAN-2 и сканирующего электронного микроскопа CAMSCAN.

В сравнительном плане исследованы микроморфологические признаки листьев *Tritaenia linkii* Mägdefrau et Rudolf и *T. scotica* (Van Der Burg et Van Konijnenburg-Van Cittert) Wilde из типовых местонахождений (материалы Й. Ван Конийненбург-Ван Циттерт), *Pseudotorellia angustifolia* Doludenko из типового местонахождения (материалы В.А. Красилова), а также современных представителей семейств Ginkgoaceae Engler et Prantl, Podocarpaceae, Sciadopityaceae Hayata (материалы, собранные автором в оранжерее БИН РАН им. В.Л. Комарова с разрешения куратора отдела субтропических растений БИН РАН Н.Н. Арнаутова). Впервые для систематики родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria* использованы такие признаки как количество проводящих пучков и их соотношение с устьичными полосами и смоляными ходами.

Хрупкость древесины не позволила изготовить шлифы или срезы для изучения под световым микроскопом. Поэтому были сделаны поперечные и продольные сколы фрагментов древесины для изучения при помощи СЭМ.

В работе автор придерживается систематики С.В. Мейена (Meyen, 1986). При описании кутикул использовалась терминология, разработанная Красиловым (1969) и Мейеном (1986); древесин – терминология, принятая в работах А.А. Яценко-Хмелевского (1954), П. Грегуша (Greguss, 1955) и Е.С. Чавчавадзе (1965).

Методика реконструкции растительности базируется на исследованиях Красилова (1972, 2003) и Б. Спайсера (Spicer, 1989).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и приложения. Работа изложена на 141 страницах машинописного текста и содержит 14 текстовых рисунков, 5 текстовых таблиц и 68 фототаблиц. Структура автореферата соответствует структуре диссертационной работы.

Благодарности. Работа выполнена на кафедре палеонтологии МГУ им. М.В. Ломоносова и в лаборатории палеоботаники Палеонтологического института РАН. Я выражаю искреннюю благодарность своим научным руководителям А.Л. Юриной и В.А. Красилову за ценные указания и помощь при написании диссертации. Кроме того, я сердечно благодарю сотрудников лаборатории палеоботаники ПИН РАН за помощь и моральную поддержку, без которой работа не продвигалась бы успешно. Выражаю свою призна-

тельность Й. Ван Конийненбург-Ван Циттерт (Утрехтский университет) за предоставленные экземпляры *Tritaenia linkii* и *T. scotica* из типовых местонахождений, куратору отдела субтропических растений БИН РАН им. Л. И. Комарова Н.Н. Арнаутову за предоставленную возможность собрать растительный материал в оранжерее БИН РАН, Н.И. Блохиной (БПИ ДВО РАН) за консультации в области ксилологии, Б.Т. Янину (кафедра палеонтологии МГУ) за консультации в области палеоэкологии, Л.Т. Протасевичу и А.В. Кравцеву (ПИН РАН) за помощь при работе на электронном сканирующем микроскопе, а также А.В. Мазину (ПИН РАН) за изготовление фотографий и М.К. Емельяновой (ПИН РАН) за создание макета автореферата.

Глава I. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ВОЗРАСТ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПЕСКИ

Стратиграфический очерк среднеюрских континентальных отложений Центрально-Европейской части России

Наиболее древние юрские отложения на территории Центрально-Европейской части России имеют континентальное происхождение и датируются верхним батом – нижним келловеем, хотя в самом основании могли сохраниться и нижнеюрские отложения (Волкова, 1952).

Изучение среднеюрских континентальных отложений Центрально-Европейской части России началось еще в первой половине XIX в. Их описанию уделяли внимание М.А. Максимович (1824), Г.Е. Щуровский (1866), С.Н. Никитин (1884), Б.М. Даньшин (1927, 1947), Н.Т. Зонов (1937), В.А. Жуков и А.Э. Константинович (1951), А.Н. Волкова (1952), Н.Т. Сазонов (1953, 1957), П.А. Герасимов (1955, 1958, 1969), С.И. Гольц (1962) и А.Г. Олферьев (1986). Несмотря на долгую историю изучения, имеется довольно мало сведений об этих отложениях, поскольку они по большей части бедны как растительными, так и животными остатками.

Область распространения среднеюрских отложений в Центрально-Европейской части России приурочена, в основном, к Московской синеклизе, Рязано-Саратовскому прогибу и северной части Воронежской антеклизы. Континентальные отложения залегают на каменноугольных – триасовых отложениях и перекрываются морским келловеем (Волкова, 1952).

Олферьев (1986) предложил региональную стратиграфическую схему юрских отложений Московской синеклизы, в пределах которой он выделил шесть районов: Ярославско-Кинешемское Поволжье, Костромское Заволжье, Клинско-Дмитровская гряда и Теплостанская возвышенность, Владимирско-Юрьевское Ополье и Мещерская низменность, Северный склон Среднерусской возвышенности, Северная часть Окско-Донской низины. Для каждого из районов в составе юрских отложений были выделены свиты и толщи с географическими названиями. Совокупности одновозрастных свит и толщ соответствуют горизонтам региональной шкалы.

Описание разрезов среднеюрских континентальных отложений местонахождения Пески

В этом разделе приводится подробное описание разрезов среднеюрских континентальных отложений местонахождения Пески. В северной стенке карьера в результате взрывных работ обнаружены четыре обнажения (рис. 1).

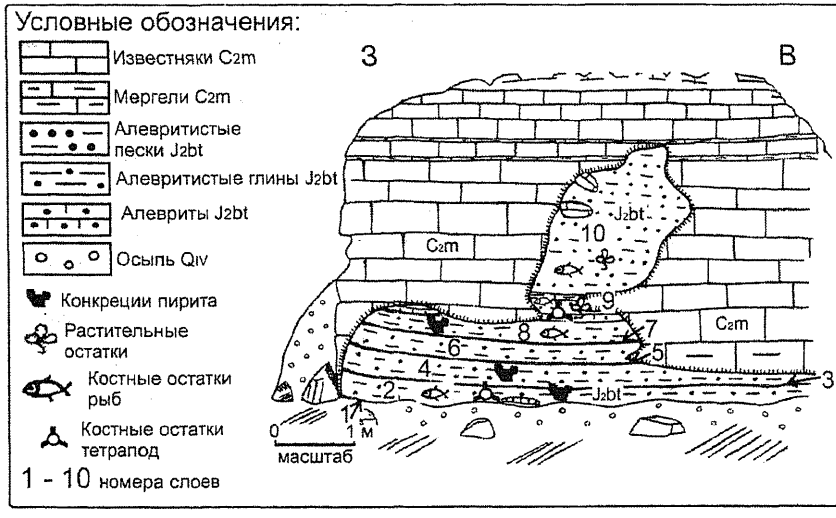
Они с прилеганием заполняют впадины рельефа известняков московского яруса среднего карбона и карстовые полости, образовавшиеся в них предположительно в доюрское время. Сверху каменноугольные известняки и заполняющие неровности доюрского рельефа среднеюрские континентальные отложения перекрываются трансгрессивно залегающими отложениями келловея.

Обоснование возраста юрских континентальных отложений карьера Пески

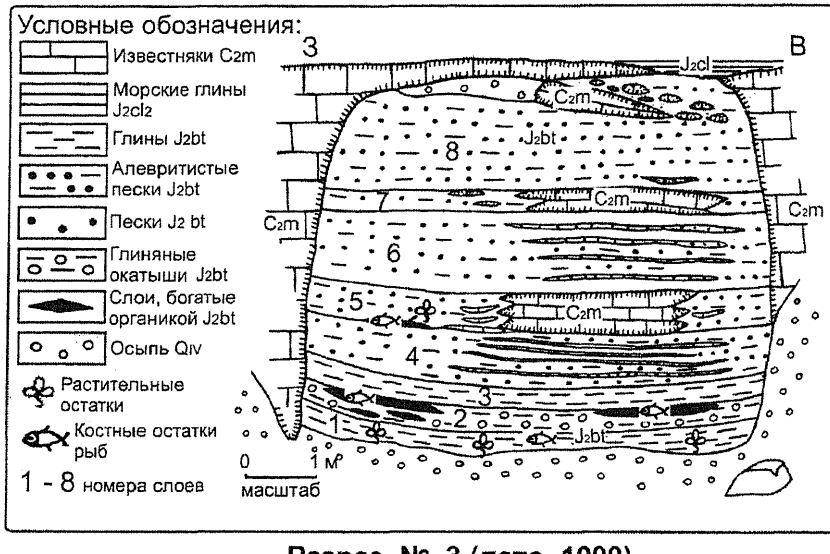
Возрастной интервал рассматриваемых отложений ограничивается тем, что они подстилаются отложениями среднего карбона. Верхний возрастной предел описываемых отложений ограничивается началом келловейской трансгрессии (ранним келловеем).

Установлено, что растительные остатки изученных разрезов составляют единый флористический комплекс, который характеризуется наличием типичных для мезозоя родов: *Stachypteris*, *Clathropteris* Brongniart, *Cladophlebis* Brongniart, *Sagenopteris* Presl, *Ptilophyllum* Morris, *Otozamites* Braun, *Nilssoniopteris* Nathorst, *Anomozamites* Schimper, *Oswaldheeria*, *Tritaenia* и др. Одновременное присутствие родов *Stachypteris*, *Clathropteris* и *Oswaldheeria* указывает на среднеюрский возраст комплекса. Эндемизм рассматриваемого комплекса на видовом уровне довольно высок. Так, в местонахождении Пески род *Stachypteris* представлен эндемичным видом *S. psammitica* Gordenko, *Sagenopteris* – новым видом *S. rossica* sp. nov., *Ptilophyllum* – новым видом *P. riparium* Gordenko, *Otozamites* – новым видом *O. paradoxus* sp. nov., *Tritaenia* – двумя новыми видами *T. glabra* Gordenko и *T. striata* Gordenko. Кроме уже известных видов рода *Nilssoniopteris* присутствует один новый – *N. infera* sp. nov. Сопоставление эндемичных видов возможно по такому критерию как сходство особенностей морфологии эпидермиса. *Ptilophyllum riparium* по эпидермальным признакам обнаруживает близкое родство с другими видами этого рода, которые М.П. Долуденко и Ц.И. Сванидзе (1964) объединяют по эпидермальному строению в одну группу. Все виды этой группы распространены только в средней юре (с байоса по келловей). *Otozamites paradoxus* sp. nov. по морфологии эпидермиса наиболее близок к *O. pulcher* Barnard et Miller из нижне-среднеюрских отложений Ирана и, по-видимому, находится с ним в близком родстве. В отложениях других регионов представители рода *Otozamites* с подобным эпидермальным строением встречены не были. *Nilssoniopteris infera* sp. nov. по эпидермальным признакам обнаруживает близкое родство с *N. vulgaris* Doludenko, *N. angustifolia* Doludenko и *N. muchlensis* Doludenko из нижнего келловея Грузии. Следовательно, данные по беннеттитам также свидетельствуют в пользу среднеюрского возраста отложений местонахождения Пески.

Сопоставление с типовыми флорами ааленского (карахская свита Дагестана), байосского (Йоркшир, Англия), батского (Ткварчельский угленосный бассейн, Западная Грузия) и келловейского ярусов указывает на наибольшее сходство с батским и келловейским комплексами. Поскольку наибольшее сходство наблюдается с батским и келловейским комплексами, но нет широкого распространения хвойных с чешуевидными листьями (таких как *Brachyphyllum* Brongniart и *Pagiophyllum*), которое характерно именно для келловея, то мы по флористическим данным датируем отложения местонахождения Пески поздним батом. По палинологическим данным возраст отложений первого разреза



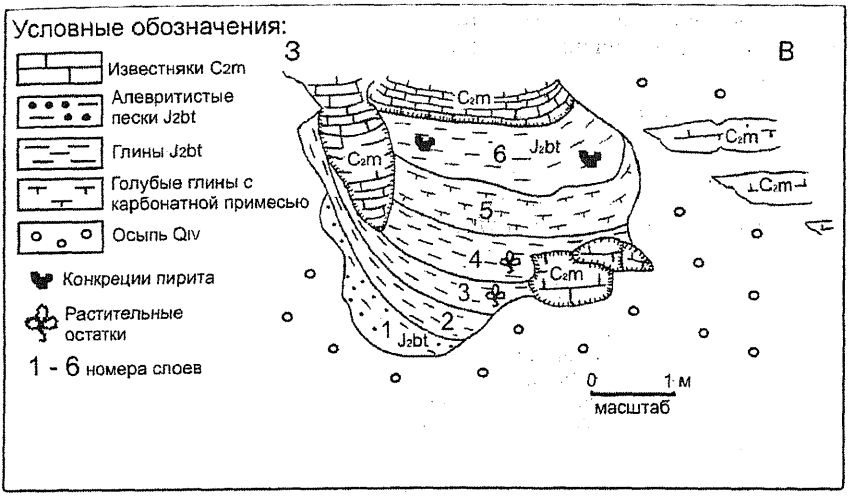
Разрез № 1 (лето, 1998)



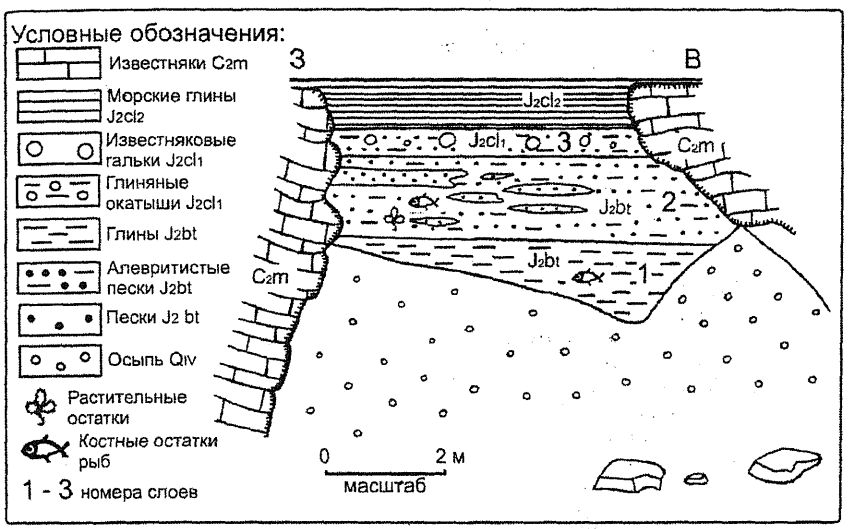
Разрез № 3 (лето, 1999)

определяется как позднебатский (критерием для определения возраста служит низкое (не более 4%) содержание пыльцы *Classopollis* sp.; Алексеев и др., 2001).

Комплекс тетрапод из местонахождения Пески, несмотря на существенную архаичность большинства его представителей, в целом дает указание на юрский возраст рассматриваемых отложений (Алифанов, Сенников, 2001).



Разрез № 2 (лето, 1998)



Разрез № 4 (лето, 2000)

Рис. 1. Схематические изображения разрезов среднеюрских континентальных отложений карьера Пески.

С учетом сказанного выше мы полагаем, что рассматриваемые отложения имеют позднебатский, хотя не исключается возможность их раннекелловейского возраста.

Глава II. ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Здесь приведен список ископаемых растений, описанных в настоящей работе. Практически все рассматриваемые растительные остатки происходят из среднеюрских отложений местонахождения Пески, и только два таксона (*Oswaldheeria eximia* sp. nov. и ?*Podocarpoxylon* sp. 2) – из одновозрастного местонахождения Михайловский рудник.

Отдел Pteridophyta

Класс Polypodiopsida

Порядок Polypodiales

Семейство Schizaeaceae Martius, 1834

Род *Stachypteris* Pomel, 1849

1. *Stachypteris psammitica* Gordenko, 2000

Семейство Dipteridaceae Seward et Dale, 1907

Род *Clathropteris* Brongniart, 1828

2. *Clathropteris* cf. *obovata* Oishi, 1932

Семейство Matoniaceae Presl, 1848

Род *Selenocarpus* Schenk, 1867

3. *Selenocarpus* sp.

Семейство Dicksoniaceae Presl, 1836

Род *Coniopteris* Brongniart, 1849

4. ?*Coniopteris* sp.

Папоротники, относимые к формальным родам

Род *Cladophlebis* Brongniart, 1849

5. *Cladophlebis denticulata* (Brongniart) Fontaine, 1889
6. *Cladophlebis* sp.

Отдел Pinophyta

Класс Ginkgoopsida

Порядок Caytoniales

Род *Sagenopteris* Presl, 1838

7. *Sagenopteris rossica* sp. nov.

Класс Cycadopsida

Порядок Cycadales

Род *Paracycas* Harris,1964

8. *Paracycas* sp.

Порядок Bennettitales

Семейство Williamsoniaceae Carruthers, 1870

Род *Ptilophyllum* Morris, 1840

9. *Ptilophyllum riparium* Gordenko, 1999

Род *Otozamites* Braun, 1842

10. *Otozamites paradoxus* sp. nov.
11. *Otozamites* sp.

Род *Anomozamites* Schimper, 1870

12. *Anomozamites* aff. *minor* (Brongniart) Nathorst, 1878

Род *Nilssoniopteris* Nathorst, 1909

13. *Nilssoniopteris vittata* (Brongniart) Florin, 1933
14. *N. infera* sp.nov.
15. *Nilssoniopteris* sp.

Род *Williamsonia* Carruthwer, 1870

16. *Williamsonia* sp.

Класс Pinopsida

Порядок Pinales

Семейство Miroviaceae Bose et Manum, 1990

Род *Tritaenia* Mägdefrau et Rudolf, 1969

17. *Tritaenia striata* Gordenko, 2004
18. *T. glabra* Gordenko, 2004
19. *Tritaenia* sp.

Род *Oswaldheeria* Bose et Manum, 1990

20. *Oswaldheeria eximia* sp.nov.
21. *O.* aff. *macrophylla* (Florin) Bose et Manum, 1990

Семейство Taxaceae Lindley, 1836

Род *Marskea* Florin, 1958

22. *Marskea* sp.

Семейство Cephalotaxaceae Neger, 1907

Род *Cephalotaxopsis* Fontaine, 1899

23. ?*Cephalotaxopsis* sp.

Формальные роды хвойных, установленные по листьям

Род *Brachyphyllum* Brongniart, 1828

24. *Brachyphyllum* sp.

Род *Elatocladus* Halle, 1913

25. *Elatocladus* sp.

Формальные роды хвойных, установленные по древесинам

Род *Araucarioxylon* Kraus, 1870

26. *Araucarioxylon* sp.

Род *Podocarpoxylon* Gothan, 1904

27. ?*Podocarpoxylon* sp.1
28. ?*Podocarpoxylon* sp. 2

Древесины, для которых родовая принадлежность не установлена

29. *Taxaceae* gen. indet.

Голосеменные ближе неустановленного систематического положения

Род *Carpolithes* Sternberg, 1825

30. *Carpolithes* sp. 1
31. *Carpolithes* sp. 2
33. *Carpolithes* sp. 3
35. *Carpolithes* sp. 5
36. *Carpolithes* sp. 6
34. *Carpolithes* sp. 4

Глава III. О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ФОРМАЛЬНОГО СЕМЕЙСТВА MIROVIACEAE

Хвойные родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria* впервые найдены в Европейской части России. В среднеюрском местонахождении Пески они представлены двумя новыми видами *Tritaenia striata* и *T. glabra*, а также листовыми фрагментами *Oswaldheeria* aff. *macrophylla*. В одновозрастном местонахождении Михайловский рудник найдены листья *Oswaldheeria eximia* sp. nov. с прекрасно сохранившимися деталями анатомии. Новые находки расширяют географический ареал и видовое разнообразие родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria*. Уникальная сохранность материала позволила провести не только детальное изучение кутикулярно-эпидермальных признаков, но и пролить свет на особенности анатомии листовой пластинки этих растений.

Проблема разграничения родов *Tritaenia* и *Pseudotorellia*

Хотя *Pseudotorellia* с одной стороны, и *Tritaenia* вместе с *Oswaldheeria* с другой стороны, относятся к различным порядкам голосеменных растений (соответственно гинкговым из семейства Pseudotorelliaceae и хвойным из группы "Miroviaceae"), проблема разграничения этих групп чрезвычайно остра из-за значительного морфологического сходства листьев. Только род *Oswaldheeria* и другие представители группы "Miroviaceae", имеющие одну устьичную полосу, идентифицируются без особых затруднений. Проблема разграничения родов *Tritaenia* и *Pseudotorellia* усугубляется тем, что остатки *Pseudotorellia* в отдельных случаях могли быть описаны как *Tritaenia*, и наоборот (Manum et al., 2000). Исследование буреинского материала, с учетом диагностических признаков типового вида *Pseudotorellia nordenskioldii* Florin (Florin, 1936) и близких видов (Бугдаева, 1999) показало, что пригодными для разграничения этих двух родов являются следующие признаки:

1) Степень выраженности жилкования на поверхностях листовой пластинки (у рода *Pseudotorellia* на обеих сторонах, у рода *Tritaenia* только на верхней).

2) Характер жилкования (у рода *Pseudotorellia* отчетливая дихотомия, у рода *Tritaenia* дихотомия не наблюдается).

3) Степень дифференциации покровных клеток устьичных полос (у рода *Pseudotorellia* покровные клетки устьичных зон по форме и размерам не отличаются от таковых безустьичных зон, тогда как у рода *Tritaenia* покровные клетки устьичных зон значительно мельче и короче, чем в безустьичных зонах).

4) Строение устьичных аппаратов (у рода *Pseudotorellia* устьичные аппараты моноциклические, реже неполно амфициклические, у рода *Tritaenia* они неполно амфициклические, реже амфициклические либо моноциклические, причем все три варианта обнаруживаются на одной листовой пластинке).

По совокупности перечисленных признаков возможно достоверное разграничение этих доминирующих групп мезозойской флоры. Однако для этого необходима ревизия ранее описанных материалов.

Возможное положение мировиевых в системе хвойных на основе морфологии родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria*

Выделение *Tritaenia* и близких по морфологии родов в особое семейство Miroviaceae представляется малообоснованным, поскольку репродуктивные органы этих растений не изучены, а классификация хвойных на уровне семейств осуществляется на основании признаков репродуктивной сферы. Мы предпочитаем говорить о группе "Miroviaceae".

В литературе за мировиевыми утвердилось обозначение "*Sciadopitys*-подобные хвойные". Ныне живущий род *Sciadopitys* Siebold et Zukkarini принадлежит монотипному семейству Sciadopityaceae, обычно сближаемому с таксодиевыми, хотя существуют и другие варианты, в частности, предполагающие родственные связи между сциадопитиевыми и подокарповыми (Peirce, 1936). Еще до выделения рода *Tritaenia* остатки хвойных этого типа из нижнемеловых отложений Южного Приморья были отнесены Красиловым (1967) к ныне живущему роду *Podocarpus* L'Heritier на основании морфологии устьиц. Дж. Ватсон и Н.А. Гаррисон, в свою очередь, сопоставляют типовые экземпляры *Tritaenia linkii*, описанные ими как *Pseudotorellia linkii*,

с араукариевыми (Watson, Harrison, 1998). В связи с вышесказанным представляется целесообразным провести детальное сопоставление группы "Miroviaceae" со сциадопитиевыми, араукариевыми и подокарповыми по эпидермально-кутикулярным признакам. Для анализа использовались следующие группы признаков: 1) топография устьичных полос и их соотношение с проводящими пучками; 2) наличие и расположение смоляных ходов; 3) ориентировка и степень погруженности устьиц; 4) специализация побочных клеток и развитие венечных клеток; 5) характер кутинизации замыкающих клеток.

Сравнение с подокарповыми обнаружило много общего в эпидермальном строении с *Tritaenia* и *Oswaldheeria*, хотя есть и некоторые отличия. Такие признаки как наличие нескольких проводящих пучков, погруженные в типичном случае неполно-амфициклические устьичные аппараты, аномальные поперечные деления замыкающих клеток, распространяющиеся на побочные клетки (как у подокарповых), полярные окончания замыкающих клеток в виде ласточкиного хвоста дают основания для сопоставления *Tritaenia* с подокарповыми.

Выборочное исследование эпидермальных признаков хвойных из других семейств – тиссовых, аментотаксовых, сосновых – позволяет говорить лишь об их отдаленном сходстве с *Tritaenia* и *Oswaldheeria*. Необходимо также отметить, что у *Tritaenia glabra* и *T. striata* отсутствуют гиподермальные тяжи. Для других тритений характер сохранности не позволяет определить отсутствие или наличие гиподермальных тяжей. У *Oswaldheeria* гиподермальная ткань имеется, но она сложена довольно крупными прямоугольными клетками, не образующими гиподермальных тяжей. У современного вида *Ginkgo biloba* L. и у большинства современных хвойных (в частности, у подокарповых, араукариевых и сциадопитиевых) имеются гиподермальные тяжи. Такие тяжи не развиты у некоторых тиссовых, но при этом у них не развиты и смоляные ходы.

Детальное сопоставление по эпидермально-кутикулярным признакам и особенностям анатомии показало, что мировиевые – это хорошо обособленная группа, в целом демонстрирующая мозаичность признаков, но по ряду признаков сближаемая с подокарповыми.

Глава IV. УСЛОВИЯ НАКОПЛЕНИЯ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПЕСКИ В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ ЗАХОРОНЕНИЙ ОСТАТКОВ РАСТЕНИЙ И ПОЗВОНОЧНЫХ

Изученные отложения заполняют четыре карстовые полости в известняках каменноугольного возраста.

Рассмотрев особенности осадконакопления в изученных разрезах, мы можем проследить историю формирования тафоценозов, в которой можно выделить три фазы, отражающие смену условий осадконакопления.

Захоронения черепах и рыб относятся, преимущественно, к первой фазе. К ней же относится захоронение растительных остатков в первом слое третьего разреза. Климат был сезонно засушливым (зимневлажным) уже во время первой фазы, на что указывают ширина годичных колец в древесных фрагментах, ксероморфизм листьев, а также заморные слои в четвертом разрезе.

Во вторую фазу образовались захоронения растений в первом и втором разрезах.

В третью фазу накапливались плохо отсортированные алевритистые пески с фрагментами древесины и разрозненными костями позвоночных. Эта фаза связана, скорее всего, со значительным сокращением водоема, причиной которого могла быть усиливающаяся аридизация климата.

Комплекс позвоночных местонахождения Пески напоминает таковые из других местонахождений юрского возраста. В частности, имеется сходство с комплексами из верхней юры Монголии и Ферганской впадины. Фации Монголии, в которых встречаются подобные комплексы, рассматриваются как озерно-болотные либо лагунные, а ферганские – как фации опресненных лагун или лиманов (Несов, Казнышкин, 1985; Крупина, 1994; Ефимов, 1997).

С использованием данных Волковой (1952) и Олферьева (1986) мы предлагаем для местонахождения Пески следующую реконструкцию ландшафта. Скорее всего, это был крупный водоем, в который впадало несколько небольших рек с заболоченными верховьями. Во время засушливого периода водоем мелел, а реки частично пересыхали и распадались на цепи небольших водоемов. Перед самым началом морской келловейской трансгрессии аридизация усилилась.

Глава V. РЕКОНСТРУКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Поскольку сведения о растительности Центрально-Европейской части России и, в частности, Подмосковного региона фактически отсутствовали, нам представляется весьма важным восполнить существующий пробел.

Реконструкция жизненной формы папоротника *Stachypteris psammitica*

Пыльца кейтониевых обычно встречается в палинологических спектрах в весьма небольших количествах (Красилов, 1972). Нахождение на одном из спорангиев *Stachypteris psammitica* пятнадцати пыльцевых зерен свидетельствует о том, что синангии кейтонии с созревшей пыльцой находились в непосредственной близости от этого спорангия. В большой концентрации пыльца кейтоний была обнаружена нами также непосредственно на листьях *Sagenopteris*, что свидетельствует в пользу произрастания этого папоротника в непосредственной близости с кейтонией. Кейтонии были деревьями, о чем свидетельствуют находки их стволов (Harris, 1964). По аналогии с современным родом *Ginkgo* L. можно предположить, что они начинали продуцировать пыльцу, только когда достигали значительных размеров.

Наши исследования (Горденко, 2000) строения спорангиев *Stachypteris psammitica* подтвердили, что род *Stachypteris* относится к семейству Schizaeaceae, к которому относится и листовая лиана *Lygodium* Swartz. Фертильные части *Lygodium* по морфологии схожи с таковыми у *Stachypteris* и также обособлены от стерильной части листа. В пользу реконструкции *Stachypteris psammitica* как листовой лианы свидетельствует наличие сосудов в проводящих пучках перышек этого папоротника. Сосуды характерны в основном для покрытосеменных, но в последнее время их все чаще обнаруживают у некоторых современных папоротников и плауновидных. Было установлено, что у этих растений образование сосудов непосредственно связано с дефицитом воды (Schneider, Crolquist, 1997, 2000). Поскольку *S. psammitica* произрастал в том же местообитании, что

и влаголюбивые растения кейтонии (Красилов, 1972), водный дефицит не мог быть вызван недостатком воды в почве. По нашему мнению, он и связанное с ним появление сосудов вызваны именно тем, что этот папоротник, по-видимому, был листовой лианой.

Таким образом, мы предлагаем реконструировать *S. psammitica* как листовую лиану, взбиравшуюся по стволам кейтоний (Горденко, 2000) (рис. 2). Подчеркнем, что речь не идет об устойчивой синэкологической связи *Stachypteris* – *Caytonia* H. Thomas.

Эпидермально-кутикулярный анализ как инструмент для реконструкции условий произрастания (на примере беннеттитов)

Микроморфологические признаки обычно интересуют палеоботаников с точки зрения палеоклиматологии (Spicer, 1989; Barale, 1997), но их можно использовать и при реконструкции условий произрастания. Для классификации совокупностей этих признаков мы предлагаем термин микроморфотип – понятие, отображающее общие особенности микроструктуры эпидермиса, связанные с условиями произрастания. Он не имеет жесткой привязки к систематической классификации растений (к одному микроморфотипу можно относить не только эпидермально-кутикулярные признаки разных видов, но и разных родов, а также семейств и т. д.).

Беннеттиты – группа, удобная для микроморфологического анализа, поскольку отличается высоким разнообразием эпидермально-кутикулярных признаков. В изученном нами местонахождении имеются два ориктоценоза, отличающиеся по составу беннеттитов. Анализ микроморфологии их листьев помогает понять причину различия этих ориктоценозов.

При анализе учитываются следующие признаки: наличие или отсутствие подразделения на устьичные и безустьичные зоны; ориентировка устьичных аппаратов; степень кутинизации покровных клеток; наличие различных трихом и др. По сочетанию перечисленных выше признаков для беннеттитов из Песков выделено четыре микроморфотипа. В результате проведенного анализа установлено, что среди беннеттитов рассматриваемого местонахождения были гигрофиты (первый микроморфотип), мезофиты (второй микроморфотип) и ксерофиты (третий и четвертый микроморфотипы). Для ориктоценозов первого и второго разреза характерны беннеттиты с ксероморфными признаками, тогда как для второго – гигрофиты и мезофиты. Гигрофиты и мезофиты расселялись вдоль рек и на заболоченных низинах, а также по лесным опушкам. Ксерофиты *Ptilophyllum* и *Otozamites* были более неприхотливыми, приспособленными к более разнообразным условиям произрастания. В Подмосковном регионе они могли заселять верховые болота, а также возвышенные склоны и пустоши.

Реконструкция растительных ассоциаций и палеокатены

Общепринятую классификацию фитоценозов разработал французский ботаник Й. Браун-Бланке (1918). Эта классификация основана на присутствии в фитоценозах определенных видов растений, которые называют характерными видами. Низшей единицей классификации является ассоциация.

Реконструкция растительного покрова прошлого невозможна без реконструкции палеофитоценозов. Подробную методику реконструкции палеофитоценозов разработал Красилов (Красилов, 1971, 1972; Krassilov, 2003).

Рис. 2. Реконструкция папоротника *Stachypteris psammitica*, взбирающегося по ветви *Caytonia* (уменьшено в четыре раза).

Данная методика основана на изучении ориктоценоза с выявлением в нем автохтонной и аллохтонной составляющих, восполнении потерь информации и снятии искажения информации (Красилов, 1971). В качестве классификационных единиц палеофитоценозов Красилов принял ассоциацию, союз (формация) и класс (геофлора).

В местонахождении Пески весь растительный материал аллохтонный, а фации, представленные в разрезах, не отличаются особым разнообразием (табл. 1). Это обстоятельство налагает ограничения на применение методики реконструкции палеофитоценозов. Поэтому мы прибегли к некоторым дополнительным приемам. О заболоченности верховий рек свидетельствуют угольные пласты болотного генезиса в междуречье рек Нары и Протвы, в которых присутствуют растительные остатки (Волкова, 1952). Следовательно, в разрезах местонахождения Пески должны преобладать остатки растений, принадлежавших двум типам растительности (верховых болот и речных берегов), что также подтверждается данными микроморфологического анализа беннеттитов.

Ориктоценозы первого и второго разрезов сходны между собой как по таксономическому составу, так и по степени сохранности растительного материала. Листья с толстыми кутикулами сохранились преимущественно в виде мелкого детрита, что свидетельствует об их существенной транспортировке. Общие виды для данных ориктоценозов: *Sagenopteris rossica* sp. nov., *Otozamites paradoxus* sp. nov. и *Tritaenia glabra*. Эти растения, по-видимому, входили в одну и ту же ассоциацию. Поскольку установлена синэкологическая связь между *Sagenopteris rossica* sp. nov. и *Stachypteris psammitica*, последний также должен быть включен в эту ассоциацию. Кроме того, по данным эпидермально-кутикулярного анализа *Otozamites paradoxus* sp. nov. и *Ptilophyllum riparium* занимали сходные местообитания, и, следовательно, *P. riparium* также мог входить в нее. *Paracycas* sp., *Brachyphyllum* sp., *Marskea* sp. и *Elatocladus* sp. – по-видимому, аллохтонные элементы.

Ориктоценозы третьего разреза существенно отличаются от таковых первого и второго разрезов по таксономическому составу и степени сохранности материала. Общий вид с первым и вторым разрезами – только *Sagenopteris rossica* sp. nov. Листовые фрагменты здесь в несколько раз крупнее. Фации, к которым приурочены растительные остатки третьего разреза, более песчаные, а фрагменты принадлежат преимущественно растениям с тонкой кутикулой. Это говорит о том, что данный растительный материал испытал меньшую транспортировку, чем таковой первого разреза. Исключение составляет *Oswaldheeria* aff. *macrophylla*, которая имеет толстую кутикулу, но при этом сохранилась в виде мелких фрагментов и дисперсных кутикул. Очевидно, она является инородным элементом. Остальные растения этого ориктоценоза входили в единую ассоциацию.

На основе тафономического анализа, выявленных синэкологических связей и выделенных микроморфотипов беннеттитов мы выделяем в местонахождении Пески две растительные ассоциации:

Ассоциация *Ptilophyllo – Tritaenietum* Gordenko ass. nov.

Номенклатурный тип: местонахождение Пески, разрез № 2, слои 3, 4.

Сообщества, распространенные в верховьях рек и на верховых боло-

Таблица 1. Ориктоценозы местонахождения Пески

№ разреза	№ слоя	Мощность	Слоистость	Литологический состав слоя	Генезис	Тафоценоз	Видовой состав
№1	№9	30 см	линзо-видная	Переслаивание коричневатых алевритистых песков, белых карбонатных песков и голубоватых алевритистых глин, содержащие линзу детрита, мощностью до 15 мм, латерально замещающуюся костеносной линзой.	Отложения небольшого то ускоряющегося, то сильно замедляющегося потока.	Филло-каулоценоз. Растительные остатки преимущественно в виде детрита. Листовые фрагменты, кусочки древесины, семена, дисперсные кутикулы. Сохранность в виде фитолейм.	*Sagenopteris rossica*, *Paracycas* sp., *Ptilophyllum riparium*, *Otozamites paradoxus*, *Tritaenia glabra*, *Tritaenia* sp., *Elatocladus* sp., *Brachyphyllum* sp., *Carpolithes* sp. 2, *Carpolithes* sp. 3, *Carpolithes* sp. 4, *Carpolithes* sp. 5, *Carpolithes* sp. 6., ?*Podocarpoxylon* sp. 1
№2	№3	47 см	горизон-тальная	Глины темно-серые, с тонкими линзочками лимонита.	Отложения медленного потока	Филло-каулоценоз. Растительные остатки фрагментарные (детрит). Листовые фрагменты, кусочки древесины, дисперсные кутикулы. Сохранность в виде фитолейм.	*Stachypteris psammitica*, *Sagenopteris rossica*, *Otozamites paradoxus*, *Tritaenia glabra*
	№4	69 см	горизон-тальная	Глины черные, с прослойками лимонита.	Отложения медленного потока	Филло-каулоценоз. Растительные остатки фрагментарные (детрит). Листовые фрагменты, кусочки древесины, дисперсные кутикулы, фрагменты стерильных брактей. Сохранность в виде фитолейм.	*Sagenopteris rossica*, *Otozamites paradoxus*, *Otozamites* sp., *Williamsonia* sp., *Tritaenia glabra*
№3	№1	40 см	не выражена	Глины черные, алевритистые, с прослойками, обогащенными карбонатным материалом и светлыми песчанистыми линзами.	Отложения быстрого водного потока	Филло-каулоценоз. Крупные и мелкие листовые фрагменты, кусочки древесины, а также дисперсные кутикулы. Сохранность в виде фитолейм.	*Clathropteris* cf. *obovata*, *Selenocarpus* sp., *Cladophlebis denticulata*, *Cladophlebis* sp., *Sagenopteris rossica*, *Nilssoniopteris vittata*, *Nilssoniopteris* sp., *Anomozamites* aff. *minor*, *Tritaenia striata*, *Oswaldheeria* aff. *macrophylla*, *Cephalotaxopsis* sp., *Podocarpoxylon* sp.1
	№4	90 см	линзо-видная	Песчаники алевритистые, коричневатые, с частыми линзами кварцевых плохо окатанных песков.	Отложения небольшого водного потока	Филлоценоз. Фрагменты листьев и дисперсные кутикулы.	*Sagenopteris rossica*, *Nilssoniopteris infera*, *Anomozamites* aff. *minor*
№4	№1	150 см	горизон-тальная	Переслаивание черных глин (заморные слои) с голубоватыми карбонатными глинами.	Отложения краевой зоны сезонно мелеющего водоема	Каулоценоз. Фрагменты древесных стволов.	*Araucarioxylon* sp., Taxaceae gen. indet.
	№2	170 см	линзо-видная	Глины темные, алевритистые, с песчаными линзами, содержащими глиняные окатыши.	Отложения быстрого потока	Филло-каулоценоз. Мелкий листовой детрит, дисперсные кутикулы, семена и мелкие фрагменты древесины.	*Oswaldheeria* aff. *macrophylla*, *Carpolithes* sp.1

тах. Соответствуют среднему звену катены. Основные древесные формы – *Tritaenia glabra* и *Caytonia* (*Sagenopteris rossica* sp. nov.), кустарниковые формы – *Otozamites* sp., *O. paradoxus* sp. nov. и *Ptilophyllum riparium*, травянистые растения представляет листовая лиана *Stachypteris psammitica*. Лес, судя по наличию беннеттитов, был разреженным. Ассоциации с *Tritaenia*, как, впрочем, и с другими мировиевыми, на данный момент плохо изучены, но основная, характерная черта таких ассоциаций – низкое видовое разнообразие. Обычно листья мировиевых образуют моновидовые скопления.

Ассоциация *Nilssoniopteridi-Cephalotaxopsietum* Gordenko ass. nov.

Номенклатурный тип: местонахождение Пески, разрез № 3, слой 1.

Сообщества затопляемых пойм и низин. Соответствуют нижнему звену катены.

Древесные формы – в основном ?*Cephalotaxopsis* sp. и *Caytonia*, редко встречается *Tritaenia striata*, кустарники представлены беннеттитами *Nilssoniopteris* sp., *N. vittata*, *N. infera* sp. nov. и *Anomozamites* aff. *minor*, древовидные папоротники – *Cladophlebis* sp. и *C. denticulata*, травянистые папоротники – *Clathropteris* cf. *obovata* и *Selenocarpus* sp.

Эта ассоциация обнаруживает сходство с ассоциацией *Nilssoniopteridi – Pitiophylletum*, выделенной Красиловым (1971).

Глава VI. ЗНАЧЕНИЕ ФЛОРЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПЕСКИ ДЛЯ ПАЛЕОФИТОГЕОГРАФИИ

До настоящего времени более или менее полные данные о среднеюрской флоре центральных областей Европейской части России отсутствовали. Поэтому для данного региона оставались нерешенными некоторые вопросы палеофитогеографии.

Впервые предположение о наличии климатической зональности в мезозое высказал А.Н. Криштофович (1933). Дальнейшими исследованиями в области фитогеографии и климатической зональности юрского периода занимались отечественные палеоботаники В.Д. Принада (1944), В.А. Вахрамеев (1957, 1964, 1970, 1988, 1990), В.А. Красилов (1972, 1994; Krassilov, 2003), А.И. Киричкова и М.П. Долуденко (Киричкова, Долуденко, 1996).

Вахрамеев выделил Европейско-Синийскую, Экваториальную и Нотальную (Австральную) области. Он отождествлял фитогеографические области с климатическими поясами. Сибирско-Канадская фитогеографическая область, по его представлениям, соответствовала поясу умеренно-теплого климата, Европейско-Синийская – поясу субтропического климата Северного полушария, Экваториальная – поясу тропического климата, а Австральная – поясу субтропического климата Южного полушария (Вахрамеев, 1985). Красилов (1972) отметил, что граница между Сибирской (Сибирско-Канадской) и Индо-Европейской (Европейско-Синийской) областями на самом деле не является границей между фитохориями, поскольку по его данным между типичными сибирскими и европейскими флорами прослеживаются экотонные зоны. Наличие экотонных зон указывает именно на смену растительности, а не на смену фитохорий. Исходя из того, что, в сущности, наблюдается смена одного типа растительности другим, Красилов выделил три крупные геофлоры: геофлора с *Phoenicopsis* (соответствует

Сибирско-Канадской области), геофлора с *Cycadeoidea* (приблизительно равна Европейско-Синийской обла-сти) и геофлора с *Pentaxylon* (соответствует Экваториальной и Нотальной областям). По-видимому, смена провинций на самом деле также отражает смену типов растительности.

Граница Сибирско-Канадской и Европейско-Синийской областей по Вахрамееву (1985) (биомов умеренного летневлажного и субтропического зимневлажного климата по Красилову (Krassilov, 1972, 2003)) определяется доминированием гинкговых и чекановскиевых в первой и беннеттитов *Zamites* Brongniart, *Ptilophyllum*, *Otozamites* в сочетании с кейтониевыми и термофильными папоротниками (*Stachypteris*, *Phlebopteris* Brongniart и др.) во второй. В то время как в Азии эта граница обоснована многочисленными местонахождениями юрских растений, по Русской платформе она была проведена путем экстраполяции между ближайшими центрально-азиатскими и северо-западными европейскими местонахождениями, поскольку данные о среднеюрской флоре центральных областей России были весьма обрывочными. Ближайшие одновозрастные местонахождения, из которых были описаны остатки среднеюрских ископаемых растений – это Самарская Лука (Принада, 1927) и бассейн р. Северной Двины (Вахрамеев, 1968). Малочисленность описанных растительных остатков не позволяла выделить репрезентативный флористический комплекс, на основе которого было бы возможно определить принадлежность флоры Центральных областей России к той или иной области. Обнаружение во флоре местонахождения Пески родов-индикаторов субтропического климата (*Stachypteris*, *Ptilophyllum* и *Otozamites* в сочетании с кейтонией), на фоне отсутствия листьев гинкговых, чекановскиевых и подозамитовых, позволяет отнести флору этого местонахождения к Европейско-Синийской области и соответственно к геофлоре с *Cycadeoidea* (биому субтропического зимневлажного климата). Это определяет положение границы в данном регионе севернее 50 градуса северной широты (в современных координатах).

Сравнение с наиболее важными одновозрастными флорами из местонахождений Донбасса и Львовской области, Западная Украина (Долуденко, 1963 а, б), Прикаспийской впадины, Казахстан (Баранова, Киричкова, Зауер, 1975), Кавказа, Грузия (Делле, 1960, 1962, 1967; Сванидзе, 1960, 1961; Долуденко, 1966) и Йоркшира, Англия (Harris, 1963, 1964, 1969 а; Harris, Millington, Miller, 1974) показало, что наибольшее сходство обнаруживается с флорой Западной Украины. По-видимому, флоры Подмосковья и Западной Украины отвечают растительности одного и того же типа. В частности, сходство заключается в присутствии в этих двух флорах хвойных представителей формального семейства Miroviaceae. В батское время эти растения играли существенную роль в растительных сообществах на территории Центрально-Европейской части России, где, по-видимому, существовал достаточно большой массив суши. Южная граница ареала представителей данного семейства, появившегося в средней юре и достигшего широкого распространения в раннем мелу, не опускалась ниже 40-й параллели северной широты (в современных координатах). Некоторые мировиевые, возможно, были экологическим аналогом гинкговых, псевдоторелиевых и чекановскиевых, поскольку для них также характерно образование листовых матов. Таким об-

разом, присутствие родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria* в местонахождении Пески можно рассматривать как индикатор экотонной зоны.

Подтверждено, что граница между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской областями на территории Восточной Европы проходила не субширотно. Показано, что она находилась севернее, чем принято было считать, и отклонялась к северо-западу от нынешней 50-й параллели Северной широты (рис. 3). Экотонная зона при этом была растянутой, начинаясь в районе 40-й (?) – 50-й параллели и продолжаясь, как минимум, до 60-й.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенных нами исследований получены следующие результаты:

1. Установлен таксономический состав флоры местонахождения Пески. В отложениях этого местонахождения выявлены 34 такона, относящиеся к двум отделам высших растений – Pteridophyta и Pinophyta. Установлено шесть новых видов по листьям: папоротник из семейства Schizaeaceae – *Stachypteris psammitica*; беннеттиты из семейства Williamsoniaceae – *Otozamites paradoxus* sp. nov., *Ptilophyllum riparium* и *Nilssoniopteris infera* sp. nov., хвойные из формального семейства Miroviaceae – *Tritaenia glabra* и *T. striata*. Ранее достоверные представители рода *Tritaenia* были известны из отложений верхней юры (начиная с оксфорда) и мела Западной Европы, из средней юры Восточной Европы этот род описывается впервые.

Получены предварительные данные о флоре местонахождения Михайловский рудник, имеющего батский возраст. Определен состав флоры этого местонахождения на родовом и, отчасти, видовом уровне. Здесь установлены один род по древесине (?*Podocarpoxylon*) и четыре рода по листьям (*Pachypteris*, *Ginkgoites*, *Pagiophyllum*, и *Oswaldheeria*). Выделен новый вид – *Oswaldheeria eximia* sp. nov. Род *Oswaldheeria* впервые отмечен в среднеюрских отложениях России.

2. Впервые для Центральных областей России выделен среднеюрский палеофлористический комплекс. На основе сравнения с типовыми комплексами ярусов средней юры установлено, что данный комплекс имеет верхнебатский возраст.

3. На ископаемом материале и по литературным данным проведено исследование морфологии, микроморфологии и анатомии листьев голосеменных, относимых к формальному семейству Miroviaceae с целью уточнения его систематического положения. Впервые изучено анатомическое строение листьев родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria*, из этого семейства. Установлено, что в листовых пластинках этих растений имеется не менее двух жилок, причем количество жилок коррелирует с количеством смоляных ходов. Для систематики родов *Tritaenia* и *Oswaldheeria* использованы такие признаки, как количество проводящих пучков и их соотношение с устьичными полосами и смоляными ходами. В результате исследования особенностей морфологии и эпидермальных признаков листьев *T. linkii*, *T. scotica*, *T. glabra*, *T. striata*, *Oswaldheeria eximia sp. nov.* и *Pseudotorellia angustifolia*, а также листьев современных представителей семейств Ginkgoaceae, Podocarpaceae, Sciadopytiaceae установлено, что формальное семейство Miroviaceae (группа

"Miroviaceae") относится к хвойным, а не к гинкговым. Представителей данного формального семейства можно считать вполне обособленной группой, которая, однако, обнаруживает наибольшую степень родства с семейством Podocarpaceae.

Решена проблема разграничения листьев родов *Pseudotorellia* и *Tritaenia*. Для разграничения этих родов нами предлагаются следующие признаки: степень выраженности жилкования на поверхностях листовой пластинки; характер жилкования; степень дифференциации покровных клеток устьичных зон; строение устьичных аппаратов.

4. Установлено, что во время накопления отложений местонахождения Пески климат был сезонно засушливым.

5. Для папоротника *Stachypteris psammitica* реконструирована жизненная форма (листовая лиана) и установлена его синэкологическая связь с кейтониями.

6. На основе эпидермально-кутикулярного анализа для листьев беннеттитов из местонахождения Пески выявлены четыре микроморфотипа, отражающие условия произрастания этих растений. Первый микроморфотип соответствует условиям произрастания на сильно обводненных почвах, которые периодически могли подвергаться затоплению (пойменные и низинные условия). К нему относятся листья *Nilssoniopteris vittata* и *N. infera* sp. nov. Второй микроморфотип отвечает влажным местообитаниям на более возвышенных участках. К нему относятся листья *Nilssoniopteris* sp. и *Anomozamites* aff. *minor*. Третий демонстрирует ксероморфизм листьев и соответствует условиям произрастания на возвышенностях, в сообществах, не образующих сомкнутого полога, а также на верховых болотах. Четвертый отличается наиболее высоким ксероморфизмом и отвечает условиям произрастания на возвышенных пустошах.

7. На основе выявленных синэкологических связей, анализа условий произрастания беннеттитов и тафономического анализа реконструировано растительное сообщество местонахождения Пески. Показано, что в данном местонахождении представлены две растительные ассоциации, выделяемые нами впервые: *Ptilophyllo–Tritaenietum* ass. nov. (была распространена в верховьях рек, а также могла проникать на болота) и *Nilssoniopteridi-Cephalotaxopsietum* ass. nov. (соответствует растительности низин и затопляемых пойм). *Brachyphyllum*, *Marskea* и *Elatocladus* sp. – аллохтонные элементы, которые не удалось связать с выделенными нами ассоциациями. *Brachyphyllum* и *Marskea* – представители растительности водоразделов, не затронутых заболачиванием, тогда как *Elatocladus* sp. является элементом болотной растительности.

8. На основе сравнения флоры местонахождения Пески с близлежащими одновозрастными флорами выявлено, что палеофлористический комплекс этого местонахождения своеобразен и по составу видов не обнаруживает существенного сходства с близлежащими одновозрастными комплексами. По составу родов наибольшее сходство наблюдается с флористическим комплексом Западной Украины. В частности, в последнем присутствуют мировиевые. В среднеюрское время представители этой группы играли существенную роль в растительных сообществах на территории Центрально-Европейской

части России и еще не были распространены в Западной Европе (за исключением Северной Норвегии). Они, по-видимому, были экологическим аналогом гинкговых, псевдоторелливевых и чекановскиевых, характерных для Сибирско-Канадской области.

Для уточнения границы между зонами теплого и тепло-умеренного климата впервые использованы данные по распространению растений группы "Miroviaceae". Мы предлагаем рассматривать наличие представителей этого семейства во флористических комплексах как индикатор экотонной зоны (Горденко, 2004 г). Показано, что граница между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской областями на территории Восточной Европы проходила севернее, чем было принято считать, и отклонялась к северо-западу под острым углом к нынешней 50-й параллели северной широты.

Список опубликованных работ по теме диссертации:

1. Горденко Н.В. Новый вид *Ptilophyllum* Morris (Bennettitales) из юрского местонахождения Пески // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 126–130.
2. Горденко Н.В. О новом виде папоротника из среднеюрского местонахождения Пески (Московская область) // VII молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге. 2000. Тезисы докладов. С. 256.
3. Gordenko N.V. *Stachypteris* Pomel (Schizaeaceae, Filicales) with spores *in situ* from the Jurassic locality Peski, Moscow Region // Paleont. Journ. 2000. V. 34. Suppl. 1. P. 35–39.
4. Горденко Н.В. (в соавторстве с Алексеевым А.С., Агаджаняном А.К., Арешиным А.В. и др.). Открытие уникального местонахождения среднеюрской фауны и флоры в Подмосковье // ДАН. 2001. Т. 377. № 3. С. 359–362.
5. Gordenko N.V. Early Callovian flora of Peski, Moscow Region (some stratigraphical, paleoecological and phytogeographical aspects) // 6th European Paleobotany-Palynology Conference, Athens, 2002. Abstracts. P. 87–88.
6. Горденко Н.В. Хвойные юрского местонахождения Пески (Подмосковье) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2003. Т. 78. Вып. 1. Тезисы докладов. С. 80–81.
7. Горденко Н.В. Новые данные по палеоэкологии юрских растений местонахождения Пески (Московская область) // Сборник памяти В.А. Вахрамеева. М.: Геос, 2002. Тезисы докладов. С. 158.
8. Горденко Н. В. Ископаемые растения в батских континентальных отложениях карьера Михайловский рудник (Курская область) и граница между субтропической и умеренной зонами в Восточной Европе. // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы: конф., посвящ. 200-летию каф. высших растений МГУ. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004 а. Тезисы докладов. С. 159–160.
9. Gordenko N.V. New species of *Tritaenia* - *Oswaldheeria* group from Central Russia and their taxonomic affinities // 7th International Organization of Paleobotany conference. Bachia Blanka, Argentina. Abstracts. 2004. P. 44.
10 Горденко Н.В. Новые данные по морфологии и систематической принадлежности листьев мезозойских *Tritaenia* Mägdefrau et Rudolf и *Oswaldheeria* Bose et Manum (Miroviaceae) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Первая Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов (совместно с XLIV конференцией молодых палеонтологов МОИП). Тезисы докладов. 2004 б. С. 19–20.
11. Горденко Н.В. Новые виды и проблемы систематики рода *Tritaenia* Mägdefrau et Rudolf (Coniferales) // Палеонтол. журн. 2004 в. № 6. С. 96–105.
12. Горденко Н.В. Флора среднеюрского местонахождения Пески и ее фитогеографическое положение // V чтения памяти А.Н. Криштофовича. 2004 г. (Санкт-Петербург). Тезисы докладов. С. 18–19.

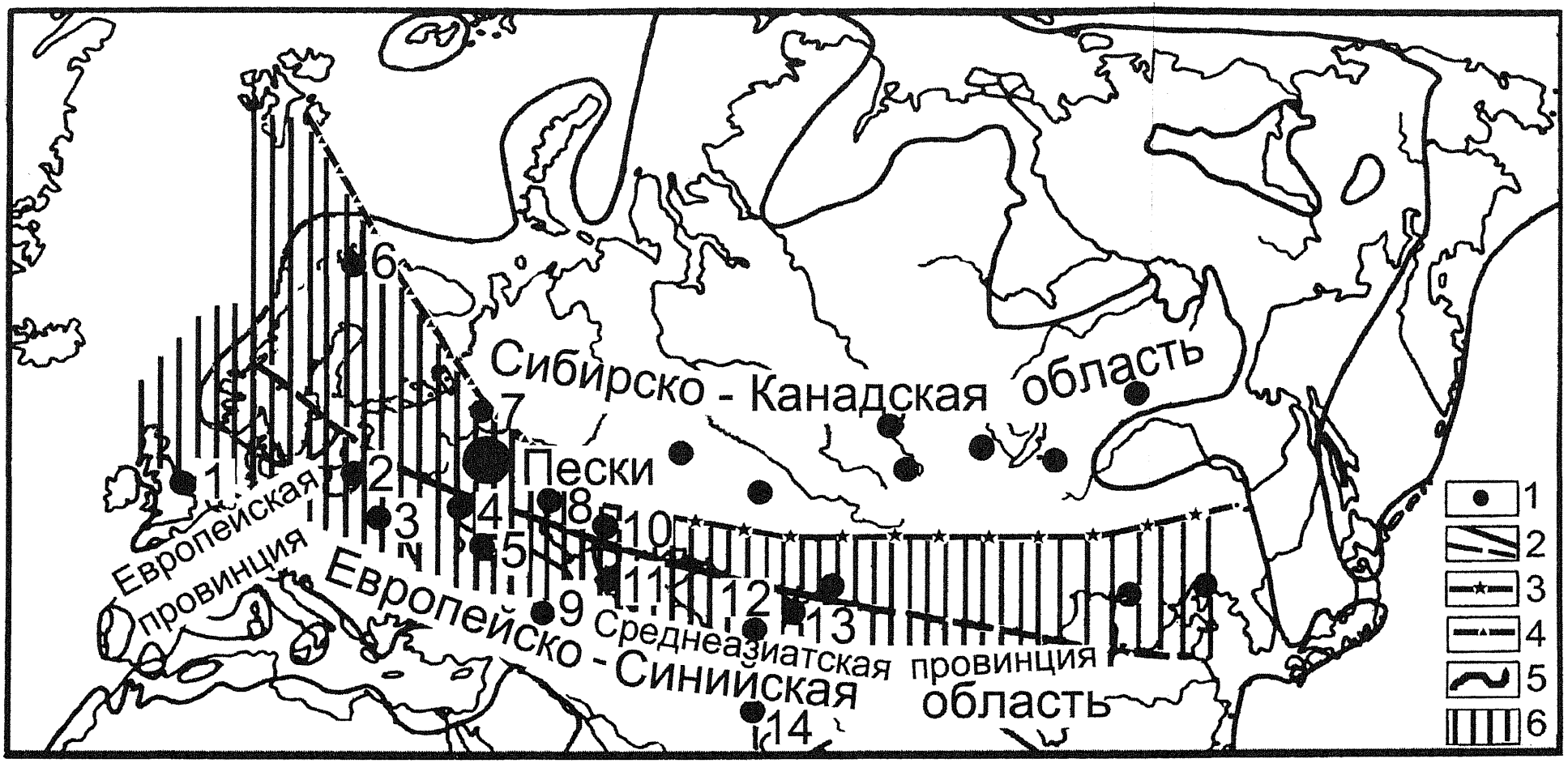


Рис. 3. Схема палеофлористического районирования Евразии в среднеюрскую эпоху (по В.А. Вахрамееву, 1957, с изменениями).

Условные обозначения: 1 – местонахождения флоры; 2 – граница между Европейско-Синийской и Сибирско-Канадской палеофлористическими областями (по Вахрамееву, 1957); 3 – граница, уточненная А.И. Киричковой и М.П. Долуденко (1996); 4 – уточненная нами граница; 5 – граница палеосуши; 6 – экотонная зона.

Цифры на схеме: 1 – Йоркшир (Англия); 2 – Польша; 3 – Западная Украина; 4 – Железногорск; 5 – Донбасс; 6 - Северная Норвегия; 7 – Вычегда; 8 – Самарская Лука; 9 – Закавказье; 10 - Север Прикаспийской впадины; 11 – Гиссарский хребет; 13 – Фан-Ягноб; 14 – Афганистан.

Тираж 100 экземпляров
Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института РАН
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 123

Ж-6782

РНБ Русский фонд

2006-4
4641