На правах рукописи

КАРАСЕВ Евгений Владимирович

СМЕНА ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В ПЕРЕХОДНОМ СТРАТИГРАФИЧЕСКОМ ИНТЕРВАЛЕ НА РУБЕЖЕ ПЕРМИ И ТРИАСА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

25.00.02. Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2009

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук, профессор
Валентин Абрамович Красилов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Алексей Владимирович Бобров (МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет)
доктор геолого-минералогических наук
Татьяна Борисовна Леонова (ПИН РАН)

Ведущая организация: Российский государственный геологоразведочный университет им. Серго Орджоникидзе, Москва

Защита состоится «25» февраля 2009 г. в «15» часов на заседании Диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу:
Москва, Профсоюзная ул., 123, конференц-зал
Факс: (495) 339-12-66
Электронная почта: admin@paleo.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33)

Автореферат разослан «24 » января 2009 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук Ю.Е. Демиденко

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа посвящена исследованию флоры из верхних флороносных слоев вятского яруса (разрез в окрестностях г. Вязники, Владимирской обл.) и основания ветлужской серии (разрез Недуброво, Вологодской обл.). Работа основана на изучении палеоботанического материала, собранного автором, и анализе предыдущих исследований по данной теме.

Актуальность темы. Граница перми и триаса относится к числу важнейших геоисторических рубежей, ознаменовавшихся массовым вымиранием наземных и морских организмов. И хотя проблема пермо-триасового вымирания всегда находилась в центре внимания палеонтологов, характер и причины произошедших событий всё еще во многом не ясны.

Проблема усугубляется тем, что возможности её анализа ограничены в силу неполноты пермо-триасовых разрезов и частых перерывов стратиграфической последовательности вблизи границы перми и триаса. Существование регионального перерыва на границе перми и триаса Русской платформы послужило одним из доводов в пользу пересмотра верхнепермских стратотипов (Yang et al., 1995; Yin et al., 2001; Jin et al., 2006). Существенным достижением отечественной геологии можно считать открытие в конце 1990-х годов практически непрерывных разрезов терминальной перми и базального триаса на территории Московской синеклизы, значительно расширяющее возможности исследования эволюции биоты на этом рубеже (Ярошенко, Лозовский, 1997; Lozovsky, 1998; Krassilov et al., 1999; Красилов и др., 2000; Lozovsky et al., 2001; Лозовский и др., 2001; Афонин, 2003; Голубев, 2004; Доклады Всероссийского совещания…, 2004; Гоманьков, 2005; Наугольных, 2006; Golubev, Sennikov, 2007).

Настоящая работа относится к одному из аспектов этой проблемы – смене макрофлористических комплексов в **переходном интервале**, включающем верхние флороносные слои вятского яруса (разрез в окрестностях г. Вязники) и основание ветлужской серии (разрез Недуброво). В литературе обозначение «**переходный интервал (слои) между пермью и триасом**» закрепилось за хроностратиграфическим интервалом (около 251,5 – 251 млн. лет), соответствующем распространению *Hindeodus praeparvus* Kozur, *Otoceras woodwardi* Griesbach и сопутствующих биостратиграфических маркеров (см. далее). Корреляция переходных слоев основана на комплексном подходе, включающем магнитостратиграфические и изотопные маркеры. Переходные слои характеризуются широким распространением «пограничных глин» смектитового состава с металлическими микросферулами и «мертвых зон» без остатков макробентоса (Jin et al., 2000, Looy et al., 2001). В пределах этого интервала происходили быстротечные перестройки морских и наземных экосистем, массовые вымирания видов, а также распространились виды с

широкой экологической амплитудой. К ним относится вид конодонтов *Hindeodus parvus* Kozur et Pjatakova, эволюционное появление которого в конце переходного интервала маркирует границу перми и триаса (Yin, Tong, 1998; Lai et al., 2001; Nicoll et al., 2002; Jiang et al., 2007).

Детального изучения макрофлоры переходного интервала и сравнения её с близковозрастными флорами до сих пор произведено не было. Данное исследование основывается на палеоботанических материалах уникальной сохранности, которые выгодно отличаются от других региональных материалов такого рода относительной полнотой стратиграфической последовательности флористических комплексов.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы - выявить и проанализировать палеофлористические изменения в переходном интервале, включающем верхние флороносные слои вятского яруса (разрезы в окрестностях г. Вязники) и основание ветлужской серии (разрез Недуброво). В этой связи были поставлены следующие задачи:

1) Определить систематический состав макро- и мезофлористических комплексов из разрезов в окрестностях г. Вязники и д. Недуброво, получить по возможности полную морфологическую и кутикулярно-эпидермальную характеристику выявленных таксонов;

2) Реконструировать процессы морфологической эволюции растений и перестройки растительных сообществ в пределах переходного интервала;

3) Проанализировать связь флорогенетических процессов с изменениями среды и климата, а также с взаимодействием растений и артропод по материалам листовых повреждений.

Научная новизна исследования. Проведено детальное исследование макро- и мезофлористических комплексов переходного интервала с применением всего арсенала современных методов палеоботанических исследований. Проанализирован систематический состав основных групп пермо-триасовой флоры - пельтаспермовых и хвойных. Выявлено шесть новых родов и семь новых видов. Впервые продемонстрирована филлокладийная природа перистых листовидных органов пельтаспермовых. Получены первые данные по анатомии пельтатных овулифоров этой группы. Показано, что в основании вязниковского горизонта происходит смена экологических доминантов, свидетельствующая о перестройке растительных сообществ, при этом пермские флористические элементы сохраняются до конца переходного интервала. Впервые на этом хроностратиграфическом уровне обнаружены комплексы листовых повреждений – мин и галлов.

Защищаемые положения.

1. В переходном интервале происходит сокращение видового разнообразия и смена доминирования, при этом некоторые пермские таксоны сохраняют значение

субдоминантов. Таксономический состав обновляется на 50-60%, при этом вымирание пермских растений частично компенсируется выдвижением новых доминирующих родов (*Vjaznikopteris* Naugolnykh, *Permophyllocladus* Karasev et Krassilov), а также иммиграцией цехштейновых видов из Центрально-Европейского региона.

2. Эволюционные процессы в переходном интервале проявляются в возникновении новых короткоживущих родов (*Dichoplanophyllum* gen. nov., *Navipelta* Karasev, *Protobeania* gen. nov.). Высокополиморфные филлокладии *Permophyllocladus* обнаруживают постепенные переходы от чешуелистных побегов к листовидным органам, напоминающим перистые листовидные органы мезозойских пельтаспермовых.

3. Предложена кутикулярно-эпидермальная характеристика семейства пельтаспермовых. Для разграничения родов этого семейства по дисперсным кутикулам намечен необходимый набор топографических и морфоструктурных кутикулярно-эпидермальных признаков.

4. Динамика устьичного индекса свидетельствует о снижении содержания CO_2 в атмосфере в конце перми с последующей тенденцией к повышению на переходном этапе.

5. Комплекс повреждений, в том числе древнейших из до сих пор известных листовых мин, свидетельствует об интенсивном развитии листового паразитизма на вязниковской стадии.

Апробация работы. Основные результаты работы докладывались на Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (2006, 2007, 2008), на четвертом Международном палеоэнтомологическом конгрессе (FossilsX3, 2007) и на VI чтениях памяти А.Н. Криштофовича (2007).

По теме диссертации опубликованы 3 статьи, в том числе 2 статьи в издании, рекомендованном ВАК, а также 7 тезисов; одна статья находится в печати.

Материалы и методы. Основой для данной работы послужил коллекционный материал из местонахождения Недуброво на р. Кичменга (Вологодская обл.), и окрестностей г. Вязники на р. Клязьма (Владимирская обл.).

Растительные остатки из местонахождения Недуброво были собраны в 1999 - 2008 годах сотрудниками лаборатории палеоботаники ПИН РАН В.А. Красиловым, С.А. Афониным, Н.В. Горденко, Н.Е. Завьяловой и автором с участием В.Р. Лозовского (РГГУ). Материал из комплекса местонахождений в окрестностях г. Вязники (Соковка, Балымотиха) был собран в течение нескольких полевых сезонов в 2004-2007 годах Афониным, А.С. Башкуевым, Горденко, Красиловым, М.В. Теклёвой, Д.Е. Щербаковым и автором. Использованы также материалы Щербакова из вятского местонахождения Аристово и собранные автором из местонахождения Вязовка (Оренбургская обл.).

Наряду с макроостатками, большей частью сохранившимися в виде фитолейм,

особое внимание уделено изучению мезофоссилий размерной категории 0,5 – 2 мм.

Обработка ископаемого материала проводилась в два этапа, включая первичную инвентаризацию, препаровку и предварительное определение растительных остатков под бинокулярным микроскопом МБС-9. Выбор дальнейшей методики зависел от сохранности исследуемого материала. Отпечатки и повреждения на листьях, связанные с жизнедеятельностью паразитических клещей и насекомых, фотографировались с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 4500, а также под микроскопом Leica MZ16 с помощью цифровой камеры Leica DFC420, затем обрабатывались с помощью программы анализа изображений Image Scope. Минерализованные растительные остатки дополнительно подвергались обработке путем микрораскопок при помощи препаровальных игл. Для изучения микроморфологии и деталей клеточного строения в сканирующем электронном микроскопе Camscan (СЭМ) поперечные и продольные сколы минерализованных фрагментов растительных остатков монтировались на предметные столики. Для некоторых минерализованных экземпляров изготавливались трансфер-препараты на лаковой пленке путём растворения вмещающей породы в концентрированной HF. Фитолеймы листьев и репродуктивных органов, а также смоляные тельца освобождались от породы путем объемной мацерации в HF. Кутикулы мацерировались по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в азотную кислоту, а затем в разбавленный раствор КОН. Затем кутикулы либо фиксировались в глицерин-желатиновой смеси на предметные стекла для изучения в световом микроскопе AXIOPLAN-2 (СМ), либо монтировались с помощью лаковой или углеродной пленки на предметные столики для изучения в СЭМ.

Изученная коллекция включает около 500 образцов (штуфов) с дисперсными кутикулами и другими мезофоссилиями из местонахождения Недуброво (колл. ПИН №4820) и около 300 образцов из местонахождений Соковка и Балымотиха (колл. ПИН № 5139, 5160). Описания топографии эпидермиса и кутикулярно-эпидермальных структур основываются на описательных работах и классификации устьичных структур, предложенной С.В. Мейеном (1965), Красиловым (1968), Дж. и Х. Андерсонами (Anderson, Anderson, 1989) и А.В. Гоманьковым (1997). Для количественного выражения сходства палеофлористических комплексов использовался коэффициент общности Жаккара (Шмидт, 1984). Расчет устьичного индекса проводился по методике, предложенной в работе Ф.И. Вудварда и Ф.А. Баззаза (Woodward, Bazzaz, 1988).

Объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и приложения. Работа изложена на 111 страницах машинописного текста. Работа содержит 12 текстовых рисунков, 5 текстовых таблиц и 38 фототаблиц. Библиография включает 169 названий, из них 103 на иностранных языках.

Благодарности. Работа выполнена в лаборатории палеоботаники

Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва. Я благодарен своему научному руководителю В.А. Красилову за ценные указания и помощь при написании диссертации, Н.В. Горденко за постоянные консультации по работе и методике исследований. Благодарю Н.В. Горденко, В.А. Красилова, Д.В. Василенко, Н.Е. Завьялову и М.В. Теклеву за помощь в проведении полевых работ. Н.В. Горденко, Н.П. Маслову, Н.Е. Завьялову, М.В. Теклеву и Л.Д. Волкову за всестороннюю помощь и дружескую поддержку. Благодарю своего первого учителя палеонтологии С.М. Синицу (ЧитГУ). Выражаю глубокую признательность Д.Е. Щербакову, А.Г. Сенникову и В.В. Буланову за предоставленный материал из местонахождений Вязники и Аристово, А.В. Гоманькову (БИН РАН) и С.В. Наугольных (ГИН РАН) за консультации по вопросам систематики пермских растений. Благодарен сотрудникам лаборатории электронной микроскопии за содействие в работе на СЭМ и сотрудникам музея им. В.И. Вернадского РАН за возможность работы с типовыми образцами. Я благодарю свою супругу Марию за моральную поддержку и помощь в подготовке работы.

ГЛАВА I. ГРАНИЦА ПЕРМИ И ТРИАСА НА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЕ В КОНТЕКСТЕ ПРОБЛЕМЫ ХРОНОСТРАТИГРАФИЧЕСКИХ СТРАТОТИПОВ

В этой главе кратко рассмотрена история исследований пермских и триасовых отложений Русской платформы, начиная с работ В.П. Амалицкого (1895 – 1914 годы). Намечены этапы в развитии представлений о ярусном и более дробном делении верхнепермских отложений региона, в изменении статуса татарского яруса и его горизонтов, в последнее время повышенного до ранга отдела и ярусов соответственно. Показано значение недавнего открытия непрерывных трансграничных разрезов для корреляции с подразделениями международной хроностратиграфической шкалы.

1.1. История изучения ископаемой флоры из отложений терминальной перми и базального триаса на территории Русской платформы

Общие закономерности перехода от палеофита к мезофиту на территории Северной Азии рассмотрены в работах Мейена (1972, 1983, 1986), Г.Н. Садовникова (Садовников, 1994, 2008; Садовников, Орлова, 1997, 1999), О.П. Ярошенко (1997). На территории Русской платформы вятскую (татариновую) флору монографически изучили Мейен и Гоманьков (Мейен, Гоманьков, 1980; Мейен, 1982; Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2002). Позднее эту флору исследовали Н.К. Есаулова (1998а, б) и Наугольных (1999, 2002). Гоманьков (2002) подразделил флоры татарского отдела (тогда яруса) Русской платформы и Приуралья на четыре флористических комплекса, среди которых в татариновой флоре различаются три - котельнический, александровский и вохомский. Вохомский

флористический комплекс соответствует наибольшему расцвету татариновой флоры и ближе к комплексам переходного интервала, чем котельнический и александровский флористические комплексы.

Фитогеографическая характеристика триасовых флор Евразии рассмотрена в работах И.А. Добрускиной (1970, 1975, 1980, 1982). Палинологические исследования проводили М.К. Кюнтцель, Ярошенко, Гоманьков и др. (Кюнтцель, 1965; Ярошенко, Лозовский, 1997; Гоманьков, Ярошенко, 1998).

Начало изучению флоры из флороносных слоев терминальной перми (разрез в окрестностях г. Вязники) и основания ветлужской серии (местонахождение Недуброво) положили Красилов, Афонин (1999, 2003, 2005), Наугольных (2005, 2006) и Гоманьков (2007), главным образом, на основе палинологического материала и предварительной обработки макрофлористических комплексов. Группа исследователей во главе с Красиловым показала, что недубровский флористический комплекс содержит элементы позднетатарской татариновой флоры Восточно-Европейской платформы, а также европейского цехштейна и туфогенных отложений Сибири (Krassilov et al., 1999b; Красилов и др., 2000; Krassilov, 2003). В недубровской пачке найдены остатки микроорганизма *Tympanicysta stoschiana* Balme, для которого была доказана водорослевая природа (Krassilov et al., 1999a; Afonin et al., 2001), что заставило отказаться от представления о катастрофическом разрушении пермской древесной растительности - «грибном эпизоде» на границе перми и триаса и выдвинуть альтернативную гипотезу, в которой вспышка водорослей объяснялась эвтрофированием пресноводных и шельфовых бассейнов в результате привноса железа с продуктами вулканической деятельности. Среди мезофоссилий были обнаружены мегаспоры *Otynisporites eotriassicus* Fuglewicz, характерные для базального триаса Центральной Европы и Северного Китая.

Афонин (2000б, 2003) изучил палинологический комплекс и провел корреляцию недубровского комплекса с пограничными пермо-триасовыми слоями Джунгарского бассейна (С-З Китай).

Местонахождение Вязники было открыто в конце 50-х годов прошлого века, откуда Б.П. Вьюшков собрал представительную коллекцию рыб, амфибий и рептилий. Вязниковский комплекс позвоночных изучали М.А. Шишкин (1990), М.Ф. Ивахненко (1997), в последнее время В.К. Голубев и А.Г. Сенников (Голубев, 2004; Сенников, 2004 б; Sennikov, Golubev, 2005; Голубев и др., 2005; Сенников, Голубев, 2007), считая его переходным от перми к триасу. Афонин (Afonin, 2005) изучил вязниковский палинологический комплекс, который содержит цехштейновые таксоны. Наугольных в серии публикаций привел предварительный состав флористического комплекса и описал несколько новых таксонов, в том числе новый род *Vjaznikopteris* (Naugolnykh, 2005;

Голубев и др., 2005; Наугольных, 2006 а, б).

Открытие вязниковского комплекса показало более сложный характер изменения флоры вблизи границы перми и триаса, чем предполагалось на основании недубровского комплекса. По-видимому, изменение флоры происходило, по крайней мере, в два этапа. Каждый из них обладал своими эволюционно-морфологическими и палеоэкологическими особенностями.

1.2. Стратиграфическое положение флороносных слоев в недубровском и вязниковском разрезах

Приводится подробное описание и таксономический состав флористических комплексов недубровского (местонахождение Недуброво) и вязниковского разрезов (местонахождения Соковка, Балымотиха).

В бортовом разрезе на р. Клязьма возле деревни Соковка основной флороносный слой, по нашим данным с учетом материалов Афонина (2005) и Наугольных (2006а, б; 2007), содержит макроостатки и мезофоссилии *Neocalamites* cf. *mansfeldicus* (Weigelt) Weigelt, *Tatarina* (*Pursongia*) *meyenii* (Naugolnykh) Karasev, *T.* cf. *conspicua* Gomankov et Meyen, 1979, *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, *Permophyllocladus polymorphus* Karasev et Krassilov, *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, *Stiphorus ovatum* Naugolnykh, *Doliostomia* sp., *Pseudovoltzia liebeana* (Geinitz) Florin, *Willsiostrobus sokovensis* sp. nov., *Dichoplanophyllum peregrinum* gen. et sp. nov., *Heterostomia papilosa* gen. et sp. nov., *Anastonervia macrostoma* gen. et sp. nov.

Среди микро-мезофоссильного материала обнаружены единичные клетки *Tympanicysta stoschiana*.

В этом местонахождении впервые для перми Русской платформы обнаружены повреждения, вызванные паразитическими артроподами (преимущественно на листьях *Vjaznikopteris*), представленные минами (самые древние из до сих пор обнаруженных свидетельств минирования листьев насекомыми), линзовидными микрогаллами и гистологическими акароцицидиями (галлами клещей).

Разрез Балымотиха содержит гравийно-песчаный слой с карбонатными стяжениями, вероятно, соответствующий границе вятских и ветлужских отложений в разрезе Глебово – Ваганово по р. Кичменга (недубровская пачка). В темноцветном слое глин методом объемной мацерации обнаружены растительные остатки, которые были отнесены к *Prynadaeopteris* sp., *Tatarina* cf. *conspicua, Tatarina* sp., *Permophyllocladus polymorphus, Phylladoderma (Aequistomia) aequalis* Meyen*, Ullmannia* cf. *frumentaria* (Schlotheim) Göppert, *Segmentostomia pitispapilla* gen. et sp. nov., *Anastonervia macrostoma* gen. et sp. nov.

Флористический комплекс из смектитовых глин недубровской пачки в основании

вохминского горизонта ветлужской серии по р. Кичменга включает следующие виды, определенные по макро- и мезофоссилиям: *Pecopteris* sp., *T. conspicua* Gomankov et Meyen, *T. rinatata* Karasev, *Permophyllocladus* sp., *Navipelta resinifera* Karasev, *Phylladoderma* sp., *Ullmannia bronni* Göppert, *Quadrocladus dvinensis* Meyen, *Q. solmsii* (Gothan et Nagalhard) Schweitzer, *Protobeania paradoxa* gen. et sp. nov., *Contiguastomia petalocitica* gen. et sp. nov., *Salpingocarpus* sp.

В комплексе мезофоссилий заметное место занимают мегаспоры *Otynisporites eotriassicus*, которые обнаруживают высокий микроморфологических признаков. Спорово-пыльцевой комплекс и комплекс мезофоссилий Недуброво, по данным Афонина (2003), близок моломскому, однако отличается преобладанием пыльцевых зерен родов *Klausipollenites* Jansonius и *Cycadopites* Wodehouse, присутствием *Otynisporites eotriassicus* и увеличением количества *Tympanicysta stoschiana*.

1.3. Соотношение вязниковского и недубровского разрезов с международным стандартом границы перми и триаса

Принимаемый в работе вариант корреляции недубровских и вязниковских отложений со стратотипическим разрезом границы перми и триаса с учетом дополнительных разрезов и всех имеющихся стратиграфических маркеров показан на таблице 1. По этому варианту вязниковский и недубровский комплексы соответствуют переходному стратиграфическому интервалу, который соответствует распространению *Hindeodus praeparvus* и *Otoceras woodwardi*. Основной вклад в изучение переходного интервала в морских пелагических отложениях и его корреляции с мелководными и неморскими отложениями по биостратиграфическим, магнитостратиграфическим и изотопным показателям внесли китайские исследователи (Jin et al., 2000; Nafi et al., 2006; Ji et al., 2007), Х. Коцур, впервые предложивший корреляцию нижней части ветлужской серии с верхним цехштейном Центральной Европы (Kozur, 1994; Kozur, Bachmann, 2006), Ю.Д. Захаров с соавторами (Захаров и др., 2001; Zakharov et al., 2006), Лозовский с соавторами (Lozovsky et al., 2001). Для континентальных и прибрежно-морских отложений основное значение для корреляции со стандартной шкалой имеют маркирующие микроостатки водорослей *Tympanicysta stoschiana* (появляются в вязниковском горизонте), мегаспор *Otynisporites eotriassicus* (обычны в недубровском комплексе), палинологическая последовательность видов спор *Lundbladispora* Balme и пыльцевых зерен *Lunatisporites* Leschik, а также частично перекрывающиеся зоны по позвоночным *Dicynodon* Owen (остатки, относимые к этому роду, найдены в моломских отложениях ниже вязниковских слоев) и *Lystrosaurus* Cope (остатки, относимые к этому роду, обнаружены в асташихинской пачке выше недубровских слоев). Тупилакозавры вохминского горизонта ветлужской серии известны из отложений

Таблица 1. Принимаемый в работе вариант корреляции недубровских и вязниковских отложений со стратотипическим разрезом границы перми и триаса

Международная стратиграфическая шкала, 2004			Общая стратиграфическая шкала для Бореальных регионов России, 2006			Региональные биостратиграфические подразделения (зоны, слои с фауной, палинологические комплексы) Московской синеклизы				Континентальные разрезы			Континентальные маркеры (Lozovsky et al., 2001)			Зоны по морским беспозвоночным	
Система	Отдел	Ярус	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Остракоды (Молостовская, 1999; Мишина,1969)	Тетраподы (Голубев, 2004)	Палинокомплексы (Афонин, 2002; Гоманьков, 2004)	Московская синеклиза (Лозовский и др., 2001 Лозовский, Кухтинов, 2007)	Германский бассейн (Kozur, Bachmann, 2005; Kozur, Menning et al., 2006)		Водоросли	Мегаспоры	Рептилии	Аммониты (Zakharov et al., 2005)	Конодонты (Nafi et al., 2000)
Триасовая			Индский	Ветлужский		Вохминский	*Darwinula mera - Gerdalia variabilis*	*Tupilakosaurus*	*Striatoabieites richteri Klausipollenites schaubergeri*	Асташихинская	Нижний пёстрый песчаник	Калвёрде		*Otynisporites eotriassicus*	*Lystrosaurus*		*Hindeodus parvus*
Пермская	Лопинский	Чансинский	Татарский	Вятский	Верхний				*Cycadopites* sp. *Klausipollenites schaubergeri*	Недубровская	Цехштейн	В. Фульда	*Tympanicysta*			*Otoceras boreale* *Pleur. occidentale*	*Hindeodus praeparvus - Clarkinia meichanensis*
						Вязниковский	Не выделены	*Archosaurus rossicus*	*Alisporites splendens*	Вязниковская		Н. Фульда			*Dicinodon*	*Paratirolites kittii*	*Clarkinia changsingensis yuni - Hindeodus typicalis/ latidentatus*
							Wjatkellina fragiloides-Suchonella typica	*Scutosaurus karpinskii* *Chroniosuchus paradoxus*	*Vittatina connectivalis* *Cedripites priscus*	Луптюгская		Фризланд					
					Нижний		*Wjatkellina fragilina-Dvinella cyrta*	*Jarilinus mirabilis*									
								Chroniosaurus levis	*Scutasporites* sp. *Vesicaspora aerifera*	Замошниковская							

Восточной Гренландии, относимых к низам индского яруса (Shishkin et al., 2006), а также из верхнепермских отложений Франции (Werneburg et al., 2007).

ГЛАВА II. АНАЛИЗ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА

2.1. Особенности флористических комплексов переходного интервала

Недубровский и вязниковский комплексы относятся к числу олигодоминантных. Доминантами вязниковского комплекса являются появляющиеся виды *Vjaznikopteris rigida* и *Permophyllocladus polymorphus*. В качестве субдоминантов выступают переходящие виды *Tatarina conspicua* и *T. meyenii.* На недубровском этапе на первый план выдвигаются цехштейновые элементы, представленные листьями *Quadrocladus solmsii, Ullmannia bronnii* и мегаспорами *Otynisporites eotriassicus*, существенную роль играют позднепермский элемент татариновой флоры *T. conspicua* и новый вид переходного интервала *T. rinatata*.

2.1.1. Таксономическое разнообразие

Сравнение вязниковского и недубровского комплексов с вохомским комплексом татариновой флоры Русской платформы (Гоманьков, 2002) и флористическим комплексом терминальной перми Центральной Европы (Мейен, 1971; Schweitzer, 1986) произведено путем расчета коэффициента флористического сходства (коэффициента Жаккара, K_i):

$$K_j = \frac{c}{a + b - c} \times 100 \quad ;$$

где *a* - число видов в первом из сравниваемых комплексов; *b* - число видов во втором комплексе; *c* - число общих для обоих комплексов видов. Для идентичных комплексов K_i = 100%, для абсолютно несходных K_i = 0%.

Максимальные значения коэффициента сходства отмечаются для вязниковского и недубровского комплексов (24% на родовом уровне и 14% на видовом), что подтверждает их преемственность в пределах переходного интервала и обособленность от предшествующих вятских комплексов. Сравнение переходных комплексов по отдельности с комплексами татариновой и цехштейновой флор показало, что вязниковский комплекс на родовом уровне ближе к комплексу татариновой флоры, а на видовом - к комплексу цехштейновой флоры. Недубровский комплекс, как на родовом, так и на видовом уровне, ближе к цехштейновому (таблица 2). Различная степень сходства с татариновой и цехштейновой флорами указывает на последовательные стадии развития флоры на границе перми и триаса.

Мы рассматриваем вязниковский и недубровский комплексы как последовательные стадии флорогенеза на рубеже перми и триаса, имеющие общие особенности, и в то же время отражающие динамику изменений в течение относительно короткого временного

Таблица 2. Значения коэффициента сходства (к. Жаккара) для флористических комплексов переходного интервала (недубровский, вязниковский) и близких позднепермских (вохомского и цехштейнового) флористического комплексов.

Флористические комплексы	коэффициент Жаккара					
	для видов			для родов		
	Вохомский	Цехштейновый	Вязниковский	Вохомский	Цехштейновый	Вязниковский
Недубровский	3,7	12,0	**13,6**	8,9	13,6	**23,8**
Вязниковский	3,3	10	-	17,0	16,7	-

интервала.

Анализ таксономического состава исследуемых комплексов (таблица 3) показал, что в их состав входят три компонента: (1) **переходящие пермские таксоны** – роды и виды, известные из позднепермского (вохомского) флористического комплекса Русской платформы; (2) **иммигранты** - компоненты позднепермской флоры Центрально-Европейского региона, ранее не обнаруженные на территории Московской синеклизы; (3) **появляющиеся таксоны** - новые роды и виды, главным образом, пельтаспермовых.

2.1.2. Переходящие пермские таксоны

Участие флористических элементов, переходящих из вохомского комплекса, было обнаружено уже на начальной стадии изучения недубровского комплекса (Krassilov et al., 1999b; Красилов и др., 2000). В вязниковском комплексе переходящие пермские таксоны представлены на родовом уровне *Prynadaeopteris* Radczhenko, *Peltaspermum* Harris, *Stiphorus* Meyen, *Tatarina* Meyen, *Permophyllocladus, Phylladoderma* (*Aequistomia* Meyen) Zalessky, *Doliostomia* Meyen; на видовом уровне только *T. conspicua* и *P. (A.) aequalis* Meyen.

В недубровском комплексе эти соотношения выглядят уже иначе: на родовом уровне обнаружено четыре переходящих рода - *Tatarina*, *Permophyllocladus, Phylladoderma* (*Aequistomia*) и *Quadrocladus*, на видовом - *T. conspicua*, *P. (A.) aequalis* Meyen, *Q. dvinensis*. Вид *T. conspicua*, общий для вятского, вязниковского и недубровского комплексов, во всех трех относится к числу обычных. Изменения на рубеже перми и триаса, по-видимому, мало отразились на этом устойчивом к внешним воздействиям полиморфном виде.

2.1.3. Иммигранты

В вязниковском и недубровском комплексах играют заметную роль виды, известные из терминальной перми Центральной Европы, но не встреченные в позднепермских

	Система	Пермская			Триасовая	
	Отдел	Татарский	Переходный интервал (слои)		Нижний	
	Ярус	Вятский			Ветлужский	
	Горизонт				Вохминский	Рыбинский
	Флористические комплексы	Вохомский	Вязниковский	Недубровский		
Представители татариновой флоры	*Lepidophylloides*	*L. delicate*				
	Phyllopitys	*P.* sp.				
	Paracalamites	*P.* sp.				
	Fefilopteris	*F. pilosa*				
	Enigmodiscus	*E. multistriatus*				
	Hastipellis	*H. dvinensis*				
	Arisada	*A. densa*				
	Umbellaphyllites	*U.* sp.				
	Pursongia	*P. angustifolia* *P. beloussovae*				
	Rhipidopsis	*R. ginkgoides*				
	Rhaphidopteris	*R. kiuntzelae* *R. antique*				
	Kirjamkenia	*K. permiensis*				
	Geinitzia	*G. subangarica* *G. SVM-1*				
	Sashinia	*S. aristovensis*				
	Permotheca	*P. striatifera* *P. vesicaspoioides* *P. vittatinifera*				
Переходящие таксоны	*Pecopteris*	*P.* sp. *AVG-1*		*P.* sp.		
	Doliostomia	*D. krassilovi*	?			
	Phylladoderma	*P. annulata* *P. tatarica* *P. aequalis*	*P. aequalis*	*P.* sp.		
	Tatarina	*T. olfereevii* *T. raristomata* *T. mira* *T. pinnata* *T. conspicua*	*T. conspicua* *T. meyenii*	*T. conspicua* *T. rinatata*		
	Permophyllocladus	*P. (L.) arhaica*	*P. polymorphus*	*P.* sp.		
	Peltaspermopsis / Peltaspermum	*P. buevichiae*	*P. capitatum*			
	Stiphorus	*S. biseriatus*	*S. ovatum*			
Иммигранты	*Neocalamites*	*N.* sp.	*N. cf. mansfeldicus*			*N.* sp
	Quadrocladus	*Q. dvinensis* *Q. borealis*	?	*Q. dvinensis* *Q. solmsii*		
	Ullmannia		*U. cf. frumentaria*	*U. bronnii*		
	Pseudovoltzia		*P. liebeana*	*P. cf. liebeana*		
	Willsiostrobus		*W. socovensis*			
Появляющиеся	*Vjaznikopteris*		*V. rigida*			
	Dichoplanophyllum		*D. peregrinum*			
	Contiguastomia		*C. petalocitica*			
	Heterostoma		*H. papilosa*			
	Anastonervia		*A. macrostoma*			
	Segmentostomia		*S. pitispapilla*			
	Navipelta			*N. resinifera*		
	Protobeania			*P. paradoxa*		
Триасовые таксоны	*Sphenobaiera*					*S.* sp.
	Elatocladus					*E.* sp.
	Pleuromeia					*P. rossica*

Таблица. 3. Распределение родов и видов высших растений в пограничных отложениях перми и триаса Московской синеклизы (вохомский и рыбинский флористические комплексы приведены по данным Гоманькова (1998, 2002)).

комплексах Русской платформы. В вязниковском комплексе Наугольных (2005, 2006а,б), отмечены два иммигрирующих из цехштейна вида: *Neocalamites* cf. *mansfeldicus* и *Ullmannia* cf. *frumentaria*. В данной работе определен еще один типичный представитель цехштейновой флоры *Pseudovoltzia liebeana*.

Вид *Ullmannia* cf. *frumentaria* представлен несколькими дисперсными кутикулами, а *P. liebeana* – единственным листом хорошей сохранности с характерными для этого рода кутикулярно-эпидермальными признаками.

В недубровском комплексе обнаружены хвойные видов *Ullmannia bronnii*, *Quadrocladus solmsii*, *Pseudovoltzia liebeana*, все они входят в состав цехштейнового комплекса.

Появление мигрантов из Центральной Европы, по-видимому, объяснялось двумя обстоятельствами: выравниванием климатических условий и нарушением устойчивых вятских растительных сообществ с появлением свободных экологических ниш. Таксономическое разнообразие иммигрантов несколько возрастает от вязниковского комплекса к недубровскому.

2.1.4. Появляющиеся таксоны

К числу впервые появляющихся в вязниковском комплексе относятся представленные листовым материалом *Vjaznikopteris rigida*, *Tatarina (Pursongia) meyenii, Permophyllocladus polymorphus*, *Dichoplanophyllum peregrinum* gen. et sp. nov., *Heterostomia pilosa* gen. et sp. nov. и остатками репродуктивных органов *Peltaspermum capitatum*, *Stiphorus ovatum*, *Willsiostrobus sokovensis* sp. nov., а также установленные по дисперсным кутикулам *A. macrostoma* gen. et sp. nov. и Segmentostomia pitispapilla gen. et sp. nov. Вязниковские представители пермских родов *Tatarina, Permophyllocladus, Stiphorus, Peltaspermum*, вероятно, происходят от вятских представителей тех же родов, свидетельствуя о видообразовании в вязниковское время. Новые роды *Vjaznikopteris* и *Dichoplanophyllum* могли произойти в результате автохтонного развития пока неустановленных вятских предшественников или возникнуть в процессе миграции. При этом род *Vjaznikopteris* ограничен в своем распространении вязниковским комплексом, где играет доминирующую роль. Именно появляющиеся и иммигрирующие таксоны определяют облик этого комплекса и позволяют говорить об особом этапе флорогенеза.

Ни один из этих родов не известен в триасе, но *Permophyllocladus*, возможно, филогенетически связан с мезозойскими пельтаспермовыми *Lepidopteris* Schimper. Листья рода *Vjaznikopteris* сходны по морфологии перышек и кутикулярно-эпидермальному строению с палеозойскими родами *Supaia* White и *Compsopteris* Zalessky. Новый род *Dichoplanophyllum* gen. nov. представляет редкий морфотип,

сопоставимый по неравнодихотомическому расчленению листовой пластинки на длинные линейные сегменты и кутикулярным признакам с мезозойскими лептостробовыми (чекановскиевыми), для которых типичен такой характер расчленения, в отличие от равнодихотомического у гинкговых. Характерные черты кутикулярно-эпидермального строения заключаются в развитии однорядных интеркостальных устьичных зон и актиноцитном - петалоцитном расположении побочных клеток, наблюдаемом как у пельтаспермовых, так и у лептостробовых.

Все эти появляющиеся таксоны были короткоживущими. Таким образом, переходный характер вязниковского комплекса определяется также появлением родов, которые в филогенетическом смысле переходны между пермскими и мезозойскими группами голосеменных и, предположительно, могут быть отнесены к числу предковых морфотипов мезозойских пельтаспермовых и лептостробовых.

В недубровском комплексе листья вида *Tatarina rinatata* и овулифоры *Navipelta* представляют собой морфологические вариации на тему пермских пельтаспермовых. Причем щитки *Navipelta* характеризуются гипертрофированным развитием секреторной системы. В то же время, новый род *Protobeania* gen. nov. свидетельствует о развитии, хотя и в меньшем масштабе, макроэволюционных процессов, которые отмечались на вязниковском уровне. Это новый тип семенных структур, сопоставимый с палеозойскими мегаспорофиллами типа *Autunia* Krasser или в большей степени с семенным стробилом мезозозойских цикадофитов рода *Beania* Carruthers (Harris, 1932b), из группы нилссониевых (Nilssoniales).

2.2. Динамика и направленность развития переходных пермо-триасовых комплексов

Переходный характер вязниковского и недубровского комплексов определяется развитием своеобразных короткоживущих родов, свойственных только этим комплексам. В сравнении с обычными пермскими морфотипами эти новые появляющиеся морфотипы обладают признаками, указывающими на возможные филогенетические связи с основными группами мезозойских голосеменных.

Наряду с сокращением таксономического разнообразия, вязниковский и недубровский комплексы демонстрируют следующие компенсационные процессы:

а) возникновение высокополиморфных таксонов родового таксономического ранга и короткоживущих таксонов с неизвестной в пермских комплексах морфологией (*Dichoplanophyllum* gen. nov., *Protobeania* gen. nov.) или стоматографией (*Heterostomia* gen. nov., *Contiguastomia* gen. nov.).

б) диверсификация таксонов, переходящих из вятских комплексов, с появлением характерных для переходного этапа видов (*Tatarina (Pursongia) meyenii*, *T. rinatata*).

в) иммиграция из смежного Центрально-Европейского региона (*Pseudovoltzia liebeana*, *Ullmannia bronni)*.

Хотя эти процессы наблюдались на каждом из выделенных этапов, макроэволюционные события особенно характерны для вязниковского этапа. В ходе компенсационных процессов происходило изменение экологического статуса видов и смена доминирующих таксонов.

Причины намечающихся эволюционных тенденций не всегда удается однозначно определить, и в ряде случаев они, по-видимому, объясняются совместным действием нескольких факторов. Высокие темпы макроэволюционных преобразований связаны с сокращением биологического разнообразия и ослаблением стабилизирующего отбора в наземных экосистемах (Красилов, 1986). На вязниковском этапе преобразования, скорее всего, обусловлены именно этими факторами, а также интенсивным взаимодействием паразитических артропод и растений.

ГЛАВА III. ПРОЦЕССЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ПЕЛЬТАСПЕРМОВЫХ

Рассмотрены свидетельства морфологической эволюции органов растений. Обсуждаются преобразования вегетативных и генеративных органов на примере филлокладиев рода *Permophyllocladus* из вязниковских отложений и овулифоров *Navipelta* из недубровских отложений.

3.1. Морфогенетические преобразования побегов и листовидных органов

Процессы морфологической эволюции в переходном интервале между пермью и триасом демонстрируют впервые описанные для флор этого возраста филлокладии - прямое свидетельство филлокладийной природы листа у доминирующей группы пермских голосеменных – пельтаспермовых. В то время как у *Permophyllocladus* исходный побег с чешуевидными листьями еще не утратил свою морфологическую определенность, обнаруживая последовательные стадии слияния, дорзивентральной дифференциации и листовидности, у более продвинутых родов (*Lepidopteris*) следы филлодийного происхождения листьев сохранились лишь в виде стержневых чешуек или полностью стерлись.

Наши данные показывают, что пермские голосеменные с мелколистными ветвящимися побегами («хвойные») и крупными перистыми листьями («птеридоспермы») могли принадлежать одной естественной группе растений, что подтверждается как описанными в настоящей работе переходными формами филлокладиев, так и сходством кутикулярно-эпидермальных признаков.

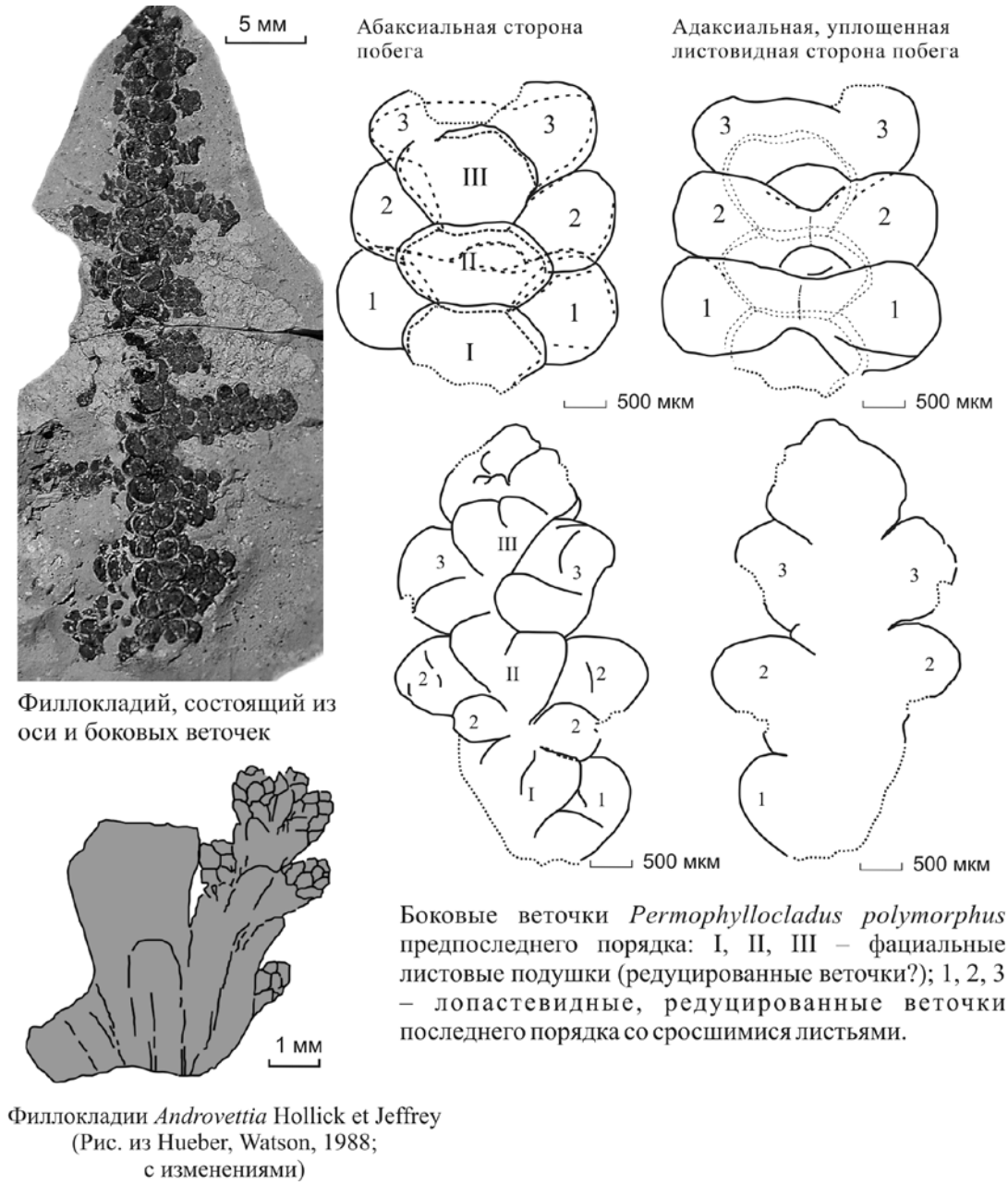

Рис. 1. Различная направленность морфогенетических процессов, формирующих филлокладии рода Permophyllocladus Karasev et Krassilov и рода Androvettia.

Процесс филлокладизации у пельтаспермовых и конифероидов, по-видимому, имел различную направленность. У первых слияние листьев шло от конечных веточек к ветвям низших порядков, у вторых – в обратном направлении (рис. 1), хотя возможно сочетание того и другого модусов (Hueber, Watson, 1988).

3.2. Морфогенетические преобразования семеносных органов пельтаспермовых и новые данные по их анатомическому строению

В континентальных пермо-триасовых отложениях местонахождения Недуброво обнаружены своеобразные билатеральные семеносные органы пельтаспермовых, которые были описаны как новый род *Navipelta* (Karasev, 2009 в печати) (рис. 2 *а, б*). Пельтатные

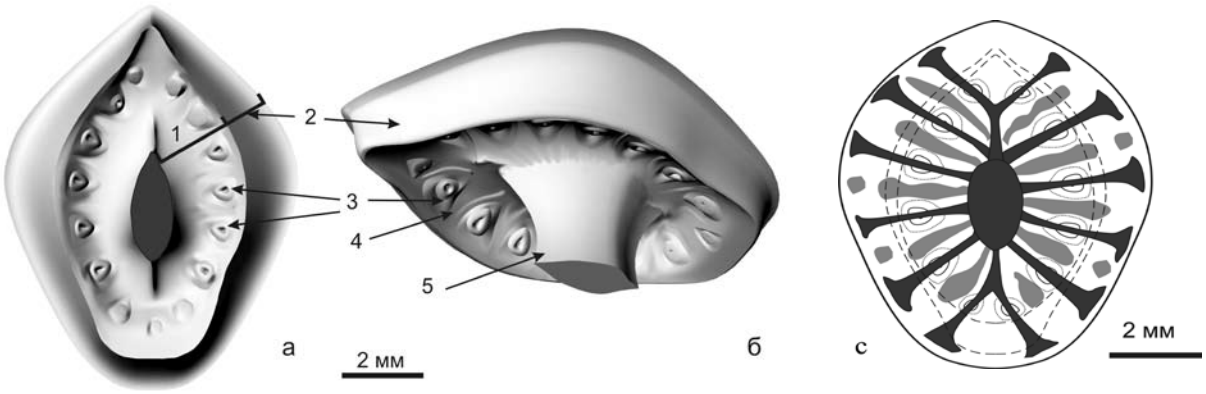

Рис. 2. *Navipelta resinifera*. Слева: реконструкция семеносных органов: а – щиток с адаксиальной стороны; б – щиток вполоборота. 1 - кольцеобразная выемка, 2 – окаймление щитка; 3 - семенные рубцы; 4 - борозды между семенными рубцами; 5 - ножка щитка. с - схема ветвления проводящих пучков и расположения секреторных вместилищ. Темносерым показаны проводящие пучки, светло серым – секреторные вместилища, точечным пунктиром – семенные рубцы, прерывистой линией – кольцеобразная выемка.

овулифоры *Navipelta resinifera* встречены только в разрозненном состоянии. Практически у всех щитков в месте прикрепления ножки имеется ровная поверхность, которая может указывать на наличие отделительного слоя. Г.Дж. Реталляк и Д.Л. Дилчер (Retallack, Dilcher, 1988) предположили, что семеносные органы *Autunia* (*Peltaspermum*) *thomasii* (Harris) Kerp могли иметь отделительный слой и распространяться течением по воде. По-видимому, овулифоры *Navipelta* могли распространяться сходным образом. Возможно, с этим связана лодочковидная форма щитка. Ромбические или эллиптические очертания щитков, притупленные с одного конца и приостренные с другого, предположительно связаны с их тесным расположением на оси стробила.

Хорошая сохранность овулифоров *Navipelta* позволила получить первые данные об анатомическом строении семеносных органов пельтаспермовых. Показано, что проводящие пучки щитков отходят от ножки и до трёх раз дистально ветвятся. Вокруг проводящих пучков наблюдается хорошо развитая трансфузионная ткань. Установлено, что у овулифоров имелась система радиально расположенных секреторных каналов, расширяющихся в обширные секреторные полости (рис. 2 *б*).

Билатеральные щитки рода *Navipelta* с их ветвящимися проводящими пучками и пельтатной организацией могли быть связующим звеном между непельтатными билатерально симметричными и пельтатными радиально симметричными органами пельтаспермовых.

ГЛАВА IV. ДИАГНОСТИКА ЛИСТЬЕВ ПЕЛЬТАСПЕРМОВЫХ ПО

МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИМ И СТОМАТОГРАФИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

4.1. Общая кутикулярно-эпидермальная характеристика пельтаспермовых

В местонахождениях Недуброво и Соковка встречены многочисленные дисперсные листовые кутикулы, от точной диагностики которых во многом зависят остальные результаты палеоботанического исследования. Преобладают среди них кутикулы пельтаспермовых, которые и явились предметом специального исследования. При отсутствии данных по морфологии диагностировать пельтаспермовые проблематично. В этой связи возникла задача вычленения комплекса необходимых и достаточных признаков, которые позволили бы разграничивать таксоны пельтаспермовых на родовом уровне.

В коллекции из Вязников и Недуброво имеется три рода пельтаспермовых (*Tatarina*, *Permophyllocladus* и *Vjaznikopteris*), которые легко различимы по морфологическим признакам. Однако, в строении устьичных аппаратов и покровных клеток у них много общего, и в то же время многие признаки очень изменчивы. Тем не менее, в результате анализа для каждого рода удалось получить набор наиболее характерных кутикулярно-эпидермальных признаков:

(1) Род *Tatarina*: Устьица моноцикличные, неполно ди- или трицикличные. Неправильный контур устьичных аппаратов, образованный дистальными стенками побочных клеток. Развитые проксимальные папиллы на побочных клетках. Тип кутинизации замыкающих клеток бобовидный с выраженными полярными выростами. Хотя эти признаки встречаются как у *Permophyllocladus*, так и у *Vjaznikopteris*, они являются наиболее типичными для кутикул рода *Tatarina*.

(2) Род *Permophyllocladus*: Покровные клетки изогональные, с прямыми антиклинальными стенками. Устьичные аппараты моноциклические, кольцо Флорина хорошо развито, замыкающие клетки мелкие.

(3) Род *Vjaznikopteris*: Замыкающие клетки с бабочковидным типом кутинизации. Кольцо Флорина не выражено, папиллы на побочных клетках развиты слабо, устьичные аппараты полициклические.

Для того чтобы получить представление, насколько сильно перекрываются кутикулярно-эпидермальные признаки родов и видов пельтаспермовых, была вычислена частота встречаемости кутикулярно-эпидермальных признаков у позднепермских и триасовых пельтаспермовых.

Анализ собственных данных по трем родам пельтаспермовых и обзор частоты встречаемости кутикулярно-эпидермальных признаков по опубликованным данным показали, что при определении дисперсных листовых кутикул пельтаспермовых более высокий таксономический вес имеют наличие или отсутствие устьичных и безустьичных

зон, топография устьиц и покровных клеток. Из признаков, характеризующих строение устьичного аппарата, большее значение имеют степень погруженности замыкающих клеток и тип кутинизации побочных клеток, а также контур устьичного аппарата. Степень развитости папилл, размеры покровных клеток, кутикулярные шипы имеют гораздо меньшее значение для определения таксонов.

4.2. Искусственная классификация дисперсных кутикул

Попытки повысить ценность дисперсных кутикул как исследовательских объектов путем формальной классификации предпринимались неоднократно (Мейен, 1965; Красилов, 1968; Roselt, Schneider, 1969; Oldham, 1976; Kovach, Dilcher, 1984; Гоманьков, 1997; Tewari, Agarwal, 2001; Pole, 2007). В 1965 г. Мейен для дисперсных кутикул неизвестной систематической принадлежности предложил использовать искусственную систему и ввести независимую бинарную номенклатуру. Этот подход получил довольно широкое распространение. Однако, как справедливо отметил Гоманьков (1997), несмотря на формальный статус родов и видов дисперсных кутикул, они охраняются Международным кодексом ботанической номенклатуры и практически используются на равных правах с «естественными» таксонами. Очевидно, что формальные таксоны дисперсных кутикул несопоставимы с «естественными» родами и видами, поэтому использовать названия «естественных» родов и видов при выделении новых таксонов по дисперсным кутикулам надо с осторожностью.

В работе предлагается для дисперсных кутикул, которые можно отнести к «естественным» видам и родам, использовать родовые названия в открытой номенклатуре. Для остальных кутикул хорошей сохранности, но не сопоставимых с «естественными» таксонами, предлагается использовать искусственную классификацию и формальные таксоны. Такой подход предотвратит уравнивание с более полно охарактеризованными таксонами. Подобные варианты искусственных систем предложены несколькими зарубежными исследователями (наиболее известна система, предложенная Г. Розелтом и В. Шнайдером), а затем усовершенствованы В. Ковачем и Д. Дильчером (Roselt, Schneider, 1969; Kovach, Dilcher, 1984).

Поскольку структурные кутикулярно-эпидермальные признаки очень изменчивы, использование отдельных единичных признаков в качестве родовых приводит к выделению неоправданного числа новых таксонов. Анализ кутикулярно-эпидермальных признаков основных родов по литературным данным и имеющемуся материалу по нескольким родам пельтаспермовых показал, что определение родов по дисперсным кутикулам возможно при условии, что имеется необходимый набор топографических и структурных признаков эпидермиса.

ГЛАВА V. ПРИЗНАКИ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ПЕРЕХОДНОМ ИНТЕРВАЛЕ

Проблема климатических изменений и их роли в перестройке морских и наземных экосистем на рубеже перми и триаса в настоящее время относится к числу остро дискуссионных. Ряд исследователей считает, что существенных климатических изменений на этом уровне не происходило (Looy et al., 2001). Другие усматривают роль климата в широком распространении толерантных видов (Kozur, 1998). Изотопные данные противоречивы, но по последним оценкам указывают на относительно низкий температурный интервал возле пермо-триасовой границы (Zakharov et al., 2006). Красилов (2000) высказал предположение о похолодании на рубеже перми и триаса, основываясь на палеофитогеографических данных и увеличении таксономического разнообразия хвойных вблизи границы перми и триаса.

Основные доминирующие группы позднепермских растительных сообществ - это пельтаспермовые и хвойные. Соотношение пельтаспермовых (относительно термофильная группа) и хвойных (умеренная группа) в последовательных палеофлористических комплексах вятского яруса, вязниковских и недубровских слоев имеет определенное отношение к этой проблеме. На вятском этапе (вохомский флористический комплекс) доля видов хвойных составляет 24% относительно общего числа видов птеридоспермов и хвойных. На вязниковском этапе это соотношение несколько изменяется в сторону хвойных и составляет 27%. Наиболее заметное перераспределение групп происходит на недубровском этапе, где видовое разнообразие хвойных наиболее высоко (доля видов хвойных 40%).

Выдвижение хвойных в качестве основных доминатов растительных тафоценозов, по-видимому, является особенностью терминальных сообществ верхней перми – базального триаса. Так, резкое преобладание хвойных отмечено в чансинском ярусе Лайбинского разреза Южного Китая, в сообществах цехштейнового типа (где хвойные составляют 66%) и др. (Schweitzer, 1986; Wang, 1996; Krassilov, 2000, 2001).

В последнее время большое внимание уделяется использованию кутикулярно-эпидермальных признаков для определения параметров внешней среды (McElwain, Chaloner, 1996; Retallack, 2001; Royer, 2001; Uhl, Kerp, 2005; Wagner et al., 2005; Vording, Kerp, 2008). Особенно важным показателем является устьичный индекс (процентное отношение числа устьиц к числу клеток и устьиц на единицу площади листа), отражающий изменение фотосинтетических процессов в связи с содержанием CO_2 в атмосфере. Наиболее показательны данные, полученные для птеридоспермов переходящих видов *Tatarina conspicua* и *Permophyllocladus polymorphus* из вязниковских и недубровских отложений. В работе приведены полученные значения устьичных индексов для этих

видов. Вид *Lepidopteris (Peltaspermum) martinsii,* наиболее близкий к *Permophyllocladus polymorphus*, принят нами как позднепермский аналог *Permophyllocladus.* Реталляк (Retallack, 2001, 2002) получил значения устьичного индекса для пермских и триасовых птеридоспермов, включая виды *Tatarina conspicua* и *Lepidopteris (Peltaspermum) martinsii*. Позднее Б. Вординг и Х. Керп уточнили данные Реталляка по устьичному индексу для вида *L. (P.) martinsii* (Vording, Kerp, 2008). Учитывая данные этих исследователей, можно проследить тенденцию к понижению устьичных индексов этих видов пельтаспермовых на переходном интервале, что указывает на повышение концентрации CO_2 в атмосфере на протяжении этого времени (см. рис. 3).

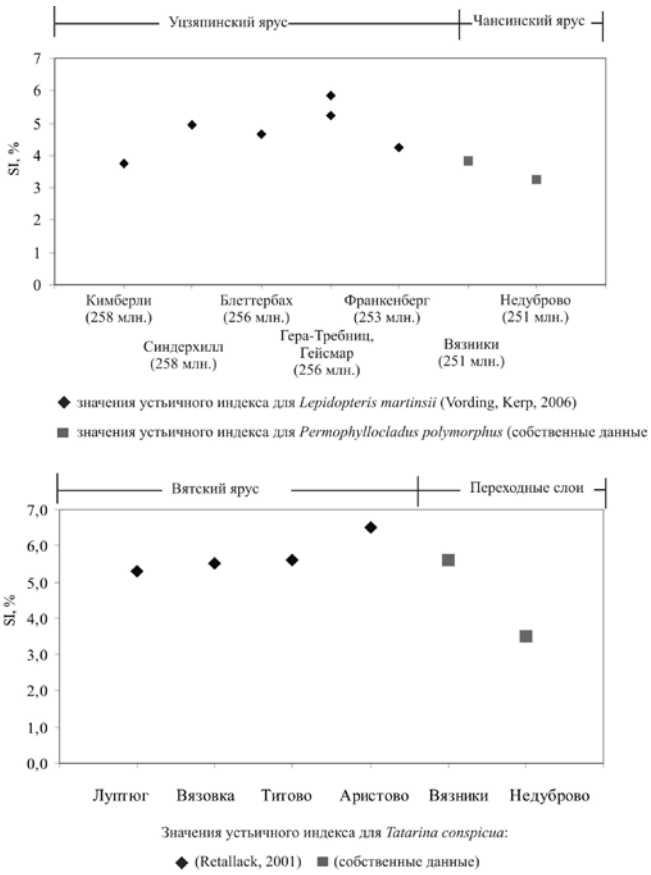

Рис. 3. Значения устьичных индексов (SI) для двух проходящих видов *Permophyllocladus polymorphus* (вверху) и *Tatarina conspicua* (внизу).

Полученные данные следует рассматривать как предварительные, поскольку они пока не подтверждены расчетами, выполненными для других переходящих видов.

ГЛАВА VI. ПОВРЕЖДЕНИЯ НА ЛИСТЬЯХ КАК СВИДЕТЕЛЬСТВО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ И ЛИСТОВЫХ ПАРАЗИТОВ

Описаны находки следов взаимодействия растений и листовых паразитов, обнаруженные впервые в отложениях переходного интервала на территории Московской синеклизы.

Повреждения на листьях в вязниковских и недубровских отложениях встречаются гораздо чаще, чем в отложения вятского горизонта (Василенко, 2007). Повреждения обнаружены в основном на филлокладиях *Permophyllocladus* и листьях *Vjaznikopteris* из вязниковского комплекса. Среди повреждений распознаны как мины насекомых, так и галлы насекомых и клещей (Krassilov, Karasev, 2008).

6.1. Мины

Комплекс мин на листьях *Vjaznikopteris* относится к числу наиболее древних из

известных в настоящее время повреждений такого рода. До сих пор древнейшие мины были описаны из триасовых отложений Южной Африки (Labandeira et al., 2002a, b). На листьях *Vjaznikopteris* обнаружены U-образные структуры, контуры которых очерчены минными ходами. Внутри контура удалена вся листовая пластинка или только верхний эпидермис.

Достоверно определить систематическое положение насекомого-минера в данном случае невозможно, так как ходы сходных очертаний встречаются во всех основных группах насекомых, образующих мины. Для Diptera более характерна двойная линия фекальных телец по краям минного хода, тогда как срединная линия чаще встречается у мин Lepidoptera и Coleoptera (Needham et al., 1928). Характерные U-образные структуры с каллозным краем и перфорированной листовой пластинкой или удаленным верхним эпидермисом сопоставимы с краевыми вырезами для личиночных коконов, образуемых как минирующими, так и неминирующими насекомыми. Вырезание одного эпидермального слоя для построения коконов характерно для современных тропических жуков Buprestidae (Hespenheide, 1991).

6.2. Галлы

На листьях *Vjaznikopteris* обнаружены повреждения, которые относятся к двум категориям: морфологические и гистологические повреждения. Те и другие попадают в размерную категорию микрогаллов. Морфологические галлы представляют собой линзовидные утолщения, одиночные или собранные в цепочки между жилками и с обеих сторон покрытые листовой кутикулой.

Гистоидные (тканевые) галлы проявляются на поверхности листа как скопления микроскопических конической формы бугорков или бородавчатых утолщений. Они распознаются, главным образом, по нарушениям клеточных структур эпидермиса, связанным с клеточной гипертрофией или гиперплазией (пролиферацией часто делящихся клеток). Гиперплазия выражается в образовании длинных рядов поперечно сжатых прямоугольных клеток, нарушающих нормальную для данного вида растений топографию эпидермиса.

В целом подтверждается гипотеза К. Лабандейры о высоких темпах коэволюции растений и артропод в кризисные периоды геологической истории (Labandeira et al., 1994, 2002). Такой концентрации разнообразных повреждений, которая наблюдается на листьях *Vjaznikopteris*, не было встречено ни среди собственных материалов из вятских отложений, ни по литературным данным, относящимся к позднепермской флоре.

Совместное нахождение различного типа повреждений, как мин, так и галлов, на одном листе свидетельствует о слабом развитии защитных механизмов растения,

при котором один вид повреждений стимулирует появление других. Такой характер взаимодействия говорит о низком уровне коадаптации растений и листовых паразитов на данном эволюционном уровне наземных сообществ.

ГЛАВА VII. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В седьмой главе даны таксономические описания растений из местонахождений Вязники и Недуброво. Списки ископаемых растений, описанных в настоящей работе:

ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA

Папоротники, относимые к формальным родам

Род *Pecopteris* Brongniart, 1825

Pecopteris sp.

ОТДЕЛ PINOPHYTA

ПОРЯДОК PELTASPERMALES

Семейство Peltaspermaceae Thomas, 1933

Род *Permophyllocladus* (Karasev et Krassilov, 2007) emend.

Permophyllocladus polymorphus Karasev et Krassilov, 2007.

Permophyllocladus sp.

Род *Tatarina* Meyen 1969

Tatarina rinatata Karasev, 2007

T. (*Pursongia*) *meyenii* (Naugolnykh, 2006) comb.nov.

T. conspicua Gomankov et Meyen, 1979

T. cf. *conspicua* Gomankov et Meyen, 1979

Tatarina sp.

Род *Vjaznikopteris* Naugolnykh, 2006

V. rigida (Naugolnykh, 2006) emend.

Род *Navipelta* Karasev, 2009 в печати

Navipelta resinifera Karasev, 2009 в печати

Семейство Angaropeltidaceae Doweld, 2001 (=Cardiolepidaceae Meyen, 1977)

Род *Phylladoderma* Zalessky, 1914

P. подрод *Aequistomia* Meyen, 1986

P. (*A.*) *aequalis* Meyen, 1986

P. (*Aequistomia*) sp.

Род *Doliostomia* Meyen, 1986.

Doliostomia sp.

ПОРЯДОК CONIFERALES

Семейство Lebachiaceae Florin, 1938

Род *Quadrocladus* Mudler, 1957

Quadrocladus dvinensis Meyen, 1978

Род *Willsiostrobus* Grauvogel-Stamm, 1978

Willsiostrobus sokovensis sp. nov.

Семейство Ullmanniaceae Zimmermann, 1959

Род *Ullmannia* Göppert, 1850

Ullmannia bronnii Göppert, 1850

Семейство Majonicaceae Clement-Westerhof, 1987

Род *Pseudovoltzia* Florin, 1927

Pseudovoltzia liebeana (Geinitz) Florin, 1927

Таксоны неустановленной систематической принадлежности

Род *Dichoplanophyllum* gen. et sp. nov.

Dichoplanophyllum peregrinum gen. et sp. nov.

Род *Contiguastomia* gen. nov.

Contiguastomia petalocitica gen. et sp. nov.

Род *Heterostomia* gen. nov.

Heterostomia papilosa gen. et sp. nov.

Семенные чешуи и семена

Род *Protobeania* gen. nov.

Protobeania paradoxa gen. et sp. nov.

Формальные таксоны, установленные по дисперсным кутикулам

ANTETURMA CELLAREATAE Roselt et Schneider, 1969

Turma ENCYCLORIMATAE Roselt et Schneider, 1969

Subturma Taenencyclorae Roselt et Schneider, 1969

Род *Segmentostomia* gen. nov.

Segmentostomia pitispapilla gen. et sp. nov.

Subturma Versencyclorae Roselt et Schneider, 1969

Род *Anastonervia* gen. nov.

A. macrostoma gen. et sp. nov.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты проведенного исследования сводятся к следующему:

1. Изучены комплексы растительных макро- и мезофоссилий из вязниковских и недубровских отложений Московской синеклизы. На основе собственного материала и

ревизии литературных данных существенно пополнен и уточнен таксономический состав флористических комплексов. В результате вязниковский и недубровский комплексы в целом включают 20 родов и 24 вида, из них новые для науки 6 родов и 8 видов.

2. На переходном этапе происходит сокращение разнообразия на 50-60% на видовом и родовом уровне, в то же время переходящие пермские таксоны сохраняют значение субдоминантов, что указывает на преемственность развития. Признаков катастрофического уничтожения древесной растительности не обнаружено. Максимальные значения коэффициента сходства отмечаются для вязниковского и недубровского комплексов (24% на родовом уровне и 14% на видовом), что подтверждает их преемственность в пределах переходного интервала и обособленность от предшествующих вятских комплексов.

3. Основное изменение палеофлористических комплексов на вязниковской стадии заключается в выдвижении новых доминирующих родов *Vjaznikopteris* и *Permophyllocladus,* характерных для всего переходного интервала или его части; возникновении высокополиморфных таксонов родового таксономического ранга (*Vjaznikopteris*) и морфотипов с неизвестной в пермских комплексах морфологией (*Dichoplanophyllum* gen. nov., *Protobeania* gen. nov.) или стоматографией (*Heterostomia* gen. nov., *Contiguastomia* gen. nov.); диверсификации таксонов, переходящих из вятских комплексов, с появлением характерных для переходного этапа видов (*Tatarina* (*Pursongia*) *meyenii*, *T. rinatata*).

4. Заметную роль играют виды, известные из терминальной перми Центральной Европы, но не встреченные в позднепермских комплексах Русской платформы. Новые и иммигрирующие таксоны определяют облик переходных комплексов и позволяют говорить об особом этапе флорогенеза. Переходящие пермские таксоны на родовом уровне в вязниковском и недубровском комплексах составляют около 40%.

5. На основе анализа данных, полученных на собственном материале, а также по литературным данным уточнены комплексы кутикулярно-эпидермальных признаков, необходимых для достоверной диагностики родов пельтаспермовых по дисперсным кутикулам.

6. Выявлен комплекс повреждений, в том числе древнейших листовых мин, что свидетельствует об интенсивном развитии листового паразитизма на вязниковской стадии.

7. О климатических изменениях свидетельствует, наряду с другими признаками, динамика устьичного индекса с максимальными значениями (снижение содержания CO_2 в атмосфере) в конце вятского века с последующей тенденцией к повышению на переходном этапе.

8. Эволюционные процессы в переходном интервале проявляются в возникновении новых родов (*Dichoplanophyllum* gen. nov., *Navipelta*, *Protobeania* gen. nov.).

Высокополиморфные филлокладии *Permophyllocladus* обнаруживают постепенные переходы от чешуелистных побегов к листовидным органам, напоминающим перистые листовидные органы мезозойских пельтаспермовых. Таким образом, «листья» триасовых пельтаспермовых типа *Lepidopteris* - *Scytophyllum*, представляют собой преобразованные филлокладии. Овулифоры *Navipelta* пельтатны и одновременно с этим билатерально симметричны. Эти структуры могли быть связующим звеном между примитивными непельтатными (листовидными) билатерально симметричными и пельтатными радиально симметричными семеносными органами пельтаспермовых.

9. Получены первые данные по анатомическому строению семеносных органов пельтаспермовых. Проводящая система щитка *Navipelta* представляет собой расходящиеся от ножки ветвящиеся проводящие пучки, которые подходили к семязачаткам. Между проводящими пучками располагалась система секреторных каналов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК

Карасёв Е.В., Красилов В.А. Позднепермские филлокладии нового рода *Permophyllocladus* и проблемы эволюционной морфологии пельтаспермов // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 80–86.

Karasev E.V. A New species of *Tatarina* S. Meyen and the problem of differentiation between some Late Permian peltasperms on the basis of epidermal characters // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 11. P. 1-4.

Статьи в зарубежных журналах

Krassilov V.A., Karasev E.V. First evidence of plant – arthropod interaction at the Permian – Triassic boundary in the Volga Basin, European Russia // Alavesia. 2008. № 2. P. 247-252.

Тезисы докладов на научных конференциях:

Карасёв Е.В. Предварительные результаты и перспективы палеоботанических исследований пермских отложений окрестностей г. Вязники (Владимирская область) // Тезисы докладов Третьей Всероссийской научной школы молодых учёных- палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2006. С. 16.

Карасёв Е.В. О проблеме разграничения некоторых родов позднепермских пельтаспермовых // Тезисы VI чтений памяти А.Н. Криштофовича. Санкт-Петербург 2007. С. 22.

Карасёв Е.В. Проблемы видовой систематики рода *Peltaspermum* Harris (Peltaspermaceae) // Тезисы докладов Четвертой Всероссийской научной школы молодых учёных- палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2007. С. 21.

Карасёв Е.В. Результаты изучения растительных остатков из пограничных отложений

перми и триаса Московской синеклизы // Тезисы докладов Пятой Всероссийской научной школы молодых учёных- палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2008. С. 27.

Karasev E.V. Leafy shoot - phylloclade transition in Permian gymnosperms // 7th European palaeobotany-palynology conference. Prague, Czech Republic, 2006. P. 61.

Karasev E.V. Floristic development across the Permian – Triassic boundary in the Volga Basin, the historical Upper Permian stratotype area // Abstract. Journal of stratigraphy. 2007. V. 31 suppl. 1. P. 233.

Krassilov V.A., Karasev E.V. Plant-arthropod interactions at the Permian-Triassic boundary: evidence from the Volga basin // Abstract book. FossilsX3. Vitoria - Gasteiz, Spain, 2007. P. 106.

Сданные в печать работы:

Karasev *E.V.* New genus *Navipelta* (Peltaspermales, Pteridospermae) from the Permian-Triassic boundary of Moscow sineclise, Russia // Paleontol. J. 2009.