

Публикуемая ниже рукопись была депонирована в ВИНТИ в 1986 году. Она содержит материалы по татариновой флоре, которые А.В. Гоманьков и С.В. Мейен не включили в монографию, посвященную этой флоре [Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401)], считая их менее важными и руководствуясь ограничениями объема, которые наложило на монографию издательство «Наука». Кроме того, в депонированную рукопись вошла в качестве отдельной главы статья о пермских и триасовых палинокомплексах Русской платформы, написанная Марией Корнеевной Кюнтцель, палинологом, работавшим в 1960–1970-х годах во Втором гидрогеологическом управлении. Эта статья была написана для сборника «Граница перми и триаса в континентальных отложениях СССР», публикация которого под редакцией С.В. Мейена намечалась в 1973 году, но была остановлена, натолкнувшись на серьезные бюрократические препятствия.

В настоящее время институт депонирования рукописей при ВИНТИ фактически прекратил свое существование, благодаря чему данная рукопись оказалась недоступной для тех, кто не успел в свое время заказать ее копию. Ввиду этого, а также в целях валидации новых таксонов, описание которых содержится в рукописи, мы приняли решение о публикации ее в нашем журнале. К сожалению, не сохранились оригиналы многих иллюстраций к рукописи, в результате чего качество ряда публикуемых рисунков не удовлетворяет требованиям современной полиграфии. Рукопись снабжена примечаниями А.В. Гоманькова (они помещены в конце публикации, с. 61–63), отражающими соотношение содержания рукописи с теми результатами, которые были получены за 30 лет, прошедших со времени ее депонирования.

С.В. Мейеном написаны Предисловие и главы 1, 2, 5 рукописи, А.В. Гоманьковым – глава 3, а глава 4 подготовлена ими совместно. Текст главы 6 принадлежит М.К. Кюнтцель.

Редколлегия

Новые данные о растительных остатках из верхней перми и нижнего триаса Русской платформы

А.В. Гоманьков^{*}, М.К. Кюнтцель, С.В. Мейен

^{*} Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2
Gomankov@mail.ru

ПРЕДИСЛОВИЕ

А.В. Гоманьковым и С.В. Мейеном закончена и сдана для опубликования в издательстве «Наука» монография «Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии)». В нее вошли описания мохообразных, плауновидных, папоротников, членистостебельных и голосеменных (пельтаспермовых, лептостробиовых, кордаитантовых и хвойных) из верхнетатарского подъяруса Русской платформы и Приуралья. Эти растения составляли флору, которую предложено называть татариновой по доминирующему роду *Tatarina* S. Meyen. При обработке коллекций, собранных в верхнетатарских отложениях, авторы

обнаружили также довольно много других растений. Их описания не вошли в указанную монографию из-за ограничений ее объема. Значительная часть описываемых ниже растений включена в таксоны неопределенного систематического положения. Хотя депонирование описаний по правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры не является эффективным обнаружением, ниже даются описания новых таксонов. В будущем предполагается опубликовать их. Некоторые таксоны описаны в открытой номенклатуре. Их названия сопровождаются (помимо сокращенного слова «sp.») буквенно-

цифровым индексом для облегчения последующих ссылок (например, «*Phylladoderma* sp. SVM-1», где SVM – латинизированные инициалы С.В. Мейена). Так же мы поступали в упомянутой монографии о татариновой флоре.

Небольшая глава посвящена татариновой растительности. Поскольку специальные палеоэкологические исследования при изучении разрезов верхнетатарского подъяруса нами не проводились, эта глава имеет предварительный характер¹.

С согласия М.К. Кюнтцель мы поместили в данную работу в виде отдельной главы написанную ею еще в 1973 году статью о палинологической характеристике верхней перми и нижнего триаса Русской платформы. Следует отметить, что систематика миоспор, принятая в этой работе, значительно отличается от систематики, используемой в монографии. Кроме того, с 1973 года сильно изменились представления о систематической принадлежности многих миоспор («пыльцы древних хвойных», «пыльцы гингоцикадофитов», «пыльцы кейтониювых» и др.), а отложения, содержащие споры и пыльцу, из скв. 361 (Калиновка) по нашим представлениям относятся к середине вятского горизонта и синхронны таким же отложениям из скв. 514 (Дор) и 529 (Луптюг).

Ниже в тексте для всех местонахождений (кроме тех, на которые ссылается М.К. Кюнтцель) приняты сокращенные обозначения. Адреса местонахождений следующие:

Мулино. Правый берег р. Вятка у юго-западной окраины д. Мулино Нагорского района Кировской обл. Середина вятского горизонта, быковские слои по схеме Н.Н. Форша [1963].

Аристово. Правый берег р. М. Сев. Двина в 100 м выше по течению от пристани у с. Аристово. Середина вятского горизонта, комарицкие или устюгские слои по схеме Н.А. Пахтусовой.

Исады. Левый берег р. Сухоны примерно в 2 км ниже устья р. Мutowка и в 300 м выше д. Исады. Средняя часть северодвинского² горизонта, пуртовинские слои по схеме Н.А. Пахтусовой.

Виледь. Архангельская обл., Вилегодский р-н, скв. 06, пробуренная в 1965 году 14-й экспедицией треста «Аэрогеология» в с. Павловском у

автодорожного моста через р. Виледь, гл. 139–154,5 м. Середина вятского горизонта.

Титово. Вологодская обл., левый берег р. Енгит (приток р. Юза) примерно в 1,5 км к северу от д. Титово, скв. 4 (Титово), пробуренная в 1967 году Северо-Западным геологическим управлением, гл. 138–144,4 м. Середина вятского горизонта.

Дор. Костромская обл., Вохминский р-н, д. Дор, скв. 514 (Дор), пробуренная в 1964 году 2-м Гидрогеологическим управлением на северо-западной окраине деревни, гл. 157,5–158 м. Середина вятского горизонта.

Луптюг. Кировская обл., правый берег р. Ветлуга в 26 км выше устья р. Вохма, с. Луптюг, скв. 529 (Луптюг), пробуренная в 1965 году 2-м Гидрогеологическим управлением на северо-западной окраине села, гл. 108,1–113,7 м. Середина вятского горизонта.

Калиновка. Костромская обл., Пыщугский р-н, д. Калиновка, скв. 361 (Калиновка), пробуренная в 1964–1965 годах 2-м Гидрогеологическим управлением, гл. 153,5–160 м. Середина вятского горизонта.

Вязовка. Оренбургская обл., правый берег Вязовского оврага в 1,5 км от д. Вязовка (в 51 км на восток-юго-восток от Оренбурга). Северодвинский горизонт³.

Александровка. Оренбургская обл., Октябрьский р-н, левый берег р. Купля у д. Ново-Александровка, в 6 км севернее с. Троицкое, в 100 м ниже по течению от моста через р. Купля в северной половине деревни. Северодвинский горизонт.

Залазна. Овраг, впадающий справа в ручей Большая Залазна (правый приток р. Белая, крайний восток Кировской обл.) в его верховьях, примерно в 11 км юго-восточнее поселка Залазна. Предположительно нижний триас.

Обоснование возраста перечисленных местонахождений изложено в монографии.

Все описанные образцы и препараты (в том числе переданные М.К. Кюнтцель) хранятся в Геологическом институте АН СССР⁴ (далее – ГИН). Цифра в числителе номера соответствует номеру коллекции, цифры и буквы в знаменателе – номерам образца (штуфа), экземпляра и препарата.

1. ПРОДУКТЫ ОБЪЕМНОЙ МАЦЕРАЦИИ ВЕРХНЕТАТАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Введение

Объемная мацерация (bulk-maceration в англоязычной литературе) редко применяется в палеоботанических исследованиях, хотя получае-

мые с ее помощью растительные остатки существенно дополняют палеоботаническую характеристику изучаемых толщ. Впервые эту технику

широко применил Т.М. Гаррис при изучении рэт-лейасовых отложений Гренландии [Harris, 1926] и юры Йоркшира. М. Бартель [Barthel, 1964] получил многочисленные дисперсные кутикулы кордаитов и хвойных из нижней перми Деленского бассейна. При этом выяснилось, что некоторые хвойные по эпидермальному строению ближе к хвойным верхней перми. Бартель считает, что эти растения заселяли в ранней перми более возвышенные местообитания и не попадали в число макрофоссилий. О.А. Хёг и М.Н. Бозе [Høeg, Bøse, 1960] выделили и исследовали большое количество дисперсных кутикул из верхнего палеозоя Африки (бывш. Бельгийского Конго). В.А. Красилов [1967, 1970] извлек из юрских отложений Буреинского бассейна многочисленные остатки печеночников и листостебельных мхов, спорангии папоротников и другие растительные остатки. Примерно в это же время С.В. Мейен [1965] изучил полученные методом объемной мацерации дисперсные кутикулы голосеменных из триаса Печорского Приуралья. Опираясь на этот материал и литературные данные, он предложил классификацию дисперсных кутикул. Позже Г. Розельт и В. Шнейдер [Roselt, Schneider, 1969] предложили для дисперсных кутикул разного возраста, полученных тем же методом, свою, причем более дробную, классификацию этих остатков. С помощью объемной мацерации изучались также нижнепермские отложения ФРГ [Busche, 1968a, b; Wartmann, 1966; Busche et al., 1978], из которых были получены листостебельные мхи, хвойные, птеридоспермы и кордаиты. Э. Скотт [Scott, 1974] извлек мацерацией вестфальских отложений Англии древнейшие остатки хвойных типа *Lebachia Florin*⁵,

представленные горелыми фитолеймами. Как и в случае с хвойными, найденными Бартелем (см. выше), Скотт полагает, что в вестфале лебахиевые, обычные среди стефанских и нижнепермских макрофоссилий, заселяли возвышенные местообитания. При обработке кернавого материала с небольшим количеством макрофоссилий для стратиграфических целей метод объемной мацерации пермских и триасовых пород Печорского Приуралья применяет Г.Г. Смоллер. В продуктах мацерации, показанных автору, встречены в большом количестве листостебельные мхи, дисперсные кутикулы *Cordaites* Unger, *Ruffloria* S. Meyen, *Phylladoderma* Zalessky, *Rhaphidopteris* Barale, споровые массы из спорангиев папоротников (в том числе из синангиев мараттиевых, с однолучевыми спорами типа *Punctatosporites* Ibrahim), многочисленные копролиты насекомых, переполненные различными миоспорами, и др. Проводились и другие исследования отложений методом объемной мацерации.

Применение метода объемной мацерации имеет двоякий смысл. Во-первых, палеоботаник получает большое количество остатков, не видных или плохо заметных на поверхности штуфа. Многие из этих остатков оказываются принадлежащими таксонам, не отмеченным при изучении макрофоссилий. Таким образом, как уже отмечалось, существенно дополняется палеоботаническая характеристика отложений. Во-вторых, в числе дисперсных кутикул и других остатков в продуктах объемной мацерации оказываются растения, по-видимому, транспортированные из более возвышенных местообитаний. Тем самым мы получаем представление о растениях, живших за пределами аккумулятивных низин.

Методика

Дезинтеграция породы при объемной мацерации производится в зависимости от состава породы разными кислотами. Т.М. Гаррис использовал смесь Шульце, которая одновременно мацерировала фитолеймы. Часто для некарбонатных плотных пород используется плавиковая кислота. Описываемые ниже остатки извлечены из пород с высокой карбонатностью, так что основная дезинтеграция породы производилась в соляной (реже уксусной) кислоте. Если при этом оставались довольно крупные куски породы, они обрабатывались плавиковой кислотой. Во многих случаях материал был получен как побочный продукт при изготовлении трансфер-препаратов.

Для мацерации и изготовления трансфер-препаратов образец помещался в полиэтиленовую ванночку (заводскую упаковку различных

молочных продуктов), в дне которой предварительно делались (раскаленной иглой) многочисленные отверстия. Эта ванночка-вкладыш опускалась в другую такую же ванночку с налитой в нее разбавленной кислотой, которая через отверстия проникала во вкладыш и растворяла породу. Через несколько часов вкладыш вынимался вместе с наиболее крупными растительными остатками, не прошедшими через донные отверстия. Струей воды отмасерированный остаток (разрушенная порода и растительные остатки) смывался на почвенное сито (диаметр ячеек 0,1 мм), полупогруженное в кювету с проточной водой. Непосредственно выливать остаток на сухое сито нельзя, так как кислота может повредить сетку. После тщательной промывки остатка в полупогруженном сите остатки смывались с сита в кю-

вету с белым дном. Чтобы остатки хорошо сходили с сита, слабую струю воды можно направить на сито в скошенном положении с тыльной стороны. Если порода нужна для палинологического анализа, то до пропускания через сито разрушенная масса породы сливается в стакан и отмывается декантацией (как для палинологического анализа), а затем пропускается через сито в другой стакан.

При разборке продуктов мацерации не всегда легко извлечь нужный остаток. Фитолеймы нередко бывают очень хрупкими и ломаются даже при легком сжатии пинцетом. Поэтому применялись медицинские глазные ложки и более крупные самодельные ложки, изготовлявшиеся из полиэтиленовых трубочек (для коктейлей или шариковых ручек). Трубочка осторожно сгибалась над газовой горелкой и ниже изгиба косо срезалась. Выше изгиба в трубке делалось отверстие, чтобы вода легко входила в ложку и нижнюю часть трубки. Хрупкие остатки загонялись в ложку с помощью деревянной иглы и вынимались вместе с небольшим количеством воды. Крупные эластичные дисперсные кутикулы извлекались пинцетом или иглой, а самые мелкие остатки – пипеткой.

Для сортировки остатков использовались многогнездные прозрачные пластинки, в которых сейчас выпускаются многие лекарства. На пластинке в левом верхнем углу делался надрез, от которого слева направо и от верхнего ряда к нижнему велась нумерация гнезд. В каждое гнездо закапывалась вода, чтобы остатки легко сходили с погружаемой перевернутой ложки. На

каждую пластинку (как и для всех препаратов) заполнялась учетная карточка, в которой отмечалось, какие остатки помещены в гнездо, с тем или иным номером. После окончания работы в каждое гнездо добавлялась небольшая капля глицерина, чтобы остатки не слипались и не прилипали к стенке после высыхания воды. Пластинка с заполненными гнездами зажималась между небольшими картонками, стянутыми круглыми аптечными резинками. На верхней картонке надписывался номер образца. В описи коллекции делалась отметка, что данный образец полностью размацерирован.

По мере необходимости растительные остатки извлекались теми же инструментами из гнезд. В некоторых случаях остатки надо было дальше мацерировать по стандартной методике в смеси Шульце. Прозрачные и не нуждающиеся в мацерации остатки переносились на предметное стекло, отмывались от глицерина, обезживались проведением через спирт, спирт с ксилолом и чистый ксилол и заделывались в канадский бальзам. Заделка в канадском бальзаме и глицерин-желатине возможна лишь тогда, когда не требуется изучение фитолейм с люминесцентным микроскопом. В последнем случае фитолеймы без заделки зажимаются между двумя покровными стеклами лейкопластырем или, что хуже, липкой лентой.

Все препараты, в том числе и со средой из канадского бальзама, окантовывались клеем БФ-2, который прекрасно предотвращает пересыхание препаратов. В коллекции имеются препараты, окантованные этим клеем и хранящиеся без видимых повреждений с 1963 года.

Общая характеристика продуктов объемной мацерации

В зависимости от местонахождения и прослая в одном местонахождении продукты мацерации имели существенно разный состав. В изученных образцах чаще всего преобладают остатки листьев *Tatarina* и *Aequistomia* S. Meyen, в других случаях преобладают мхи или листья *Quadrocladus* Mädlar. Иногда в большом количестве встречаются (но не доминируют) остатки плауновидных (листья *Fasciostomia* Gomankov⁶, мегаспоры), печеночников, спорангии *Dvinostrobus* Gomankov et S. Meyen, мегаспоровые мембраны семян, *Discites* Harris, остатки членистоногих. Ниже дается характеристика встреченных остатков в систематическом порядке, а затем – описание выборочных таксонов в открытой номенклатуре.

Харофиты. Поскольку для мацерации породы применялась соляная кислота, известковая оболочка оогониев растворялась, но обугленная

внутренняя органическая оболочка сохранялась хорошо. Такие оогонии встречены в местонахождениях Аристово и Титово. Этот материал остается неизученным,

Моховидные. В монографии А.В. Гоманькова и С.В. Мейена, упомянутой в предисловии к сборнику, описаны печеночники и некоторые листостебельные мхи, большей частью полученные объемной мацерацией. Печеночники редко видны на плоскостях напластования. Фрагменты слоевищ встречены в местонахождениях Аристово и Виледь. Частью они отнесены к *Pelliothallites tataricus* S. Meyen (см. монографию). Кроме того, встречены небольшие фрагменты, описанные ниже как *Thallites obscurus* sp. nov., *Thallites* sp. SVM-1 и *Gemmities permiansis* gen. et sp. nov., и некоторые другие остатки, изучение и описание которых не предпринималось из-за дефектности материала.

Листостебельные мхи представлены преимущественно изолированными листьями и фрагментами стеблей с прикрепленными к ним пучками ризоидов. Иногда встречаются большие скопления ризоидов, отвечающие целым дерновинкам мхов. Принадлежность таких пучков к листостебельным мхам устанавливается по структуре ризоидов, имеющих сильно скошенные перегородки. Такие перегородки отмечены у ризоидов *Rhizinigerites neuburgae* S. Meyen (см. монографию). Больше всего остатков принадлежит *Protosphagnum nervatum* Neuburg, изолированные листья и стебли этого вида встречены в большом количестве в Аристове и Виледи, единично – в Исадах (из других местонахождений этого вида объемная мацерация не делалась или остатки его не были найдены в продуктах мацерации).

В Аристове и Виледи найдены изолированные листья, описанные в монографии как *Muscites* sp. SVM-1, 2, 3. Эти и другие остатки листостебельных мхов отнесены М.С. Игнатовым к новым родам и видам, они описываются им в статье, подготавливаемой к печати⁷.

В Аристове и Виледи обычны мегаспоры плауновидных, возможно принадлежащие тем же растениям, что и листья нового рода *Fasciostomia* (см. монографию).

Фитолеймы *Tatarina* чаще всего плотные и непрозрачные, они при некотором навыке хорошо узнаются под биноклем без мацерации по характерной папиллозной поверхности, слабо намечающимся оттискам жилок и тяжам гиподермальной ткани. Эти фитолеймы большей частью далее не изучались, так как в соответствующих местонахождениях много хороших экземпляров среди макрофоссилий. В Аристове, Виледи, Исадах и Титове найдены также естественно отмацерированные фитолеймы *Tatarina*. Они интересны, во-первых, тем, что у них нередко сохраняются замыкающие клетки (они исчезают после лабораторной мацерации)⁸, и, во-вторых, своим систематическим составом, который в общем тот же, что и среди макрофоссилий. Если дисперсные кутикулы, как это считается, хотя бы частично отражают растения плакоров, то эти данные показывают сходство систематического состава плакоров и аккумулятивных низин. Важно, что род *Tatarina* доминирует и среди макрофоссилий, и среди дисперсных кутикул. Однако надо иметь в виду, что кутикулы *Tatarina* достаточно плотные, чтобы вынести переотложение.

Род *Glossophyllum* Kräusel, представленный новым видом *G. permense* S. Meyen⁹ (см. монографию), редок среди макрофоссилий и в про-

дуктах объемной мацерации. Оба типа остатков найдены в Титове.

Подрод *Phylladoderma* (*Aequistomia*) встречается в продуктах объемной мацерации немногим реже, чем *Tatarina*. В Исадах, где у *Tatarina* фитолейма тонкая и хрупкая, фрагменты *Aequistomia* встречаются чаще. В Титове очень много естественно отмацерированных и при этом сильно корродированных дисперсных кутикул *Aequistomia*, которые, скорее всего, переотложенные.

К новому роду и виду *Doliostomia krassilovii* S. Meyen (см. монографию) отнесены листья, сходные по эпидермальным признакам с *Aequistomia*, но с дихотомически делящейся (как у *Sphenobaiera* Florin) пластинкой. Эти растения встречены лишь в Титове¹⁰.

Спорангии *Permotheca* Zalesky встречаются в продуктах мацерации нередко, но почти не изучались. Только в этих продуктах встречены изолированные спорангии с пылью *Vittatina* Lub. ex Wilson (*Permotheca vittatinifera* Goman'kov et S. Meyen; см. монографию). Среди макрофоссилий они не найдены.

В Аристове, Титове, Виледи и Исадах обычны изолированные листья *Quadrocladus* тех же видов, что и среди макрофоссилий. Отличить вегетативные листья от брактеев, чешуй пазушного комплекса и частей семяножек нельзя¹¹. Естественно отмацерированные кутикулы *Quadrocladus* встречаются, но не часто. Изредка попадаются верхние части семяножек с еще неопавшими недоразвитыми семенами. В Аристове найдено много дисперсных спорангиев тех же растений (*Dvinostrobis sagittalis* Goman'kov et S. Meyen; см. монографию). В большинстве случаев они пустые и нередко с правильным округлым отверстием в стенке, очевидно оставленным питавшимися пылью насекомыми.

Только среди дисперсных фитолейм встречаются интересные проблематичные голосеменные (их описание отложено на будущее¹²). Это фрагменты листьев с толстой кутикулой. Устьица многочисленные, с большим количеством побочных клеток. Замыкающие клетки сильно погруженные. В целом устьица несколько сходны с устьицами *Cycas* Linnaeus, но в остальном эпидермальное строение иное. Найдены также единичные дисперсные фитолеймы, по эпидермальному строению сходные с *Pseudovoltzia* Florin и *Ullmannia* Goeppert.

В продуктах мацерации много мегаспоровых мембран семян. Остатки семян с ненарушенным интегументом и нуцеллюсом очень редки. Обычно сохраняется лишь часть этих оболочек, но верхушка интегумента с рожками (род *Salpin-*

gocarpus S. Meyen; см. монографию) всегда обломана. Встречались изолированные рожки семян.

Голосеменным очевидно принадлежат часто попадающиеся обломки фюзенизированной вторичной древесины, которые остаются неизученными. Гаррис убедительно показал, что изометричные фрагменты фюзенизированной древесины остаются после пожаров. Встреченные в верхнетатарских отложениях фрагменты, если они не были разрушены при мацерации, изометричны по форме.

Некоторые растительные остатки, полученные при объемной мацерации, не удалось привязать к определенной группе растений. Они описаны ниже как *Estomia* sp. SVM-1, *Permotalla multistriata* gen. et sp. nov. и *Amphoritalla unistratosa* gen. et sp. nov.¹³ Встречены также не подвергавшиеся изучению остатки, по-видимому, являющиеся корнями высших растений.

В Аристове много проблематических остатков, которые можно определить как *Discites* sp. Аналогичные фоссилии описаны М. Гаррисом [Harris, 1931] из рэта Гренландии. Возможно, это яйца каких-то животных.

Помимо перечисленных выше остатков в продуктах объемной мацерации много фрагментов животных, которые не изучались. Это покровы раковин двустворок и конхострак, кутикула членистоногих (ракообразных?), крылья, лапки, антенны и другие части насекомых, принадлежащие насекомым копролиты с пылью, ганоидные чешуи и мелкие кости рыб, сколекодонты. В Аристове найден текстит, переданный для изучения П.В. Флоренскому¹⁴.

Род *Thallites* Walton, 1925

Thallites sp. SVM-1

Табл. 1, фиг. 1

Описание. Имеется четыре фрагмента, один из них изображен на табл. 1, фиг. 1. По-видимому, это части слоевищ печеночников. Ни на одном фрагменте не видно всей ширины слоевища, но ясно, что она была больше 2 мм. По краю двух фрагментов проходит полоса темных узких клеток, но трудно сказать, принадлежит ли она краю или срединному ребру. В остальном клетки округло-прямоугольные или неправильных очертаний, но всегда с округленными углами. В основном клетки, если они вытянуты, ориентированы продольно, но иногда поперек к полосе темных клеток. По-видимому, слоевище было однослойным, но каждая клетка оконтурена двоянными линиями, как это часто бывает на сильно сплюснутых остатках печеночников и листостебельных мхов. Среди этих более крупных клеток по всему слоевищу в виде коротких

тяжей разбросаны вытянутые группы узких клеток, выделяющиеся темной окраской. Внутри этих клеток часто видны еще более темные зерна, по одному на клетку.

Местонахождение. Аристово, 4 экз. (№№ 4552/337-1-37, 337-5-55, 366-2-7, 366-2-13).

Thallites sp. SVM-2

Табл. 1, фиг. 2–4

Описание. Имеется единственный экземпляр 3 мм длиной и 1,2 мм шириной, который можно интерпретировать как фрагмент слоевища. Вдоль главной оси фрагмента располагается нечетко оконтуренная полоса узких темноокрашенных клеток с неясными контурами, от которой отходит более узкая полоса таких же клеток. Между этими полосами слоевище более тонкое, сложенное одним (?) слоем мелких более изометричных клеток с очень неясными контурами. Край слоевища ровный.

Систематическая принадлежность этого остатка неопределенна. От слоевищ печеночников, как из татариновой флоры, так и описанных в палеоботанической литературе, он отличается очень неясными очертаниями клеток. В продуктах объемной мацерации из Аристова *Thallites* sp. SVM-2 может быть легко спутан с плохой сохранности фрагментами стеблей *Rhizinigerites neuburgae*. На некоторых корродированных фрагментах этого вида широкие средние жилки листьев постепенно отходят от стеблей под острым углом. Если пластинка листа не сохранилась, то места отхождения средних жилок, когда они вскоре обрываются, напоминают слоевище.

Местонахождение. Аристово (1 экз.).

Выводковые тела печеночников (?)

Табл. 1, фиг. 5, 6

Описание. Имеется два экземпляра телец округлого и овального очертания 450 мкм в поперечнике. Они сложены изометричными многоугольными клетками, расположенными преимущественно одним слоем, может быть участками добавляется второй слой клеток. Контуров клеток вдвоенные или с большим числом параллельных линий (до четырех). Эти тела сходны с выводковыми телами, известными у *Pelliothallites tataricus* S. Meyen (см. монографию).

Местонахождение. Аристово. 2 экз.

Род *Enigmodiscus* S. Meyen, gen. nov.

Название рода от лат. *enigma* – загадка, и *discus* – диск.

Типовой вид – *Enigmodiscus multistriatus* sp. nov.

Type species¹⁵ – *Enigmodiscus multistriatus* sp. nov., the Tatarian of the Russian Platform.

Диагноз. Округлые или несколько вытянутые пластинчатые тела, несущие систему темных штрихов, которые ориентированы параллельно краю вблизи него, а в средних частях собраны в перекрещивающиеся короткие полосы.

Diagnosis. Rounded or slightly elongated lamellate bodies (discs) bearing a system of dark strokes. Strokes oriented parallel to the edge close to it and form short crossing bands in the middle of the disc.

Сравнение. Морфологическая и таксономическая принадлежность остатков, отнесенных к *Enigmodiscus*, совершенно непонятна. В литературе не удалось найти что-либо сходное.

***Enigmodiscus multistriatus* S. Meyen, sp. nov.**

Табл. 2, фиг. 1–5

Видовое название от лат. *multistriatus* – с многочисленными линиями.

Голотип – ГИН, экз. № 4552/525-1-11, Аристово (табл. 2, фиг. 3–5).

Holotype¹⁶ – Geological Institute of RAS, specimen No. 4552/525-1-11; Aristovo locality (pl. 2, figs. 3–5).

Diagnosis. The same as for the genus.

Описание. Все остатки фрагментарные. Наиболее полный экземпляр, выбранный голотипом, распался на два куска при заделке в канадский бальзам (табл. 2, фиг. 3, 4). Этот экземпляр был почти округлого очертания, около 3 мм в поперечнике. Другие экземпляры, судя по кривизне края (табл. 2, фиг. 1) были более вытянутыми, возможно, яйцевидными. Полоса направленных вдоль края штрихов около 100 мкм. Дальше от края одна система штрихов следует примерно параллельно ему, а под разными углами эти концентрические штрихи пересекаются другими полосами штрихов. Расстояния между параллельно идущими штрихами 5–25 мкм. Контуры штрихов часто сдвоенные (табл. 2, фиг. 5).

Местонахождение. Аристово (5 экз.).

Род *Hastipellis* S. Meyen, gen. nov.

Название рода от лат. *hasta* – копье, и *pellis* – кожа.

Типовой вид – *Hastipellis dvinensis* sp. nov.

Type species¹⁷ – *Hastipellis dvinensis* sp. nov., the Tatarian of the Russian Platform.

Диагноз. Овальные или обратнойцевидные пластинки, сложенные двумя системами клеток. Клетки одной системы вытянутые и образуют продольные ряды, изгибающиеся параллельно краям. Клетки другой системы ориентированы поперечно, они разбросаны дисперсно, более короткие и неправильных очертаний в нижней час-

ти пластинки, по мере приближения к верхушке располагаются все более компактно и в верхушке образуют непрерывный слой, здесь они короткие и изометричные.

Diagnosis. Oval or inversely egg-shaped sheets formed by two systems of cells. Cells of one of the systems elongated and form longitudinal rows curved parallel to the edges. Cells of the other system at the lower part of the sheet oriented transversally, scattered, with the irregular outline. Closer to the apex they are situated more compactly and form a continuous layer being short and isodiametric.

Сравнение. По-видимому, описанные пластинки относятся к мохообразным и представляют собой части стенки капсул или элементы органов, сопровождающих гаметангии или спорангии. Подобные остатки в литературе, по-видимому, не описывались.

***Hastipellis dvinensis* S. Meyen, sp. nov.**

Табл. 3, фиг. 2, 3

Видовое название от р. Малая Северная Двина.

Голотип – ГИН, экз. № 4552/525-1-12, Аристово (табл. 3, фиг. 2).

Holotype¹⁸ – Geological Institute of RAS, specimen No. 4552/525-1-12; Aristovo locality (pl. 3, fig. 2).

Diagnosis. The same as for the genus.

Описание. Остатки данного вида хорошо идентифицируются в продуктах мацерации по сочетанию двух систем клеток. Продольно ориентированные клетки маскированы продольными темными штрихами, которые иногда сдвоены и тогда, по-видимому, соответствуют параллельным швам между клетками (как на слоевищах и листьях мохообразных). Поперечные стенки этих клеток почти нигде не удается различить. Из-за неясности границ клеток невозможно указать их размеры. Вторая система клеток сильно варьирует от одного экземпляра к другому. На голотипе клетки этой системы единично появляются в нижней части пластинки, выше они собраны в сплошной слой, а в самой верхушке снова исчезают. На других экземплярах этих клеток вообще очень мало. Иногда их много по всему экземпляру, но в верхней части они более темные. Эти клетки поперечно вытянутые и неправильных округленных очертаний в нижней части, более изометричные выше. Их контуры имеют вид широкой (по сравнению с размерами клеток) полосы, которая местами исчезает, и тогда остается только узкий несдвоенный контур.

Местонахождение. Аристово (10 экз.; №№ 4552/337-4-30, 366-2-6, 366-2-20, 366-2-28, 412-4-1, 525-1-6, 525-1-12, 525-1-13, 525).

Род *Estomia* S. Meyen, 1965

***Estomia* sp. SVM-1**

Табл. 3, фиг. 4, 5

Описание. Встречены пластинчатые фрагменты, сложенные полигональными клетками, радиальные стенки которых сдвоены и осложнены параллельными штрихами. Местами пластинки многослойные. Края фрагментов обор-

ваны. Эти остатки могут принадлежать однослойным слоевищам, но более вероятно, что это фрагменты внутренних тканей растений, например фрагменты узловых диафрагм членистостебельных.

Местонахождение. Аристово (11 экз.; №№ 4552/337-4-22, 337-4-23, 337-5-57, 366-2-4, 366-2-29, 366-3-8, 377-1-36, 337-3-12, 396-1-1, 412-2-13, 525-1-1).

2. ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ГОЛОСЕМЕННЫХ ТАТАРИНОВОЙ ФЛОРЫ

Помимо голосеменных, описанных в монографии о татаринской флоре (см. предисловие к настоящему сборнику) и упомянутых в статье «Продукты объемной мацерации верхнетатарских отложений Русской платформы» в коллекции имеются еще другие остатки голосеменных, описываемые ниже. Это хорошей сохранности дисперсные кутикулы, которые не удалось привязать к определенным порядкам голосеменных (они сравнимы с хвойными пельтаспермовыми), и интересный лист с параллельным жилкованием, найденный в Вязовке (*Phylladoderma* ? sp. SVM-1). Кроме того, ниже помещены описания семян, листьев и чешуй кордаитантовых, найденных в Александровке. Эти растения лишь кратко описаны и отчасти изображены в упомянутой монографии.

Отдел Pinophyta

Класс Ginkgoopsida

Порядок Peltaspermales

Семейство Caerdiolipidaceae S. Meyen

Род *Phylladoderma* Zalesky, 1914

***Phylladoderma* ? sp. SVM-1**

Табл. 3, фиг. 1

Описание. В коллекции имеется единственный отпечаток широколопастного листа длиной 15 мм и шириной около 10 мм. Основание клиновидное, верхушка пологовыемчатая. Жилкование в основании листа видно плохо. Немного выше основания жилки широко расходятся вслед за расширением пластинки, затем (в средней части листа) идут параллельно и едва заметно сходятся в верхушке, где на 0,5 см края приходится около 25 жилок. От вырезки на верхушке лист надорван.

Сравнение. Описанный лист можно сравнить с родами *Phylladoderma*, *Glossophyllum* и *Yuania*¹⁹ (Sze) Gu et Zhi. Среди *Phylladoderma* изредка встречаются такие короткие листья, но этому роду свойственно значительно более редкое жил-

кование. Для *Phylladoderma* subgen. *Phylladoderma* характерна выемчатость верхушки. До сих пор известные листья *Glossophyllum* гораздо более вытянуты, чем описанный лист и имеют более редкое жилкование. По форме этот лист вполне сравним с *Yuania striata* Sze из верхов перми Китая [Sze, 1953]. Вполне возможно, что *Yuania* – растение, близко родственное *Phylladoderma* или даже относится к этому роду [Бураго, 1976; Есаулова, 1977] (название *Phylladoderma* имеет приоритет). Ли и Яо [Li, Yao, 1980] поместили *Yuania* среди членистостебельных, по видимому, имея в виду сходство с *Schizoneura* Schimper et Mougeot. Описываемый лист по текстуре поверхности, форме листа и характеру прохождения жилок, слабо сходящихся в верхушке, едва ли может принадлежать членистостебельным.

Местонахождение. Вязовка (1 экз.).

Класс Pinopsida

Порядок Cordaitanthales

Сателлитные роды порядка Cordaitanthales

Род *Cordaite* Unger, 1850

***Cordaite clericii* Zalesky**

Noeggerathiopsis clericii: Меньшикова, 1973, с. 152, табл. 55, фиг. 16 (дальнейшую синонимику см. [Мейен, 1966, с. 137]).

Лектотип – ГИН, № 572/10 [Залесский, 1914, табл. II, фиг. 4, 4a], Печорский бассейн, ручей Шом-шор (в 132 км от устья р. Адзъва); верхняя пермь, печорская серия.

Описание. Вид представлен большей частью фрагментами средних частей листьев с параллельными жилками. Наиболее полные экземпляры изображены в основной монографии на рис. 65 (а–д) и табл. XV, фиг. 6, 7. Жилкование видно плохо и замаскировано многочисленными продольными ребрышками, как это обычно бывает у видов с сульцевым жилкованием. Кроме того, есть один целый мелкий лист вытянутого обрат-

нойцевидного асимметричного очертания с округлой верхушкой и слабоокаймленным основанием. Все листья происходят из одного слоя и имеют совершенно одинаковое жилкование, поэтому нет оснований относить их к разным видам.

Сравнение. Ранее было показано [Мейен, 1966], что к *C. clercii* относятся мелкие, большей частью узкие, реже более короткие листья с сульцевидным жилкованием. Внутривидовая изменчивость была продемонстрирована с помощью монотопных выборок. Описываемые листья вполне укладываются в пределы изменчивости вида, как они выявлены на материале из Печорского, Кузнецкого и Тунгусского бассейнов. Заметим, что к *C. clercii* очень близки виды *C. adleri* (Radczenko) S. Meyen, *C. oblongifolius* (Radczenko) S. Meyen и *C. minimus* (Neuburg) S. Meyen [Мейен, 1966], но при больших сборах эти виды разделяются. К *C. adleri* относятся листья с наибольшей шириной в верхней трети, узкими оттянутыми основаниями, к *C. oblongifolius* – более языковидные листья с более параллельными краями и с закругленной верхушкой, а к *C. minimus* – очень узкие листья. В монотопных выборках этих трех видов нет таких мелких листьев (подобных описанному выше целому листу), у которых листовая пластинка вытянутая, обратнаяцевидная с окаймленным основанием.

Местонахождение. Александровка (36 экз.; сборы В.П. Твердохлебова, 1963–1964 г., и С.В. Мейена, 1965 г.).

Под *Samaropsis* Goeppert, 1864

Samaropsis irregularis Neuburg

Samaropsis irregularis: Нейбург, 1948, с. 288, табл. 73, фиг. 22; Сухов, 1969, с. 123, табл. 12, фиг. 14–22; Meyen, 1982, рис. 28, F–R.

Samaropsis erunakovensis: Радченко, 1955, с. 152, табл. 12, фиг. 6; Сухов, 1969, с. 121, табл. 14, фиг. 1–11.

? *Samaropsis borisovaensis*: Сухов, 1959, табл. 5, фиг. 5–7; 1969, с. 125, табл. 14, фиг. 24.

Голотип – ГИН, № 2761/6114 [Нейбург, 1948, табл. 3, фиг. 22a], Кузбасс, левый берег р. Томь у дер. Ерунаково, породы пласта 81; верхняя пермь, основание тайлуганской свиты.

Описание. Описываемые ниже экземпляры изображены в основной монографии на табл. XV, фиг. 8 и рис. 65, е–к; на эти иллюстрации и делаются ссылки в последующем тексте. Материал собран в одном слое и образует монотопную выборку. По размерам и особенно очертаниям листьев²⁰ очень изменчивы. На всех экземплярах четко выражено луковичеобразное, иногда асимметричное центральное ядро, соответствующее нуцеллусу, и окружающая его крылатка (эписперм),

соответствующая интегументу. Халазальная и микропилярная части ядра оттянуты примерно одинаково. Ядро покрыто продольными морщинками, повторяющими его контур. Морщинки на крылатке видны хуже. Никаких следов проводящих пучков на эпидерме не заметно. Скорее всего, у *S. irregularis*, как у большинства современных хвойных, интегумент не был васкуляризован. Крылатка варьирует по ширине и очертаниям, определяя изменчивость очертания самого семени. Одни семена вытянуты в продольном, другие – в поперечном направлении. Контур крылатки может быть ровным или с неправильными выступами и выемками. В разной степени развита оттянутость нижних внешних углов крылатки. Во всех случаях крылатка более или менее асимметрична. Апикальная вырезка крылатки с верхушкой микропиле на дне от щелевидной с расширением наверху до открытой.

Сравнение. Такого же типа семена описаны в литературе как *S. irregularis* Neuburg, *S. erunakovensis* Radczenko и *S. borisovaensis* Suchov. При сравнении описываемых семян с первым видом выяснилось, что его изображения, данные в монографии М.Ф. Нейбург [1948] не только схематичны, но и существенно неверны. Это в особенности касается голотипа, в качестве которого было выбрано семя (рис. 65, о), оказавшееся при изучении в спирте сильно поврежденным и совершенно другим, чем показано Нейбург. Оригиналы М.Ф. Нейбург были специально переизучены под биноклем в спирте, и рисунки изображенных ею и некоторых дополнительных экземпляров были сделаны по возможности точно. Особое внимание уделялось точной передаче контуров ядра и крылатки (монография, рис. 65, л–т). Эти семена происходят из одного слоя и образуют монотопную выборку. Хотя форма семян сильно варьирует, крайние варианты связаны переходами и относить их к разным видам невозможно. Вариации касаются пропорций семени (продольно- и поперечно-оттянутые), ширины крылатки относительно ядра, формы крылатки и ядра, в том числе степени их асимметрии, формы и глубины апикальной вырезки. У некоторых семян по обе стороны от вырезки образуются рожковидные выступы крылатки, у других семян контуры верхушки округленные. Сильно варьирует и длина микропилярной и халазальной оттянутых частей ядра. У многих семян внутренний контур вырезки усилен тяжем угольной корочки (рис. 65, м, п–т), у других семян этого нет (рис. 65, к, н, о). Сравнивая описываемые семена из татариновой флоры с типовой серией, можно видеть почти полное совпадение признаков, хотя семена татариновой

флоры в общем несколько крупнее (что хорошо видно на рис. 65). Учитывая высокую изменчивость семян и в типовой серии, и в татариновой, а также одинаковое проявление этой изменчивости, вполне можно отнести описываемые семена к виду *S. irregularis*. Небольшую разницу в размерах едва ли стоит рассматривать как видовой признак до более полной биометрической обработки всего вида.

Виды *S. erunakovensis* и *S. borisovaensis* (см. синонимику) были установлены авторами без изучения оригиналов *S. irregularis*, а для сравнения привлекались неверные рисунки, данные в монографии М.Ф. Нейбург [1948]. Правда, при ревизии верхнепалеозойских семян Средней Сибири С.В. Сухов специально ознакомился с коллекциями Нейбург. Описываемые в его монографии [Сухов, 1969] семена *S. irregularis* подобраны с учетом этого знакомства. Данное им описание вида вполне соответствует не только его собственным образцам, но и типовому материалу. Правда, Сухов уделяет большое внимание ориентации морщинок на крылатке и переоценивает выдержанность этого признака у *S. irregularis*. В его монографии описываются также виды *S. erunakovensis* и *S. borisovaensis*. Учитывая широкий диапазон изменчивости как *S. irregularis*, так и *S. erunakovensis* (если опираться на изображенные Суховым экземпляры этого вида), провести грань между ними невозможно. В частности, голотип *S. erunakovensis* [Радченко, 1955, табл. 12, фиг. 6; Сухов, 1969, табл. 14, фиг. 1] лишь несколько более вытянут, чем голотип *S. irregularis*, но другие изображенные Суховым экземпляры *S. erunakovensis* не столь вытянуты. Вполне можно считать оба вида синонимичными. Вид *S. borisovaensis* менее понятен из-за скудности типового материала (описано всего четыре экземпляра из трех местонахождений), так что пределы изменчивости этого вида неизвестны. Имеющиеся экземпляры отличаются от *S. irregularis* лишь существенно (почти вдвое) меньшей величиной. Поэтому *S. borisovaensis* помещен выше в синонимику *S. irregularis* со знаком вопроса.

Систематическая принадлежность. Семена *S. irregularis* найдены лишь в одном местонахождении татариновой флоры. В том же слое найдены описанные выше листья и чешуи *Crassinervia* Neuburg [Коньков, 1967]. Эти листья и чешуи также не встречены в других местонахождениях татариновой флоры. Все эти растения как бы образуют группу пришельцев из Сибири, где они очень обычны. Поэтому вполне можно считать, что все это части одних и тех же растений одного вида. Ассоциация *C. clercii* с *Samaropsis irregularis*

известна во многих местонахождениях Кузнецкого и Тунгусского бассейнов. Однако ассоциирующие чешуи, хотя и принадлежат *Crassinervia*, но отличаются от найденных в Александровке. В Печорском Приуралье ассоциация *C. clercii* с семенами типа *S. irregularis* отмечена по р. Адзье в обнажении Ч-32. Вообще же семена из того интервала, где встречается *C. clercii*, здесь плохо изучены. С другой стороны, в типовом местонахождении *S. irregularis* встречается с листьями, не имеющими сульцевого жилкования и не относящимися к *C. clercii*. Таким образом, вполне возможно, что *S. irregularis* в его нынешнем понимании – сборный вид. В будущем надо попытаться найти такие отличия среди этих семян, которые коррелируют с ассоциацией с разными листьями. Так или иначе, *S. irregularis* ассоциирует только с родом *Cordaites*, так что принадлежность этих семян к *Cordaitanthales* несомненна. В Кузнецком и Тунгусском бассейнах *S. irregularis* ассоциирует с микроспорокладами *Kuznetskia* S. Meyen [Мейен, 1982], причем почти во всех местонахождениях *Kuznetskia* найдены и эти семена (обратное необязательно, так как *Kuznetskia* встречается редко). *Kuznetskia* условно отнесена к семейству *Vojnovskyaceae* [Мейен, 1982; Meyen, 1982]. К этому семейству с той же степенью условности можно отнести и *S. irregularis*, как и сходные с ними семена, с тонкой отчетливой крылаткой.

Местонахождение. Александровка (12 экз.; сборы С.В. Мейена, 1965 г.).

Семена неопределенного систематического положения

Род *Allicospermum* Harris, 1932

Allicospermum sp. SVM-1

Табл. 4, фиг. 1–4; рис. 1, а–д

Описание. Семена круглые диаметром 5,5–6 мм, с полукруглой вырезкой на верхушке. Внешняя эпидерма с толстой кутикулой, сложена полигональными изометричными клетками, расположенными без видимого порядка, вблизи микропиле – правильными рядами. Местами периклинальные стенки несут неконтрастные кутикулярные папиллы. Единично встречаются устьица с 6 побочными клетками и отверстия секреторных каналов. Внутренняя кутикула интегумента сохранилась лишь в микропиле, где клетки образуют продольные ряды. Кутикула остальной внутренней части интегумента и нуцеллуса не сохранилась. Мегаспора с толстой мембраной, яйцевидная, длиной 2,5 мм и шириной 1,8 мм.

Местонахождение. Аристово (2 экз.).

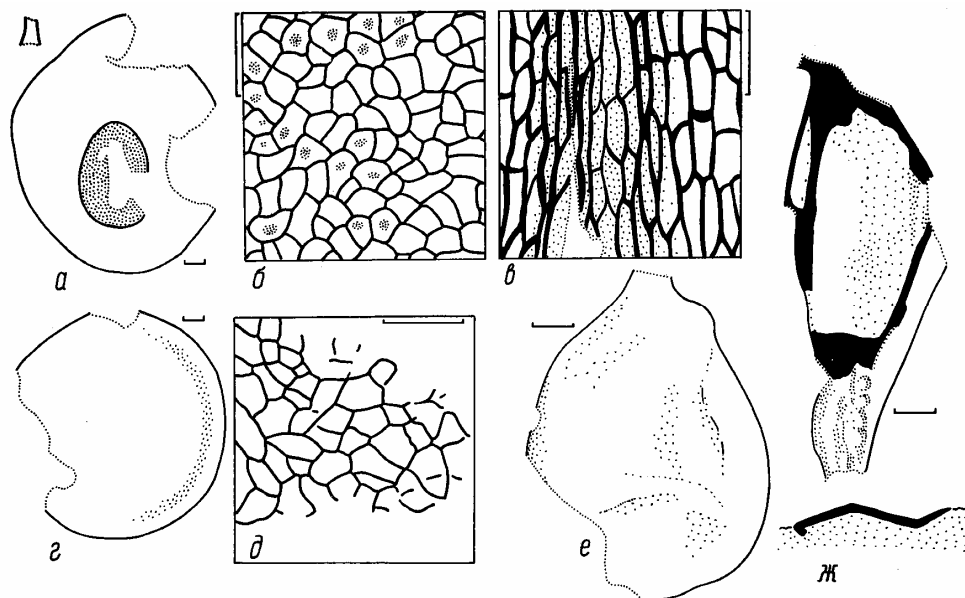


Рис. 1. *Allicospermum* sp. SVM-1 (а–д) и *A. ?* sp. SVM-2 (е, ж): а – экз. № 4552/523-1 после окисления, видно положение мегаспоровой мембраны, слева наверху – отделившаяся микропиллярная трубка; б – кутикула в средней части того же семени, преп. № 4552/523-1А, пункт 2; в – кутикула того же семени по его краю, тот же препарат, пункт 1; г – экз. № 4552/183-2; д – внешняя кутикула того же семени, преп. № 4552/183-2, пункт 1; е – экз. № 3773/16536-7; ж – экз. № 3773/16536-11 (внизу вид в разрезе); Аристово (а–д), Вязовка (е, ж); длина линейки 1 мм (а, г, е, ж) и 100 мкм (б, в, д)

Allicospermum sp. SVM-2

Табл. 5, фиг. 1–5; рис. 1, е, ж

Описание. Семена овально-ромбические длиной 7 мм, шириной 4 мм. Внешняя эпидерма с толстой кутикулой, сложена округло-прямоугольными клетками, расположенными

скрещивающимися рядами. Периклиналильные стенки с крупной кутикулярной папиллой и многочисленными кутиновыми ребрами. Внутренние кутикулы интегумента и нуцеллуса не сохранились. Мегаспора крупная с оттисками крупных клеток гаметофита.

Местонахождение. Вязовка (2 экз.).

3. НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *TATARINA* S. MEYEN

Род *Tatarina* объединяет растения семейства Peltaspermeaceae, обладающие простыми или простоперистыми²¹ листьями с веерным жилкованием и ложной средней жилкой [Мейен, 1969а; Гоманьков, Мейен, 1979]. В монографии нами уже отмечалось, что видовая систематика этого рода, в основу которой были положены эпидермальные признаки листьев, столкнулась с серьезными трудностями, связанными с сильной и неупорядоченной изменчивостью по этим признакам. Основная масса остатков *Tatarina* с Русской платформы была распределена нами между четырьмя видами (*T. olferievii* S. Meyen, *T. conspicua* S. Meyen, *T. mira* Gomankov и *T. pinnata* S. Meyen et Gomankov), границы между которыми остаются, однако, недостаточно четкими. Кроме того, для обозначения наиболее характерных типов эпидермальной структуры внутри одного вида нами использовалась неформальная категория модификации (обозначается

знаком «mod.»). Однако имеется несколько экземпляров татарин, которые по своему эпидермальному строению не укладываются в существующую классификацию. Некоторые из них столь своеобразны, что порождают даже сомнение в принадлежности их к роду *Tatarina*. К сожалению, статистический анализ признаков, на которых основана видовая систематика татарин, чрезвычайно труден (см. монографию), что препятствует оценке статистической значимости этих «отскакивающих вариантов». Ниже они описываются как два новых вида рода *Tatarina* и одна новая модификация вида *T. conspicua*. Кроме того, приводится описание в открытой номенклатуре остатков татарин из местонахождения Залазна, которые были найдены в гальке конгломератов, имеющих, вероятно, триасовый возраст, и фрагментарность которых не позволяет отнести их к какому-либо уже описанному виду или выделить в новый вид.

Отдел Pinophyta
Класс Ginkgoopsida
Порядок Peltaspermales
Семейство Peltaspermaceae Thomas, 1933

Род *Tatarina* S. Meyen, 1969

Tatarina conspicua mod. *simplex*

Рис. 2, 3; табл. 6, фиг. 2–4

Название модификации от лат. *simplex* – простая.

Описание. К этой модификации отнесены 5 дисперсных кутикул, характеризующихся полным отсутствием каких-либо проксимальных усложнений на побочных клетках. Устьица при этом часто оказываются непогруженными (табл. 6, фиг. 4). На верхней стороне они собраны в более или менее правильные ряды (рис. 2). Дифференциации покровных клеток на костальные и интеркостальные не наблюдается (табл. 6, фиг. 3). Радиальные стенки клеток ровные, прямые или слабоизогнутые. Периклиальные стенки клеток (в том числе и побочных) часто несут папиллу. Иногда наблюдается значительная дифференциация этих папилл во величине. Такие кутикулы могут быть определены как *T. conspicua* mod. *simplex-verrucosa*. Устьица моноциклические. Побочные клетки кутинизированы колесовидно или дистально.

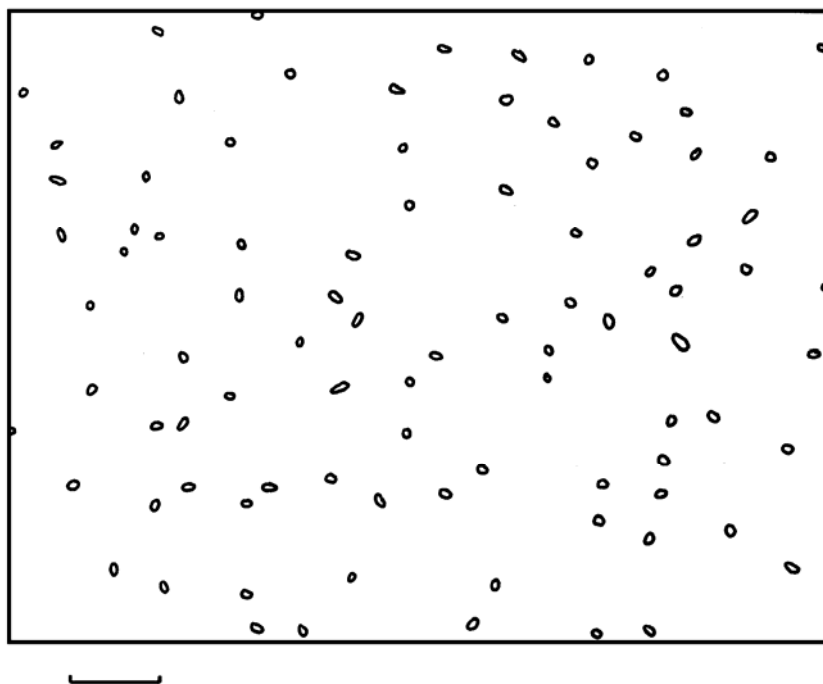


Рис. 2. *Tatarina conspicua* mod. *simplex*, распределение устьиц на верхней стороне; преп. № 4552/228-ба, пункт 2; Аристово; длина линейки 200 мкм

На нижней стороне листа устьица разбросаны беспорядочно или образуют очень неотчетливые полосы (рис. 3). В последнем случае наблюдается слабая дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные, выражающаяся в несколько большей вытянутости костальных клеток и собранности их в ряды. Радиальные стенки клеток ровные, прямые или слабоизогнутые. Папиллы на периклиальных стенках могут отсутствовать или быть выраженными в различной степени. В предельном случае они выражены даже лучше, чем на верхней стороне, чего никогда не наблюдается у типичных представителей вида *T. conspicua*. В случае отсутствия папилл на нижней стороне наблюдается большое количество пахицелл и септированных клеток (табл. 6, фиг. 2). Побочные клетки кутинизированы колесовидно или дистально.

Сравнение. По своим основным признакам описанное множество кутикул очень близко к виду *T. conspicua*, отличаясь от него лишь характером кутинизации побочных клеток, непогруженностью устьиц и (иногда) лучшей выраженностью папилл на нижней стороне по сравнению с верхней. Устьица, лишенные каких-либо проксимальных усложнений на побочных клетках, встречаются и у типичных представителей вида *T. conspicua* (см., например, [Гоманьков, Мейен, 1986, табл. VI, фиг. 5]), но лишь изредка, в то время как на рассматриваемых кутикулах они

составляют большинство. Колесовидная кутинизация побочных клеток довольно часто встречается у *T. olferievii*, но у этого вида никогда не бывает столь четких периклиальных папилл и устьичных рядов на верхней стороне листа.

От остальных видов рода описываемая модификация отличается по тем же признакам, что и типичные представители *T. conspicua*. Так, от *T. lobata* S. Meyen, *T. mira* и *T. pinnata* она отличается наличием устьичных рядов и более четкими папиллами на верхней стороне, а от *T. sadovnikovii* S. Meyen – отсутствием на верхней стороне дифференциации покровных клеток на костальные и интеркостальные. Ни у одного из перечисленных видов не известны устьица без проксимальных усложнений на побочных клетках.

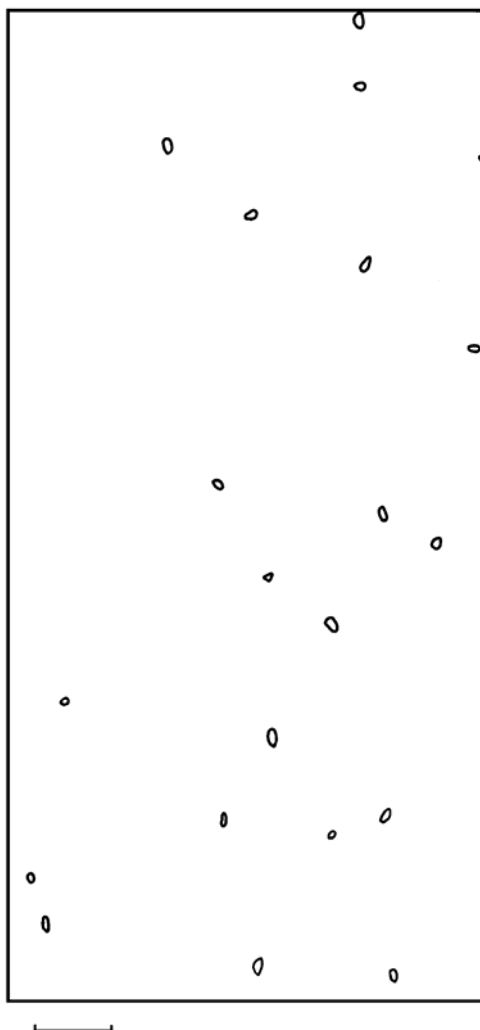


Рис. 3. *Tatarina conspicua* mod. *simplex*, распределение устьиц на нижней стороне; преп. № 4552/228-ба, пункт 4; Аристово; длина линейки 200 мкм

Материал. Четыре дисперсные кутикулы из местонахождения Дор и одна из местонахождения Аристово.

***Tatarina raristomata* Gomankov, sp. nov.**

Рис. 4, 5; табл. 7, фиг. 1–4

Название вида от лат. *rarus* – редкий и *stoma* – устьице.

Голотип – ГИН, № 4552/259-3 (рис. 4, 5; табл. 7, фиг. 1–4); Аристово.

Holotype²² – Geological Institute of RAS, specimen No. 4552/259-3; Aristovo locality (text-figs. 4, 5; pl. 7, figs. 1–4).

Diagnosis. Leaves entire. At the both sides of leaf the differentiation of cells into costal and intercostal ones as well as periclinal papillae are absent. Stomata papillocytic, very rare, situated in regular rows.

Описание. Вид представлен двумя фрагментарными отпечатками листьев – голотипом и паратипом, лежащими рядом на штупе и, возможно, принадлежавшими одному растению. Видимая длина голотипа 42 мм, ширина 24 мм. У паратипа те же измерения составляют соответственно 36 и 35 мм, то есть листья были, вероятно, сравнительно крупными. Ни верхушка, ни основание листа ни на одном отпечатке не сохранились. Жилкование листьев типично для рода *Tatarina*: вдоль оси располагается ложная средняя жилка, от которой под острым углом отходят боковые. На паратипе отпечаток ложной средней жилки густо покрыт округлыми ямками диаметром около 0,5 мм.

Устьица на верхней стороне листа довольно редкие и собраны в правильные ряды (рис. 4). Дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные не наблюдается (табл. 7, фиг. 4). Папиллы на покровных клетках отсутствуют. Радиальные стенки клеток прямые или слабоизогнутые, ровные. Часто наблюдается как бы удвоение радиальных клеточных стенок (табл., 7, фиг. 4), связанное, вероятно, с тем, что кутиновые ребра, соответствующие радиальным стенкам, глубоко проникали в межклетники и имели в поперечном сечении не клиновидную, как обычно, а гантелевидную форму. Устьица моноциклические. Побочные клетки кутинизированы сильнее, чем покровные, и несут четкие периклиналильные папиллы, часто нависающие над устьичной ямкой.

Нижняя эпидерма листа (рис. 5; табл. 7, фиг. 3) устроена так же, как верхняя, с той только разницей, что на ней присутствует осевая зона и количество устьиц еще меньше, чем на верхней стороне. Сходство обеих сторон еще усиливается за счет слабой выраженности осевой зоны: она узкая, сложена не слишком правильными рядами клеток, сравнительно мало вытянутых; в пределах ее встречаются устьица (табл. 7, фиг. 2).

Сравнение. От всех известных видов рода *Tatarina* описываемый вид отличается значительно меньшей плотностью устьиц, особенно на нижней стороне листа. От *T. olferievii*, *T. pinnata* и *T. lobata* он отличается, кроме того, наличием четких рядов устьиц на обеих сторонах, а от двух последних видов – также цельными листьями. От *T. mira* он отличается характером кутинизации побочных клеток, а также строением нижней эпидермы: наличием устьичных рядов (а не полос), отсутствием папилл на покровных клетках, отсутствием дифференциации их на костальные и интеркостальные. По двум последним признакам (причем в отношении не только к нижней стороне, но также и к верхней) *T. raristomata* от-

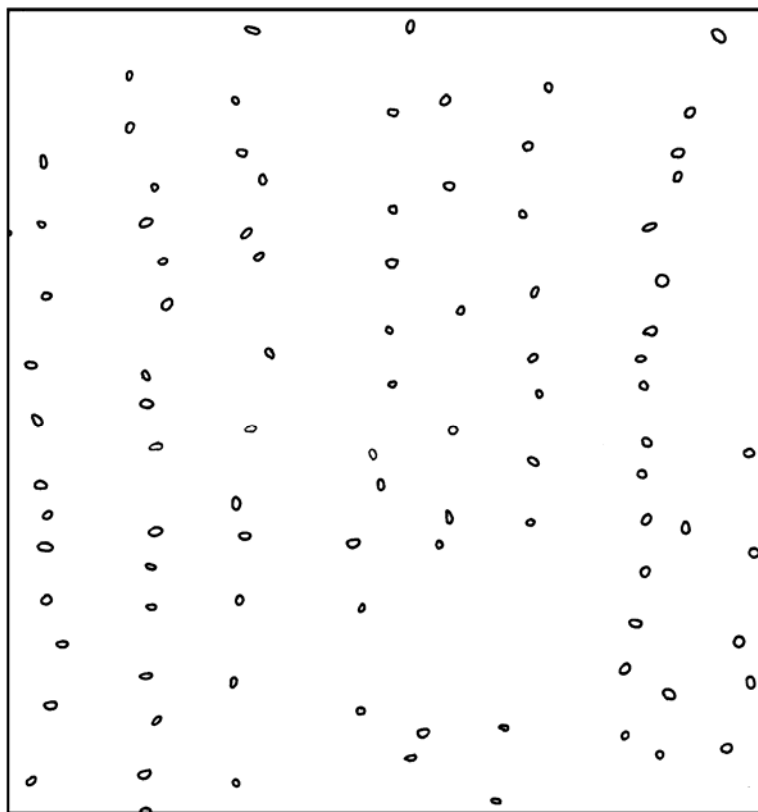


Рис. 4. *Tatarina raristomata* sp. nov., распределение устьиц на верхней стороне; преп. № 4552/259-3, пункт 4; Аристово; длина линейки 200 мкм

личается и от *T. sadovnikovii*. Ближе всего описываемый вид к *T. conspicua*, особенно к модификации *T. conspicua* mod. *glabra*, у которой также отсутствуют папиллы на покровных клетках, но у этого вида никогда не наблюдается таких четких устьичных рядов на нижней стороне, благодаря чему разница между сторонами всегда достаточно сильная.

Материал. 2 отпечатка с фитолеймами из местонахождения Аристово.

***Tatarina ? furcata* Gomankov, sp. nov.²³**

Рис. 6; табл. 8, фиг. 1–4

Видовой эпитет от лат. *furcatus* – вильчатый.

Голотип – ГИН, № 4388/72 (рис. 6; табл. 8, фиг. 1–4); Мулино.

Holotype²⁴ – Geological Institute of RAS, specimen No. 4388/72; Mulino locality (text-fig. 6; pl. 8, figs 1–4).

Diagnosis. Leaf blade including false midrib dichotomized. Axial zone presents on both surfaces of leaf. Periclinal papillae present on some cells. Stomata scattered. Subsidiary cells having star-shaped cutinization and proximal papillae.

Описание. В коллекции имеется отпечаток листа с фитолеймой, на котором видны две последовательные дихотомии листовой пластинки (табл. 8, фиг. 1; рис. 6). Отдельные доли линейные, слегка выгнуты в сторону верхушки. Ни верхушки долей, ни основание листа не сохранились. Жилкование видно плохо. Вероятно, в осевой части листа, а также каждой его доли проходит пучок сближенных жилок (ложная средняя жилка), дихотомирующий вместе с листом, от которого под острым углом отходят боковые жилки, слегка выгнутые в сторону верхушки. К сожалению, кутикула листа имеет очень плохую сохранность, поэтому приводимое ниже описание эпидермальной структуры носит скорее гипотетический характер.

На верхней стороне над ложной средней жилкой располагается осевая зона, сложенная правильными рядами прямоугольных и трапецевидных клеток (табл. 8, фиг. 3). По сторонам от нее иногда также наблюдаются такие же полосы, состоящие из нескольких более или менее правильных рядов клеток, но более узкие, чем осевая зона. Вероятно, они соответствуют жилкам (т.е. наблюдается дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные), хотя определить их расположение относительно осевой зоны, края листа и друг друга не удалось из-за фрагментарности материала. Устьица на всей верхней стороне листа разбросаны беспорядочно, причем плотность их в пределах осевой зоны примерно такая же, как и вне нее. Радиальные стенки клеток ровные, прямые или слабоизогнутые. Периклинальные стенки в пределах осевой зоны гладкие, а вне ее несут местами крупные и контрастные папиллы. Распределение участков, несущих папиллы и лишенных их, на листе вне осевой зоны выяснить не удалось, однако оно, кажется, никак не связано с отмеченной выше дифференциацией клеток на костальные и интеркостальные. В целом папиллезность кутикулы, по видимому, убывает по мере движения от осевой зоны к краю листа. Устьица, по крайней мере в большинстве своем, моноциклические, побочные клетки кутинизированы звездообразно и несут проксимальные папиллы (табл. 8, фиг. 4).

На нижней стороне листа имеется такая же осевая зона, как на верхней (табл. 8, фиг. 2), с

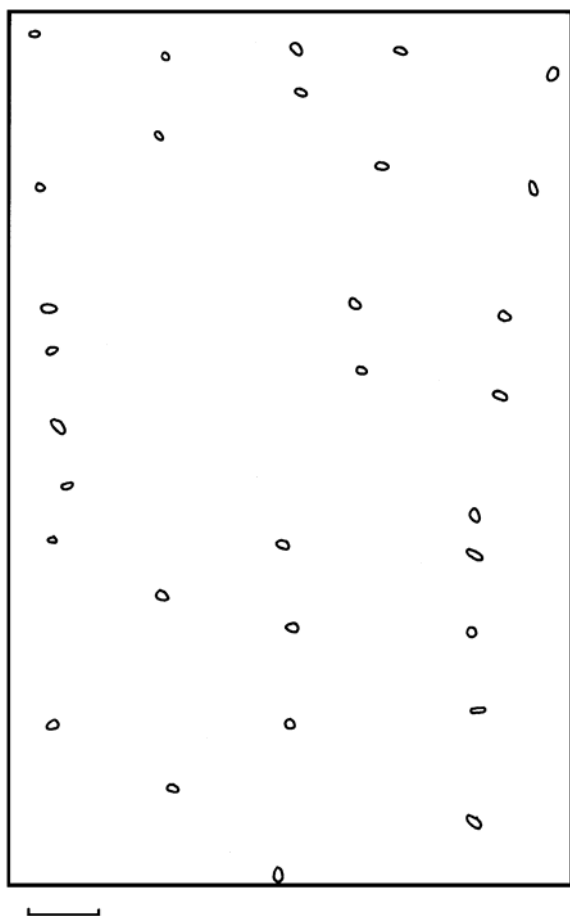


Рис. 5. *Tatarina raristomata* sp. nov., распределение устьиц на нижней стороне; преп. № 4552/259-3, пункт 5; Аристово; длина линейки 200 мкм



Рис. 6. *Tatarina ? furcata* sp. nov., голотип № 4388/72; Мулино; длина линейки 1 см

той только разницей, что устьица в ее пределах встречаются гораздо реже, чем вне ее, и ряды клеток более правильные, чем на верхней стороне. По сторонам от осевой зоны упорядоченность покровных клеток постепенно уменьшается при движении в сторону края листа и сами клетки из прямоугольных становятся веретеновидными. Устьица разбросаны беспорядочно, их плотность существенно меньше, чем на верхней стороне листа. Радиальные стенки клеток ровные, прямые или изогнутые. Периклиальные стенки в основном гладкие, очень редко несут мало контрастную папиллу. Устьица устроены так же, как на верхней стороне.

Сравнение. Дихотомирующая листовая пластинка – чрезвычайно редкий признак в роде *Tatarina*. До сих пор он отмечался ишь у отдельных представителей вида *T. conspicua* (см. [Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 27, з, к]). Однако ни у одного из них не наблюдалась дихотомия осевой зоны, подобная той, которая имеет место у описываемого вида: осевая зона имеется только в одной из долей листа, а в другой – отсутствует. К сожалению, сохранность этих экземпляров не позволяет рассмотреть характер жилкования в долях, лишенных осевой зоны, в частности определить, есть ли в них ложная средняя жилка. Таким образом, дихотомия осевой зоны – признак, отличающий *T. ? furcata* от всех других видов рода *Tatarina*. Другой уникальный признак описываемого листа – наличие осевой зоны на верхней стороне. Как известно, присутствие осевой зоны на нижней стороне листа и отсутствие ее на верхней послужили в свое время поводом для выделения рода *Tatarina* [Мейен, 1969а; Гоманьков, Мейен, 1986]. Поэтому присутствие подобной структуры на обеих сторонах описываемого листа заставляет усомниться в принадлежности его к роду *Tatarina*. Однако по другим эпидермальным признакам, в особенности по беспорядочному расположению устьиц и характеру кутинизации побочных клеток, он очень напоминает вид *T. mira*, происходящий из одного с ним местонахождения. На этом основании мы условно помещаем его в род *Tatarina*, внутри которого он бесспорно заслуживает выделения в самостоятельный вид.

Материал. Один отпечаток с фитолеймой из местонахождения Мулино.

Tatarina ? sp. AVG-1

Табл. 6, фиг. 1; табл. 7, фиг. 5; табл. 8, фиг. 5

Описание. Под названием «*Tatarina ? sp. AVG-1*» мы объединяем здесь множество очень мелких (несколько квадратных миллиметров) фрагментов, происходящих из местонахождения

Залазна, где они были найдены включенными в гальку, слагающую конгломерат предположительно триасового возраста. Одни из них (большинство) представляют собой дисперсные кутикулы (причем только одной стороны листа), другие – отпечатки, лишенные фитолеймы, с двух из которых удалось получить реплики. Большая часть изученных остатков обнаруживает следующее эпидермальное строение.

Устьица собраны в ряды, в полосы или разбросаны беспорядочно, причем степень и характер упорядоченности в расположении устьиц могут варьировать даже в пределах одного и того же фрагмента. Покровные клетки дифференцированы на костальные и интеркостальные, хотя эта дифференциация выражена не всегда хорошо (табл. 8, фиг. 5). Костальные клетки обычно более вытянуты, чем интеркостальные, и образуют более или менее правильные ряды, тогда как интеркостальные разбросаны беспорядочно. Радиальные стенки клеток прямые или слабоизогнутые, иногда извилистые (табл. 8, фиг. 5). Периклинальные стенки гладкие или несут очень мало-контрастную папиллу. В тех случаях, когда папиллы заметны, они обычно лучше выражены на интеркостальных клетках, чем на костальных. Устьица моноциклические или неполно дициклические. Кутикулизация побочных клеток губообразная (табл. 7, фиг. 5). Кроме того, побочные клетки часто несут периклинальные папиллы, сходные с теми, которые отмечались у *Tatarina conspicua* mod. *sinuosa* (см. [Мейен, Гоманьков, 1980, рис. 4a]). Иногда на отдельных побочных клетках (но никогда не на всех побочных клетках одного устьица) эти папиллы оказываются как бы смещенными на радиальную проксимальную стенку и нависающими над устьичной ямкой.

Имеется также одна дисперсная кутикула (экземпляр № 3774/19-1) с эпидермальной структурой, несколько отличающейся от только что описанной (табл. 6, фиг. 1). Отличия заключаются в отсутствии всякой дифференциации покровных

клеток на костальные и интеркостальные и в присутствии на всех покровных клетках контрастных папилл. Устьица на этом экземпляре собраны в ряды (не всегда отчетливые), а радиальные стенки покровных клеток ровные.

Сравнение. Хотя ни на одном из изученных фрагментов не наблюдалось осевой зоны, по другим эпидермальным признакам они очень близки к листьям *Tatarina* и особенно к виду *T. conspicua*. При этом экземпляр № 3774/19-1 можно интерпретировать как кутикулу верхней стороны листа, а остальные – как кутикулы (или отпечатки) нижней стороны. Именно для *T. conspicua* характерны ряды устьиц на верхней стороне и полосы или беспорядочное их расположение на нижней, отсутствие дифференциации клеток на костальные и интеркостальные на верхней стороне и выраженность ее в той или иной степени на нижней, четкие папиллы на верхней стороне и значительно меньшая их контрастность на нижней. Очень сходны у описываемого вида и *T. conspicua* типы кутикулизации побочных клеток; внутри рода *Tatarina* только среди представителей *T. conspicua* отмечалась извилистость радиальных стенок.

К числу различий *Tatarina* sp. AVG-1 и *T. conspicua* можно отнести лишь тенденцию к образованию устьичных рядов на нижней стороне у первого вида, хотя остается непонятным, следует ли этому признаку придавать вес, соответствующий разделению на видовом уровне, так как не у всех представителей описываемого вида он выражен достаточно хорошо. Сравнение его с другими видами рода *Tatarina* затруднено, так как неопределенной остается гомологизация сторон листа. Поэтому мы описываем его в составе рода *Tatarina* (из-за близости к *T. conspicua*, но с некоторым сомнением, поскольку нами не наблюдалась осевая зона), но в открытой номенклатуре.

Материал. 9 дисперсных кутикул и 2 реплики с отпечатков из местонахождения Залазна.

4. КОПРОЛИТЫ С РАСТИТЕЛЬНЫМИ ОСТАТКАМИ ИЗ ВЯТСКОГО ГОРИЗОНТА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Копролиты с растительными остатками уже изучались палеоботаниками [Мейен, 1981; Weigelt, 1928; Harris, 1964; Scott, 1977; Baxendale, 1979]. Эти исследования интересны в нескольких отношениях. Они позволяют судить о диете травоядных животных (позвоночных и насекомых). В некоторых случаях ассоциация растительных остатков в копролитах такова, что позволяет судить о прижизненной ассоциации разных органов поедавшихся растений.

Сохранение копролитов с растительными остатками позволяет судить об экологии и соответствующих фитофагов, и поедавшихся ими растений.

Систематические поиски копролитов в вятском горизонте не проводились. То, что описываемые ниже остатки – именно копролиты, было выявлено уже при лабораторной обработке материала, причем сначала по внешнему облику эти экземпляры были приняты за обугленные шиш-

ки. Ошибка стала ясной только после мацерации кусочков в смеси Шульце.

Детально были изучены лишь два копролита, явно принадлежащие позвоночным. Мелкие копролиты, скорее всего принадлежащие насекомым, не изучались. По своим местонахождениям изученные копролиты обозначаются ниже как *луптюгский* и *аристовский*.

Луптюгский копролит и его растительное содержимое уже были кратко описаны и изображены ранее [Мейен, 1981, с. 119, фиг. X]. Это овальное уплощенное тело размером 14×21 мм, покрытое полигональными неправильными трещинами и с ровным краем. Цвет буровато-черный. Видна диффузная пиритизация. Мацерации были подвергнуты небольшие кусочки из средней части. После воздействия смесью Шульце и аммиаком эти кусочки дезинтегрировались, так что осталась белесая масса с огромным количеством пыльцы и мелкими фрагментами кутикулы с устьицами. Пыльца вся однотипная, относится к роду *Protohaploxylinus* (Samoilovitch) Hart, то есть протодисаккатная с ребристым телом. Большое количество зерен повреждено. Встречаются изолированные тела и фрагменты протосаккуса. Кутикула плотная с хорошо видными клетками и устьицами. Она вполне соответствует листьям *Tatarina* из того же местонахождения. Важно, что в этом местонахождении нет других голосеменных, кроме *Tatarina* и хвойных *Geinitzia* Endlicher, причем кутикулярное строение последних совершенно иное.

Аристовский копролит имеет неправильно-удлиненную форму и размеры 9×3 мм (табл. 9, фиг. 1). Края его ровные, поверхность мелкобугристая, цвет черный. Мацерация показала, что он состоит из огромного числа мелких фрагментов кутикулы неправильной формы, погруженных в бесструктурную массу органического вещества, окрашенного в более светлый цвет, чем сами кутикулы (табл. 9, фиг. 2). Все фрагменты кутикулы, которые удалось рассмотреть, принадлежат, по-видимому, листьям *Tatarina conspicua* – вида, наиболее многочисленного в Аристове (табл. 9, фиг. 3–5). Встречены фрагменты как с нижней, так и с верхней стороны листа.

Изучение копролитов из Луптюга и Аристова позволяет сделать следующие выводы:

1. Судя по размерам копролитов, аристовский и луптюгский фитофаги были небольшими животными, хотя разница в форме копролитов, возможно, свидетельствует о том, что это были разные животные. Размеры фекалий травоядных рептилий прошлого трудно сопоставлять с со-

временными. Изученным копролитам по размерам отвечают фекалии современной черепахи среднего размера.

2. Транспортировка копролитов с суши маловероятна. Видимо, фитофаги жили в прибрежных зарослях татарин, значительное время проводя в воде. Их экологическая ниша могла быть примерно той же, что и у современных травоядных млекопитающих вроде гиппопотама. Из этого следует, что татарины росли у самой воды, а учитывая небольшие размеры фитофагов, можно предполагать, что поедавшиеся татарины были низкорослыми.

3. Для сравнения нами были размацерированы фекалии современной черепахи среднего размера. Выяснилось, что они имеют совершенно иную структуру, чем аристовский и луптюгский копролиты: они сложены очень крупными фрагментами кутикулы, свернутыми наподобие сигары. Эти фрагменты часто сохраняют естественный край листа (благодаря чему каждый фрагмент представлен двумя кутикулами – нижней и верхней) и соответствуют почти целым листьям (табл. 9, фиг. 6). То, что фрагменты листьев в аристовском и луптюгском копролитах мелкие, указывает на способность оставивших их фитофагов измельчать пищу. Как это происходило, сказать трудно.

4. Трудно полагать, что масса пыльцы и обрывки кутикулы, найденные в луптюгском копролите, принадлежат разным растениям. Скорее всего, луптюгский фитофаг поедая мужские фруктификации *Permotheca* с пыльцой *Protohaploxylinus*, захватывая окружающие листья. Таким образом, *Protohaploxylinus* и *Tatarina* – части одних и тех же растений.

5. Преобладание пыльцы в луптюгском копролите указывает на то, что фитофаг мог достаточно аккуратно обирать мужские фруктификации. Для этого нужны или клюв, или мягкие губы. Мелких четвероногих с клювом в пермской фауне вятского горизонта неизвестно, а мягкие губы были у некоторых териодонтов, к которым, по-видимому, и относится луптюгский фитофаг.

6. Существование фитофагов, предпочитавших микроспороклады вегетативным листьям, может быть, объясняет отсутствие или редкость остатков микроспороккладов в некоторых захоронениях с большим количеством листьев *Tatarina* (Луптюг, Дор, Калиновка, Вязовка, Мулино). При этом в тех же местонахождениях пельтоиды и семена попадают довольно часто. Это дифференциальное захоронение остатков может быть связано с дифференциальным выеданием разных частей.

5. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТАТАРИНОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Как уже говорилось в предисловии, в верхнетатарской флоре Русской платформы и Приуралья резко доминируют растения с листьями *Tatarina*. Отсюда и название «татариновая флора». Лишь в немногих слоях отдельных местонахождений доминируют членистостебельные, фрагменты папоротников, коры неизвестных растений. (Полный список местонахождений с указанием встреченных в них растений дается в основной монографии. Сокращенный список дан в предисловии.) Во всех изученных сероцветных линзах с большим количеством растительных остатков хорошей сохранности преобладают остатки листьев *Tatarina*. В Мулине кроме них и ассоциирующих пельтоидов вообще не встречено других растений²⁵. Только в Виледи листья *Tatarina* встречаются в меньшем количестве, чем протосфагновые мхи и хвойные. Кодоминантами *Tatarina* в отдельных прослоях в Исадах, Титове и Аристове выступают *Aequistomia* и *Quadrocladus*. Соотношение групп по частоте встречаемости в основных местонахождениях варьирует. Если анализировать не местонахождения в целом, а отдельные слои, то на плоскостях напластования могут преобладать многие из описанных выше растений. Так, в Исадах встречены плоскости напластования, сплошь устланные синангиями *Permotheca*. В Аристове массами встречаются *Fasciostomia*²⁶, в Виледи и Александровке – протосфагновые мхи, в Титове многочисленные изолированные листья и фрагменты веточек *Quadrocladus*.

Встречаются следующие основные типы захоронения:

1. Листовые кровли, выстланные преимущественно листьями *Tatarina*, *Aequistomia*, реже среди них встречаются веточки *Quadrocladus*. На тех же плоскостях напластования встречаются многочисленные семена и пельтоиды. Такие листовые кровли приурочены к тонким неслоистым или расслоенным из-за растительных остатков породам, аргиллитам, алевролитам, обычно сильно известковистым (Исады, Аристово), иногда переходящим в известняки (Аристово). В Титове такие же кровли приурочены к мелкозернистым песчаникам. По-видимому, это осадки долгоживущих стариц. В Аристове такие захоронения содержат многочисленных остракод, конхострак, двустворок, попадаются оогонии харовых водорослей, чешуи и косточки рыб, сколекодонты.

2. Разреженные захоронения остатков хорошей сохранности в неяснослоистых алевролитах и аргиллитах, обычно карбонатных. Это захоро-

нения *Tatarina*, *Aequistomia* и *Quadrocladus* в Аристове, *Geinitzia* и *Pursongia* Zalesky в Исадах, *Tatarina* в Вязовке и Мулино, *Tatarina*, *Cordaites* и *Samaropsis* в Александровке, *Quadrocladus* в Виледи. Здесь также попадаются, иногда в большом количестве, раковины остракод и конхострак. По-видимому, это осадки крупных старичных озер.

3. Массовые скопления мхов (*Protosphagnum* Neuburg, реже *Rhizinigerites* S. Meyen) в тонких алевролитах с очень тонкими песчаными прослоями. Встречаются раковины остракод и конхострак. Возможно, что это водные мхи. Такие осадки могли образоваться в спокойных мелководных участках крупных стариц или иных поименных бассейнов.

4. Мусорные скопления сильно фрагментированного растительного материала, в том числе обильной фюзеновой крошки. Они приурочены к тонкослоистым алевролитам и песчаникам. В таких захоронениях в Исадах встречены многочисленные фрагменты кутикулы ракообразных. Вероятно, это осадки, принесенные временными водотоками после достаточно крупного лесного пожара.

Степень фрагментации растительных остатков в захоронениях различна. Почти не встречаются облиственные побеги с листьями *Tatarina* (в коллекции есть лишь 4 таких экземпляра). Лишь в одном случае наблюдалось прикрепление к побегу листьев *Aequistomia* (в коллекции Л.А. Фефиловой). Довольно обычны изолированные боковые укороченные побеги *Quadrocladus*, возможно, отделявшиеся целиком при жизни растения.

О жизненных формах доминант татариновой флоры известно мало. В Аристове встречаются обескоренные стволы древесины диаметром до 15 см, видимо принадлежащие *Quadrocladus*. Растения с листвой *Tatarina*, вероятно, образовывали кустарниковые заросли. На это косвенно указывает состав растительных остатков в копролитах. В одном из них встречены многочисленные фрагменты листьев *Tatarina* и вторичной древесины. Едва ли эти верхнепермские травоядные тетраподы лазали по деревьям. Скорее они паслись в татариновых зарослях, захватывая не только листья, но и ветки со вторичной древесиной. В другом копролите обрывков листьев немного, а основная масса копролита сложена пылью *Protohaploxylinus* [Мейен, 1981]. Это указывает, что микроспороклады располагались на ветвях невысоко над поверхностью почвы. Обломки стеблей с листовыми рубцами, которые

можно связать с *Tatarina*, не превышают в диаметре 1 см. Растение *Stiphorus-Glossophyllum* из татариновой флоры можно сравнить со *Stiphorus-Kirjamkenia* из тутончанской флоры Тунгусского бассейна. Листья *Kirjamkenia* (Prynada) Sadovnikov найдены в прикреплении к тонким побегам диаметром до 1 см [Садовников, 1983]. В том же захоронении нет более крупных стволов. Можно предположить, что и эти растения были невысокими кустарниками.

Таким образом, татариновая растительность Русской платформы и Приуралья скорее всего представляла собой густые кустарниковые заросли *Tatarina*, местами с примесью *Stiphorus* S. Meyen и *Aequistomia*. Над этими зарослями возвышались разреженно стоящие невысокие деревья *Quadrocladus*. Татариновые заросли временами заливались водой (в противном случае мы не находили бы неповрежденных копролитов травоядных животных). В отдельных участках преобладали травянистые плауновидные *Fasciostomia*, членистостебельные, папоротники *Fefilopteris* Gomankov²⁷. Местами доминировали *Quadrocladus*.

Общее господство *Tatarina* в растительном покрове следует не только из преобладания листьев, но и из доминирования связываемой с ней пыльцы *Protohaploxylinus* и *Vittatina* в палинологических комплексах. На юго-востоке Русской платформы татариновая растительность смешивалась с кордаитовой, причем *Tatarina* и *Cordaitea*, видимо, образовывали единое сообщество, поскольку в захоронении они встречаются вместе. То, что в том же захоронении нет *Quadrocladus* (единственная игла *Quadrocladus* найдена в Александровке среди дисперсных кутикул), возможно, указывает на замещение *Quadrocladus* кордаитами в фитоценозах²⁸. *Quadrocladus* отсутствует и в Печорском Приуралье, где в татариновой флоре также подмешаны кордаиты.

Состав растительности в участках седиментации и за их пределами (но вблизи них, т.е. на близлежащих плакорах), видимо, был существенно одинаковым. На это косвенно указывает хорошее соответствие данных по количественной роли групп среди макроостатков, дисперсных кутикул и миоспор.

Непонятная особенность захоронений татариновой флоры – это распределение в ней фруктификаций. Обычно с листьями *Tatarina* ассоции-

рует большое количество пельтоидов²⁹, синангии *Permothea striatifer* S. Meyen et Gomankov обычны в Исадах и Аристове, но вовсе не обнаружены в Мулине и Вязовке. В Аристове большая часть листьев *Tatarina* и пельтоидов относится к растениям, продуцировавшим пыльцу *Vittatina*. Пока только в Аристове встречены и спорангии с такой пыльцой – *Permothea ? vittatinifera*. Но они непропорционально редки, хотя соответствующая пыльца – одна из доминирующих в миоспоровых комплексах. Это тем более удивительно, что каждый из синангиев *P. ? vittatinifera* продуцировал значительно меньше пыльцы, чем синангии, продуцировавшие *Protohaploxylinus* и *Vesicaspora* (Schemel) Wilson et Venkatachala³⁰.

Преобладание в захоронении фруктификаций определенного пола нередко трактуется как указание на двудомность соответствующих растений. Это объяснение приложимо к отдельным плоскостям напластования, в которых доминируют остатки, возможно, принадлежащие одной или немногим росшим поблизости особям. Труднее приложить такое объяснение к более крупным и достаточно длительно формировавшимся захоронениям такого типа, как в Вязовке. В некоторых случаях определенные фруктификации могли выедаться травоядными. Например, в Луптюге вообще не встречены синангии *Permothea striatifer*, но найден уже упоминавшийся копролит, почти полностью сложенный пыльцой *Protohaploxylinus*. Очевидно, соответствующие животные предпочитали мужские фруктификации другим частям растений. В Аристове встречается большое количество спорангиев *Dvinostrobus*, полностью лишенных пыльцы и с аккуратными округлыми отверстиями в боковой стенке. Содержимое спорангиев явно выедалось насекомыми.

Ни в одном из изученных копролитов не найдены остатки семян, которые, если бы они были заключены в копролитах, вполне можно было бы идентифицировать по фрагментам мегаспоровых мембран и иных кутинизированных оболочек. Хотя количество изученных копролитов невелико, все же примечательно, что в них найдены или пыльца, или вегетативные части растений. Это косвенно указывает на то, что женские фруктификации не были основной диетой травоядных тетрапод, следовательно, зоохория не была основным способом транспортировки семян.

6. СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ВЕРХНЕПЕРМСКИХ И НИЖЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ

Отложения верхней перми и нижнего триаса в пределах Московской синеклизы имеют широкое распространение. С целью стратиграфического расчленения верхнепермских и нижнетриасовых отложений наряду с палеозоологическими исследованиями широко использовался спорово-пыльцевой анализ. В результате палеопалинологического изучения этих отложений на данной

территории выявлены своеобразные комплексы спор и пыльцы, приуроченные к различным стратиграфическим горизонтам: нижнеустынской свите уржумского горизонта, северодвинскому и вятскому горизонтам татарского яруса верхней перми и индскому и оленекскому ярусам нижнего триаса. Расположение изученных разрезов показано на рис. 7.

Верхняя пермь. Татарский ярус

Татарский ярус, согласно унифицированной схеме 1962 года в пределах Русской платформы, подразделяется на два подъяруса: нижний и верхний. В объеме нижнетатарского подъяруса выделяется уржумский горизонт в составе двух свит: нижнеустынской и сухонской³¹. Верхний подъярус включает северодвинский и вятский горизонты. Отложения татарского яруса представлены пестроцветными и красноцветными глинами, песчаниками, песками и алевролитами, реже мергелями с подчиненными прослоями известняков. Мощность татарских отложений увеличивается с запада (140 м) на восток (до 400 м). Образцы, содержащие споры и пыльцу, как правило, представлены глинистыми алевролитами или алевроитовыми глинами серого и темно-серого цвета, залегающими в виде прослоев той или иной мощности (от нескольких см до 10 м) в мощной красноцветной толще. В алевролитах, известняках и мергелях миоспоры встречались значительно реже. Средний состав татарских

комплексов показан в виде круговых диаграмм на рис. 8.

Нижнетатарский подъярус Уржумский горизонт

Нижнеустынская свита. Представлена глинами, мергелями, алевролитами и песчаниками с прослоями известняков и доломитов. В нижней части свиты породы сильно загипсованы. Ввиду загипсованности нижнеустыньских слоев в них обычно отсутствуют фауна и флора не только в изученных разрезах, но и на всей территории центральных районов Русской платформы. Лишь в бассейне р. Вятка [Бороздина, 1959] и на западе исследуемого района в скв. 11 у д. Ворсино [Мишнина, 1965] нижнеустыньская свита охарактеризована фауной остракод. Нижнеустыньские отложения подстилаются фаунистически и палинологически охарактеризованными (брахиоподами, остракодами, спорами и пыльцой) породами казанского возраста и перекрываются

породами сухонского горизонта с характерной фауной остракод. Споры и пыльца встречены в скв. 520, д. Харино (интервал 370–465,5 м) в 12 образцах из 32 просмотренных и в двух пробах из скв. 290 (глубина 31,5 м) в районе г. Солигалич.

Во всех спектрах господствует пыльца голосеменных (98–100%), среди которой преобладает двухмешковая пыльца с ребристой экзиной

Рис. 7. Схема расположения изученных разрезов: 1 – обнажения, в которых установлены триасовые спорово-пыльцевые комплексы; 2 – скважины, в которых установлены триасовые комплексы; 3 – скважины, в которых установлены пермские комплексы



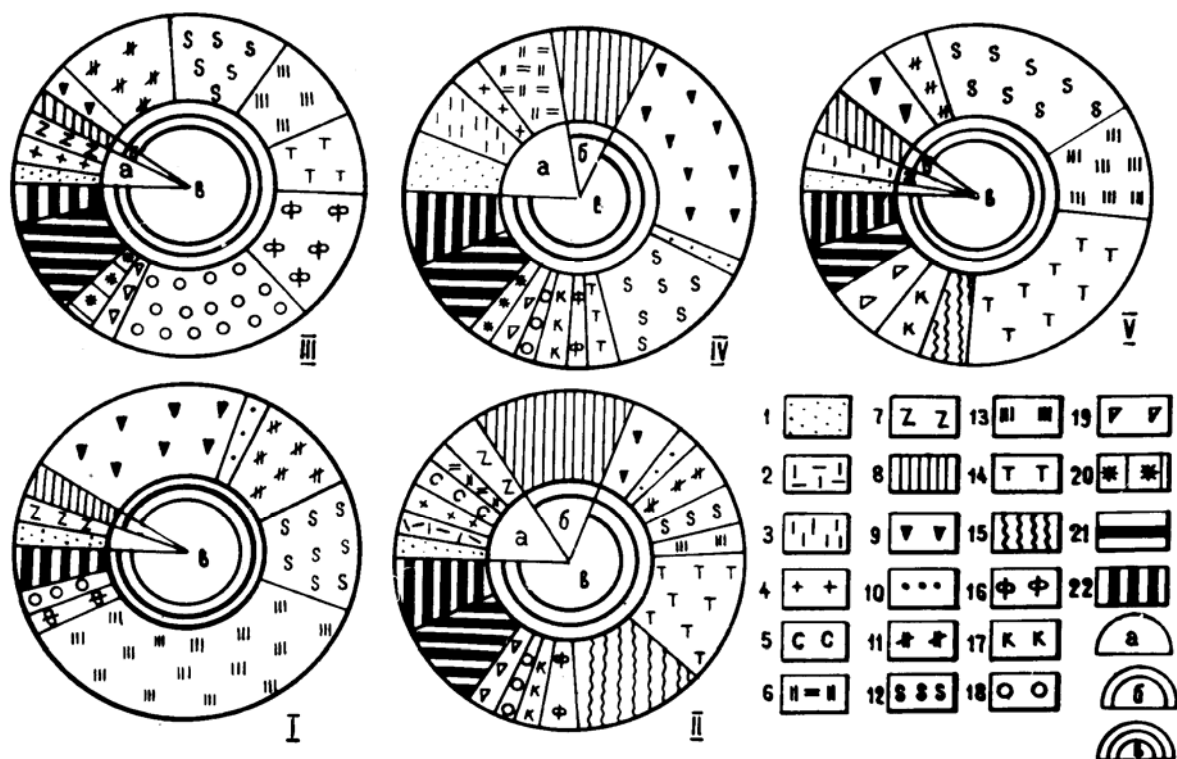


Рис. 8. Диаграммы среднего состава спорово-пыльцевых комплексов татарских отложений: I – комплекс нижнетатарского подъяруса (нижнеустынская свита); II – комплекс верхнетатарского подъяруса (северодвинский горизонт); III – комплекс нижней части вятского горизонта; IV – комплекс средней части вятского горизонта; V – комплекс верхней части вятского горизонта; 1 – *Calamospora*; 2 – *Raistrickia*; 3 – *Acanthotriletes*; 4 – *Lophotriletes*; 5 – *Campotriletes*; 6 – *Kraeuselisporites*; 7 – *Zonotriletes*; 8 – *Azonaletes*; 9 – *Vittatina*; 10 – *Striatoflorinites*; 11 – *Striatopodocarpites*; 12 – *Striatohaploxypinites*; 13 – *Striatoabieites*; 14 – *Taeniaesporites*; 15 – *Lueckisporites*; 16 – *Florinites*; 17 – *Vitreisporites*; 18 – *Cordaitales*; 19 – *Entylissa*; 20 – *Lebachia*; 21 – пыльца древних хвойных с щелью на проксимальной стороне тела; 22 – пыльца, сходная с ныне живущими сем. Podocarpaceae и Pinaceae; а – общий процент спор; б – общий процент пыльцы Aletes; в – общий процент пыльцы голосеменных

тела *Striatosaccites* (40–92%). Основными компонентами в этой группе являются разнообразные *Striatopodocarpites* (Sed.) Hart (3,5–48%), *Striatohaploxypinites* Abramova et Marchenko ex Warjuch. (8–26,5%), *Striatodiploxypinites* Abramova et Marchenko ex Warjuch. (1–4,5%), *Striatoabieites* Sed. (18–65%) (рис. 9). Наибольшее участие принимают виды: *Striatopodocarpites alatus* (Lub.) Sauer, *S. tojmensis* Sed., *S. nudus* (Lub.) Sauer, *Striatohaploxypinites perfectus* (Naum.) Sauer, *S. tractiferinus* (Samoil.) Sauer, *S. dvinensis* (Sed.), *Striatodiploxypinites elongatus* (Lub.) Sauer, *S. bullaeformis* (Samoil.) Sauer, *Striatoabieites* sp., *Striatoconiferites* Abramova et Marchenko. Широко распространена пыльца *Vittatina* (14–28%), представленная большим видовым разнообразием: *V. striata* (Lub.) Samoil. (12–20%), *V. vittifera* f. *minor* Sauer (0–5%), *V. vittifera* f. *cinctus* Samoil., *V. persecta* Sauer (0–4%) и многие другие. Кроме этих двух основных групп, здесь отмечаются в небольшом количестве: *Taeniaesporites* Lesch. (0–3%), *Lueckisporites* cf. *virkkiae* Pot. et Klaus (0–1%), *Hamiapollenites* Wilson ex Jans. (0–3%),

Ovalipollis Krutzsch (0–0,5%), а также одномешковые пыльцевые зерна с ребристым телом *Striatolebachia* sp. (0–7%), *Striatoflorinites* sp. (0–2%).

Содержание пыльцы *Florinites* Schopf, Wilson et Bental в спектрах неравномерное, обычно 0–2%, лишь в одном образце достигло 17%. Редко встречались одномешковые пыльцевые зерна *Lebachia pallida* Sauer (до 3%) и *L. splendida* Sauer (до 1%). Пыльца кейтониювых отсутствует. Пыльца *Entylissa* Naum. обнаружена только в двух образцах в виде единичных зерен. Древние хвойные, сходные с Podocarpaceae и Pinaceae, присутствуют спорадически (до 5%), среди них встречены *Limitisporites* (Lesch.) Pot., cf. *Illinites unicus* Kos., *Alisporites* Daugherty, *Platysaccus* Naum. ex Pot. et Klaus, *Falcisporites* Lesch.

Среди этой группы преобладают формы, у которых на проксимальной стороне наблюдается щель с двумя или тремя лучами, а также однолучевые. Пыльца невыясненной систематической принадлежности составляет до 4%. Очень мало спор, среди которых встречены единично *Calamospora* sp., *Lophotriletes* sp., *Zonotriletes* sp.

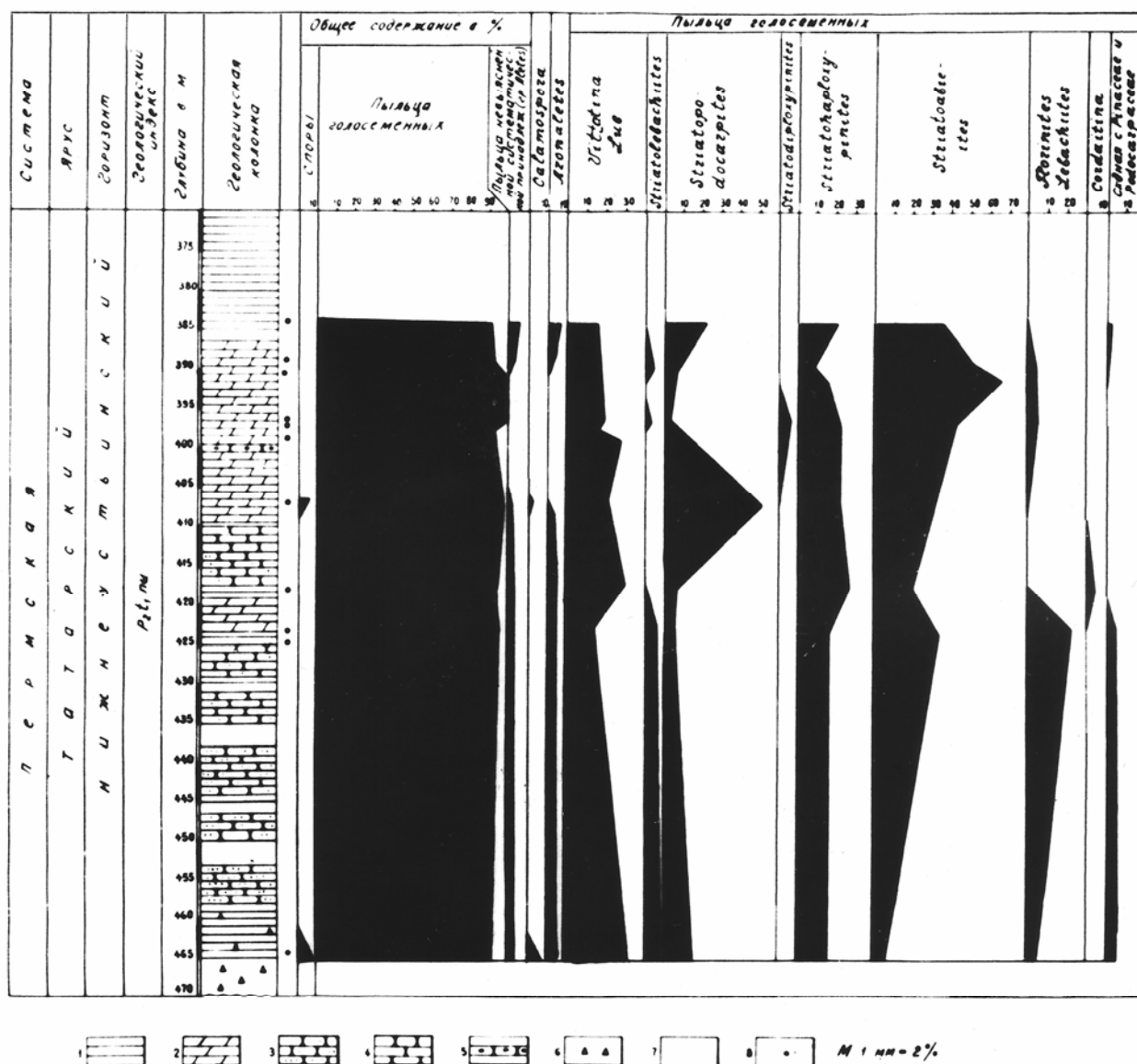


Рис. 9. Спорово-пыльцевая диаграмма нижнеустьинских отложений, вскрытых скв. 520: 1 – глина; 2 – мергель; 3 – алевролит; 4 – песчаник; 5 – конгломерат; 6 – гипс; 7 – керн не поднят; 8 – образцы с пылью и спорами

Возраст нижеустьинской свиты установлен путем сопоставления ее с фаунистически охарактеризованными нижеустьинскими отложениями, развитыми восточнее описываемой территории.

Сухонская свита. Весь разрез свиты был опробован на содержание в ней спор и пыльцы, но безрезультатно.

Верхнетатарский подъярус

Северодвинский горизонт. В нижней части горизонт сложен преимущественно неравномерно алевритовыми глинами, слабоизвестковистыми, неяснослоистыми, с подчиненными прослоями алевритов, алевролитов, мергелей и пес-

чаников. Верхняя часть в основании представлена песками, песчаниками, алевролитами, глинами. Заканчивается разрез мергелями и известняками. Породы в основном красноцветные: коричневыми с буроватым, красноватым и желтоватым оттенками, с редкими прослоями серых и голубовато-серых. Горизонт имеет фаунистическую характеристику. В бассейне р. Унжи, в нижней части горизонта обнаружены гастроподы *Gorkiella lukevichi* (Rev.), *G. cf. tatinensis* Gusev, встречающиеся в отложениях северодвинского и вятского горизонтов, и конхостраки. Н.И. Новожиловым выделен новый вид конхострак *Leptestheria shochraensis* Novoj. (сборы В.Р. Лозовского). Горизонт охарактеризован также двумя комплексами остракод: «смешанным» и комплексом

Darwinula parallela [Мишина, 1969]. Мощность северодвинского горизонта резко изменяется с запада на восток от 0 до 150 м (по данным Н.И. Строка и А.Г. Олферьева). Что касается спор и пыльцы, то отложения этого горизонта отличаются чрезвычайной бедностью. Из большого просмотренного фактического материала только в нескольких образцах споры и пыльца обнаружены в большом количестве. Как правило, они заключены в маломощных прослоях алевроитовых серых глин, залегающих вблизи контакта с нижнетатарским подъярусом. Комплексы спор и пыльцы были выделены как из нижней части северодвинского горизонта, охарактеризованной «смешанным» комплексом остракод (скв. 20, пос. Раслово, на глубинах 329 м, 330 м, 331 м), так и из верхней его части, содержащей остракоды зоны *Darwinula parallela* (скв. 16, д. Первушино, гл. 420 м; скв. 292, д. Соколово, гл. 139 м).

Полученные спектры отличаются богатством видового и родового состава. В них преобладает пыльца голосеменных (80–98%). Среди пыльцевой части спектров доминирует пыльца *Striatosaccites* (33–56%, в среднем 42%). В отличие от нижнеустьинского комплекса, что хорошо видно на рис. 8, чаще всего встречается *Taeniaesporites* (10–24%) [*T. novimundii* Jans., *T. labdacus* Klaus и многие новые виды (до 15%)], *Lueckisporites* (Pot. et Klaus) Jans. (10–16%) [*L. virkkiae* и *L. sp.* (до 12%)], *Striatopodocarpites* (0–18%) (*S. tojmensis*, *S. oblongus* Sauer, *S. alatus*), реже встречается пыльца *Striatohaploxypinites*, *Striatoabieites*, *Striatolebachiiites* Sauer ex Warjuch. В количестве 0,2–4% отмечены *Cordaitina rotata* (Lub.) Samoil., *C. uralensis* (Lub.) Samoil., *C. ragulifer* (Lub.) Samoil. Среди пыльцы гинкгоцикадофитов встречены формы, сходные с *Bennettitales* – 3%, *Entylissa magnus* (Naum.) – 2%, *E. caperata* (Lub.) Warjuch. – 0,7%, *E. glaber* (Lub.) Samoil. – 0,3%. Количество *Vittatina* уменьшается до 5%. Это лишь два вида: *V. vittifera* (Lub.) Samoil. и *V. striata* f. *minor* Sauer. Древние хвойные, сходные с современными *Podocarpaceae* и *Pinaceae*, составляют высокий процент (19–29%) и отличаются довольно большим разнообразием видов. Это *Illinites unicus*, *Triadispora* (?) *crassa* Klaus, *Limitisporites delasaucei* (Pot. et Klaus) Schaar., *L. latus* Lesch., *Pallidosporites* cf. *magnus* Schaar., *Alisporites*, *Klausipollenites* cf. *staplinii* Jans., *Falcisporites* cf. *zapfei* (Pot. et Klaus) Lesch., *Cuneatisporites radialis* Kraeusel.

Среди пыльцевой части довольно много зерен невыясненной систематической принадлежности (0,5–14,3%): *Psophosphaera* cf. *microdictyus* Lub. – 1%, *P. cf. microdictyus* f. *media* Lub. – 3%, *Azonomoletes vulgaris* Lub. – 4% и *Zonaletes* Lub. – до 1%.

В составе северодвинских спектров споры папоротникообразных присутствуют неравномерно. В спектрах верхней части северодвинских отложений наблюдается повышенное их содержание – до 17–20%, в низах – их не более 6%. Среди них встречены: *Calamospora microrugosa* (Ibr.) Schopf, Wilson et Bental, *C. plicata* (Waltz) Siverc., *Trachytriletes* Naum., *Cyclogranisporites polypirenus* (Lub.) Siverc., *Danaea* sp. (?), *Selaginella* sp. (?), cf. *Raistrickia obtusosetosa* Siverc., *R. heteromorpha* (Andr.) Siverc., *Marattiaceae*, *Camptotriletes* Naum., *Periplecotriletes* Naum., *Dictyotriletes* Naum. ex Pot. et Kremp, *Zonotriletes graaiferus* Lub., *Euryzonotriletes* Naum., *Kraeuselisporites* sp. и др.

Вятский горизонт. Отложения горизонта развиты лишь в восточной части Костромской области и далее на восток. Мощность их в бассейне рек Поломы и Вохмы, по данным А.Г. Олферьева, достигает 120 м. На западе эти отложения отсутствуют. В основании вятского горизонта повсеместно наблюдается базальная пачка (мощностью 10–20 м) мелко- и тонкозернистых полимиктовых песков с прослоями песчаников и мелкогалечных конгломератов. Остальная часть разреза представлена пестроцветными породами (сходными с северодвинскими): в них преобладают красно-коричневые, оранжево-коричневые, реже зеленовато-серые с голубовато-серыми пятнами и разводами мергели и пестроцветные неравномерно алевроитистые глины с подчиненными прослоями известняков, алевроитов, алевролитов и песков табачного цвета. В средней части вятского горизонта в бассейне р. Вохма (скв. 529, 514) залегает сероцветная пачка мощностью 4,7–10 м. Это темно-серые алевроитистые глины, переслаивающиеся с серыми алевролитами. В этой пачке (скв. 529 у с. Луптюг) были определены из пелеципод *Palaeonodonta segmentata* Gus., *P. okensis* Amal. и руководящая для вятского горизонта *P. solemyaeformis* (Netsch.), а также характерные для этого горизонта конхостраки надсемейства *Leaioidea* [Бороздина, Олферьев, 1970]. Вятский горизонт охарактеризован также двумя комплексами остракод – *Suchonella typica* Spizh., *S. cornuta* Spizh. и *Darwinuloides swijazhica* (Schar.), *D. tatarica* (Posn.) [Мишина, 1969]. Встречены остатки гиригонитов, указывающих на татарский возраст. Из растительных остатков, собранных А.Г. Олферьевым (скв. 514, гл. 157,5–157,7 м; скв. 529, гл. 108,1–113,7 м), С.В. Мейеном определены многочисленные и разнообразные листья рода *Tatarina* (см. также монографию А.В. Гоманькова и С.В. Мейена [1986]).

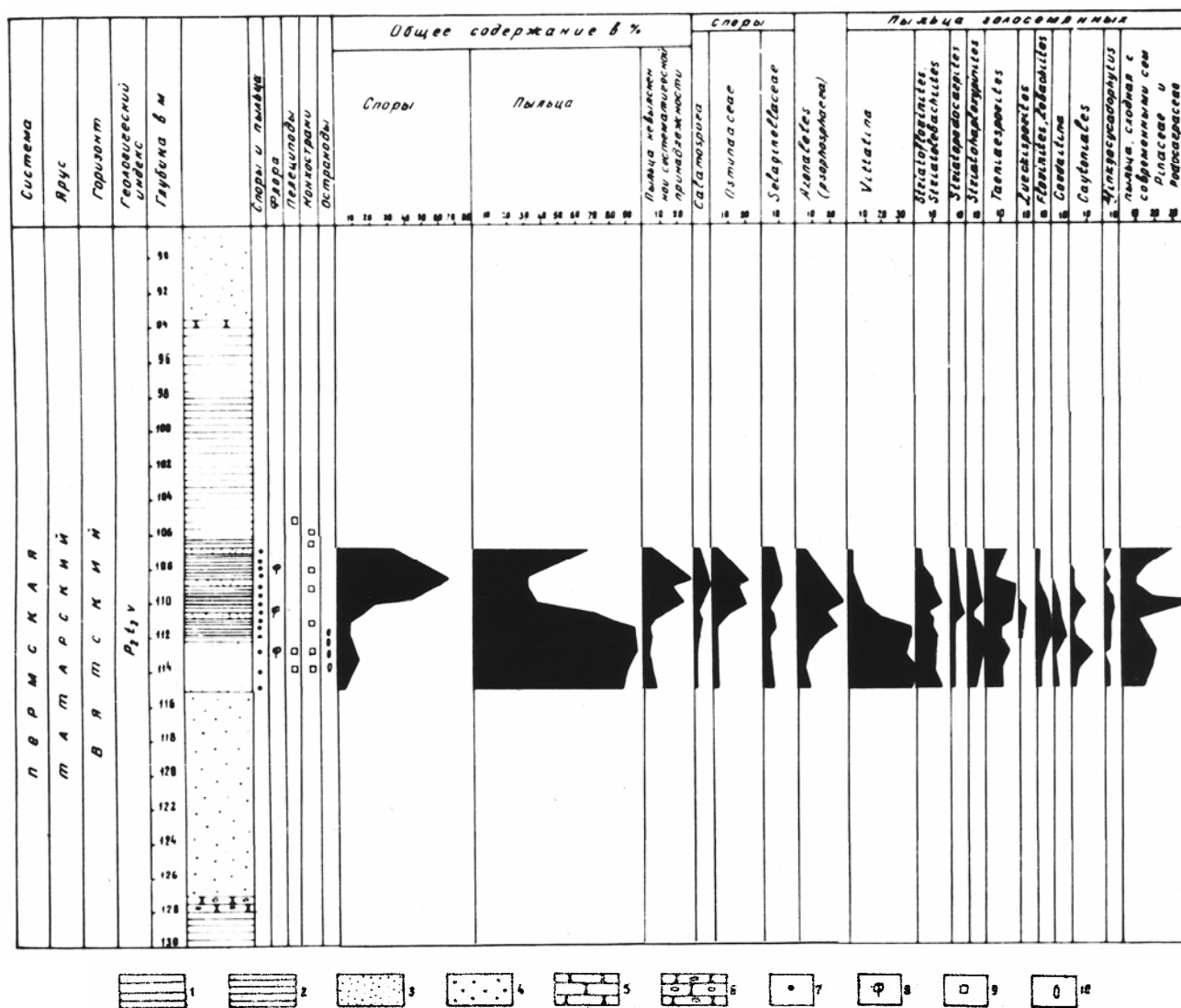


Рис. 10. Спорово-пыльцевая диаграмма вятских отложений, вскрытых скв. 529: 1 – глина алевроитовая, коричневая; 2 – переслаивание серых глин и алевроитов с растительными остатками; 3 – алевроит; 4 – песок мелкозернистый; 5 – песчаник; 6 – конгломерат; 7 – споры и пыльца; 8 – растительные остатки; 9 – фауна; 10 – микрофауна

Отложения вятского горизонта содержат наибольшее количество спор и пыльцы, особенно в средней части горизонта, в сероцветной пачке (скв. 514, гл. 156,7–160,3 м; скв. 529, гл. 107–114,6 м). Нижняя часть вятского горизонта охарактеризована в бассейне р. Молома у с. Красное в скв. 553. В верхней части споры и пыльца выделены в бассейне р. Ветлуга, на р. Пыщуг – правом притоке р. Ветлуга у д. Калиновка, в скв. 361 и в бассейне р. Вохма в скв. 504 (Павинский лесопункт)³². Общее число образцов, содержащих миоспоры в достаточном количестве, составило около 50.

Спорово-пыльцевые комплексы вятского горизонта отличаются господством пыльцы группы *Vittatina* (21–43%) и *Striatosaccites* (10–67%). В видовом отношении наиболее характерны разно-

образные виды *Vittatina*: *V. vittifera*, *V. striata*, *V. perseeta* Sauer, *V. cinnamata* Lub. ex Hart, *V. cf. subsaccata* Samoil. и другие (новые) виды.

Группа *Striatosaccites* также очень разнообразна и представлена родами *Striatopodocarpites* (1–20%), *Striatohaploxipinites* (2–52,8%), *Striatodiploxypinites* (до 2%), *Striatopiceites* Sed. (до 2%), *Striatoabieites* (до 5%) и видами *Striatopodocarpites tojmensis*, *S. oblongus* Sauer, *S. nudus*, *Striatites sewardii* Virkki, *Striatohaploxypinites latissimus* (Lub.) Sauer, *S. perfectus*, *S. prolixus* (Lub.) Abramova et Marchenko, *S. tractiferinus*, *S. cf. microcorpus* Clarke, *S. cf. chaloneriei* (Clarke), *Striatodiploxypinites bullaeformis*, *S. elongatus*. *Taeniapollenites* присутствует неравномерно от 0 до 23%. Наибольшее содержание его наблюдается в верхней части разреза (скв. 361). Род *Luecki-*

sporites, по сравнению с северодвинскими спектрами, уменьшается до 6%. Наряду с *L. virkkiae* здесь появляется *L. hyalinus* Schaag. Часто, но не в большом количестве встречались *Striatolebachites* sp., *S. cf. varius* Sauer.

Соотношение процентного содержания двух основных групп пыльцы *Vittatina* и *Striatosaccites* в спектрах непостоянно. В некоторых образцах количество пыльцы *Vittatina* снижается до 1–4%. В таких случаях на первое место выступает группа пыльцы *Striatosaccites* до 67% (см. рис. 10). Отличительной особенностью вятских спектров является возрастание в них одномешковой пыльцы, сходной с пылью кордаитовых (8–10%). Пыльца *Fiorinites* (10–13%) представлена двумя видами (*F. luberae* Samoil., *F. samoilovitichae* Sauer). В количестве 12% присутствует пыльца кейтониевых *Vitreisporites pallidus* (Reiss.) Nils.

Наряду с пылью кейтониевых, присутствие *Florinites*, как отмечает В.В. Завер [1960], может быть использовано для характеристики экологических условий, например, для установления степени опресненности пермских бассейнов. Пыльца *Entylissa* достигает 7%. Среди хвойных значительное участие принимала пыльца *Lebachia* – до 7% и *Ullmannia* – до 11%, из которых виды *U. cf. flexilis* Sauer, *U. pallida* Sauer и *U. splendida* Sauer наиболее часты. Пыльца, близкая к *Podocarpaceae* и *Pinaceae*, также играет большую роль (до 26%), а в отдельных образцах достигает 40%. Среди этой группы встречались формы как со щелью на проксимальной стороне тела, так и без нее. Из этой группы выделены: *Illinites unicus*, *Limitisporites*, *Falcisporites*, *Alisporites*, *Klausipollenites cf. staplinii*, *Platysaccus cf. papillionis* Pot. et Klaus, *Palaeopodocarpites* Soda, *Podocar-*

pites Sed., *Pinites* Bolchovitina. Среди этой группы встречались зерна, сходные с пылью *Podocarpus* L'Heritier ex Persoon, *Picea* Dietrich и *Abies* Miller размером 200–260 мкм. В спектрах вятского горизонта много пыли невыясненной систематической принадлежности – *Azonaletes*. Больше всего ее в средней части вятского горизонта, причем преобладают (до 24,6%) крупные экземпляры до 260 мкм. Необходимо указать на присутствие в спектрах единичных зерен *Aratrisporites* (Lesch.) Playford et Dettmann.

Важной составной частью спектров вятского горизонта является обильное появление различных видов спор (плауновых, членистостебельных и папоротниковидных). Наибольшее развитие они имели в середине вятского горизонта (скв. 529, 514), причем приурочены к верхам сероцветной глинистой пачки, где содержание их достигает в отдельных образцах 63%.

Среди спор присутствуют: *Calamospora cf. rnicrogranulata* Rom., *C. plicata*, *C. microrugosa*, *Calamospora* sp., *Apiculatisporites cf. levis* Balme et Hen., *A. cf. cornutus* Balme et Hen., *Apiculatisporites* sp., *A. cf. mirus* (Isch.) Lub., *Cyclobaculatisporites longodonensis* Clarke, *Verrucosisporites cf. parmatus* Balme et Hen., *Spinosisporites cf. rectispinus* (Lub.) Lub., *Granulatisporites* sp. Многие из перечисленных видов имеют сходство со спорами *Osmundaceae* (до 16%), *Selaginellaceae* (до 10%) и *Marattiaceae* (до 5%). Больше всего встречено спор субтурмы *Zonotriteles* (до 35%): *Kraeuselisporites* sp. nov. (до 29,6%), *Remysporites psilopterus* (Lub.), *Cirratriradites* sp., *Lycospora* sp., *Anguisporites cf. intonus* Wilson и др.

Таким образом, в различных частях вятского горизонта намечаются различия в составе пыльцевых комплексов.

Нижний триас

Отложения нижнего триаса трансгрессивно залегают на различных горизонтах татарского яруса. По долинам рек Волга, Унжа, Ветлуга, Юга и их притокам наблюдаются их выходы на поверхность. Они представлены красноцветными и пестроцветными песчано-глинистыми породами с прослоями алевроитов, алевролитов и мелкогалечных конгломератов, максимальная мощность этих отложений (около 240 м) наблюдается в наиболее погруженной части Московской синеклизы (в Галичской впадине). Нижнетриасовые отложения имеют фаунистическую и палеоботаническую характеристику (позвоночные, остракоды, конхостраки, споры и пыльца) [Лозовский, 1969; Мишина, 1969; Кюнтцель, 1969].

В отложениях нижнего триаса выделены два спорово-пыльцевых комплекса, резко отличающихся по составу от верхнепермских. Наиболее характерной особенностью является значительное содержание спор папоротникообразных, в числе которых появляется *Pleuromeia* Corda. Резко увеличивается количество пыльцы, сходной с пылью гинкгоцикадофитов. Хотя в раннем триасе продолжает сохраняться в большом количестве группа «стриатной пыльцы» (*Striatosaccites*), ее видовой состав значительно меняется. Появляются новые виды и получают наибольший расцвет некоторые виды, появившиеся в татарском веке. В то же время происходит исчезновение виттатин. Соотношение процентного

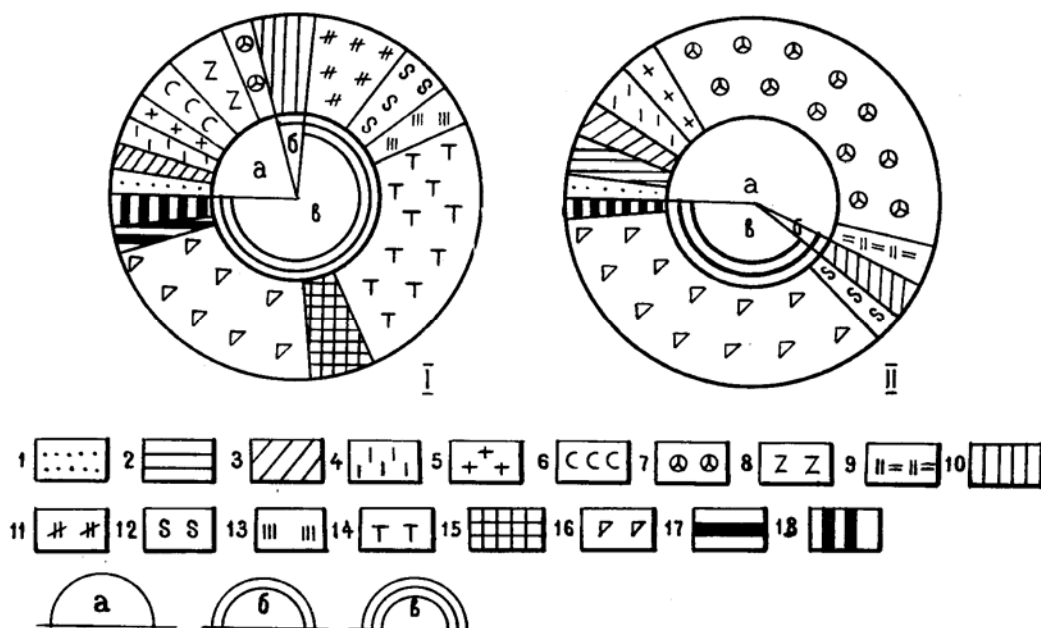


Рис. 11. Диаграммы среднего состава спорово-пыльцевых комплексов триасовых отложений: I – комплекс индского яруса (ветлужская серия); II – комплекс оленекского яруса: 1 – *Calamospora*; 2 – *Leiotriletes*; 3 – *L. microdiscus*; 4 – *Acanthotriletes*; 5 – *Lophotriletes*, 6 – *Camptotriletes*; 7 – *Pleuromeia*, 8 – *Zonotriletes*; 9 – *Kraeuselisporites*, 10 – *Azonaletes*; 11 – *Striatopodocarpites*, 12 – *Striatohaploxypinites*; 13 – *Striatoabieites*, 14 – *Taeniaesporites*; 15 – *Gnetaceapollenites*; 16 – *Entylissa* (*Ginkgocycadophytus*); 17 – пыльца древних хвойных с щелью на проксимальной стороне тела; 18 – пыльца, сходная с современными семействами Podocarpaceae и Pinaceae; а – общий процент спор; б – общий процент пыльцы Aletes; в – общий процент пыльцы голосеменных

содержания основных групп спор и пыльцы отдельных ярусов нижнего триаса показано на рис. 11.

Индский ярус. Нижней части ветлужской серии в бассейне р. Ветлуга соответствуют рябининский, краснобаковский и шилихинский горизонты схемы Г.И. Блома [1960], в осевой зоне Московской синеклизы вохминский горизонт В.Р. Лозовского [1969] и «красноцветная толща» Е.М. Мишиной [1969], в Ярославском Поволжье – нижняя подсерия ветлужской серии [Горбаткина и др., 1971]. Отложения охарактеризованы позвоночными (*Tupilacosaurus* sp. и др.), конхостраками (*Vertexia tauricornis* Lutk., *Cornia melliculum* Lutk. и др.) и остракодами, относящимися Е.М. Мишиной к зоне *Gerdalia variabilis*, *Darwinula mera*. Спорово-пыльцевые комплексы установлены в скв. 194 – Тодино, скв. 10 – г. Кологрив, скв. 5 – Анюг, скв. 78 – Колпальница, скв. 86 – Рябиновцы, скв. 16 – Пермасс, скв. 367 – Б. Завраг, скв. 504 – Павинский лесопункт³³, скв. 512 – Ларкино, скв. 99 – Спасс³⁴, скв. 120 – Мокроносово и из обнажения на р. Кичменга. Споры и пыльца встречены в сероцветных глинисто-алевритовых прослоях. Спектры характеризуются богатством и разнообразием видового и родового состава. Комплексы спор и пыльцы

индского яруса отличаются от верхнепермских появлением плевромей и исчезновением витатин.

Во всех изученных спектрах преобладает пыльца голосеменных (50–92%), особенно с ребристой скульптурой экзины и двумя воздушными мешками (40–60%, в среднем 48%). В этой группе выделяются две подгруппы:

1 (в количестве 28–31%) – пыльцевые зерна, несущие на теле большое число ребер (чаще 5–10) с узкими межреберными пространствами – *Striatopodocarpites* cf. *oblongus*, *S. nudus*, *S. alatus*, *Striatohaploxypinites* cf. *perfectus*, *S. multistriatus* (Balme et Hen.) Hart, *S. latissimus*, *S. permotriasica* var. *parvistriata* Mal., *Striatoabieites sedovai* (Poluch.) Hart, *S. autugii* Vis., *S. brickii* Sed.; первые четыре вида более широко распространены в татарских комплексах, остальные характерны для индского яруса;

2 – пыльцевые зерна, имеющие на теле широкие ребра (2–6) с широкими межреберными пространствами – это род *Taeniaesporites*. Этой пыльцы встречено от 4 до 40% (в среднем 25%), в том числе *T.* cf. *novimundii* (0,3–16%), *T.* cf. *noviaulensis* Lesch. (до 12%), *T.* cf. *obex* Balme (до 5%), *T. albertae* Jans. (до 5%), *T.* sp. nov. (до 25%), *Lueckisporites* (до 2%). В пыльцевой части широко распространена пыльца гинкгоцикадофитов

(5–25%, иногда 40–47%, в среднем около 20%). Эта группа очень разнообразна. Преобладают формы, сходные с пылью *Entylissa glaber*, *E. typica* (Mal.) Warjuch., Bennettiales.

Отличительной особенностью индских спектров является широкое распространение (0,3–20%) и разнообразие своеобразной веретенообразной пыли, сходной с пылью гинкговых, но имеющей ребристую скульптуру тела, отнесенной к формальному роду *Gnetaceapollenites* (Thiergart) Jans. Количество пыли, сходной с Podocarpaceae и Pinaceae, колеблется в широких пределах от 1 до 38% (в среднем 12,6%), это формы как со щелью на проксимальной стороне, так и без нее. Строение щели самое различное – в виде одного-трех лучей или более или менее узкой прямой линии. Ширина и длина лучей также разные. К этой группе древних хвойных относятся: *Triadispora* sp., *Limitisporites* sp., *Klausipollenites* cf. *schaubergeri* (Pot. et Klaus) Jans., *K. cf. decipiens* Jans., *K. cf. vestitus* Jans., *K. staplinii*, *Platysaccus* cf. *papillionis*, *Falcisporites* cf. *zapfei*, *Voltziaceasporites heteromorpha* Klaus, *Voltziapites* Mal., *Vesicaspora*. Последние четыре формы являются наиболее распространенными. Пыльца, морфологически сходная с Pinaceae и Podocarpaceae, составляет в среднем 10%. Пыльца невыясненной систематической принадлежности (0–15%) представлена *Azoniales levis* (Lub.) Samoil., *A. tenuis* (Lub.) Samoil., *Punctatisporites walkonii* Jersey, *Camarosporites* sp., *Pso-phosphaera* sp., *Aratrisporites* sp. nov.

В отличие от верхнепермских комплексов, споры папоротниковидных приобретают в индских спектрах важное значение. Они встречены во всех пробах в количестве 5–46% (в среднем около 20%). Широко распространены *Calamospora* cf. *plicata*, *Punctatisporites gretensis* Balme et Hen., *Neocalamites punctata* Mal., *Leitroletes* (*Phyllotheletes*) *microdiscus* K.-M., *Cyclina glabra* Mal., *Limbella ovaliformis* Mal., *Tripartina variabilis* Mal., *Girina integerrima* Mal., *Trachytriletes equisetiformis* K.-M., *Marattiopsis* Schimper, *Marattisporites* cf. *scabratus* Couper, *Osmundacidites wellmanii* Couper, *Danaeopsites* (?) *brevispina* Mal., *Osmundacidites* cf. *comaumensis* (Cookson), *Granulatisporites* sp., *Verrucosisporites* sp., *Microreticulatisporites* sp., *Lophotriletes triassicus* K.-M., *Apiculatisporites* sp., *Leptolepidites* sp., cf. *Tsugapollenites jonkeri* Jans. Большое место занимает группа пыли *Camptotriletes* (10–27%), представленная четырьмя видами.

В небольшом количестве встречены споры *Retusotriletes mesozoicus* Klaus, *Pleuromeia* sp., *Lundbladispota* sp., *Kraeuselisporites* (Lesch.) Jans. (3 вида) и др.

Описанный спорово-пыльцевой комплекс, несмотря на довольно существенные различия, сходен с комплексами, выделенными из отложений нижней фитостратиграфической зоны туринской серии нижнего триаса Тургайского прогиба [Романовская, 1959], из нижнего триаса Актюбинского Приуралья [Копытова, 1963]. В них также преобладает пыльца гинкговых и двухмешковых голосеменных с ребристой структурой экзины. Наблюдается большое сходство с комплексом пестроцветных глин раннетриасового возраста на территории Волгоградского Поволжья [Шаткинская, 1955]. Сходство подчеркивается преобладанием «стриатной пыли», пыли гинкговых и присутствием Cordaitales, Caytoniales.

Оленекский ярус. Отложения этого возраста представлены переслаиванием глин и алевроитов с подчиненными прослоями песков и песчаников. Породы окрашены в серовато-коричневый или коричневый цвет. К западу от г. Кострома в средней части наблюдается сероцветная пачка (тонкое переслаивание глин и алевроитов) местами с обильным скоплением растительного детрита, кусками обугленной древесины, редких отпечатков листовой флоры, остракод, харофитов, спор и пыли.

Этим отложениям в бассейне р. Ветлуга соответствует спасский горизонт Г.И. Блома, в осевой зоне Московской синеклизы – «слоистая» толща Е.М. Мишиной [1969] или вахневский горизонт В.Р. Лозовского [1969], в Ярославском Поволжье – верхняя подсерия ветлужской серии [Горбаткина и др., 1971]. Отложения охарактеризованы остатками ветлугазавров и конхостраками [Лозовский, 1969], двумя комплексами остракод: *Darwinula postparallela*, *Marginella necessaria* и *Darwinuloides kostromensis*, *D. justus* [Мишина, 1969] и харофитами.

Из сероцветной пачки у г. Ярославль М.Ф. Нейбург [1960] описала *Pleuromeia rossica* Neub., у г. Кострома остатки *Pleuromeia* были определены С.В. Мейеном.

Спорово-пыльцевой комплекс установлен на западе описываемого района по многочисленным образцам из скв. 8 – Бычиха (интервал 83–83,5 м), скв. 113 – г. Кострома (интервал 113–138,3 м), скв. 131 – Оганино (интервал 108–113 м), скв. 128 – Шачебол (интервал 146–171 м), скв. 122 – Беркаиха (интервал 120 – 140 м), скв. 11 – Ворсино (интервал 92–98 м), скв. 4 (интервал 50–60 м), скв. 3 – М. Соли (интервал 155–160 м) и по скважинам 49, 17, 8, 7, 37, 15, 27, пробуренным ГУЦР в районе гг. Ярославль и Рыбинск. Спектры выделены из сероцветной пачки, представ-

ленной глинистыми алевролитами и алевроитовыми глинами.

Миоспоры многочисленны, прекрасной сохранности. Споры несколько преобладают над пыльцой. Отличительной особенностью спектров оленекского яруса является очень высокое содержание спор *Pleuromeia rossica* (18–72%, в среднем 45%). Принадлежность этих спор к данному виду установлена по их идентичности с микроспорами, выделенными и изученными нами непосредственно из микроспорангия (коллекция И.А. Добрускиной). Присутствуют также споры хвощевых, каламитовых и папоротникообразных. Это *Calamospora* Schopf, Wilson et Bentall – 6%, *Leiotriletes microdiscus* – до 12%, *L. rotundus* Naum. – до 7%, *Neocalamites punctata* – до 9%, *Trachytriletes equisetiformis* – до 6%, *Todites* Seward – до 12%, споры типа *Osmunda* Linnaeus – до 9%, *Selaginellaceae* – единично, *Selaginella* (с оторочкой) – до 8%, *Marattisporites* Couper – единично, *Lophotriletes triassicus* – единично, *Bracteolina proteae* Mal. – до 5%, *Danaeopsites brevispina* – до 4%, *Apiculatosporites plicatus* Visscher – до 2,5%, *Punctatisporites* sp., *Cyclogranisporites congestus* Lesch. – до 1%, *C. arenosus* Maedler – до 10%, *Verrucosisporites* cf. *trisectatus* Balme et Hen. – единично, *V. cf. reinhardtii* Visscher – единично, *Leptolepidites* sp., *Microreticulatisporites* (Кнох) Pot. et Kremp, *Reticulatisporites* sp., редко встречаются *Couperisporites* cf. *tabulatus* Dettm., *Duplicisporites verrucatus* Lesch., *Senftenbergites* Mal., *Partina bulbifera* Mal., *P. reticulata* Mal., *Dictyotriletes*, *Brochotriletes* Naum., *Camptotriletes*, *Periplecotriletes*, *Chomotriletes* Naum. Споры с оторочкой представлены *Cingulatisporites scabratus* Couper – 20%, *Retusotriletes mesozoicus* – до 2%, *R. verruculatus* Naum., *Hymenoreticulatisporites* aff. *altimuronatus* Doering – до 3%, cf. *Densoisporites perinatus* Couper – до 2%, *Pterina tenuiptera* Mal. – до 4%, *Paraconcaldisporites* sp., *Lundbladispora* cf. *brevicula* Balme – до 2,5%, *L. cf. willmottii* Balme, *Kraeuselisporites* cf. *cuspidus* Balme – до 3%. Встречены новые виды *Kraeuselisporites*. Споры *Kraeuselisporites*, *Lundbladispora* (Balme) Playford, наряду с *Pleuromeia*, являются руководящими для комплексов оленекского яруса. Необходимо указать на редкое присутствие в спектрах более молодых элементов: *Coniopteris* Brongniart, *Phlebopteris* Brongniart, *Hausmannia* Dunker, *Gleichenia* Smith.

В пыльцевой части, в отличие от предыдущих комплексов, доминирует пыльца гинкгоцикадофитов (от 14 до 72%, в среднем 40%). Наиболее

часто встречались *Entylissa caperata*, *E. glaber*, *Bennettitales* и другие (новые) виды. Количество *Gnetaceapollenites* уменьшается до 2%. Пыльца с ребристой экзиной тела и двумя воздушными мешками (*Striatohaploxylinites*, *Striatopodocarpites*, *Striatodiploxylinites*, *Taeniaesporites*) заметно сокращается (0–10%, редко 20%). Пыльца, сходная с *Podocarpaceae* и *Pinaceae*, малочисленна – до 6%. Довольно много зерен, сходных с *Sciadopitys* Siebold et Zuccarini [Зауер, Мчедlishvili, 1966]. Эти формы сходны с *Tsugaepollenites jonkerii* Jans. К пыльце невыясненной систематической принадлежности отнесены *Saturnisporites* sp., *Aratrisporites* sp., *A. paraspinosus* Klaus, *Laevigatosporites* Ibr., *Psophosphaera* Naum., *Laevisphaera*, *Punctatisporites walkomii* Jersey.

Таким образом, данный спорово-пыльцевой комплекс характеризуется преобладанием спор *Pleuromeia*, пыльцы *Ginkgocycadophytus* и сравнительно малым содержанием «стриатной двухмешковой пыльцы».

Возраст отложений, в которых обнаружены споры *Pleuromeia*, указывается как раннетриасовый или вообще триасовый. В Северном Приуралье спорово-пыльцевой комплекс с *Pleuromeia* отнесен к оленекскому ярусу [Чалышев, Варюхина, 1966]. Подавляющее большинство местонахождений макроостатков *Pleuromeia* обнаружено также в оленекских отложениях [Сребродольская, 1966; Добрускина, 1982].

Наиболее сходен описываемый комплекс с комплексом из отложений оленекского яруса Нижнего Поволжья, в котором также наблюдается высокое содержание спор *Pleuromeia* (в среднем до 45%) и пыльцы *Ginkgocycadophytus* (9–95%) при малом содержании «стриатной пыльцы». Этот комплекс встречен вместе с цератитами, пелециподами, остракодами и харофитами, типичными для оленекского яруса, в классическом разрезе триаса на горе Большое Богдо [Синегуб, 1969].

Спорово-пыльцевой комплекс верхней части нижнего триаса существенно отличается от комплекса подстилающих отложений. Наличие двух разновозрастных комплексов спор и пыльцы в нижнетриасовых отложениях позволяет уточнить возраст пород ветлужской серии нижнего триаса и выделить в нем интервалы, соответствующие индскому и оленекскому ярусам.

Насколько существенно данный комплекс отличается от индского, хорошо видно на графиках (рис. 11, 12).

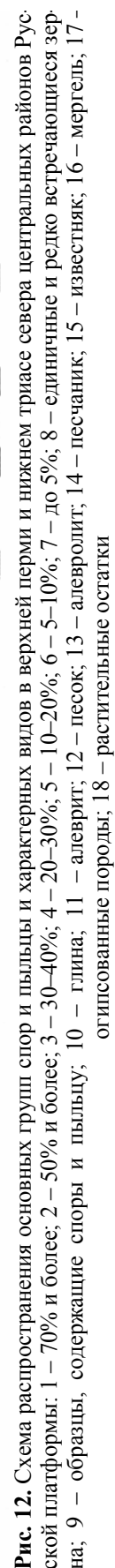


Рис. 12. Схема распространения основных групп спор и пылеы и характерных видов в верхней перми и нижнем триасе центральных районов Русской платформы: 1 – 70% и более; 2 – 50% и более; 3 – 30–40%, 4 – 20–30%, 5 – 10–20%; 6 – 5–10%; 7 – до 5%; 8 – единичные и редко встречающиеся споры; 9 – образцы, содержащие споры и пыльцу; 10 – глина; 11 – алевролит; 12 – песок; 13 – алевролит; 14 – известняк; 15 – мергель; 16 – известняк; 17 – алевролит; 18 – растительные остатки

Заключение

В результате палеопалинологических исследований в отложениях верхней перми и нижнего триаса выделен ряд спорово-пыльцевых комплексов, имеющих существенные различия. Особенно существенные изменения отмечаются на границе перми и триаса. Здесь полностью исчезает *Vittatina* и появляются новые виды из группы «стриатной пыльцы», среди которой преобладает *Taeniaesporites*. Увеличивается роль гинкгоцикадофитов, появляется *Gnetaceaepollenites*, получившая максимальное развитие в индском ярусе. Резко возрастает содержание спор папоротникообразных и обновляется их видовой состав. Появляются споры *Pleuromeia*.

Менее резкие, но также заметные изменения в видовом составе миоспор происходят в течение поздней перми. На границе между казанским и татарским ярусами уменьшается содержание *Vittatina* и *Florinites*, увеличивается количество *Striatosaccites*, причем господствует *Striatoabieites*. Появляются представители *Lebachiaceae* и ряд новых видов. В пределах татарского яруса выделяется несколько самостоятельных комплексов. На границе уржумского и северодвинского горизонтов наблюдаются в основном количественные изменения. В вятском горизонте происходят и качественные изменения. По-видимому, в это время быстро менялся состав растительных сообществ, о чем говорит разнородность спорово-пыльцевых спектров.

Довольно резкие изменения в составе комплексов отмечаются в пределах ветлужской се-

рии, что позволило отнести ее верхнюю часть к оленекскому ярусу. Эти изменения выражаются в увеличении роли плевромей, а также пыльцы гинкгоцикадофитов и в появлении многих видов среди спор.

Палинологические исследования позволяют четко отбить границы между указанными стратиграфическими подразделениями.

Некоторые палинологические комплексы, например, в индском и оленекском ярусах, хорошо прослеживаются на значительной территории (Ярославская, Костромская, Вологодская обл.). Вероятно, не менее широкое распространение имеют комплексы татарского и казанского ярусов. Однако в настоящее время они исследованы на ограниченных участках. Палеопалинологические исследования в пермских отложениях и проведенные сопоставления с комплексами из других районов позволяют отнести север центральных районов Русской платформы к Восточно-Европейской палеофлористической области [Мейен, 1969б].

Можно сделать вывод о большом стратиграфическом значении палеопалинологических исследований, особенно для районов широкого развития континентальных красноцветных пород, слабо охарактеризованных фаунистически. Изученные комплексы, хорошо датированные другими остатками организмов, можно считать эталонными для дробных подразделений перми и триаса.

ЛИТЕРАТУРА

- Блом Г.И. Нижнетриасовые отложения Волго-Вятского междуречья // Тр. ВНИГНИ. – 1960. – Вып. 29. – С. 70–75.
- Бороздина З.И. Стратиграфия и палеогеография пермских отложений северной части Волго-Уральской области // Тр. ВНИГНИ. – 1959. – Вып. 25. – С. 118–200.
- Бороздина З.И., Олферьев А.Г. О принципах выделения вятского горизонта в разрезе татарского яруса юго-восточного борта Московской синеклизы // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1970. – № 1. – С. 114–120.
- Бураго В.И. О флористических связях между западными и восточными частями Ангарида в перми // Палеонтол. журн. – 1976. – № 1. – С. 94–103.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства *Peltaspermataceae* из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. – 1979. – № 2. – С. 124–138.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Горбаткина Т.Е., Лозовский В.Р., Строк Н.И. Триасовая система // Геология СССР. Т. IV. – М.: Недра, 1971. – С. 348–373.
- Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. – М.: Наука, 1982. – 196 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 365).
- Есаулова Н.К. Новые данные о филладодермах верхней перми Татарии // Материалы по стратиграфии верхней перми на территории СССР. – Казань: Казанский ун-т, 1977. – С. 181–186.
- Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна реки Печоры. 1. Река Адзья // Записки Уральск. об-ва любителей естествозн. – 1914. – Т. XXXIII. – С. 55–85.
- Зауер В.В. О позднепермской флоре района Соликамска (по данным спорово-пыльцевого анализа // Палеонтол. журн. – 1960. – № 4. – С. 114–124.
- Зауер В.В., Мчедлишвили И.Д. К истории рода *Sciadopitys* Siebold et Zuccarini // К методике палеопалинологических исследований. – Л., 1966. – С. 196–213.
- Коньков Л.В. Флора верхнепермских отложений Оренбургского и южной части Башкирского Приуралья // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Вып. 4. Ч. 1. – Саратов: Саратовский ун-т, 1967. – С. 21–26.
- Копытова Э.А. Стратиграфия и спорово-пыльцевые комплексы триасовых отложений бассей-

- на р. Илек (Актюбинское Приуралье) // Тр. ВНИГРИ. – 1963. – Вып. 37. – С. 77–87.
- Красилов В.А. Комплексная мацерация – перспективный метод палеоботанических исследований // Докл. АН СССР. – 1967. – Т. 174. – № 5. – С. 1191–1194.
- Красилов В.А. Лиственные печеночники из юры Буреинского бассейна // Палеонтол. журн. – 1970. – № 3. – С. 131–142.
- Кюнтцель М.К. Спорово-пыльцевые комплексы отложений нижнего триаса Костромской области // Тр. Моск. ин-та нефтехим. и газов. пром-ти. – 1969. – Вып. 83. – С. 148–149.
- Лозовский В.Р. Триасовые отложения осевой зоны Московской синеклизы: автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. – М., 1969. – 28 с.
- Мейен С.В. О классификации дисперсных кутикул // Палеонтол. журн. – 1965. – № 4. – С. 75–87.
- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).
- Мейен С.В. О роде *Zamipteris* Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969а. – С. 85–104 (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 190).
- Мейен С.В. Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии: автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. – М., 1969б. – 50 с.
- Мейен С.В. Следы трав индейских. – М.: Мысль, 1981. – 159 с.
- Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангарида // Палеонтол. журн. – 1982. – № 2. – С. 109–120.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В. Пельтаспермовые птеридоспермы рода *Tatarina* // Палеонтол. журн. – 1980. – № 2. – С. 116–132.
- Меньшикова Л.В. Ключи к определению видов и описание некоторых новых растений кольчугинской серии из центральной и северо-западной частей Кузбасса // Тр. СНИИГГиМС. – 1973. – Вып. 140. – С. 141–157.
- Мишина Е.М. Расчленение татарских отложений Костромской области по остракодам // Сборник статей по геологии и гидрогеологии. Вып. 4. – М.: Недра, 1965. – С. 65–74.
- Мишина Е.М. Расчленение верхнепермских и нижнетриасовых отложений севера центральных районов Русской платформы // Тр. Моск. ин-та нефтехим. и газов. пром-ти. – 1969. – Вып. 83. – С. 140–147.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2).
- Нейбург М.Ф. *Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 65–92 (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 43).
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. II. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 42–153.
- Романовская Г.М. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения триасовых отложений северо-восточной части Тургайского прогиба // Инф. сб. ВСЕГЕИ. Сер. стратигр. – 1959. – № 6. – С. 19–29.
- Садовников Г.Н. Новые данные о морфологии и анатомии рода *Kirjamkenia* // Палеонтол. журн. – 1983. – № 4. – С. 76–81.
- Синегуб В.П. О находке *Pleuromeia rossica* Neub. в отложениях оленевского яруса Нижнего Поволжья // Докл. АН СССР. – 1969. – Т. 184. – № 5. – С. 1169.
- Сребродольская И.Н. Новые данные о распространении и времени существования *Pleuromeia* на территории СССР // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 171. – № 3. – С. 702–705.
- Сухов С.В. Новые виды верхнепалеозойских растений в отложениях ильинской и кузнецкой свит Кузбасса // Тр. СНИИГГиМС. – 1959. – Вып. 2. – С. 83–115.
- Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. – Л.: Недра, 1969. – 264 с. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 64).
- Фори Н.Н. О стратиграфическом расчленении и корреляции разрезов татарского яруса востока Русской платформы по комплексу литолого-стратиграфических, палеомагнитных и палеонтологических данных // Палеомагнитные стратиграфические исследования. – Л.: Гостоптехиздат, 1963. – С. 175–211 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 204).
- Чалышев В.И., Варюхина Л.М. Биостратиграфия триаса Печорской области. – М.: Наука, 1966. – 148 с.
- Шаткинская Е.Ф. Спорово-пыльцевая характеристика триасовых отложений Сталинградского Поволжья // Научн. конф. по стратигр. мезозоя и палеогена Нижнего Поволжья. Тез. докл. – Саратов, 1955. – С. 23–24.
- Barthel M. Coniferen- und Cordaiten-Reste aus dem Rotliegenden des Döhlener Beckens // Geologie. – 1964. – J. 13. – H. 1. – S. 60–89.
- Baxendale R.W. Plant-bearing coprolites from North American Pennsylvanian coal balls // Palaeontology. – 1979. – Vol. 22. – No. 3. – P. 537–548.
- Busche R. Als Laubmoosreste gedeutete Pflanzenfossilien aus dem Lebacher Schichten (Autunien) von St. Wendel, Saar // Argumenta Palaeobotanica. – 1968a. – Bd 2. – S. 1–14.
- Busche R. Vorläufige Mitteilung über einige disperse Kutikulen aus den Kuseler Schichten // Argumenta Palaeobotanica. – 1968b. – H. 1. – S. 159–164.
- Busche R., Hass H., Remy W. Möglichkeiten und Grenzen der Deutung von Ökologie und Klima mit Hilfe disperser Kutikulen aus dem Autun des Nahe-Raumes (Pfalz) // Argumenta Palaeobotanica. – 1978. – H. 5. – S. 149–160.
- Harris T.M. The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland // Medd. om Grønland. – 1926. – Bd 68. – No. 2. – S. 43–148.
- Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 1 // Medd. om Grønland. – 1931. – Bd 82. – No. 2. – S. 1–102.
- Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales & Pteridosperms. – London: Trustees of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1964. – 191 p.
- Høeg O.A., Bose M.N. The *Glossopteris* flora of the Belgian Congo with a note on some fossil plants from the Zambesi Basin (Mozambique) // Ann. Musée roy. Congo Belge. Sci. géol. – 1960. – Vol. 32. – P. 1–107.
- Li X., Yao Z. An outline of recent researches on the Cathaysia flora in Asia. – Nanjing, 1980. – 15 p.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biological Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – No. 1. – P. 1–109.
- Roselt G., Schneider W. Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenclatur und Klassifikation // Paläontol. Abhandl. Abt. B. – 1969. – Bd 3. – H. 1. – S. 1–128.

Scott A.C. The earliest conifer // Nature. – 1974. – Vol. 251. – No. 5477. – P. 707–708.

Scott A.C. Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain // Palaeontology. – 1977. – Vol. 20. – No. 1. – P. 59–68.

Sze H.C. Atlas of Palaeozoic plants of China. – Beijing: Zhongguo Kexueyuan Chubanshe, 1953. – 148 p. (in Chinese)³⁵.

Wartmann R. Vorläufige Mitteilung über disperse Kutikulen aus den oberen Sulzbacher Schichten (Saar) // Argumenta Palaeobotanica. – 1966. – H. 1. – S. 165–171.

Weigelt J. Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment // Fortschr. Geol. Palaeontol. – 1928. – Bd 6. – H. 19. – S. 395–592.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица 1

Фиг. 1. *Thallites* sp. SVM-1. Фрагмент слоевища с группами клеток с темным содержимым (внизу), экз. № 4552/337-5-55 (×100); Аристово.

Фиг. 2–4. *Thallites* sp. SVM-2, экз. № 4552/377-3-22; Аристово: 2 – общий вид фрагмента, слоевища (×50); 3 – участок того же слоевища, сфотографированный с дифференциальным интерференционным контрастом, слабо видны клетки (×300); 4 – участок того же слоевища у края, клетки более отчетливые (×300).

Фиг. 5, 6. Выводковые тела печеночников (?); Аристово: 5 – экз. № 4552/366-2-18 (×100); 6 – экз. № 4552/322-10-18 (×100).

Таблица 2

Фиг. 1–5. *Enigmadiscus multistriatus* sp. nov.; Аристово: 1 – экз. № 4552/412-2-11 (×50); 2 – его же деталь (×300); 3–5 – голотип, распавшийся на два фрагмента, экз. № 4552/525-1-11 (3, 4 – ×30; 5 – деталь, ×300).

Таблица 3

Фиг. 1. *Phylladoderma* ? sp. SVM-1, экз. № 3773/1748 (×3); Вязовка.

Фиг. 2, 3. *Hastipellis dvinensis* sp. nov., голотип № 4552/525-1-12 (2 – ×30; 3 – деталь, ×100); Аристово.

Фиг. 4, 5. *Estomia* sp. SVM-1, экз. № 4552/396-1-1 (4 – ×300; 5 – ×100); Аристово.

Таблица 4

Фиг. 1–4. *Allicospermum* sp. SVM-1; Аристово: 1 – кутикула микропиле, преп. № 4552/523-1А, пункт 3 (×100); 2, 3 – отверстие секреторного канала во внешней кутикуле интегумента того же экземпляра, преп. № 4552/523-1, пункт 4 (2 – ×300; 3 – ×100); 4 – устье на той же кутикуле, тот же препарат, пункт 3 (×300).

Таблица 5

Фиг. 1–5. *Allicospermum* sp. SVM-2; Вязовка: 1 – оттиски клеток на мегаспоровой мембране, преп. № 3773/16536-11А (×50); 2, 3 – внешняя кутикула интегумента того же экземпляра, преп. № 3773/16536-11 (2 – ×50; 3 – ×300); 4, 5 – внешняя кутикула интегумента, преп. № 3773/1653-7 (4 – ×50; 5 – ×300).

Таблица 6

Фиг. 1. *Tatarina* sp. AVG-1, верхняя кутикула, преп. № 3774/19-1а, пункт 1 (×100); Залазна.

Фиг. 2–4. *Tatarina conspicua* mod. *simplex*, преп. № 4552/228-6а; Аристово: 2 – нижняя эпидерма листа с большим количеством пахицелл и септированных клеток, пункт 2 (×100); 3 – верхняя эпидерма листа,

пункт 1 (×100); 4 – устьица на верхней стороне листа, пункт 1 (×500).

Таблица 7

Фиг. 1–4. *Tatarina raristomata* sp. nov., голотип; Аристово: 1 – экз. № 4552/259-3 (×2); 2 – осевая зона на нижней стороне листа, преп. № 4552/259-3, пункт 3 (×100); 3 – нижняя эпидерма листа, преп. № 4552/259-3, пункт 2 (×100); 4 – верхняя эпидерма листа, преп. № 4552/259-3, пункт 1 (×100).

Фиг. 5. *Tatarina* sp. AVG-1, устьице на верхней стороне листа, преп. № 3774/19-1а, пункт 2 (×500); Залазна.

Таблица 8

Фиг. 1–4. *Tatarina ? furcata* sp. nov., голотип; Мулино: 1 – экз. № 4388/72 (×5); 2 – нижняя эпидерма листа, дихотомия осевой зоны, преп. № 4388/72-ж, пункт 1 (×100); 3 – осевая зона на верхней эпидерме листа, преп. № 4388/72-г, пункт 1 (×100); 4 – устьице на верхней стороне листа, преп. № 4388/72-б, пункт 1 (×1000).

Фиг. 5. *Tatarina ?* sp. AVG-1, нижняя эпидерма листа, хорошо видна извилистость радиальных клеточных стенок, преп. № 3774/18-1 (×100); Залазна.

Таблица 9

Фиг. 1–5. Аристовский копролит; Аристово: 1 – общий вид отпечатка с фитолеймой, экз. № 3954/746А-3 (×2,6); 2 – общий вид фитолеймы после мацерации, преп. № 3954/746А-3, пункт 1 (×30); 3 – фрагмент нижней кутикулы *Tatarina conspicua* S. Meun., преп. № 3954/746А-3А, пункт 3 (×100); 4 – то же, преп. № 3954/746А-3А, пункт 1 (×150); 5 – фрагмент верхней кутикулы *Tatarina conspicua*, преп. № 3954/746А-3А, пункт 2 (×150).

Фиг. 6. Фекалия современной черепахи, фрагмент листа клевера, сохранивший обе кутикулы, жилки и естественный край (верхушку) (×30).

Таблица 10

Споры и пыльца; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус (нижнеустыинская свита)

Фиг. 1. *Planisporites* sp., преп. № 3010 (×800); Костромская обл., д. Харино, скв. 520, гл. 395–404 м.

Фиг. 2. *Vittatina vittifera* (Lub.) Samoil., преп. № 9011 (×600); там же.

Фиг. 3. *Vittatina striata* (Lub.) Samoil., преп. № 3021 (×800); скв. 520, гл. 416–421 м.

Фиг. 4. *Vittatina* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 5. *Vittatina vittifera* (Lub.) Samoil., преп. тот же (×800).

Фиг. 6. *Vittatina* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 7. *Striatopodocarpites* cf. *alatus* Lub., преп. тот же (×800).

Фиг. 8. *Striatohaploxyipinites* sp., преп. № 3011 (×800); скв. 520, гл. 395–404 м.

Фиг. 9. *Striatopodocarpites* sp., преп. № 3021 (×900); скв. 520, гл. 416–421 м.

Фиг. 10. *Striatopodocarpites* cf. *tojmensis* Sed., преп. тот же (×600).

Фиг. 11. *Striatoabieites* sp., преп. № 3011 (×800); скв. 520, гл. 395–404 м.

Фиг. 12. *Striatodiploxyipinites bullaeformis* (Samoil.) Sauer, преп. № 3021 (×800); скв. 520, гл. 416–421 м.

Фиг. 13. *Striatodiploxyipinites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 14. *Lebachiaceae*, преп. тот же (×800).

Таблица 11

Споры и пыльца; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус (северодвинский горизонт)

Фиг. 1. *Calamospora microrugosa* (Ibr.) Schopf, Wilson et Bentall, преп. № 145 (×600); Костромская обл., пос. Раслово, скв. 20, гл. 327–331 м.

Фиг. 2. *Vittatina vittifera* (Lub.) Samoil., преп. тот же (×600).

Фиг. 3. *Taeniaesporites* sp., преп. № 144 (×600); там же.

Фиг. 4. *Taeniaesporites* cf. *multiplex* Vissch., преп. № 145 (×600); там же.

Фиг. 5. *Taeniaesporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 6. *Lueckisporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 7. *Lueckisporites* cf. *virkkiae* Pot. et Klaus, преп. тот же (×800).

Фиг. 8. *Lueckisporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 9. *Lueckisporites* sp., препарат тот же (×600).

Фиг. 10. *Vitreisporites* sp., преп. № 146 (×600); там же.

Фиг. 11. *Halosporites* sp. (?), преп. № 145 (×600); там же.

Фиг. 12. *Illinites unicus* Kosanke, преп. № 146 (×600); там же.

Фиг. 13. *Limitisporites* sp., преп. № 5427 (×800); Костромская обл., с. Первушино, скв. 16, гл. 420 м.

Фиг. 14. *Klausipollenites* sp., преп. № 145 (×600); Костромская обл., пос. Раслово, скв. 20, гл. 327–331 м.

Таблица 12

Споры и пыльца; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус (вятский горизонт)

Фиг. 1. *Calamospora* cf. *microgranulata* Rom., преп. № 5580 (×800); Костромская обл., с. Дор, скв. 514, гл. 158,5 м.

Фиг. 2. *Spinisporites* cf. *rectispinus* (Lub.) Lub., преп. тот же (×800).

Фиг. 3. *Apiculatisporites* sp., преп. № 4047 (×800); Костромская обл., с. Луптюг, скв. 529, гл. 107 м.

Фиг. 4. *Granulatisporites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 5. *Lycospora* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 6. *Kraeuselisporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 7. *Vittatina striata* (Lub.) Samoil., преп. тот же (×600).

Фиг. 8. *Vittatina vittifera* (Lub.) Samoil., преп. тот же (×600).

Фиг. 9. *Vittatina striata* f. *minor* Sauer, преп. тот же (×600).

Фиг. 10. *Vittatina* sp., преп. № 4063 (×800); скв. 529, гл. 112,7 м.

Фиг. 11. *Vittatina* cf. *cinninata* Lub. ex Hart, преп. № 5579 (×800); Костромская обл., с. Дор, скв. 514, гл. 158,3 м.

Фиг. 12. *Striatopodocarpites* sp., преп. № 4063 (×800); Костромская обл., с. Луптюг, скв. 529, гл. 112,7 м.

Фиг. 13. *Striatohaploxyipinites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 14. *Lueckisporites* cf. *hyalinus* Schaag., преп. № 5580 (×800); Костромская обл., с. Дор, скв. 514, гл. 158,5 м.

Фиг. 15. *Taeniaesporites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 16, 17. *Vitreisporites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 18. *Cedruites* sp. (?), преп. № 4054 (×800); Костромская обл., с. Луптюг, скв. 529, гл. 109,7 м.

Таблица 13

Споры и пыльца; нижний триас, индский ярус (ветлужская серия)

Фиг. 1. *Calamospora* sp. преп. № 9726 (×600); Вологодская обл., скв. 97.

Фиг. 2. *Tripartina* cf. *variabilis* Mal., преп. № 4667 (×800); Костромская обл., дер. Анюг, скв. 5, гл. 160 м.

Фиг. 3. *Leiotriletes* cf. *microdiscus* K.-M., преп. № 4440 (×800); Костромская обл., с. Пермасс, скв. 16, гл. 91,7 м.

Фиг. 4. *Granulatisporites* sp., преп. № 4667 (×800); Костромская обл., д. Анюг, скв. 5, гл. 160 м.

Фиг. 5. *Verrucosisporites* sp., преп. № 4439 (×800); Костромская обл., с. Пермасс, скв. 16, гл. 91,5 м.

Фиг. 6. *Kraeuselisporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 7. *Pleuromeia* sp., преп. № 3777 (×600); р. Юг, обн. 42.

Фиг. 8. *Camptotriletes* sp., преп. № 4467 (×800); Костромская обл., д. Анюг, скв. 5.

Фиг. 9. *Striatopodocarpites* sp., преп. № 4433 (×800); Костромская обл., с. Пермасс, скв. 16, гл. 90 м.

Фиг. 10. *Striatopodocarpites* sp., преп. № 4667 (×800); Костромская обл., д. Анюг, скв. 5, гл. 160 м.

Фиг. 11. *Striatopodocarpites* sp., преп. № 4465 (×800); д. Окатово, скв. 185.

Фиг. 12. *Taeniaesporites* cf. *novimundii* Jans., преп. тот же (×800).

Фиг. 13–16. *Gnetaceaepollenites* sp., преп. № 4467 (×800); Костромская обл., д. Анюг, скв. 5.

Фиг. 17. *Taeniaesporites* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 18–21. *Entylissa* sp., преп. тот же (×800).

Фиг. 22. *Platysaccus* cf. *papillionis* Pot. et Klaus, преп. тот же (×600).

Таблица 14

Споры и пыльца; нижний триас, оленекский ярус

Фиг. 1, 2. *Calamospora* sp., преп. № 3461 (×600); Ярославская обл., с. Шачебол, скв. 128, гл. 162–168 м.

Фиг. 3. *Leiotriletes microdiscus* K.-M., преп. тот же (×600).

Фиг. 4. *Retusotriletes mesozoicus* Klaus, преп. тот же (×600).

Фиг. 5. *Sciadopitys* sp. (?), преп. тот же (×600).

Фиг. 6. *Pleuromeia rossica* Neub., преп. № 3456 (×800); скв. 128, гл. 157–162 м.

Фиг. 7. *Pleuromeia rossica* Neub., преп. тот же (×600).

Фиг. 8. *Pleuromeia rossica* Neub., преп. № 3461 (×800); скв. 128, гл. 162–168 м.

Фиг. 9. *Pleuromeia rossica* Neub., преп. тот же (×600).

Фиг. 10. *Kraeuselisporites* sp. МКК-1, преп. № 3466 (×600); скв. 128, гл. 168–171 м.

Фиг. 11. *Kraeuselisporites* sp. МКК-2, преп. тот же (×600).

Фиг. 12. *Kraeuselisporites* sp. МКК-3, преп. № 3455 (×600); скв. 128, гл. 157–162 м.

Фиг. 13. *Aratrisporites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 14. *Laevigatosporites* sp., преп. тот же (×600).

Фиг. 15, 16. *Taeniaesporites* sp., преп. № 2353 (×600); Костромская обл., с. Ворсино, скв. 11, гл. 92–98 м.

Фиг. 17–21. *Entylissa* sp., преп. № 3450 (×600); Ярославская обл., с. Шачебол, скв. 128, гл. 146–151 м.

ПРИМЕЧАНИЯ

1. Более подробная характеристика татариновой растительности была позже дана А.В. Гоманьковым [2008].

2. Ввиду того что название «северодвинский горизонт» является неприемлемым по номенклатурным причинам, вместо него было введено название «вишкильский горизонт» [Стратотипический разрез..., 2001].

3. По современным представлениям, данное местонахождение относится к вятскому горизонту [Гоманьков, 2002б].

4. Ныне Геологический институт РАН. Препараты М.К. Кюнтцель в настоящее время хранятся в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН.

5. Согласно принятой в настоящее время таксономии эти остатки должны относиться к роду *Walchia* Sternberg.

6. Сейчас этот род рассматривается как младший синоним рода *Lepidophylloides* Snigirevskaya [Гоманьков, 2002а].

7. Эта статья опубликована [Ignatov, 1990].

8. Замыкающие клетки устьиц у представителей рода *Tatarina* были погруженными и не кутинизированными. Поэтому они не сохраняются при мацерации фитолейм и не видны на обычных препаратах кутикулы. Исчерпывающую информацию об их форме удалось получить лишь в результате изучения немацерированных фитолейм в люминесцентном микроскопе. Для этого использовались фитолеймы рода *Tatarina* из местонахождения Мулино, где все кутикулы обнаруживают яркое люминесцентное свечение при облучении их ультрафиолетовым светом. При рассматривании кутикул *T. conspicua* S. Meyen с внутренней стороны в люминесцентном микроскопе Люмам Р-2 на фоне ярко светящейся кутикулы отчетливо видны не кутинизированные и потому темные замыкающие клетки погруженных устьиц (рис. А, см. вклейку). В целом они имеют линейную форму и лишь слегка расширены в районе устьичной поры. Их полярные концы несут характерные Т-образные или якоревидные утолщения.

9. Позже [Гоманьков, 2008] данный вид был перенесен в род *Kirjamkenia*.

10. Позже было установлено присутствие растений рода *Doliosstomia* в ряде других местонахождений татарского и казанского возраста на Русской платформе [Гоманьков, 1997, 2005]. Исследование их кутикул с помощью электронного сканирующего микроскопа показало, что по строению устьиц они существенно отличаются от представителей рода *Phylladoderma*, так что таксономическая близость данных родов сейчас вызывает серьезные сомнения.

11. Позже [Гоманьков, Хорошавина, 1999] было показано, что семяножки рода *Sashinia* S. Meyen (ко-

торый объединяет женские фруктификации, принадлежавшие тем же растениям, что и побеги *Quadrocladus*) отличаются от вегетативных листьев *Quadrocladus* своей сильной уплощенностью.

12. Насколько нам известно, эти дисперсные кутикулы никогда описаны не были.

13. *Permotalla multistriata* и *Amphoritalla unistratosa* не были описаны ни в настоящей работе, ни когда-либо позже. Какие остатки С.В. Мейен относил к этим родам и видам, остается неизвестным.

14. Результаты изучения этого тектита были опубликованы [Флоренский, Глазовская, 1995].

15. В депонированной рукописи указание на типовой вид и диагноз на английском языке отсутствовали. Они добавлены в настоящем издании, для того чтобы родовое название могло считаться действительно обнародованным согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры.

16. В депонированной рукописи указание на голотип и диагноз на английском языке отсутствовали. Они добавлены в настоящем издании, для того чтобы вид мог считаться действительно обнародованным согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры.

17. См. примечание 15.

18. См. примечание 16.

19. Здесь и далее при описании вида *Phylladoderma* ? sp. SVM-1 в депонированной рукописи это родовое название написано как «Ypania», но это, скорее всего, ошибка (см. [All fossil species..., 1974]).

20. Имеются в виду, очевидно, семена.

21. Позднее [Гоманьков, 2008] растения, обладавшие простоперистыми листьями, были выделены в самостоятельный род *Ustyugia* Goman'kov.

22. См. примечание 16.

23. Сейчас кажется более вероятным, что описанный ниже остаток представляет собой сильно рассеченное перо рода *Rhaphidopteris* и должен относиться к виду *R. kiuntzeliae* S. Meyen, который также присутствует в татариновой флоре. В работе [Гоманьков, 2002б] этот остаток фигурирует под названием *R. aff. kiuntzeliae* S. Meyen.

24. См. примечание 16.

25. Благодаря сборам А.В. Гоманькова, проведенным в Мулине в 1985 году, в этом местонахождении были обнаружены также листья *Pecopteris* sp. AVG-1, *Rhaphidopteris* aff. *kiuntzeliae* и женские фруктификации хвойных *Sashinia borealis* S. Meyen [Гоманьков, 2002б] (см. также примечание 23).

26. См. примечание 6.

27. Род *Fefilopteris*, описанный в монографии о татариновой флоре и отнесенный к папоротникам, обнаруживает сильное сходство (как по морфологии, так и по эпидермальной структуре листьев) с родом

Rhabdotaenia Pant, известным из пермских отложений Танзании [Pant, 1958], и, вероятно, является его младшим синонимом. Соответственно листья, относимые к этому роду, могли принадлежать не папоротникам, а голосеменным (арбериевым?). На таксономическую близость пермских флор Ангарида и Гондваны указывал М.Д. Залесский [1930], но С.В. Мейен [1990a] полагал, что представления об этой близости в значительной степени преувеличены из-за параллелизма в эволюции гондванских и ангарских растений. Тем не менее, сейчас из Ангарида достоверно известны остатки таких характерных гондванских родов, как *Glossopteris* Brongniart, *Gangamopteris* McCoy и *Palaeovittaria* Feistmantel [Зимина, 1967; Мейен, 1990b], а род *Rhabdotaenia* (= *Fefilopteris*) может дополнить список растений, общих для гондванской и ангарской флор.

28. Д.Е. Щербаков (Палеонтологический институт РАН) нашел в Александровке *Dvinostrobos sagittalis* Gomankov et S. Meyen – мужские шишки, производившие теми же растениями, что и вегетативные побеги *Quadrocladus*. А спорово-пыльцевой спектр из Александровки демонстрирует максимальное среди всех местонахождений татаринской флоры содержание пыльцы рода *Scutasporites* Klaus, аналогичной той, которая извлекалась из спорангиев *D. sagittalis*, и принадлежавшей, очевидно, тем же растениям. Так что отсутствие побегов *Quadrocladus* в этом местонахождении остается загадкой.

29. В местонахождении Новокульчумово (см. [Гоманьков, Мейен, 1986]) пельтиды преобладают, а отпечатки листьев пельтаспермовых (*Pursongia*) встречаются редко.

30. Не менее странным, чем для пельтаспермовых, представляется распределение по местонахождениям фруктификаций хвойных. В примечании 28 уже говорилось, что в Александровке фактически отсутствуют вегетативные побеги *Quadrocladus*, но присутствуют мужские шишки *Dvinostrobos sagittalis*. Аналогичная ситуация в отношении женских фруктификаций имеет место в Мулине, где при полном отсутствии остатков *Quadrocladus* были найдены остатки *Sashinia borealis* [Гоманьков, Хорошавина, 1999].

31. По современным представлениям [Татарские отложения..., 2001] сухонская свита в полном своем объеме относится к вишкельскому горизонту верхнетатарского подъяруса.

32. Спорово-пыльцевые спектры из скв. 504 (Павинский лесопункт) были в дальнейшем объектом пристального внимания палинологов [Lozovsky, Yaroshenko, 1994; Ярошенко, Гоманьков, 1998] в связи с тем, что их облик был крайне необычен для пермских отложений Русской платформы. До изучения данных спектров считалось, что граница перми и триаса на Русской платформе (граница татарского яруса и ветлужской серии) характеризуется чрезвычайно резким изменением в составе спорово-пыльцевых комплексов (см. «Заключение» к настоящему разделу). А поскольку в других районах земного шара (например, в Соляном Кряже [Balme, 1970] или в восточной Гренландии [Balme, 1979]) были известны «переходные», «пермо-триасовые» комплек-

сы, это служило доказательством существования крупного перерыва между татарским ярусом и ветлужской серией. Однако спорово-пыльцевые спектры из скв. 504 в значительной степени подорвали эти сложившиеся взгляды: происходя (как считалось) из верхних горизонтов перми, они имели ярко выраженный «триасовый облик». Таким образом, сформировалось представление о том, что смена «пермских» палинокомплексов на «триасовые» происходит внутри татарского яруса (в верхней части вятского горизонта) и, следовательно, палинологические данные не дают оснований говорить о наличии перерыва между пермскими и триасовыми отложениями на Русской платформе. Но если иметь в виду, что палинокомплекс из скв. 504 имеет не «переходный», а ярко выраженный «триасовый характер», то можно поставить под сомнение его происхождение из пермских (вятских) отложений.

На рис. Б (см. вклейку) представлена колонка скв. 504 в интервале 127,9–171,2 м с расчленением, предложенным в отчете о съемке геологической карты листа О-38-ХІ, на территории которого эта скважина была пробурена [Олферьев и др., 1966]. Из рисунка видно, что образец на споры и пыльцу был взят с глубины 166,8 м из литологически достаточно однородной толщи и близко от предполагаемого уровня границы перми и триаса. Авторы отчета провели эту границу на глубине 149,9 м по подошве наиболее грубозернистой пачки, проигнорировав «триасовый облик» комплекса остракод, обнаруженного на глубине 151 м, а также самого палинокомплекса. Но с таким же успехом (опираясь на облик палинокомплекса) можно было бы проигнорировать «пермский» комплекс остракод на глубине 160,1 м и провести эту границу где-нибудь ниже палинокомплекса, на глубине 167–168 м. Формально пермский возраст палинокомплекса доказывается его положением ниже «пермского» комплекса остракод, обнаруженного на глубине 160,1 м, однако, учитывая литологическую однородность рассматриваемой толщи и близость всех значимых уровней внутри нее, можно предположить, что такое «ненормальное» взаиморасположение «пермского» комплекса остракод и «триасового» палинокомплекса есть следствие ошибки в документации керна.

Таким образом, палинологическая характеристика верхней части вятского горизонта, даваемая М.К. Кюнтцель, основывается на двух палинокомплексах, один из которых (из скв. 361), как отмечалось в «Предисловии», происходит в действительности из средней части горизонта, а другой (из скв. 504) – скорее всего из триаса. Эта характеристика не может, следовательно, рассматриваться как достоверная.

33. Присутствие в скв. 504 (Павинский лесопункт) второго (заведомо триасового) уровня, охарактеризованного миоспорами, отмечается на рисунках в некоторых работах [Верхнепермские и нижнетриасовые отложения..., 1984; Lozovsky, Yaroshenko, 1994]. Однако в тексте работ при характеристике палинокомплексов из индского яруса соответствующие спорово-пыльцевые спектры из скв. 504 никогда не упоминаются. Можно предположить, что из керна скв. 504

был отобран лишь один образец на споры и пыльцу с глубины 166,8 м – тот самый, который обсуждался выше, в разделе о спорово-пыльцевых спектрах вятского горизонта (см. также примечание 32). Но в материалах М.К. Кюнтцель соответствующий палинокомплекс упоминался то как пермский (в силу своего положения в керне скважины), то как триасовый (в

силу своего характерного облика), в результате чего произошло его «удвоение» на колонке скв. 504, когда она изображалась на рисунке.

34. На рис. 7 эта скважина имеет номер 89.

35. Хотя в тексте депонированной рукописи имелась ссылка на эту работу, в списке литературы она отсутствовала.

Литература к примечаниям

Верхнепермские и нижнетриасовые отложения Московской синеклизы. – М.: Недра, 1984. – 139 с.

Гоманьков А.В. Дисперсные кутикулы из местонахождения Шихово-Чирки (казанский ярус р. Вятки) // Палеонтол. журн. – 1997. – № 2. – С. 161–167.

Гоманьков А.В. Новые позднермские (татарские) лепидофиты Ангарида // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002а. – С. 218–231.

Гоманьков А.В. Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы: автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. – М., 2002б. – 48 с.

Гоманьков А.В. О представителях рода *Doliostomia* (Cardioplepidaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Южного Приуралья // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 947–956.

Гоманьков А.В. Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Л.Ю. Буданцев (ред.). Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6). – СПб., 2008. – С. 42–60.

Гоманьков А.В., Хорошавина А.С. Новые данные о морфологии и географическом распространении сашиний (хвойные) из верхней перми Русской плиты // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 1999. – Т. 74. – № 2. – С. 49–53.

Залесский М.Д. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук. – 1930. – № 9. – С. 913–930.

Зимина В.Г. О *Glossopteris* и *Gangamopteris* из пермских отложений Южного Приморья // Палеонтол. журн. – 1967. – № 2. – С. 113–121.

Мейен С.В. Соотношение ангарской и гондванской флор: столетие противоречий // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 125–131.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангарида (обзор) // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 131–223.

Олферьев А.Г., Полосухин В.П., Бондарь Н.К., Анохина Ю.Т., Арефьева М.И., Козлов А.А. Геологическое строение, гидрогеологические условия и полезные ископаемые листа О-38-XI. Отчет Вохминской гидрогеологической партии по результатам комплексной геолого-гидрогеологической съемки масштаба 1 : 200 000, проведенной в 1964–1965 гг. – М.: Второе гидрогеологическое управление, 1966 (Рукопись).

Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. – М.: ГЕОС, 2001. – 140 с.

Татарские отложения реки Сухоны. – Саратов: Научная книга, 2001. – 204 с.

Флоренский П.В., Глазовская Л.И. Стекланный шарик верхнепермского возраста // Природа. – 1995. – № 12. – С. 30–33.

Ярошенко О.П., Гоманьков А.В. Споры и пыльца // Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. – М.: ГЕОС, 1998. – С. 113–129.

All fossil species of China. Fossil plants of China. Vol. 1. Palaeozoic plants of China. – Beijing: Kexiue Chubanshe, 1974. – 277 p. (in Chinese).

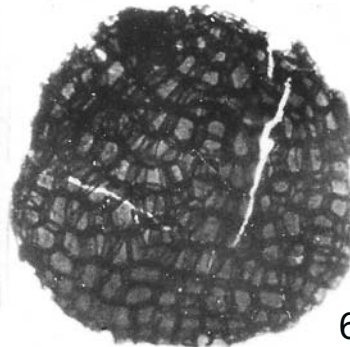
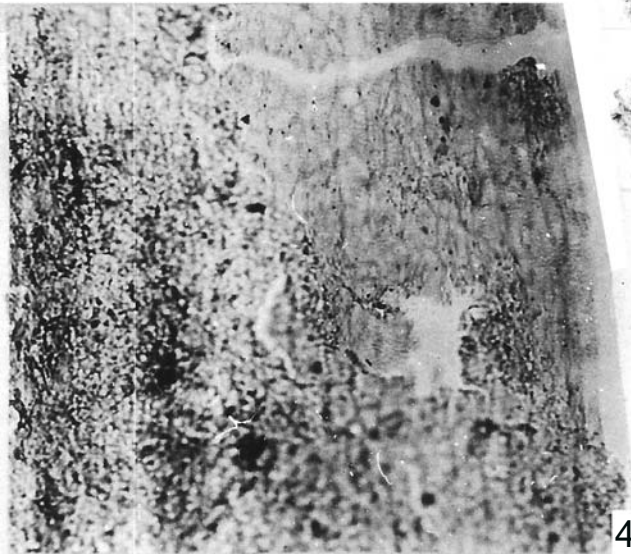
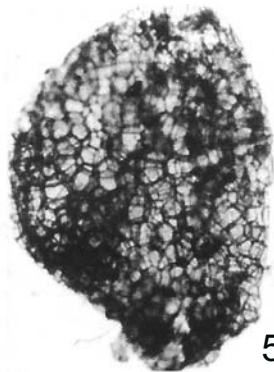
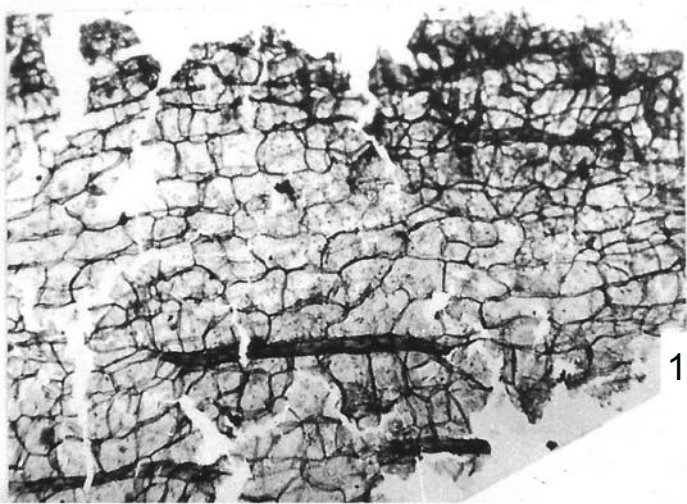
Balme B.E. Palynology of Permian and Triassic Strata in the Salt Range and Surghar Range, West Pakistan // B. Kummel, C. Teichert (eds.). Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan. – The University Press of Kansas, 1970. – P. 305–453 (University of Kansas. Department of Geology special publication. No. 4).

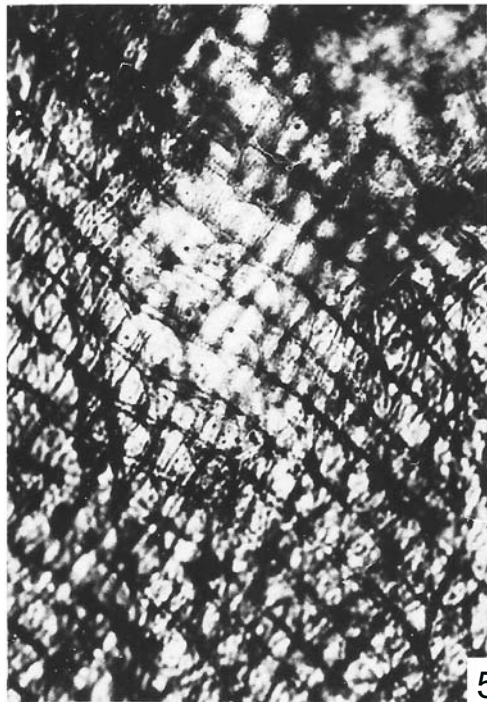
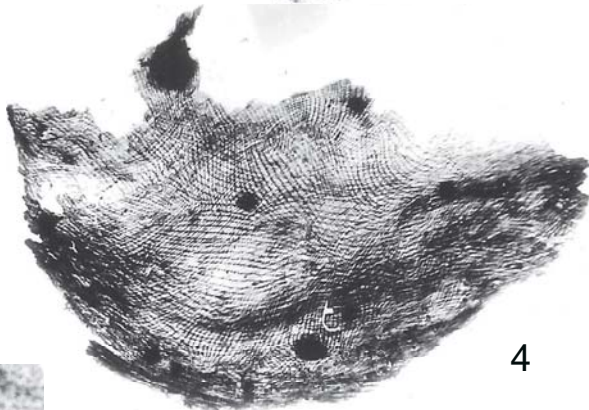
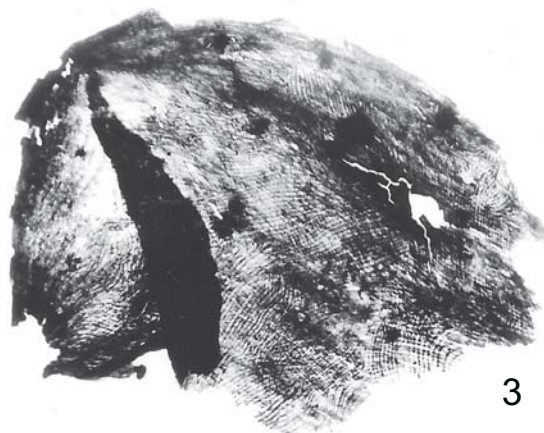
Balme B.E. Palynology of Permian-Triassic boundary beds at Kap Stosch, East Greenland // Medd. om Grønland. – 1979. – Vol. 200. – No. 6. – P. 1–37.

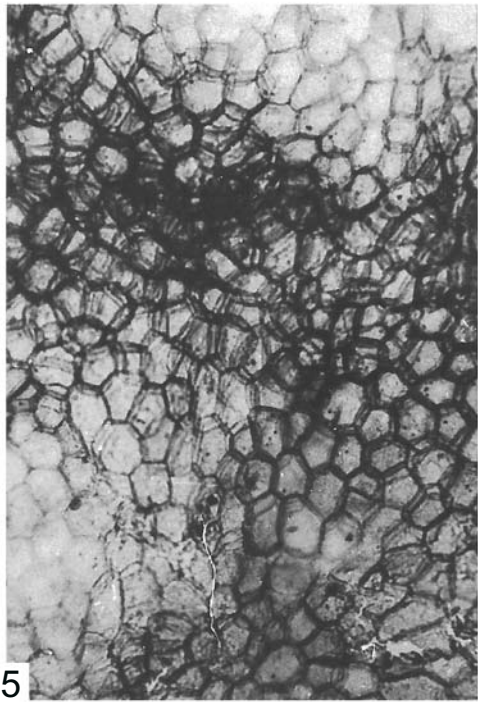
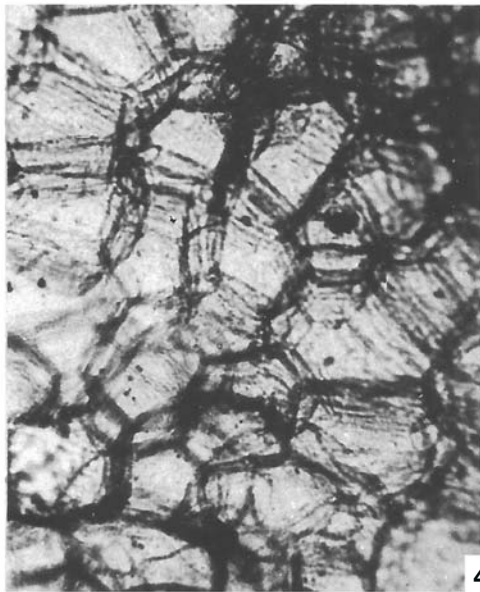
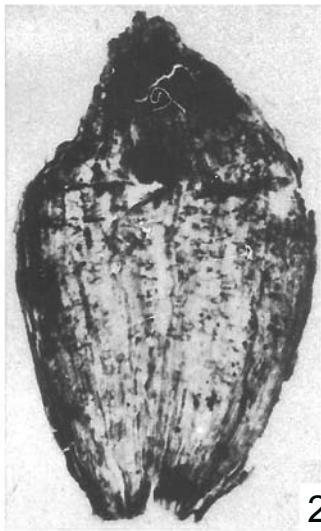
Ignatov M.S. Upper Permian mosses from the Russian Platform // Palaeontographica. Abt. B. – 1990. – Bd 217. – Lfg. 4–6. – P. 147–189.

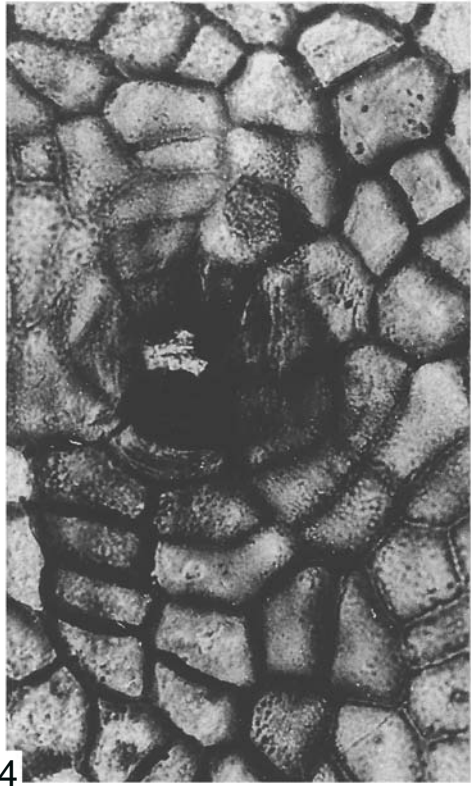
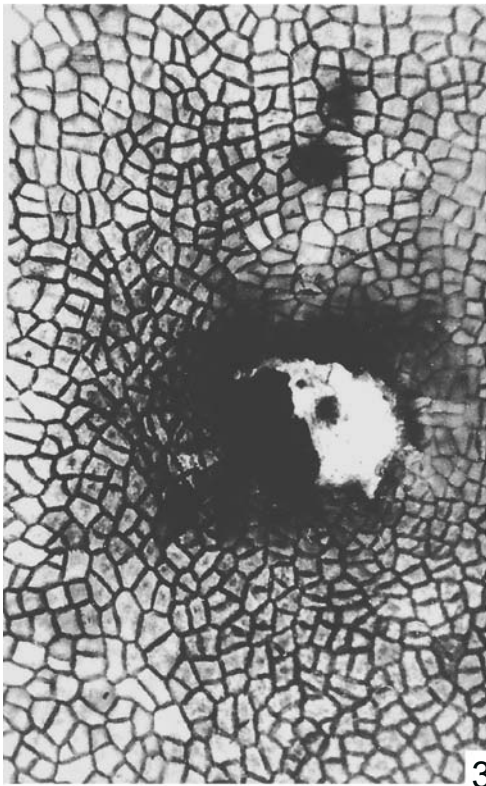
Lozovsky V.R., Yaroshenko O.P. The Permian/Triassic boundary in the continental series of Moscow syncline: recent achievements // Permophiles. – 1994. – No. 24. – P. 54–59.

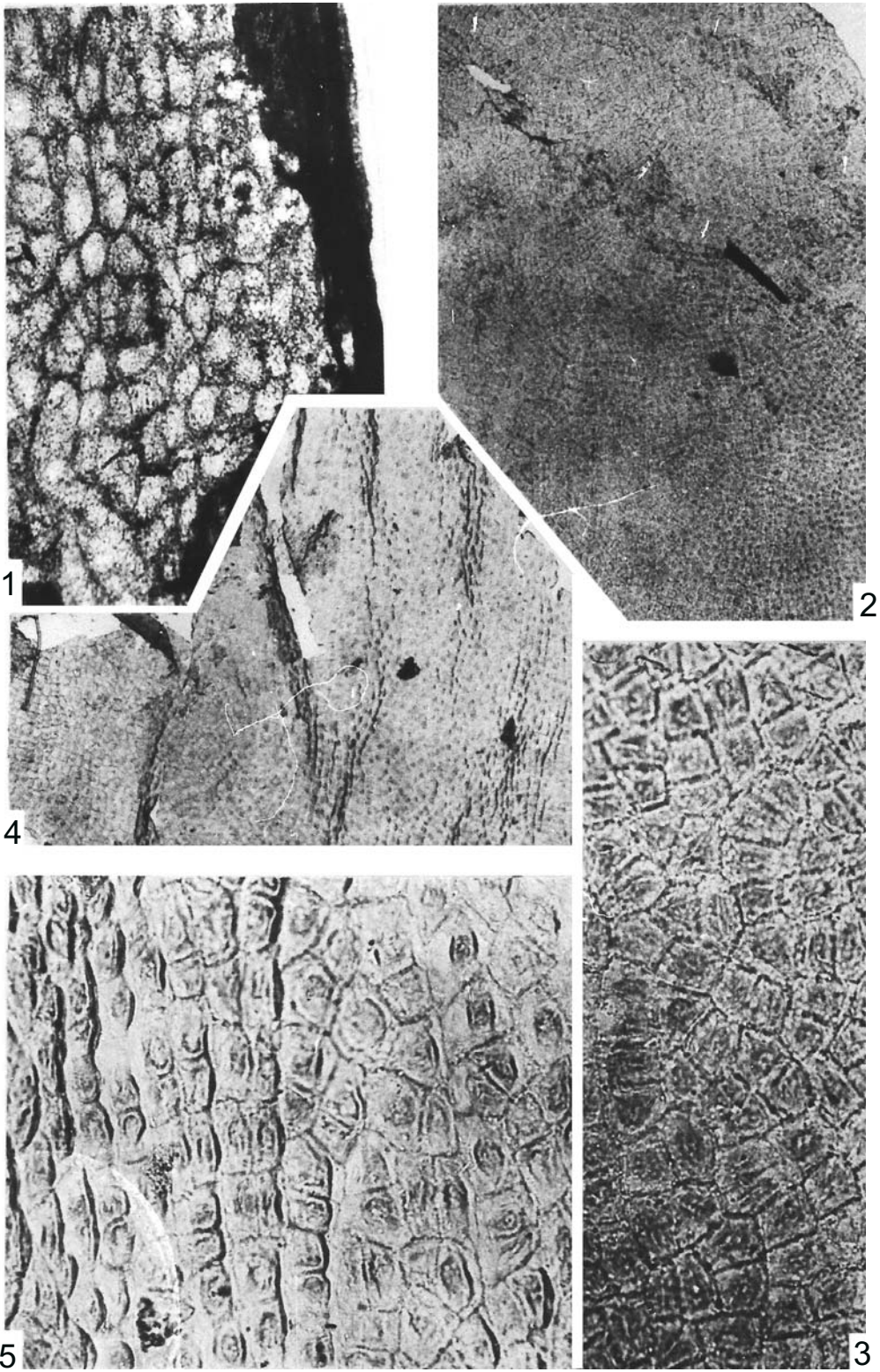
Pant D.D. The structure of some leaves and fructifications of the *Glossopteris* flora of Tanganyika // Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology. – 1958. – Vol. 3. – No. 4. – P. 125–175.

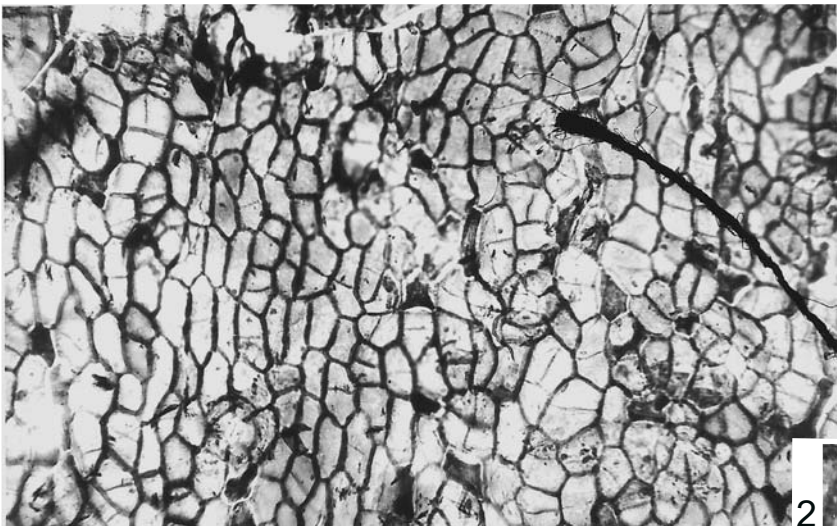
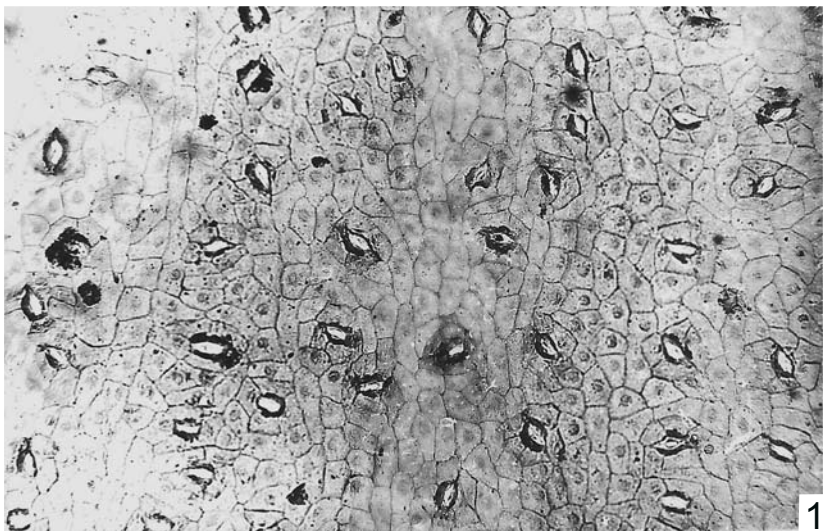


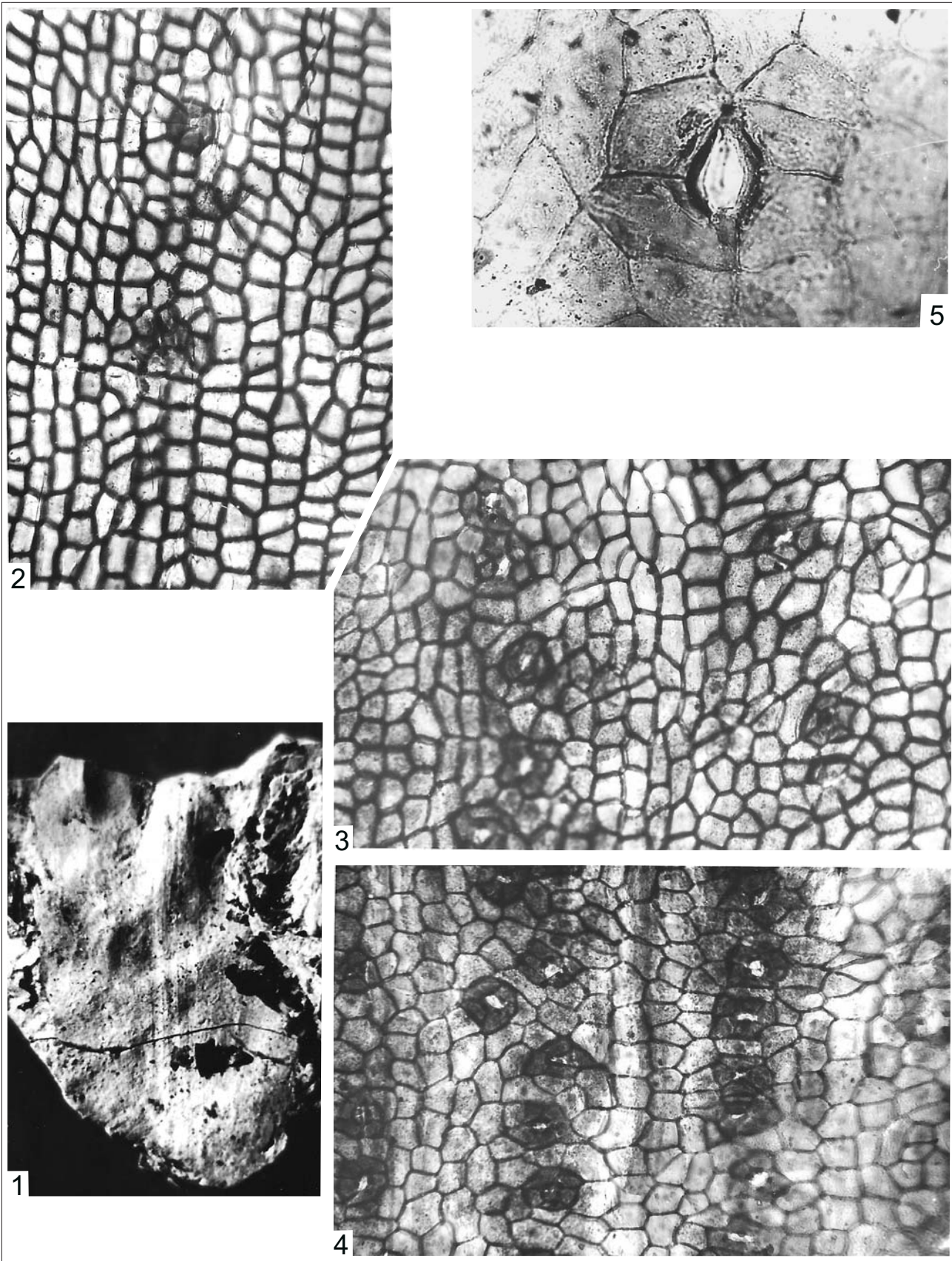


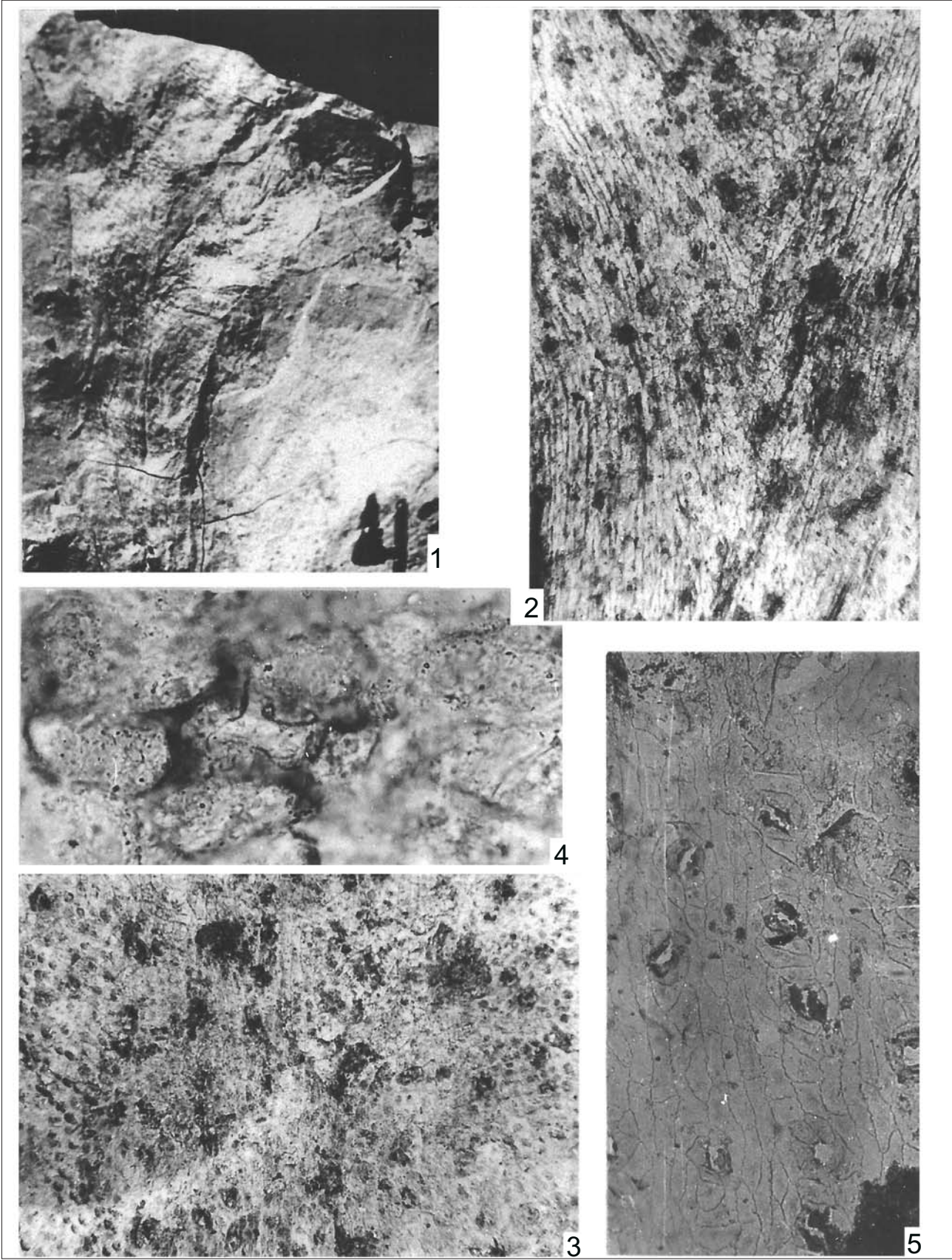


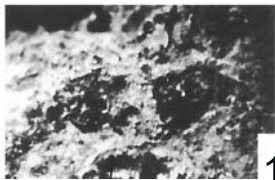




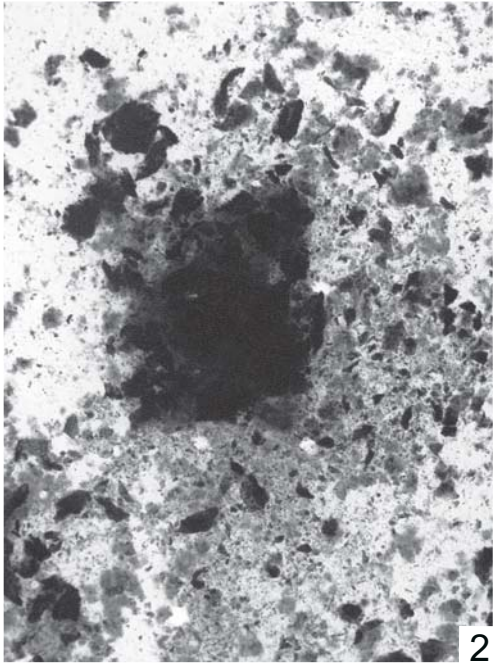




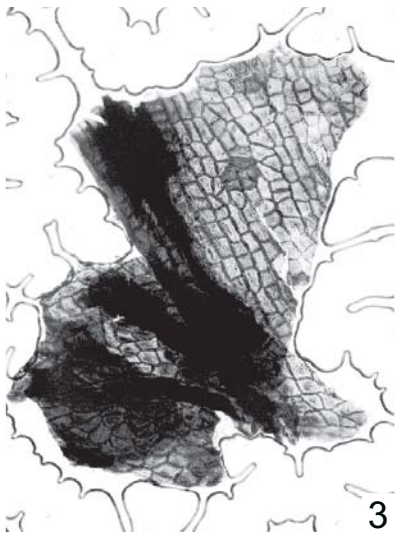




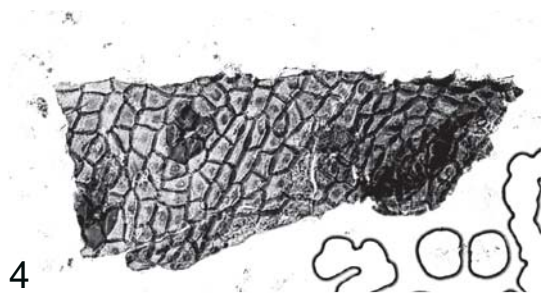
1



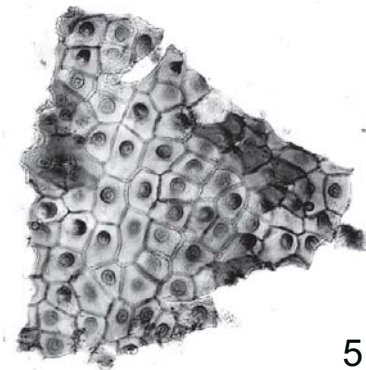
2



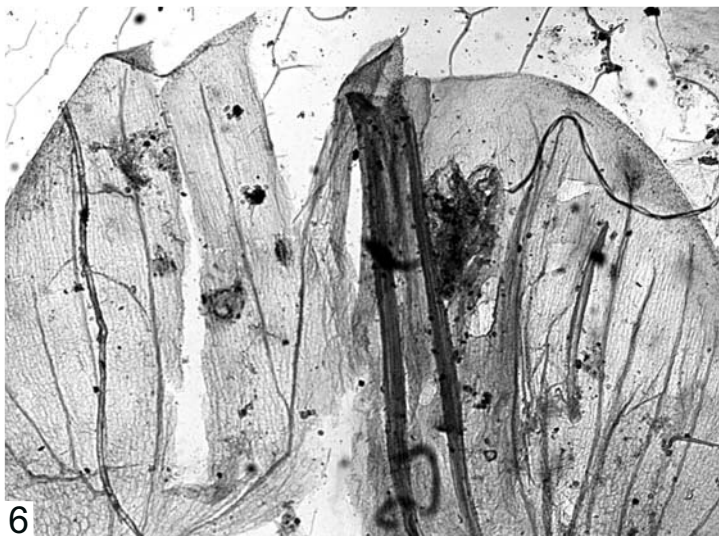
3



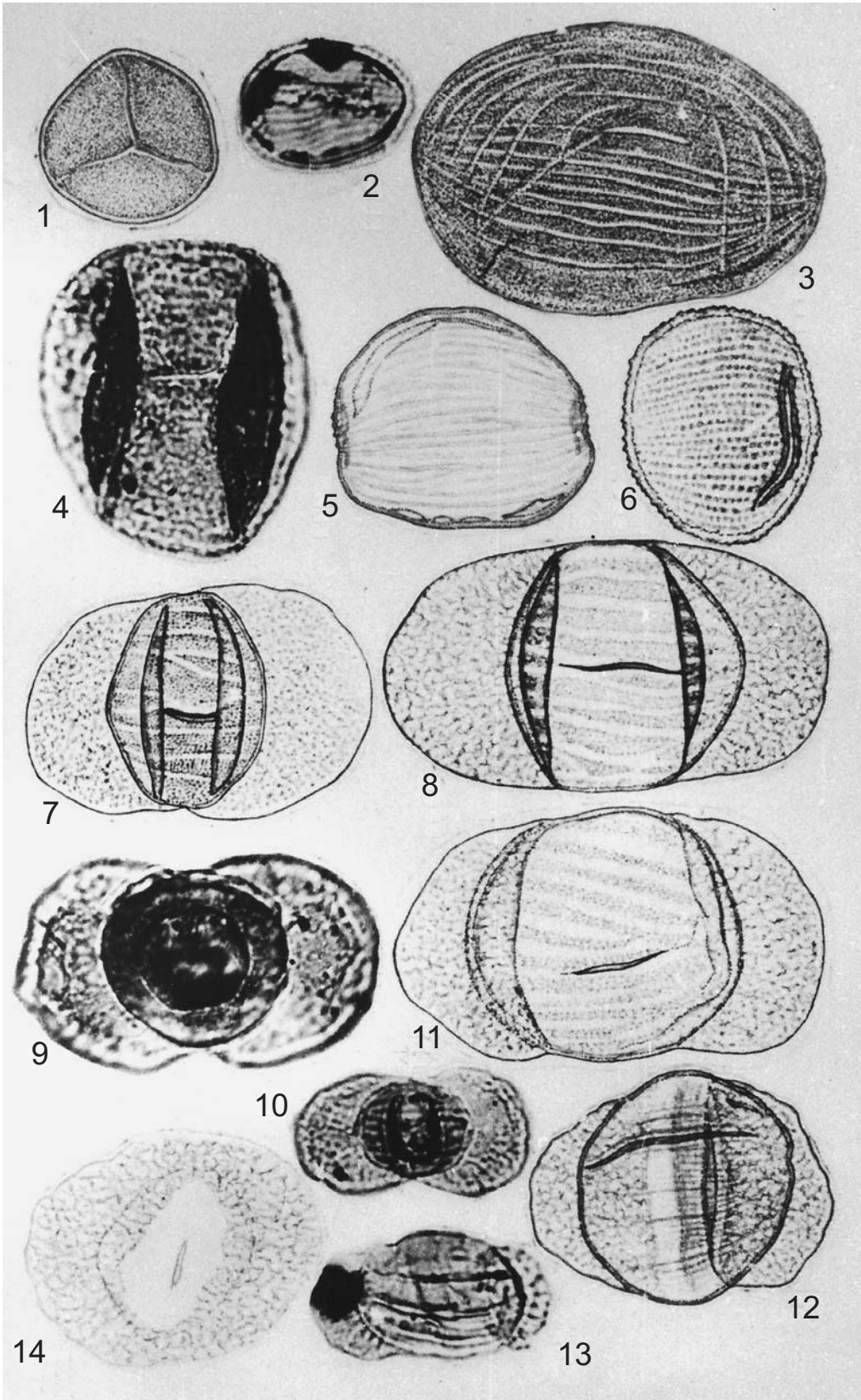
4

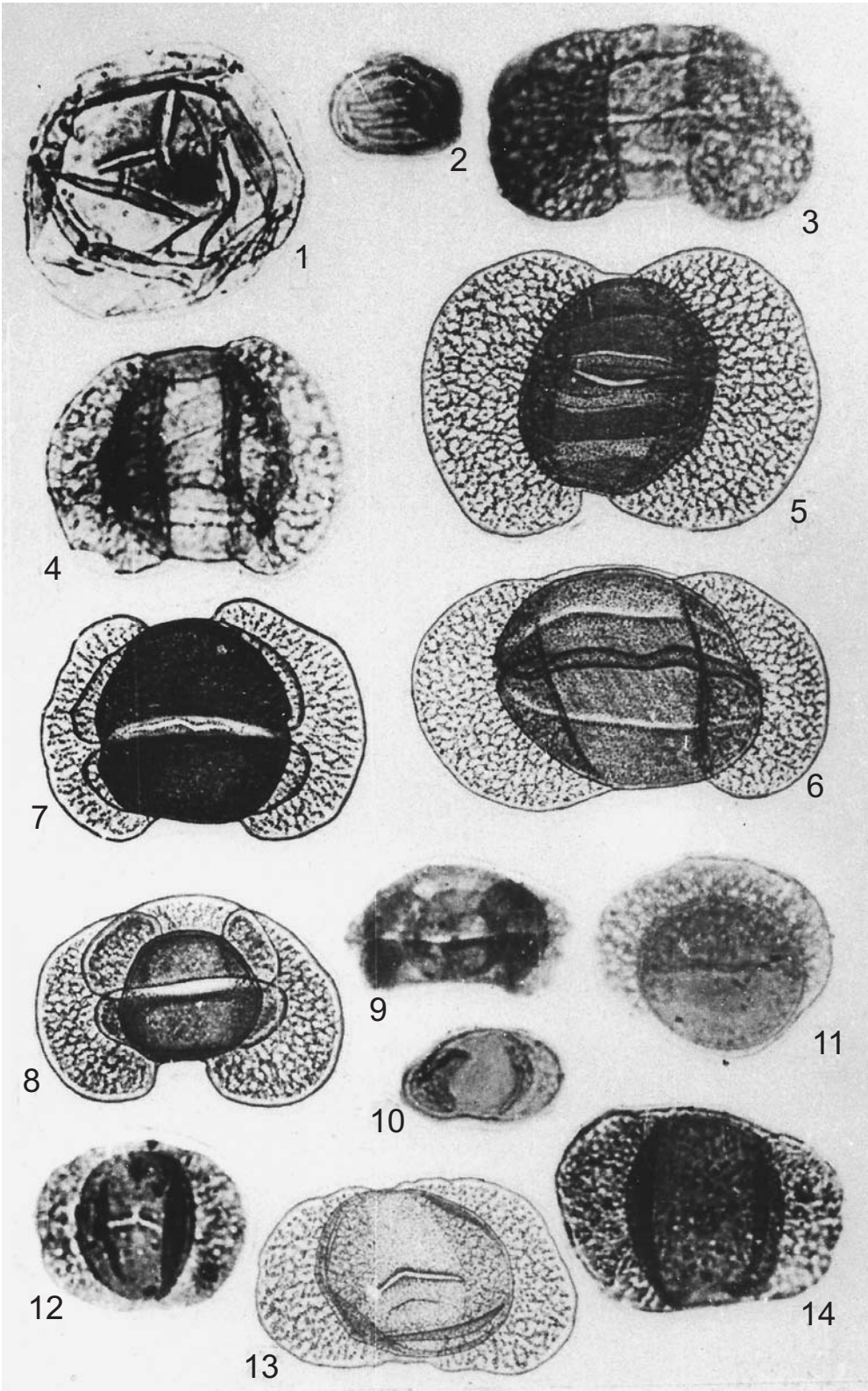


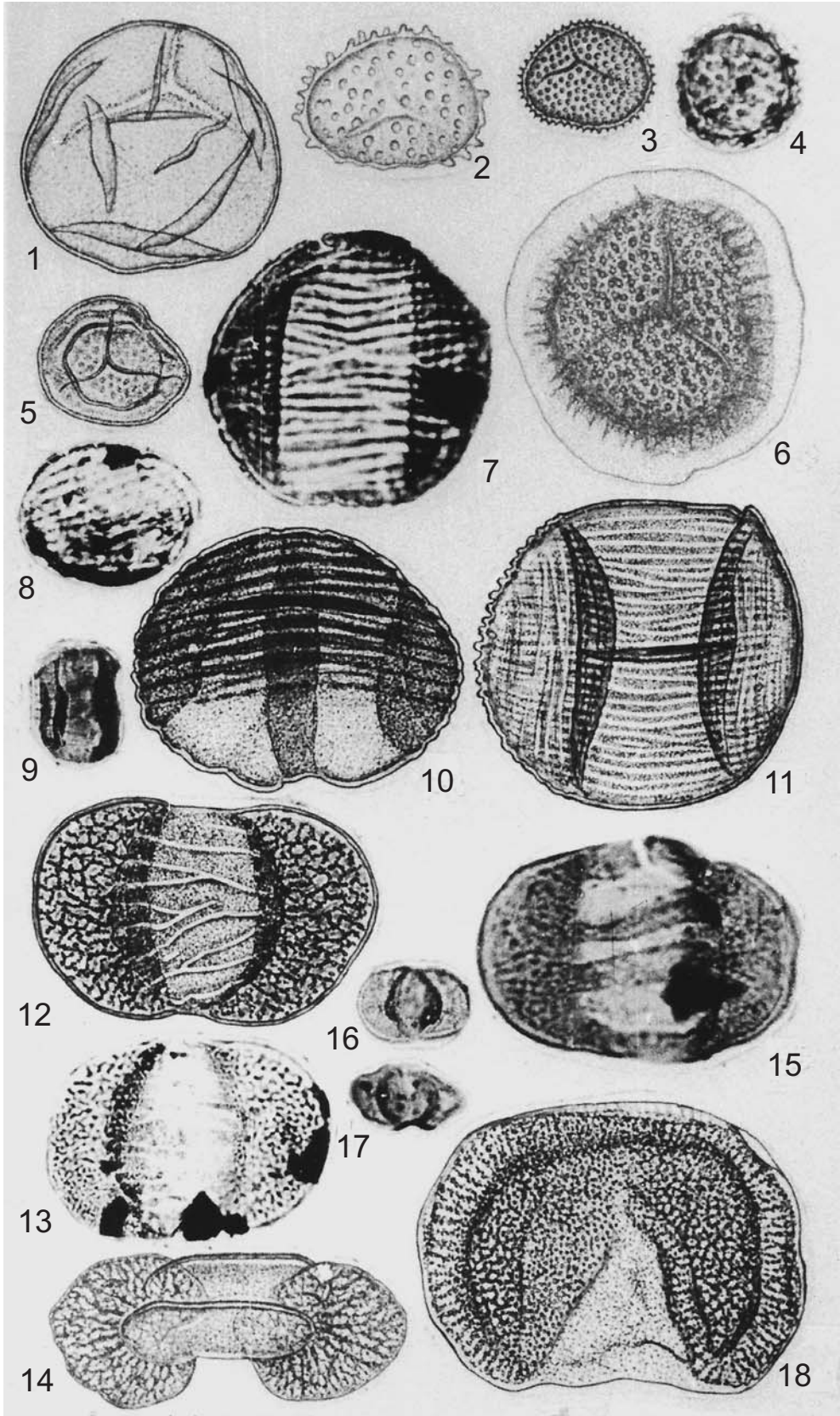
5

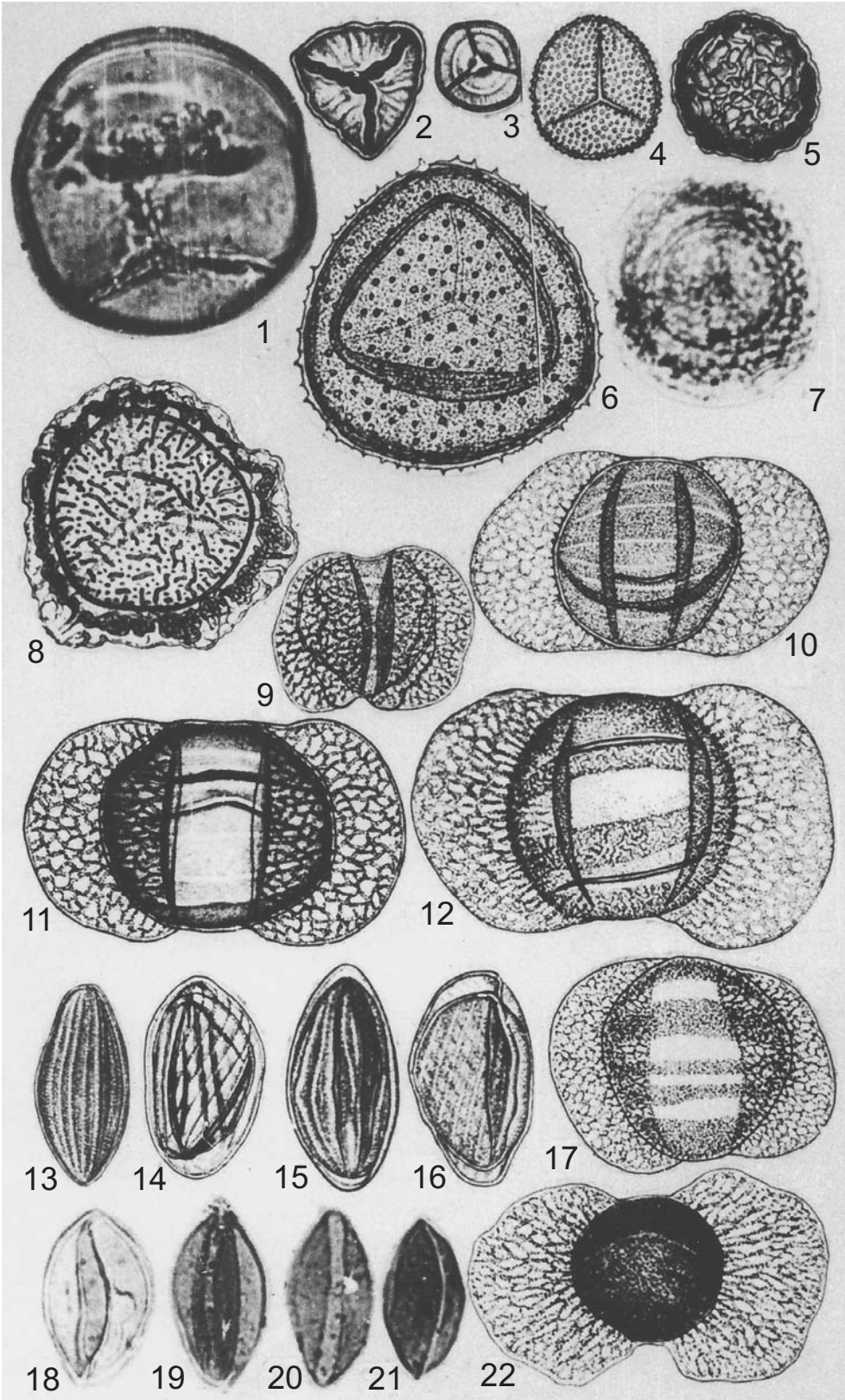


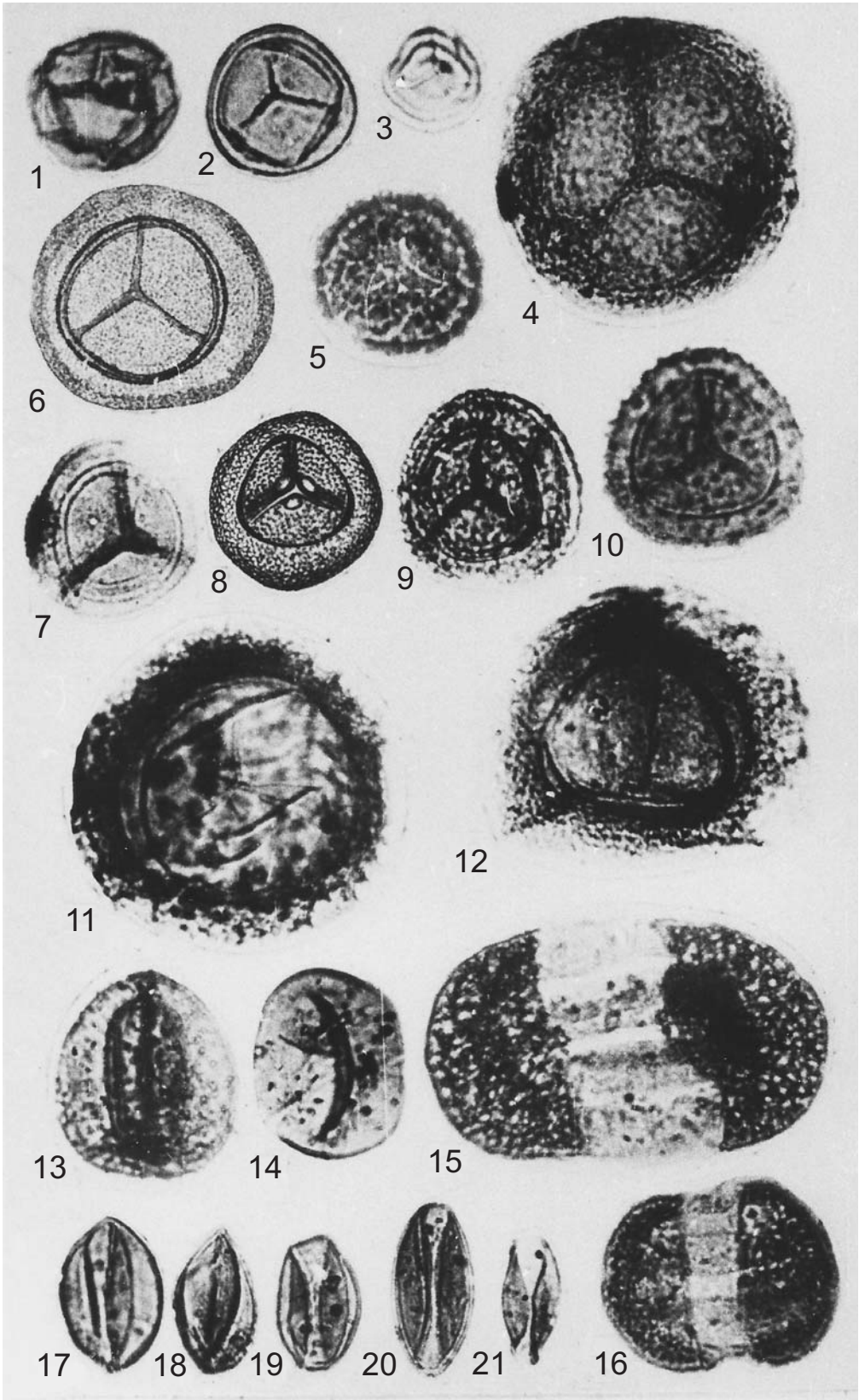
6











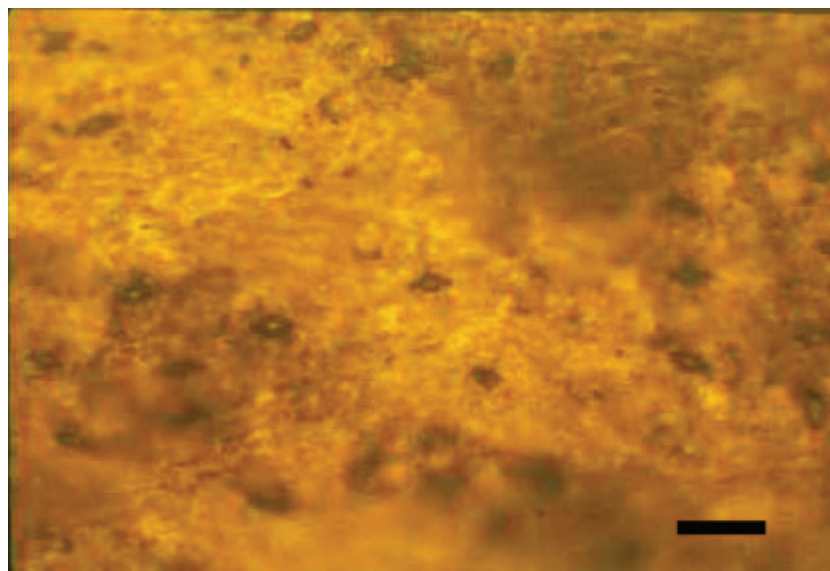


Рис. А. Кутикула *Tatarina cf. conspicua* S. Меуер в люминесцентном микроскопе; экз. № 3981/5; Исады; длина линейки 100 мкм

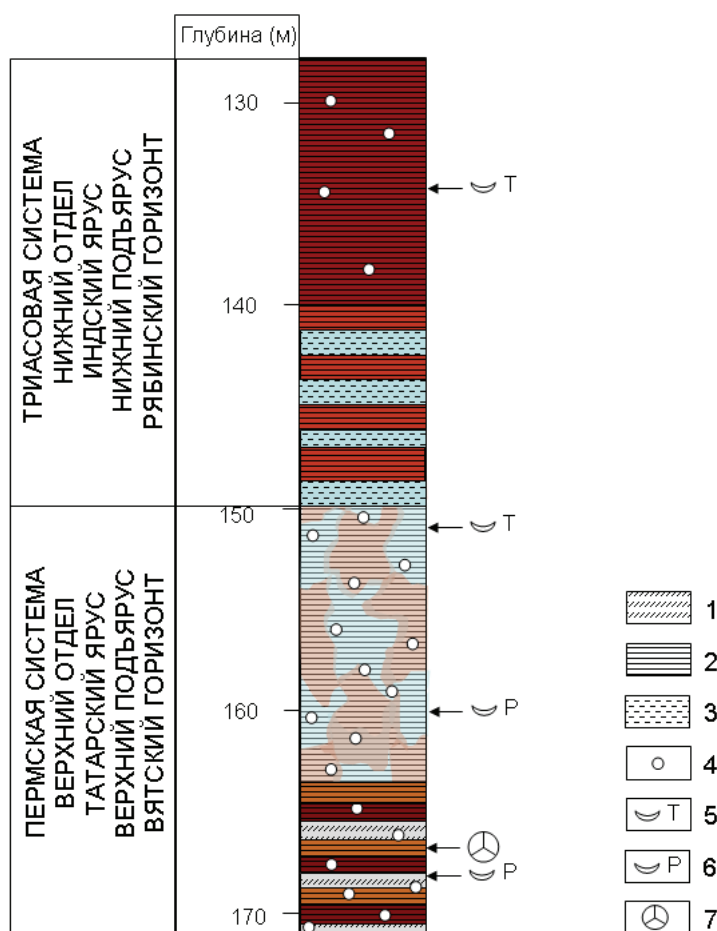


Рис. Б. Колонка скв. 504 (Павинский лесопункт) в интервале 127,9–171,2 м; слева – расчленение по А.Г. Олферьеву и др. [1966]: 1 – мергели; 2 – глины; 3 – алевролиты, 4 – известковые конкреции; 5 – «триасовые» комплексы остракод; 6 – «пермские» комплексы остракод; 7 – палинокомплекс