Биоповреждения растений из башкирских отложений Донецкого бассейна (Восточная Украина)

В.С. Дернов

Институт геологических наук НАН Украины, 01054 Киев, ул. Олеся Гончара, д. 556 vitalydernov@gmail.com

Из отложений моспинской свиты (верхняя часть башкирского яруса, средний карбон) Центрального Донбасса описаны различные биоповреждения растений. Ихнофоссилии относятся к следующим типам повреждений (damage types): проедания в виде отверстий (DT02, DT03); краевые погрызы (DT12, DT81); поверхностные проедания (DT75); галлы (DT117, DT122, DT127); следы от колющих и сосущих агентов (DT46); следы сверления древесины (DT243). Результаты исследований показывают значительные перспективы изучения наземных экосистем карбона на материалах из Донецкого бассейна.

Введение

В последние десятилетия в палеонтологическом сообществе оживился интерес к изучению ихнофоссилий. Это связано с большим значением палеоихнологических исследований для расчленения и корреляции разрезов, палеоэкологических и палеогеографических реконструкций и т.д. Различные следы жизнедеятельности наземных артропод, к которым относятся, например, яйцекладки, копролиты, следы питания органами растений и пр., стали объектом систематического исследования лишь в последнее время [Василенко, Щербаков, 2013; Correia et al., 2020; Iannuzzi, Labandeira, 2008; Labandeira et al., 2007; и др.].

Несмотря на то, что первые описания ископаемых растений, поврежденных насекомыми, были опубликованы около полутора столетия назад [Brongniart, 1877; White, 1899], их исследование для познания взаимосвязи двух главнейших компонентов наземных биоценозов — насекомых и растений — началось сравнительно недавно.

Ископаемые следы питания органами живых и мертвых растений наземными артроподами являются наиболее изученным аспектом взаимодействия этих организмов [Xu et al., 2018]. Древнейшие следы питания растениями датируются поздним силуром – средним девоном [Edwards et al., 2012; Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018]. В это время артроподы начинают осваивать побе-

режья палеобассейнов, омывающих Еврамерику, и продвигаться вглубь суши [Schachat et al., 2014]. Это событие, или так называемая первая фаза экспансии артропод на сушу [Labandeira, 2006], фиксируется поверхностными следами питания тканями осей, спорами и целыми спорангиями, а также следами от колющих и сосущих агентов и сверлениями побегов примитивных наземных растений [Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018].

Значительное расширение трофических сетей в наземных палеоэкосистемах фиксируется в визейском веке раннего карбона (миссисипия) [Schachat et al., 2014]. Этот процесс был частью так называемой второй фазы колонизации суши артроподами, которая началась в позднем девоне и длилась до поздней перми [Xu et al., 2018]. Ее триггером, видимо, было появление и расцвет голосеменных растений [Labandeira, Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018]. На протяжении второй фазы появляются почти все известные типы взаимодействия наземных растений и других групп организмов, за исключением мин [Donovan, Lucas, 2021; Schachat et al., 2014]. Тем не менее, расширение разнообразия взаимодействия растений и наземных артропод затянулось до срединной границы карбона (серпуховский / башкирский века; миссисипий / пенсильваний), а для отдельных типов – до середины пенсильвания (московский век) [Xu et al., 2018].

В отложениях среднего карбона количество следов взаимодействия наземных артропод и растений значительно увеличивается [Labandeira, 2006; Schachat et al., 2014]. По данным [Schachat et al., 2014], в касимовских отложениях Иллинойского бассейна Северной Америки биоповреждения растений артроподами приурочены в основном к мараттиевым папоротникам, а также к тригонокарповым и, в меньшей мере, к членистостебельным и кордаитантовым.

В данных отложениях, а также в близких по возрасту и условиям накопления угленосных толщах Еврамерики, повреждения растений на-

земными артроподами, в основном насекомыми и клещами, представлены краевыми погрызами перышек птеридоспермов, следами от колющих и сосущих агентов на побегах, галлами на рахисах, сверлениями в стволах, а также следами питания семенами и спорами [Schachat et al., 2014].

В этой статье рассмотрены биоповреждения растений, нанесенные преимущественно наземными артроподами, происходящие из угленосных отложений моспинской свиты (верхняя часть башкирского яруса) Центрального Донбасса. В другой работе [Dernov, 2021] описаны древнейшие в мире эндофитные яйцекладки насекомых, происходящие из отложений вышеупомянутой свиты.

История изучения

Несмотря на длительную историю изучения каменноугольной флоры и растительности Донбасса, сведений о следах воздействия артропод на органы растений сравнительно мало. В монографии Е.О. Новик [1968] на таблице XLIX (фиг. 4 и 5) изображены перышки птери-Neuropteris доспермов gigantea Sternberg (= Paripteris gigantea (Sternberg) Gothan) co следами поверхностных следов питания DT75 по классификации, предложенной в работе [Labandeira et al. 2007]. Остатки растений происходят из самой верхней части амвросиевской свиты (нижняя часть башкирского яруса) Донецкой области (Восточная Украина). Очень похожие повреждения, также приуроченные к перышку Paripteris gigantea, изображены в работе [Dernov, 2019, fig. 7]. Кроме того, в нашей коллекции имеются такие же повреждения, происходящие из более молодых (смоляниновская и белокалитвенская свиты) отложений Центрального Донбасса (неопубликованные данные автора).

Н.С. Снигиревская [1989] сообщила о присутствии копролитов в минерализованных тканях растений из среднекаменноугольных угольных почек Донбасса. Видимо, имелись в виду копролиты артропод, обитавших в растительных тканях, скорее всего, панцирных клещей (подотряд Oribatida).

В работе Н.И. Бояриной [2007] описаны и изображены вайи птеридоспермов *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller (верхний карбон) со следами краевых погрызов (ихновид *Phagophytichnus ekowskii* van Amerom или DT12). В работе Д.В. Василенко [Vassilenko, 2015] сообщается о находке в верхнебашкирских отложениях района г. Каменск-Шахтинский (Ростовская область, Россия) древнейших эндофитных яйцекладок насекомых и трех типов биоповреждений растений неясной природы.

В нескольких работах автора [Дернов, 2019; Дернов, Удовиченко, 2019; Dernov, 2019] были кратко описаны и изображены некоторые ихнофоссилии артропод, приуроченные к органам растений.

Стратиграфия и палеогеография

Все изученные следы воздействия артропод на растения происходят из отложений моспинской свиты (рис. 1A, 2A). Она представлена полифациальной толщей циклического переслаивания аргиллитов, алевролитов, песчаников с подчиненным значением известняков (до 8 прослоев) и каменного угля (10–12 прослоев). Возраст этого стратиграфического подразделения — поздняя часть башкирского века

(ранний пенсильваний). Мощность свиты 315–730 м [Немировська, Єфіменко, 2013].

Моспинская свита соответствует нижней половине зуевского горизонта Доно-Днепровского прогиба, который сопоставляется с низами черемшанского горизонта Восточно-Европейской платформы и низами вестфала А Западной Европы [Немировська, Єфіменко, 2013].

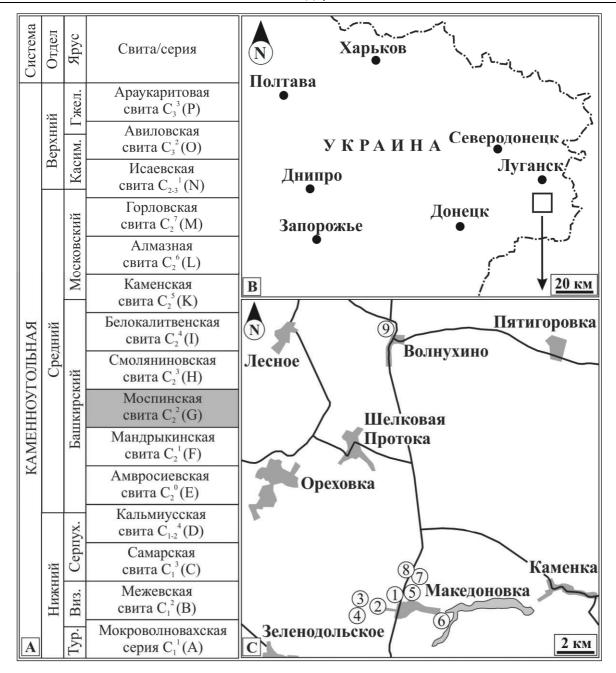


Рис. 1. Стратиграфическое положение моспинской свиты (фиг. A) и географическое расположение изученных местонахождений (фиг. B, C)

Разрез моспинской свиты сложен различными по происхождению породами: ископаемыми почвами (песчаники, алевролиты, каменные угли), озерными и лагунными алевролитами и ар-

гиллитами, продельтовыми алевролитами, дельтовыми песчаниками и алевролитами, мелководно-морскими известняками, а также сравнительно глубоководными морскими аргиллитами.

Территория исследований

Территорией исследований является Луганский район Луганской области Украины (рис. 1B, 1C). Эта территория относится к зоне круп-

ной линейной складчатости (северное крыло Северной антиклинали) и к северной зоне мелкой складчатости Донецкого складчатого сооружения.

Материал происходит из нескольких обнажений моспинской свиты. Ниже перечисляются изученные местонахождения и дается их краткая характеристика (рис. 1B, 1C, 2A–H).

- 1. Устье небольшой балки, впадающей в пруд в с. Македоновка (рис. 2H; координаты: 48°14'12,7" с.ш., 39°17'12,2" в.д.); песчаники, залегающие в 90 м ниже известняка G_1^2 . Песчаники преимущественно серовато-желтые, мелкозернистые, плитчатые, горизонтально- и волнистослоистые. Породы содержат разнообразные ихнофоссилии, а также редкий мелкий фитодетрит и ядра раковин морских пелеципод. В верхней части песчаников наблюдается прослой, переполненный обрывками перышек *Paripteris gigantea* и семенами птеридоспермов. В этом прослое установлены поверхностные проедания DT75, приуроченные к перышкам вышеотмеченных птеридоспермов.
- 2. Отвалы у западной окраины с. Македоновка (координаты: 48°13'57,9" с.ш., 39°16'47.2" в.д.); алевролиты с тонкими прослоями тонкозернистых песчаников, залегающие непосредственно выше песчаников местонахождения № 1.

В алевролитах обнаружена следующая флора (определения автора): Cyperites bicarinatus Lindley et Hutton, Lepidostrobophyllum sp., Calamites cf. cistii Ad. Brongniart, Sphenophyllum sp., Cordaites principalis (Germar) Geinitz. Тут же отмечены остатки пелеципод, гастропод, цефалопод, а также ихнофоссилии. Остатки животных свидетельствуют о морском происхождении алевролитов.

Здесь обнаружены галлы DT127 и предположительно следы сверления рахиса птеридосперма (?).

3. Промоина на правом склоне балки в 1,2 км западнее с. Македоновка (координаты: 48°14'17,2" с.ш., 39°15'41,9" в.д.); песчаниковый прослой в темно-серых алевролитах (слой аналогичный алевролитам местонахождения № 2).

Из данного песчаникового прослоя определена следующая флора: Cyperites bicarinatus, Lepidodendron sp., Sigillaria sp., Stigmaria ficoides (Sternberg) Ad. Brongniart (аллохтонные ризофоры), Calamites cistii, Mariopteris nervosa (Ad. Brongniart) Zeiller, Paripteris gigantea, Cordaites principalis. В этих же песчаниках найдено единственное ядро раковины морской пелециподы Posidoniella sp.

На этом местонахождении найдены предположительно следы сверления оси *Calamites* sp.

4. Песчаниковые карьеры в 1,2 км западнее с. Македоновка (координаты: $48^{\circ}14'09,5"$ с.ш., $39^{\circ}15'30,9"$ в.д.); песчаники, залегающие в 43 м ниже известняка G_1^2 . Некоторые следы воздействия артропод на растения были изображены ранее [Dernov, 2019, figs. 5, 7]. Детальному анализу тафономических и палеоэкологических особенностей растений и животных этого местонахождения посвящена работа [Dernov, 2019].

Здесь найдены краевые погрызы DT12 и поверхностные проедания DT75 перышка *Paripteris gigantea* [Dernov, 2019, fig. 7], а также следы воздействия грибов на отмершие филлоиды плауновидных.

- 5. Овраг у северной окраины с. Македоновка (рис. 2G; координаты: 48°14'19,2" с.ш., 39°17'35,6" в.д.); морской глинистый сланец в 30 м ниже известняка G_1^2 . В этом местонахождении найдены эндофитные яйцекладки [Dernov, 2021].
- 6. Берег Каменского водохранилища в 0,8 км юго-восточнее окраины с. Македоновка (рис. 2E, 2F; координаты: $48^{\circ}13'44,0"$ с.ш., $39^{\circ}19'11,3"$ в.д.); лимонитовые конкреции из алевролитов в кровле угольного слоя g_1^2 .

В конкрециях обнаружены остатки следующих растений: *Calamites cistii*, *Palaeostachya* sp., *Neuralethopteris* sp., *Artisia approximata* (Lindley and Hutton) Corda, *Cordaites principalis*. Породы, судя по всему, имеют озерное происхождение.

На этом местонахождении обнаружены эндофитные яйцекладки [Dernov, 2021] и предположительно следы сверления рахиса птеридосперма (?).

7. Отвалы старой штольни у северо-западной окраины с. Македоновка (рис. 2G; координаты: $48^{\circ}14'36''$ с.ш., $39^{\circ}17'58''$ в.д.); алевролиты над угольным слоем g_1^2 .

Описание разреза и его палеогеографическая интерпретация представлены в статье [Дернов, 2019]. Из данного местонахождения определена разнообразная флора [Дернов, Удовиченко, 2019], а также остатки неморских животных (пресноводные пелециподы, мечехвосты, кистеперые и хрящевые рыбы, проблематики, ихнофоссилии) [Дернов, 2019] и эндофитные яйцекладки насекомых [Dernov, 2021]. Отложения, из которых происходят остатки растений с био-

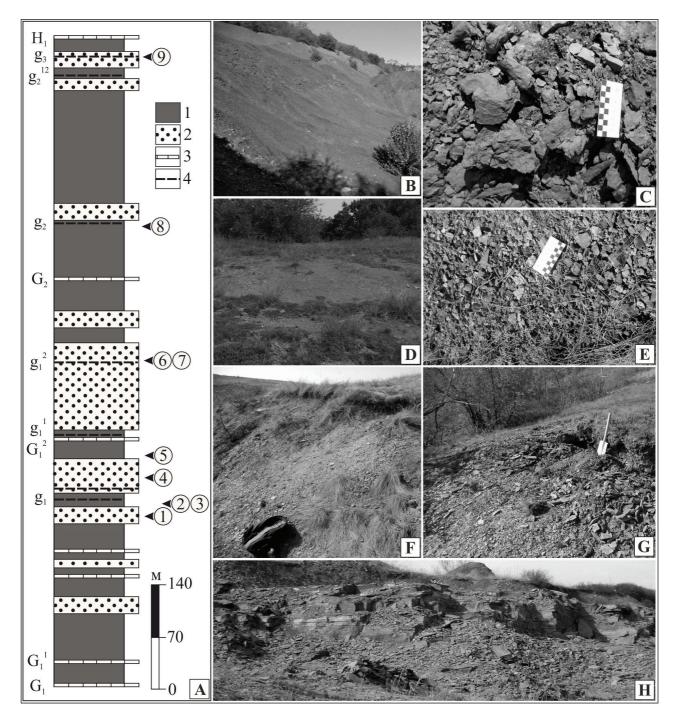


Рис. 2. Стратиграфическое положение изученных местонахождений в разрезе моспинской свиты (фиг. A) и общий вид некоторых местонахождений (фиг. B—H): В – флороносные алевролиты местонахождения № 9; С – лимонитовые конкреции из алевролитов местонахождения № 9; D – местонахождение № 8; Е – лимонитовые конкреции в элювии алевролитов кровли угольного слоя g_1^2 (местонахождение № 6); F – местонахождение № 6; G – местонахождение № 7; H – местонахождение № 1

Условные обозначения:

1 – аргиллиты и алевролиты, 2 – песчаники, 3 – известняки, 4 – угольные пласты; индексы слева от литологической колонки (например, H_1 и ${g_1}^2$) – названия слоев известняков и угольных пластов, соответственно; цифры в кругах – номера местонахождений

повреждениями, образовались в лагунных и озерных условиях [Дернов, Удовиченко, 2019]*.

Здесь обнаружены краевые погрызы DT12 [Дернов, 2019, рис. 4], проедания в виде отверстий DT02, следы от колющих и сосущих агентов DT46 и галлы DT117.

8. Карьер в 2 км севернее с. Македоновка 2D; координаты: 48°14'59,1" 39°17'50,1" в.д.); алевролиты в почве угольного слоя g2. Эти же отложения, а также породы кровли угольного слоя до изучены на отвалах старых штолен в 300 м восточнее карьера.

Некоторые сведения касательно этого местонахождения были опубликованы ранее [Дернов, 2016]. Флора из почвы угольного слоя g_2 , по нашим данным, представлена следующими формами: автохтонные аппендиксы стигмарий, Суperites bicarinatus, Annularia sp., Calamites carinatus Sternberg, C. cistii, C. suckowii Ad. Brongniart, Pinnularia capillacea Lindley et Hutton, Paripteris gigantea и Cordaites principalis. Здесь же найдены редкие остатки пока не изученных артропод (мечехвосты, циклида и насекомые), а также яйцекладки насекомых [Dernov, 2021]. Алевролиты образовались в озерных условиях.

В этих отложениях обнаружены краевые погрызы DT12, проедания в виде отверстий DT03, следы от колющих и сосущих агентов DT46, галлы DT117, сверления древесины DT243 и следы воздействия грибов на отмершие растения.

В этом же карьере, в морских алевролитах в 15 м ниже угольного слоя да, найдены остатки наземной флоры Cyperites bicarinatus, Lepidodendron sp., Lepidostrobus sp., Calamites sp., Paripteris gigantea, Cordaites principalis. На одном филлоиде Cyperites bicarinatus отмечены краевые погрызы DT81.

9. Песчаниковый карьер в с. Волнухино (рис. 2B, 2C; координаты: 48°21'28" с.ш., 39°16'53" в.д.); алевролиты в кровле угольного слоя g_3 .

Результаты изучения остатков флоры из этого местонахождения представлены в работе [Дернов, Удовиченко, 2019]. Помимо фитофоссилий здесь также встречены раковины микроконхид и ихнофоссилии [там же]. Алевролиты с остатками растений образовались преимущественно в озерных условиях.

Здесь найдены поверхностные проедания DT75 [там же, рис. 2, фиг. 10], галлы DT122, а также эндофитные яйцекладки [Dernov, 2021].

Материал и методика

Материал представлен отпечатками перышек и рахисов птеридоспермов, отпечатками и внутренними отливами осей членистостебельных, отпечатками филлоидов плауновидных и листовых пластинок кордаитантовых с биоповреждениями. Изученная коллекция (GMLNU-3; сборы автора 2010-2013 гг.) хранится в Геологическом музее Луганского национального университета им. Тараса Шевченко (г. Старобельск, Луганская обл.).

В данной работе используется классификация биоповреждений растений, предложенная в работе [Labandeira et al. 2007].

Описание биоповреждений растений

Все биоповреждения тканей растений артроподами можно отнести к шести функциональным группам (functional feeding groups sensu [Labandeira et al. 2007]; русский перевод названий категорий дается по работе [Маслова и др., 2016]):

- 1) поверхностные следы питания листьями (проедания в виде отверстий, краевые погрызы,
 - 2) следы от колющих и сосущих агентов;

скелетирование и поверхностные проедания);

- 3) галлы;
- 4) мины;
- 5) следы поедания семян;
- 6) яйцекладки.

Ниже кратко описаны биоповреждения растений из отложений моспинской свиты Донбасса. Эндофитные яйцекладки из данных отложений, как уже отмечалось выше, описаны в другой работе [Dernov, 2021].

Проедания в виде отверстий. На листовой пластинке кордаита наблюдается одна почти прямоугольная вырезка, размером 3,0×1,7 мм и еще одна примерно такой же формы, но значительно меньших размеров (табл. II, фиг. 3). Дан-

^{*} Пользуясь случаем, отметим, что в упомянутой работе на табл. 1, фиг. 12 из описываемого местонахождения из-за технической ошибки изображен не Calamites carinatus Sternberg, a Calamites cistii.

ные повреждения очень напоминают проедания в виде отверстий на листьях цикадопсид *Taeniopteris* sp. из нижней перми Техаса [Schachat et al., 2014, figs. 2F, 2H]. Описанные повреждения можно отнести к проеданиям в виде отверстий DT03, продуцентами которых являются насекомые [Xu et al., 2018]. На табл. II, фиг. 8 изображено неизвестное растение с проеданием в виде отверстий DT02 (показано белой стрелкой).

Древнейшие следы проеданий в виде отверстий известны на печеночных мхах *Metzgeriothallus sharonae* Hernick et al. из среднего девона штата Нью-Йорк [Schachat et al., 2014]. В палеозое эти следы встречаются реже, чем краевые погрызы [Schachat et al., 2014].

Краевые погрызы. На некоторых перышках птеридоспермов (табл. III, фиг. 8) и на органах неизвестных растений (табл. II, фиг. 8, показаны черной стрелкой) наблюдаются следы краевых погрызов, которые можно отнести к DT012. На местонахождении № 8 (алевролиты в 15 м ниже угольного слоя g₂) на филлоиде Cyperites bicarinatus отмечены краевые погрызы DT81 (табл. III, фиг. 5). Отсутствие каллюса по краю повреждения свидетельствует об их возникновении уже после опадания листовых органов [Василенко, Щербаков, 2013]. По этой причине описанные повреждения являются следами детритофагии. Продуцентами этих повреждений являются, видимо, многоножки [Пономаренко, 2006] и/или насекомые [Xu et al., 2018].

Древнейшие на сегодняшний день следы краевых погрызов известны на печеночных мхах *Metzgeriothallus sharonae* из среднего девона штата Нью-Йорк [Schachat et al., 2014] и птеридоспермах *Triphyllopteris austrina* (Etheridge Jr.) Morris из серпуховских отложений Австралии [Iannuzzi, Labandeira, 2008]. В пенсильвании Еврамерики краевые объедания приурочены, как правило, к перышкам тригонокарповых [Schachat et al., 2014].

Поверхностиные проедания. На фрагменте перышка птеридосперма Paripteris gigantea, происходящего из песчаников местонахождения № 1, наблюдаются следы поверхностного проедания DT75 (не изображены). Нужно отметить, что все известные поверхностные проедания из карбона Донбасса [Новик, 1968, табл. XLIX, фиг. 4 и 5; Dernov, 2019, fig. 7] приурочены к перышкам птеридоспермов Paripteris gigantea. Возможно, это связано с большим размером перышек и, соответственно, сравнительно большой их толщиной, удобной для питания их тканями.

Следы от колющих и сосущих агентов. Из местонахождения № 8 происходит отпечаток филлоида плауновидного с двумя острыми очень мелкими округлыми возвышенностями (табл. І, фиг. 1), интерпретированные как следы прокасосания насекомых-фитофагов (DT46). В карбоне такими насекомыми были представители отрядов Palaeodictyopteroidea [Baсиленко, Щербаков, 2013], Hemipteroidea [Xu et al., 2018] и Thysanoptera [Schachat et al., 2014]. Они питались не только содержимым семян древних голосеменных [Василенко, Щербаков, 2013], но, видимо, и соками рахисов папоротников [Labandeira, Phillips, 1996a], микроспор, листьев и осей членистотебельных [Correia et al., 2020], а также, как видим, филлоидов древовидных ликопсид. Еще два подобных образования отмечено на неизвестных растениях из местонахождения № 8 (табл. І, фиг. 2) и № 7 (№ GMLNU-3/7061, не изображен).

Наиболее ранние следы от колющих и сосущих агентов известны из раннедевонских кремней Райни в Шотландии [Kevan et al., 1975]. Более молодые следы обнаружены в нижнем девоне Канады [Banks, Colthart, 1993]. Из карбона Еврамерики известны стволы древовидных папоротников со следами от колющих и сосущих агентов [Labandeira, Phillips, 1996a; Scott, Taylor, 1983].

Галлы. На нескольких образцах имеются образования, которые можно интерпретировать как галлы — патологические изменения тканей растений, вызванные деятельностью насекомых, клещей, нематод, грибов, бактерий и вирусов [Labandeira, Phillips, 1996b; Xu et al., 2018].

Часть из них (DT117) приурочены к неизвестным растениям (табл. III, фиг. 7) и листовой пластинке кордаитантового (табл. III, фиг. 6). Эти галлы представлены округлыми или слегка эллипсоидальными выпуклыми образованиями с уплощенной верхушкой, на которой отчетливо наблюдается концентрический валик. Диаметр галлов 2–2,5 мм.

Второй тип галлов (DT127; табл. I, фиг. 4) приурочен, видимо, к побегу членистостебельного. Он представлен двумя сближенными эллипсоидальными галлами, ориентированными примерно под прямым углом друг к другу. Размер галлов по наибольшему измерению 1,2–1,5 мм.

Третий тип галлов (DT122) приурочен к перышку птеридосперма (местонахождение № 9; табл. II, фиг. 6).

На табл. І, фиг. 5, 6 и табл. ІІІ, фиг. 9 изображены образования на поверхности филлоида плауновидного *Cyperites bicarinatus* (местонахождение № 4), которые несмотря на то, что внешне похожи на галлы, являются, скорее всего, следами воздействия грибов на отмершие части растений. Это же касается, видимо, следов, изображенных на табл. І, фиг. 3 и табл. ІІ, фиг. 4.

Следы сверления древесины. В изученной коллекции установлено несколько типов следов сверления древесины.

Сверления DT243: на поверхности оси членистостебельного *Calamites* sp. (табл. II, фиг. 7) наблюдаются округлые или слегка эллипсоидальные сближенные углубления, размером 0,5–0,9 мм. Они приурочены к ребрышкам оси. На образце насчитывается четыре углубления, но изображены только два наиболее хорошо сохранившиеся. Образец происходит из местонахождения № 8. Эти образования очень похожи на следы сверлений DT243 на осях неизвестных растений из нижней перми Texaca [Schachat et al., 2014, figs. 13N, 13P].

Ниже описываются еще несколько типов следов сверлений, для которых не удалось найти место в типологии биоповреждений растений, предложенной в работе [Labandeira et al., 2007].

Следы сверления (табл. III, фиг. 4) приурочены к рахису (?) птеридосперма и происходят из местонахождения № 6 (экз. № GMLNU-3/7502b). На поверхности рахиса наблюдаются две короткие неглубокие бороздки. Первая, более крупная, — прямая, имеет длину 12 мм при макси-

мальной ширине 1 мм (глубина около 0,8 мм). Она расположена под углом 150–155° относительно оси рахиса. Глубина одного конца углубления постепенно уменьшается, и он исчезает. Противоположный край резко обрывается. Дно углубления вогнутое. Другая борозда более короткая (длина 5 мм, ширина около 0,7 мм), слабоизогнутая, расположена на удалении 7–12 мм от первой. Она также расположена под углом примерно 25–30° к оси рахиса.

К следам сверления, возможно, также относятся биоповреждения, приуроченные к осям членистостебельных Calamites sp. (табл. II, фиг. 1, 5). Кроме того, к следам сверления также могут принадлежать округлые или слегка эллипсоидальные крупные углубления (до 5 мм по наибольшему измерению), приуроченные, предположительно, к рахисам птеридоспермов (табл. III, фиг. 1–3). Глубина углублений около 2–3 мм; их дно уплощенное или слабовогнутое. Вокруг одного из углублений (табл. III, фиг. 1) заметна сеть радиально расходящихся изгибающихся тонких ветвящихся желобков. На другом образце (табл. III, фиг. 3) заметно, что жилки рахиса огибают углубление, видимо, вследствие деформации тканей растения из-за механического воздействия. Также предположительные следы сверления рахиса (?) птеридосперма изображены на табл. II, фиг. 2.

Следы сверления древесины в каменноугольных отложениях встречаются редко. На сегодняшний день они установлены в стволах тригонокарповых, рахисах древовидных папоротников *Psaronius*, а также членистостебельных *Calamites* [Schachat et al., 2014; Laaß, Hauschke, 2019; Laaß et al., 2020; Xu et al., 2018]. Предполагаемыми продуцентами этих повреждений являются насекомые и клещи [Xu et al., 2018].

Результаты исследования

Изученные биоповреждения происходят преимущественно из отложений, сформировавшихся в условиях сильно обводненной приморской низменности, покрытой зарослями полуводных членистостебельных (побережья озер, рек и распресненных лагун), преимущественно древовидных ликопсид (заболоченные участки), а также птеридоспермов (наиболее возвышенные участки области седиментации) [Фисуненко, 1975]. Преобладающее количество материала происходит из осадков пресноводных озер, возникших вследствие заиливания торфяников. Лишь отдельные экземпляры найдены в мелководноморских отложениях.

Как уже отмечалось выше, главной задачей изучения следов взаимодействия наземных артропод и растений является выяснение особенностей коэволюции этих групп организмов. Тем не менее, соотнести следы биоповреждений с конкретными таксонами артропод зачастую весьма сложно. Это в значительной мере касается и изученных биоповреждений.

Каменноугольная энтомофауна Донецкого бассейна изучена слабо. На данный момент из

 Таблица 1

 Биоповреждения растений из отложений моспинской свиты Центрального Донбасса

Группы биоповреждений	Типы биоповреждений (damage types – DTs)
Поверхностные следы питания	02, 03, 12, 75, 81
Следы от колющих и сосущих агентов	46
Галлы	117, 122, 127
Мины	-
Следы поедания семян	-
Яйцекладки [Dernov, 2021]	76, 100, 101, 175
Сверления древесины	243

 Таблица 2

 Приуроченность изученных биоповреждений (без учета яйцекладок)

 к систематическим группам растений

Группа	Биоповреждения (damage types – DTs)						Всего				
растений	02	03	12	46	75	81	117	122	127	243	bcero
Плауновидные				+		+					2
Членистостебельные									+	+	2
Птеридоспермы			+		+			+			3
Кордаитантовые		+					+				2
?	+						+				2

различных интервалов разреза среднего и верхнего карбона Донбасса известны единичные находки остатков насекомых. Древнейшим из них на сегодняшний день является отпечаток тела неописанной «стрекозы» [Дернов, 2016], происходящий из морских литографских сланцев дьяковской серии (возрастной аналог моспинской свиты), а также отпечаток крыла предположительно палеодиктиоптеры из песчаников в средней части моспинской свиты [Dernov, 2019]. По нашим сборам Йорг Шнайдер (Фрайберг) определил отпечаток крыла Orthoptera (?) (неопубликованные данные автора). Этот материал происходит из алевролитов местонахождения № 8.

В разрезе касимовского яруса Донбасса известно местонахождение Ломоватка, откуда описаны насекомые *Spilaptera tanaica* Sharov et Sinitshenkova [Шаров, Синиченкова, 1977] и *Lomovatka udovichenkoi* Aristov [Aristov, 2015]. Этими данными исчерпываются сведения касательно каменноугольных насекомых Донецкого бассейна.

В результате исследований, в отложениях моспинской свиты по классификации, предложенной Конрадом Лабандейрой с соавторами [Labandeira et al., 2007], установлено 14 типов биоповреждений, из которых четыре – яйцекладки, не описанные в данной работе (табл. 1); еще

нескольким биоповреждениям не нашлось места в данной классификации. Наиболее разнообразной группой повреждений являются поверхностные следы питания и яйцекладки [Dernov, 2021].

Как видно из табл. 2, биоповреждения распределяются примерно одинаково по главнейшим группам ископаемой флоры. Немного выделяются птеридоспермы, которые несут три типа биоповреждений. Доминирование птеридоспермов среди растений с биоповреждениями наблюдалось нами также на одном из местонахождений флоры белокалитвенской свиты. Тем не менее, преобладание птеридоспермов как наиболее поврежденной группы растений на этом захоронении объяснялось общим количественным доминированием этой группы растений в структуре фитоориктоценоза.

Среди установленных биоповреждений отсутствует некоторые типы, характерные для позднепалеозойских местонахождений. Например, в изученной коллекции отсутствуют скелетирования и следы питания семенами. Следует отметить, что эти биоповреждения не зафиксированы также в более молодых отложениях карбона Донбасса (смоляниновская и белокалитвенская свиты; неопубликованные данные автора). Кроме того, следует отметить, что разнообразие следов поверхностного питания больше в белокалит-

 Таблица 3

 Фациальная приуроченность и предполагаемые продуценты биоповреждений растений (за исключением яйцекладок) из отложений моспинской свиты Донбасса

Местона- хождения	Тип повреждений (DT – damage type)	Растение	Предполагаемые продуценты	Фациальные условия		
1	DT75	Paripteris gigantea	Насекомые [Xu et al., 2018]			
2	DT127	? Equisetopsida	? Equisetopsida Hасекомые или клещи [Xu et al., 2018]			
	? Сверления древесины	весины ? Cycadopsida Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]]		
3	? Сверления древесины	Calamites sp.	Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]			
4	DT12 [Dernov, 2019, fig. 7]	Paripteris gigantea	Насекомые [Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018] или многоножки [Пономаренко, 2006]			
	DT75 [Dernov, 2019, fig. 7]	Paripteris gigantea	THACEKOMEIE MIIM KITEHIIM LXII ET AL. ZILLXI			
6	? Сверления древесины	? Cycadopsida	Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]	О		
	DT12 [Дернов, 2019, рис. 4]	Neuralethopteris sp.	Насекомые [Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018] или многоножки [Пономаренко, 2006]	О+Л		
	DT02	?	Насекомые [Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018]			
7	DT117	?	Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]			
	DT46	?	Palaeodictyopteroidea [Василенко, Щербаков, 2013], Hemipteroidea [Xu et al., 2018], Thysanoptera [Schachat et al., 2014]			
	DT12	Neuralethopteris sp.	Насекомые [Xu et al., 2018] или многоножки [Пономаренко, 2006]			
	DT81	Cyperites bicarinatus	Насекомые [Xu et al., 2018] или многоножки [Пономаренко, 2006]	MM		
8	DT03	Cordaites sp.	Haceкомые [Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018]			
0	DT46	Cyperites bicarinatus	Palaeodictyopteroidea [Василенко, Щербаков, 2013], Hemipteroidea [Xu et al., 2018], Thysanoptera [Schachat et al., 2014]			
	DT117	Cordaites sp.	Cordaites sp. Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]			
	DT243	Calamites sp.	Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]	О		
9	DT75 [Дернов, Удовиченко, 2019, рис. 2, фиг. 10]	Neuropteris cf. obliqua	Насекомые [Xu et al., 2018]			
	DT122	Neuropteris sp.	Насекомые или клещи [Xu et al., 2018]			

Сокращения: Д – дельтовые, Л – лагунные, ММ – мелководно-морские, О – озерные.

венской свите, чем в моспинской (10 типов в белокалитвенской свите против 5 в моспинской), хотя в более молодой свите изучено всего одно местонахождение флоры.

В табл. 3 суммированы данные касательно биоповреждений растений (за исключением яйцекладок) из моспинской свиты Центрального Донбасса и показана их фациальная приуроченность.

Выводы

Главными результатами проведенных исследований являются следующие:

1. Из отложений моспинской свиты изучены следы воздействия артропод на органы растений: проедания в виде отверстий (DT02, DT03), краевые погрызы (DT12, DT81), поверхностные проедания (DT75), следы от колющих и сосущих агентов (DT46), галлы (DT117, DT122, DT127) и следы сверления древесины (DT243). Из этих же

отложений определены следы биоповреждений растений, нанесенные грибами.

- 2. Указанные биоповреждения свидетельствуют о присутствии в пенсильванских палеобиоценозах Донбасса, помимо уже известных наземных артропод, также панцирных клещей.
- 3. Результаты исследований показывают значительные перспективы изучения наземных экосистем карбона на материалах из Донецкого бассейна.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность канд. геол.-мин. наук Н.И. Удовиченко (ЛНУ имени Тараса Шевченко, Старобельск) за критические замечания касательно содержания данной статьи, а также доктору Йоргу Шнайдеру (Фрайбергская горная академия, Германия) за определение остатков насекомого. Автор признателен анонимному рецензенту, замечания которого существенно повысили научную ценность этой работы.

Литература

Боярина Н.И. Морфологический анализ листвы и семян *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller из гжельских отложений Донецкого бассейна // Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи. Збірник наукових праць Інститут геологічних наук НАН України. — Киев, 2007. — С. 100—104.

Василенко Д.В., Щербаков Д.Е. На грани между палеоботаникой и палеоэнтомологией – ископаемые повреждения растений насекомыми // Палеоботанический временник. – 2013. – Т. 1. – С. 66–69.

Дернов В.С. Нові дані щодо палеонтологічної характеристики відкладів дяківської серії (башкирський ярус) Донбасу // Вісник Національного науковоприродничого музею. – 2016. – Т. 14. – С. 35–46.

Дернов В.С. К изучению неморской фауны моспинской свиты (средний карбон, Донбасс) // Тектоніка і стратиграфія. — 2019. - T. 46. - C. 105-115.

Дернов В.С., Удовиченко Н.И. К палеоботанической характеристике моспинской свиты (средний карбон, Донбасс) // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Сер. Геологія. Географія. Екологія. – 2019. – Вип. 51. – С. 67–82.

Маслова Н.П., Василенко Д.В., Кодрул Т.М. Исследование фитопатологии ископаемых растений: новые данные, вопросы классификации // Палеонтол. журн. -2016. № 2. - C. 97-104.

Немировська Т.І., Єфіменко В.І. Середній карбон (нижній пенсильваній) // П.Ф. Гожик (ред.) Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України. Т. 1. Стратиграфія верхнього протерозою, палеозою та мезозою України. – Киев, 2013. – С. 283–303.

Новик Е.О. Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения. – Киев: Наукова думка, 1968. – 234 с.

Пономаренко $A.\Gamma$. Эволюция фитофагии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. — С. 257–270.

Снигиревская Н.С. Physostoma elegans (Lyginopteridales) в угольных почках Донецкого бассейна // Бот. журн. – 1989. – Т. 10. – С. 1442–1450.

Фисуненко О.П. О роли палеоэкологических исследований для установления стратиграфических рубежей // Стратиграфия карбона и геология угленосных формаций СССР. – М.: Недра, 1975. – С. 26–31.

Шаров А.Г., Синиченкова Н.Д. Новые Palaeodictyoptera с территории СССР // Палеонтол. журн. -1977. № 1. - С. 48-63.

Aristov D.S. Classification of the order Eoblattida (Insecta: Blattidea) with description of new taxa // Дальневосточный энтомолог. – 2015. – № 301. – С. 1–56.

Banks H.P., Colthart B.J. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada // Amer. J. Bot. – 1993. – Vol. 80. – P. 992–1001.

Brongniart C. Note sur des perforations observes dans deux morceaux de bois fossile // Ann. Soc. Entomol. France. – 1877. – 5 ser. – P. 215–220.

Correia P., Bashforth A.R., Šimůnek Z., Cleal C.J., Sá A.A., Labandeira C.C. The history of herbivory on Sphenophytes: a new Calamitalean with an insect gall from the Upper Pennsylvanian of Portugal and a review of Arthropod herbivory on an ancient lineage // Intern. J. Plant Sci. – 2020. – Vol. 181. – No. 4. – P. 387–418.

Dernov V. Taphonomy and paleoecology of the fauna and flora from deltaic sandstones of Mospinka Formation (Middle Carboniferous) of the Donets Basin // GEO&BIO. – 2019. – Vol. 18. – P. 37–63.

Dernov V. The earliest endophytic oviposition (Early Pennsylvanian, Eastern Ukraine) // Вісник Київського національного університету. Сер. Геологія. – 2021 (in press).

Donovan M.P., Lucas S.G. Insect herbivory on the Late Pennsylvanian Kinney Brick Quarry flora, New Mexico, USA // New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. – 2021. – Vol. 84. – P. 193–207.

Edwards D., Selden P.A., Axe L. Selective feeding in an Early Devonian terrestrial ecosystem // Palaios. – 2012. – Vol. 27. – P. 509–522.

Iannuzzi R., Labandeira C.C. The oldest record of external foliage feeding and early history of insect folivory // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 2008. – Vol. 101. – P. 79–94.

Kevan P.G., Chaloner W.G., Savile D.B.P. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants // Palaeontology. – 1975. – Vol. 18. – P. 391–417.

Laaβ M., Hauschke N. First evidence of borings in calamitean stems and other plant-arthropod interactions from the late Pennsylvanian of the Saale Basin // Hallesches Jahrb. Geowissenschaften. – 2019. – Vol. 46. – P. 29–31.

Laaß M., Kretschmer S., Leipner A., Hauschke N. First evidence of arthropod herbivory in calamitalean stems from the Pennsylvanian of Germany // Ann. Soc. Geol. Poloniae. – 2020. – Vol. 90. – No. 3. – P. 219–246.

Labandeira C.C. The four phases of plant-arthropod associations in deep time // Geol. Acta. -2006. - Vol. 4. - P. 409–438.

Labandeira C.C., Phillips T.L. Insect fluid feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera,

Marattiales) and the early history of the piercing-andsucking functional feeding group // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1996a. – Vol. 89. – No. 2. – P. 157–183.

Labandeira C.C., Phillips T.L. A Carboniferous petiole gall: insight into early ecologic history of the Holometabola // Proc. Nation. Acad. Sci. – 1996b. – Vol. 93. – No. 16. – P. 8470–8474.

Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R., Marsh F. Guide to Insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, DC. — 2007 (http://paleobiology.si.edu/pdfs/insectDamageGuide3.01.pdf; дата обращения: 02.05.2021).

Schachat S.R., Labandeira C.C., Gordon J., Chaney D., Levi S., Halthore M.N., Alvarez J. Plant-Insect interactions from Early Permian (Kungurian) Colwell Creek Pond, North-Central Texas: The early spread of herbivory in riparian environments // Intern. J. Plant Sci. – 2014. – Vol. 175. – No. 8. – P. 855–890.

Scott A.C., Taylor T.N. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous // Bot. Rev. – 1983. – Vol. 49. – P. 259–307.

Vassilenko D.V. New evidence of plant–insect interactions in the Carboniferous and Permian of Russia and Mongolia // XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian (August 11–15, 2015, Kazan, Russia). Abstract volume. – Kazan, 2015. – P. 199.

White D. Fossil flora of the Lower coal measures of Missouri // U.S. Geol. Surv. – 1899. – Vol. 37. – P. 1–467

Xu Q., Jin J., Labandeira C.C. Williamson Drive: Herbivory from a north-central Texas flora of latest Pennsylvanian age shows discrete component community structure, expansion of piercing and sucking, and plant counterdefenses // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2018. – Vol. 251. – P. 28–72.

Объяснения к фототаблицам

Таблица І

- **Фиг. 1, 2.** Следы от колющих и сосущих агентов DT46 (местонахождение № 8): 1 на листе *Cyperites bicarinatus*, экз. № GMLNU-3/1603; 2 на неизвестном растении, экз. № GMLNU-3/1049.
- **Фиг. 3.** Следы деятельности грибов (?) на рахисе (?) птеридосперма, экз. № GMLNU-3/7643; местонахождение № 6.
- Фиг. 4. Галл DT127 на побеге (?) членистостебельного, экз. № GMLNU-3/3363; местонахождение № 2.
- **Фиг. 5, 6.** Следы деятельности грибов (?) на листьях *Cyperites bicarinatus* (местонахождение № 4): 5 экз. № GMLNU-3/5685; 6 экз. № GMLNU-3/5685а.

Длина масштабной линейки: 3 мм (фиг. 1, 2, 5), 4 мм (фиг. 3), 5 мм (фиг. 4, 6).

Таблица II

- **Фиг. 1, 5.** Предположительно следы сверления оси *Calamites* sp.: 1 9кз. № GMLNU-3/5685a, местонахождение № 3; 2 9кз. № GMLNU-3/5685b, местонахождение № 5.
- Фиг. 2. Следы сверления рахиса (?) птеридосперма, экз. № GMLNU-3/1051; местонахождение № 2.
- **Фиг. 3.** Проедания в виде отверстий DT03 на листе кордаитантового, экз. № GMLNU-3/1059; местонахождение № 8.
- **Фиг. 4.** Следы деятельности грибов (?), экз. № GMLNU-3/7652а; местонахождение № 8.
- **Фиг. 6.** Галл DT122 на перышке *Neuropteris* sp., экз. № GMLNU-3/6916; местонахождение № 9.
- **Фиг. 7.** Следы сверления DT243 на оси *Calamites* sp., экз. № GMLNU-3/1051; местонахождение № 8.
- **Фиг. 8.** Проедание в виде отверстий DT02 (показано белой стрелкой) и краевые погрызы DT012 (по-

казано черной стрелкой) на неизвестном растении, экз. № GMLNU-3/4397; местонахождение № 6.

Длина масштабной линейки: 3 мм (фиг. 3, 7), 5 мм (фиг. 1, 2, 4–6, 8).

Таблица III

- Фиг. 1–3. Предположительно следы сверления рахисов (?) птеридоспермов (местонахождение № 8): 1-3кз. № GMLNU-3/1076; 2-3кз. № GMLNU-3/7053.
- **Фиг. 4.** Следы сверления рахиса (?) птеридосперма, экз. № GMLNU-3/7502b; местонахождение № 6.

- **Фиг. 5.** Краевые погрызы DT81 на листе *Cyperites bicarinatus*, экз. № GMLNU-3/731; местонахождение № 8.
- **Фиг. 6, 7.** Галлы DT117 (местонахождение № 7): 6 на листе кордаитантового, экз. № GMLNU-3/730a; 7 на неизвестном растении, экз. № GMLNU-3/730.
- Фиг. 8. Краевые погрызы DT012 перышка *Neurale-thopteris* sp., экз. № GMLNU-3/1604; местонахождение № 8.
- **Фиг. 9.** Следы деятельности грибов (?) на филлоиде *Cyperites bicarinatus*, экз. № GMLNU-3/6505; местонахождение № 4.

Длина масштабной линейки: 3 мм (фиг. 6, 7), 5 мм (фиг. 4, 8), 10 мм (фиг. 1–3, 5, 9).

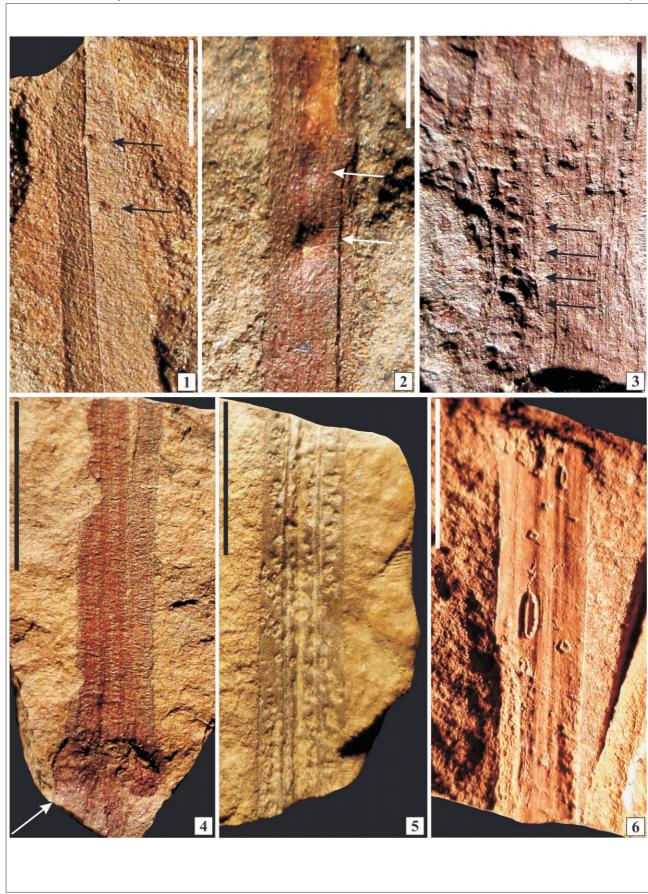
Plants biodamages from the Bashkirian of the Donets Coal Basin, Eastern Ukraine

V.S. Dernov

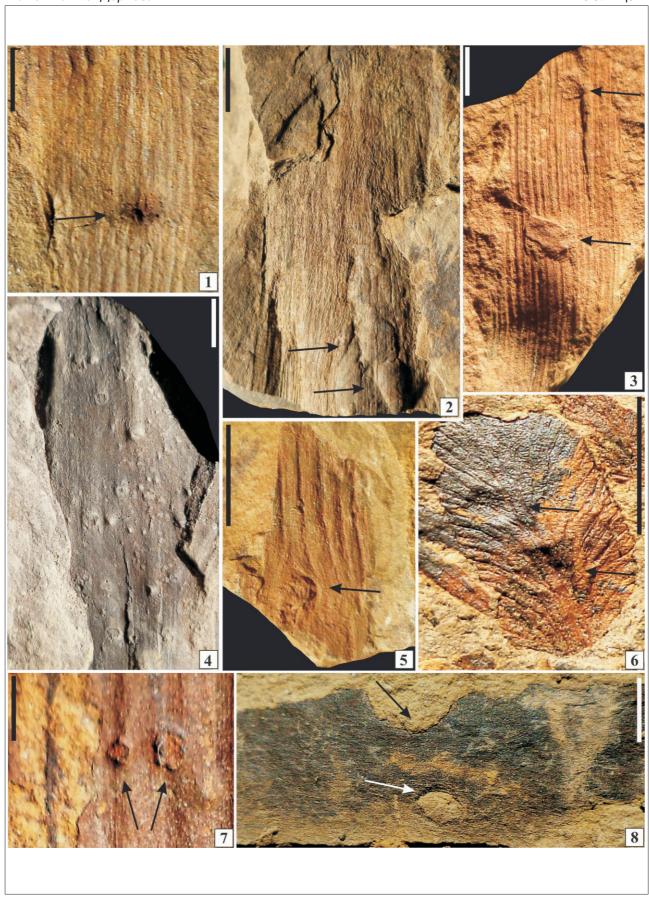
Institute of Geological Sciences of the NAS of Ukraine, Oles Honchar Street 55b, 01054 Kyiv, Ukraine

Various traces of the plant-arthropod interactions were described from the Mospinka Formation (Upper Bashkirian, Middle Carboniferous) of the central part of the Donets Basin (Eastern Ukraine). Trace fossils belong to the following damage types: hole feeding (DT02, DT03); marginal feeding (DT12, DT81); surface feeding (DT75); galling (DT117, DT122, DT127); piercing and sucking (DT46); and wood boring (DT243). The research results show significant prospects for studying terrestrial ecosystems of the Carboniferous on the example of the Donets Basin.

К статье В.С. Дернова Таблица I



К статье В.С. Дернова Таблица II



К статье В.С. Дернова Таблица III

