

На правах рукописи



ФОРАПОНОВА
Татьяна Сергеевна

**ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ
ПОГРАНИЧНОГО КАЗАНСКО-УРЖУМСКОГО
ИНТЕРВАЛА ПРИКАМЬЯ**

Специальность 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Научный руководитель:

Карасев Евгений Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории палеоботаники ПИН РАН

Официальные оппоненты:

Пухонто Светлана Кирилловна, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник научно-просветительского отдела Федерального государственного бюджетного учреждения науки Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского Российской академии наук
Бобров Алексей Владимирович, доктор биологических наук, профессор кафедры биогеографии Географического факультета Федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук

Защита состоится 13 ноября 2024 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

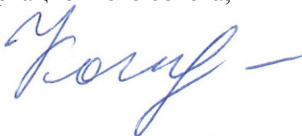
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН:

<https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/155/smh7ghnecrs2f5iqydtlse7n9f857ux0.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы диссертации. Работа посвящена изучению ископаемых растений из пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы, к которому приурочен ряд местонахождений ископаемой флоры, чей возраст варьирует от позднеказанского до уржумского. Актуальность исследования обосновывается несколькими причинами.

Во-первых, на фоне достаточно хорошо изученных флор близковозрастных местонахождений соседних регионов, а точнее, казанской флоры Татарстана (Есаулова, 1986) и позднепермской татариновой флоры района рек Сухона и Малая Северная Двина (Гоманьков, Мейен, 1986; Karasev et al., 2018), позднеказанская и уржумская флоры Восточно-Европейской платформы изучены в меньшей степени, особенно это касается уржумской флоры. Флора, наиболее близкая по возрасту к уржумской флоре, происходит из отложений, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу (Гоманьков, 2012; Gomankov, 2020). Эта флора на данный момент активно изучается (напр., Гоманьков, 2008, 2018b, 2021, 2022; Морев и др., 2016; Gomankov, 2020 и др.), однако остается значительный пласт нерешенных вопросов. В частности, род *Permotheca* (Zalessky) Foraponova et Karasev, который используется для обозначения пыльцевых органов, как предполагается, Peltaspermiales, требует пересмотра. В пермских флорах Восточно-Европейской платформы этот род достаточно широко распространен, в его составе описано 11 видов, но правомерность отнесения к Peltaspermiales большей части из них, и в особенности типового вида (Foraponova, 2022), вызывает сомнения.

Во-вторых, в пермском периоде происходила постепенная смена палеофитной флоры на мезофитную. Этот переход происходил несинхронно в разных частях планеты и занял несколько миллионов лет (Мейен, 1972, 1987; Добрускина, Дуранте, 2004; DiMichele et al., 2008). Казанская флора близка к флоре палеофитного типа, а верхнепермская татариновая флора характеризуется доминированием элементов, более характерных для мезозойских флор (Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1987). Роль флоры пограничного казанско-уржумского интервала в этом процессе ранее не исследовалась.

В-третьих, ранее было показано, что смена флористических комплексов в средне-верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы в значительной степени обусловлена постепенным потеплением климата, а эволюционные изменения играли второстепенную роль (Гоманьков, 2018b; Gomankov, 2020). В связи с этим в работе уделяется внимание реконструкции уровня CO₂ в палеоатмосфере перми с помощью ископаемых растений. Средне- и верхнепермские растения Восточно-Европейской платформы ранее не использовались для этих целей.

Материал и методы. Материал представлен коллекциями ископаемых растений из местонахождений Костоваты и Чепаниха (Удмуртия, верхнеказанский подъярус, среднепермский отдел пермской системы) и ископаемыми листьями рода *Phylladoderma* Zalessky (сем. Angaropeltaceae) из

филладодермовой толщи тальбейской свиты на реке Адзья (Печорский бассейн, верхнепермский отдел пермской системы). В сумме было изучено более 450 образцов и изготовлено более 70 препаратов для световой микроскопии. Материал хранится в ПИН РАН. №№ коллекций 5563, 5564, 5483. Также был изучен типовой и сравнительный материал из коллекций Геологического музея им. А.А. Штуkenберга Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета (ГМ КФУ), Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР) и из коллекций, собранных А.В. Гоманьковым и хранящихся в Ботаническом институте РАН (БИН РАН). В работе были использованы классический метод мацерации, изучение макроостатков растений при помощи стереомикроскопа, просвечивающая световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ), эпидермально-кутикулярный анализ, метод устьичных коэффициентов.

Цель работы. Ревизия таксономического разнообразия ископаемой флоры Субангарской области из пограничного казанско-уржумского интервала и установление ее взаимоотношений с более древней казанской и более молодой татариновой флорами (на примере комплекса ископаемых растений из верхнеказанских отложений Удмуртского Прикамья).

Задачи:

1. Изучить морфологическое и эпидермально-кутикулярное строение ископаемых растений из верхнеказанских (среднепермских) местонахождений Удмуртии Чепаниха и Костоваты и определить их таксономическую принадлежность.

2. Провести анализ видов, входящих в род пыльцевых органов *Permotheca*, и скорректировать систематическое положение рода.

3. Сравнить ископаемую флору пограничного казанско-уржумского интервала с более древней казанской и более молодой татариновой флорами.

4. Реконструировать содержание CO₂ в палеоатмосфере с помощью изучения позднеказанских и более молодых пермских ископаемых растений и оценить климатические изменения в это время, а также перспективность данного подхода для дальнейших исследований пермских ископаемых растений.

Объект исследования: флора пограничного казанско-уржумского интервала Приуралья.

Предмет исследования: коллекции ископаемых растений позднеказанского возраста из местонахождений Чепаниха и Костоваты (Удмуртия).

Научная новизна. Получены новые данные о разнообразии ископаемых растений из отложений пограничного казанско-уржумского интервала. Значительно расширены представления о разнообразии ископаемых растений в местонахождениях Чепаниха и Костоваты, которые являются самыми богатыми известными местонахождениями ископаемых растений, расположенными около казанско-уржумской границы, на территории Удмуртского Прикамья. Описан новый вид – *Permotheca* (?) *musiformis* Foraponova et Karasev. Геогра-

фическое распространение хвойных сем. Sashiniaceae в казанско-уржумское время расширено на центральную часть Русской платформы. Дана трактовка рода *Permotheca* как форм-рода отдела Pinophyta. Приведено систематическое описание всех изученных ископаемых растений из верхнеказанских отложений Удмуртского Прикамья, снабженное иллюстративным материалом. Показано, что около казанско-уржумской границы происходит смена доминантов, которые некоторое время сосуществовали на одной территории. Содержание CO_2 в позднем казанском веке реконструировано на уровне около 340 ppm. Для метода устьичных коэффициентов скорректирована современная стандартизация и предложено для реконструкции уровня CO_2 в периоды с высокой и низкой концентрацией углекислого газа в атмосфере использовать карбоновую и скорректированную современную стандартизации соответственно.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные о разнообразии ископаемых растений из пограничного казанско-уржумского интервала расширяют представления о биоразнообразии в средней перми и могут быть использованы для коррекции существующих фитостратиграфических представлений. Проведенный анализ флористических изменений около казанско-уржумской границы вносит вклад в представления о процессе смены палеофита на мезофит и смены казанской флоры на татариновую. Рассчитанные количественные данные о содержании CO_2 в палеоатмосфере имеют важное значение для понимания закономерностей климатических изменений на Земле. Коррекция современной стандартизации метода устьичных коэффициентов и предложенный методический подход позволят более корректно использовать метод и улучшить его в будущем. Полученные результаты могут использоваться для преподавания в высших учебных заведениях.

Научные положения, выносимые на защиту:

1. В комплексе ископаемых растений из терминальных отложений казанского яруса Удмуртского Прикамья дополнительно установлено 9 новых форм из 7 родов, в том числе 5 родов, ранее здесь не известных. Описан новый вид *Permotheca (?) musaformis*. Расширено географическое распространение сем. Sashiniaceae (хвойные) в казанско-уржумское время на центральную часть Восточно-Европейской платформы.

2. Род пыльцевых органов *Permotheca* трактуется как форм-род отдела Pinophyta.

3. Обоснован переходный характер ископаемой флоры пограничного казанско-уржумского интервала между классической казанской и татариновой флорами. Флора пограничного казанско-уржумского интервала интерпретируется как постпалеофитная.

4. Впервые реконструирован уровень атмосферного CO_2 на материале ископаемых растений из средней перми Восточно-Европейской платформы и верхней перми Печорского бассейна. Содержание CO_2 в атмосфере в конце казанского века было близко к современному (~340 ppm) и повысилось к поздней перми до ~470 ppm. Пересмотрен подход к использованию метода

устычных коэффициентов: скорректирована современная стандартизация, для реконструкции уровня углекислого газа в периоды с высокой и низкой концентрацией атмосферного CO₂ соответственно используются карбоновая и современная стандартизации.

Апробация и внедрение результатов. По результатам исследования опубликованы 2 статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI и РИНЦ, и 7 тезисов докладов. Они были представлены на 14, 15 и 18 Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2017, 2018, 2022), 10th European Palaeobotany-Palynology conference (Дублин, Ирландия, 2018), 10 чтениях памяти А.Н. Криштофовича (Санкт-Петербург, 2019), 19th International Congress on the Carboniferous and Permian (Кельн, Германия, 2019) и на Палеоботаническом онлайн семинаре (2021).

Объем и структура работы. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы из 227 наименований, среди которых 98 на иностранных языках, приложений и 25 фототаблиц и объяснений к ним. Работа содержит 12 рисунков и 7 текстовых таблиц, 3 из которых включены в приложения. Общий объем работы составляет 129 страниц без приложений, а также фототаблиц и подписей к ним.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Е.В. Карасеву за помощь на всех этапах подготовки работы, а также Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН) и Н.П. Масловой (ПИН РАН) за их активную помощь при подготовке работы, Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) и коллегам (Д.В. Василенко, А.С. Башкуеву, А.С. Фелькер, М.М. Тарасенковой), участвовавшим в сборе материала в 2016 г., и А.С. Бакаеву (ПИН РАН) и Н.И. Устинову за помощь в сборе материала в 2021 г., А.В. Гоманькову за возможность ознакомиться с коллекциями в БИН РАН, предоставленный для исследования материал и подробные разъяснения некоторых теоретических и практических вопросов, М.С. Игнатову (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН) за переданный для изучения материал, Р.Д. Петровой (ГМ КФУ), Н.М. Кадлец (ЦНИГР) и Т.В. Куражевой (ЦНИГР) за возможность изучить коллекции в ГМ КФУ и ЦНИГР, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при съемке материала на СЭМ, А.Г. Богданову (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, МГУ) за помощь при работе на ТЭМ, В.К. Голубеву (ПИН РАН) за помощь со стратиграфическими вопросами, А.Б. Доуэльду (Национальный институт карпологии, Гертнеровский институт) и А.Н. Сенникову (Университет Хельсинки, Финляндия) за помощь с номенклатурными вопросами, Д.А. Мамонтову (МГУ) за ценные советы, Е.Н. Устиновой (МГУ), Н.С. Севастьянову (Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича) и Г.С. Ткачевой (ПИН РАН) за обсуждение с ними некоторых аспектов работы, А.Б. Герману (Геологический институт РАН), А.Ю. Журавлеву (ПИН РАН) и Н.В. Носовой (БИН РАН) за их советы и комментарии. Отдельное спасибо родным, близким и коллективу лаб. палеоботаники ПИН РАН за поддержку на всех этапах подготовки работы. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 19-04-00498) и Sepkoski grant.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из четырех разделов.

В первом разделе кратко излагается история стратиграфических исследований средней и верхней перми, начиная с выделения пермской системы Р.И. Мурчисоном в 1841 г. Описаны основные этапы развития идей в XIX в. (присоединение к перми пермокарбона, выделение уфимского, казанского и татарского ярусов), кратко обсуждается этап накопления данных в XX в. и переход к этапу межконтинентальной корреляции. Результатом этой работы стала Общая стратиграфическая шкала пермской системы (Табл. 1), модернизированная в соответствии с Международной стратиграфической шкалой и утвержденная в 2005 г. (Жамойда, Прозоровская, 2006). Границы ярусов средней и верхней перми стали обосновываться изменениями в комплексах остракод, из-за чего некоторые границы сдвинулись (Гоманьков, 2012; Goman'kov, 2020).

Во втором разделе излагается история изучения ископаемых растений среднепермских отложений Волго-Уральской области. Начало изучения этой флоры относится к первой половине XIX в., оно связано с именами Ф.Ф. Вангенгейма фон Квалена, Г.И. Фишера фон Вальдгейма (Fischer von Waldheim, 1840), С.С. Куторги (Kutorga, 1838, 1844), Э.И. Эйхвальда (Eichwald, 1854, 1860-1868;

Таблица 1. Сопоставление Общей стратиграфической шкалы 1992 г. и Региональной стратиграфической схемы Восточно-Европейской платформы 1990 г. с модернизированной Общей стратиграфической шкалой 2005 г. (таблица составлена в соответствии с Жамойда, Прозоровская, 2006).

Общая стратиграфическая шкала 1992 г.				Региональная стратиграфическая схема Восточно-Европейской платформы 1990 г.	Модernизированная Общая стратиграфическая шкала 2005 г.		
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Отдел	Ярус	Подъярус
Северодвинский	Северодвинский	Верхний					
Нижний	Уржумский	Уржумский	Нижний				
	Казанский		Верхний	Казанский	Верхний		
Нижний		Сокский	Нижний				
Уфимский		Шешминский	Среднепермский (Биармийский)				
		Соликамский					

Эйхвальд, 1861), А. Броньяра (Brongniart, 1845), а позднее И.Ф. Шмальгаузена (1887). В первой половине XX в. значительный вклад в представления о пермской флоре Восточно-Европейской платформы внес М.Д. Залесский (Залесский, 1927, 1933а; Zalessky, 1937 и др.). Во второй половине XX в. большое влияние на развитие представлений о средне- и позднепермской флоре Восточно-Европейской платформы оказали работы С.В. Мейена, касавшиеся систематики и палеобиогеографии пермских растений, а также палеоботанической методологии (напр., Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1969, 1987, 1997; Meyen, Smoller, 1979 и др.).

Представления о казанской флоре Волго-Уральской области сформировались благодаря работам Т.А. Тэфановой (1963, 1971), Л.А. Фефиловой и С.К. Пухонто (1977), В.П. Владимирович (1984) и Н.К. Есауловой (1986). Для этой флоры были типичны такие плауновидные как *Signacularia noinskii* Zalessky и *Viatcheslaviophyllum kamiense* Esaulova, разнообразны членисто-стебельные, папоротники, представители Peltaspermales, а также присутствовали Vojnovskyopsida и хвойные сем. Walchiaceae и Voltziaceae (Есаулова, 1986). Уже на этом этапе возникли элементы, которые ранее считались типично мезофитными, такие как *Todites* Seward, *Cladophlebis* Brongniart, *Sphenobaiera* Florin, *Taeniopteris* Brongniart и *Quadrocladus* Mädlер, при этом казанская флора также была богата типичными палеозойскими элементами, напр., *Calamites gigas* Brongniart, *Odontopteris rossica* Zalessky, *Psygmyphyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Carpolithes* Brongniart (Стратотипы..., 1996). В последние годы в связи с открытием новых местонахождений ископаемых растений вновь возник интерес к казанской флоре (напр., Бухман, Бухман, 2016; Бухман и др., 2014, Моров и др., 2016, Наугольных и др., 2013, 2014 и др.).

Об уржумской флоре до сих пор известно значительно меньше, в первую очередь по причине того, что состав известных местонахождений уржумской флоры довольно однообразен и беден, а сохранность остатков растений плохая или фрагментарная. По современным представлениям, к уржумскому ярусу относятся лишь четыре местонахождения ископаемых растений: Вострое, средняя часть разреза Бекечево, Кичкас и Монастырский овраг. Флористический состав этих местонахождений очень различен (Гоманьков, 2002), что существенно осложняет формулировку актуальной характеристики флористического комплекса, характерного для уржумского яруса.

Позднепермская татариновая флора, распространенная с середины северодвинского века по вятский, была подробно изучена А.В. Гоманьковым и С.В. Мейеном (1986). Татариновую флору характеризовали как флору «мезофитного» типа за счет доминирования в ней разнообразных Peltaspermales (*Tatarina* Meyen, *Phylladoderma* подрода *Aequistomia* Meyen) и хвойных (*Quadrocladus*), при этом единственными «палеофитными» элементами в ней были протосфагновые мхи (Гоманьков, Мейен, 1986).

Наибольший вклад в изучение флоры пограничного казанско-уржумского интервала внес А.В. Гоманьков. Он выделил Костоватский флористический комплекс (Гоманьков, 2012), представленный ископаемыми растениями из местонахождений Костоваты, Чепаниха, Шихово-Чирки, Донаурово и Кар-



Рис. 1. Расположение местонахождений ископаемых растений, приуроченных к пограничному казанско-уржумскому интервалу, на территории европейской части России. Местонахождения Шихово-Чирки, Донаурово, Костоваты и Чепаниха (1-4) формируют северный географический кластер местонахождений; Бекечево, Каргалинские рудники и скв. Дубенский (5–7) – южный.

галинские рудники, подробно описал ископаемые растения из Каргалинских рудников (Goman'kov, 1995; Гоманьков, 2010a, 2010b, 2018a, 2021), Шихово-Чирков (Гоманьков, 1997), Костоват и Чепанихи (Гоманьков, 2008, 2018a, 2022).

Несмотря на длительную историю палеоботанических исследований среднепермской флоры Восточно-Европейской платформы, остается большой массив вопросов, требующих детализации, среди которых, например, этапность смены казанской флоры на татариную или возникновение и распространение растений, более характерных для мезозоя. Не решены также и многие частные вопросы, например, правомерность отнесения рода пыльцевых органов *Permotheca* к порядку *Peltaspermales*, возникновение важных для верхней перми родов ископаемых растений, таких как *Phylladoderma* (*Aequistomia*), установление границ ареала определенных растений, например, хвойных сем. *Sashiniaceae*, или детальная реконструкция колебаний уровня углекислого газа в атмосфере и их взаимосвязь с флористическими изменениями.

В третьем разделе приводится актуальный список ископаемых растений из местонахождений северного географического кластера (Рис. 1)

с комментариями о номенклатурной истории некоторых таксонов. Разделение на северный и южный географические кластеры приводится в соответствии с данными А.В. Гоманькова (Gomankov, 2020).

В четвертом разделе излагаются основные идеи фитостратиграфических исследований, выполненных Н.К. Есауловой (1998) и А.В. Гоманьковым (2002).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В главе дан перечень изученных материалов, описания разрезов местонахождений Чепаниха и Костоваты, стратиграфические привязки местонахождений ископаемых растений пограничного казанско-уржумского интервала, перечислены примененные методы и дан список источников использованной терминологии. Шихово-Чирки относится к верхнеуслонским или морквашинским слоям верхнеказанского подъяруса (Бакаев, 2021; Ивахненко и др., 1997; Миних и др., 2019, 2020; Стратотипический разрез..., 2001), Костоваты и Чепаниха считаются синхронными и достоверно относятся к казанскому подъярису на основании комплекса остракод (Гоманьков, 2012), предположительно – к верхнеказанскому подъярису (Гоманьков, 2012; Gomankov, 2020), Донаурово относится к верхнеказанскому подъярису (Стратотипический разрез..., 2001; Gomankov, 2020), Каргалинские рудники, наиболее вероятно, относятся к уржумскому ярусу на основании комплекса остракод и тетрапод (Ивахненко и др., 1997; Миних и др., 1992), но флороносные слои из этих местонахождений могут относиться к верхнеказанскому подъярису (Gomankov, 2020), разрез Бекечево соответствует интервалу от казанского до середины северодвинского яруса на основании комплекса остракод и двустворчатых моллюсков (Гоманьков, 2018b; Molostovskaya, 1997), в скважине Дубенский представлены казанско-уржумские отложения (Gomankov, 2020). В работе используется систематика, предложенная С.В. Мейеном (1987), с учетом большинства изменений, сделанных С.В. Наугольных (Наугольных, 2010, 2016; Naugolnykh, 2007).

ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В состав комплекса ископаемых растений из отложений пограничного казанско-уржумского интервала добавлено 9 новых форм (ниже отмечены жирным шрифтом), которые включают в себя: побеги и дисперсные листья мхов *Intia* cf. *variabilis* Neuburg, листья Peltaspermaeae *Compsopteris olgae* Naugolnykh, листья Angaropeltaceae вида *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *aequalis* (?) Meyen, женские фруктификации Ginkgoales *Biarmopteris pulchra* Zalesky, листья Ginkgoales incertae sedis *Rhipidopsis* cf. *palmata* Zalesky, листья неопределенного систематического положения с дорзальными желобками *Dicranophyllum* cf. *cullarovense* Zaleskij, пыльцевые органы голосеменных *Permotheca sardykensis* Zalesky, *P. disparis* (Zalesky) Naugolnykh, *P.* (?) *musiformis* (Форапонова, Карасев, 2017, 2019). Роды *Intia*

Neuburg, *Phylladoderma (Aequistomia) (?)*, *Biarmopteris* Zalesky, *Rhipidopsis* Schmalhausen и *Dicranophyllum* Grand'Eury ранее не были известны из этих отложений (ниже отмечены жирным шрифтом с подчеркиванием). Женские генеративные структуры *Krylovia* sp., упоминавшиеся в предыдущих работах, вероятно, стоит относить к *Sashinia antiqua* Gomankov (Форапонова, Карасев, 2019). Кроме этих форм, впервые из северного географического кластера местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала описаны (ниже отмечены подчеркиванием) листья Peltaspermaeae *Compsopteris* sp. A, семенные органы хвойных сем. Sashiniaceae *Sashinia antiqua*, вегетативные побеги форм-рода хвойных *Geinitzia* sp., листья Cycadales (?) *Taeniopteris* sp. и семена *Samaropsis* sp. (Форапонова, Карасев, 2017, 2019). В комплексе ископаемых растений из Чепанихи и Костоват впервые обнаружены листья Angaropeltaceae рода *Doliostomia* sp. (ниже также отмечено подчеркиванием).

ОТДЕЛ БРЮОРНУТА

Класс Bryopsida

Род *Intia Neuburg, 1956*

Intia cf. variabilis Neuburg, 1956

ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA

Класс Polypodiopsida

Сателлитные роды класса Polypodiopsida

Род *Pecopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Pecopteris sp.

ОТДЕЛ PINOPHYTA

Класс Ginkgoopsida

Порядок Peltaspermales

Семейство Peltaspermaeae

Род *Compsopteris* Zalesky, 1934 emend. Naugolnykh, 1999

***Compsopteris olgae* Naugolnykh, 1999**

Compsopteris sp. A

Род *Odontopteridium* Gomankov, 2008

Odontopteridium wangenheimii (Fischer) Gomankov, 2008

Род *Ustyugia* Gomankov, 2008

Ustyugia udmurtica Gomankov, 2008

Семейство Angaropeltaceae

Род *Phylladoderma* Zalesky, 1913

Phylladoderma (Phylladoderma) meridionalis Meyen, 1971

Phylladoderma (Aequistomia) aequalis (?) Meyen, 1977

Phylladoderma sp.

Род *Doliostomia* Meyen, 1986

Doliostomia sp.

Род *Angaropeltis* Doweld, 2001

Angaropeltis sp.

- Порядок Ginkgoales
Семейство Trichopityaceae
Род *Biarmopteris* Zalessky, 1937
Biarmopteris pulchra Zalessky, 1937
- Ginkgoales incertae sedis
Род *Ginkgophyllum* Saporta, 1875
Ginkgophyllum rhipidomorphum Gomankov, 2018a
Род *Rhipidopsis* Schmalhausen, 1879
Rhipidopsis cf. palmata Zalessky, 1933a
- Класс Сусадопсиды
Порядок Сусадалы (?)
Род *Taeniopteris* Brongniart, 1828
Taeniopteris sp.
- Класс Vojnovskyopsida
Порядок Vojnovskyales
Семейство Vojnovskyaceae
Род *Paravojnovskya* Doweld, 2004
Paravojnovskya sp.
- Класс Pinopsida
Порядок Pinales
Семейство Sashiniaceae
Род *Sashinia* Meyen, 1976
Sashinia antiqua Gomankov 2010b emend. Gomankov, 2021
- Форм-роды вегетативных побегов класса Pinopsida
Род *Geinitzia* Endlicher sensu Harris, 1969
Geinitzia sp.
- Pinopsida incertae sedis
Род *Dicranophyllum* Grand'Eury, 1877
Dicranophyllum cf. cullarovense Zalesskij, 1929
- Форм-роды отдела Pinophyta
Род *Permotheca* (Zalessky) Foraponova et Karasev, 2021a
Permotheca sardyensis Zalessky, 1929
Permotheca disparis (Zalessky, 1937) Naugolnykh, 1998
Permotheca vesicasporoides Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986
Permotheca (?) *musiformis* Foraponova et Karasev, 2021a
- Дисперсные семена
Род *Nucicarpus* Neuburg, 1965
Nucicarpus sp.
Род *Samaropsis* Göppert, 1864
Samaropsis sp.

ГЛАВА 4. ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ РОДА *PERMOTHECA*

Род *Permotheca* объединяет виды, которые, вероятно, могут быть связаны с разными группами голосеменных. Дополненный диагноз для рода *Permotheca* (Форапонова, Карасев, 2021a) был предложен с целью подчеркнуть сборный состав рода и его неопределенное систематическое положение внутри отдела Pinophyta. Типовой вид рода *P. sardykensis*, обладающий ветвящимися спорангиофорами и свободными спорангиями, принципиально отличается от других видов рода, которые характеризуются сросшимися основаниями спорангиев (Форапонова, 2022). Большинство видов также существенно различаются между собой. Так, *P. helbyi* Retallack, единственный вид *Permotheca* из триаса Гондваны (Retallack, 2002a), может принадлежать роду *Pteruchus* Thomas или *Townrovia* Retallack. *P. bifurcata* Naugolnykh – единственный вид, обладающий дихотомирующей осью и плацентой (Наугольных, 2007), у *P. fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh представлены хорошо выраженные синангиофоры (Наугольных, 2007). *P. disparis*, вероятно, представляет собой сборный вид, а *P. colovratika* Naugolnykh можно рассматривать в качестве младшего синонима *P. disparis* (Форапонова, Карасев, 2021a), как и, возможно, *P. deodara* Naugolnykh (Наугольных, 2007). Два вида – *P. (?) vittatinifera* Meyen et Gomankov и *P. (?) musaformis* – относятся к роду *Permotheca* под знаком вопроса. Нет согласия и по палинологическим данным, так как из разных видов описаны пыльцевые зерна принципиально разных типов (Гоманьков, Мейен, 1986; Наугольных, 2013; Форапонова, 2018; Форапонова, 2018): *Vesicaspora/Falcisporites*, *Piceapollenites* Potonié, *Protohaploxyrinus* (Samoilovich) Hart, *Vittatina* Wilson, – что также указывает на формальный характер рода. Значительная часть видов описана на весьма скудном материале, что не позволяет оценить внутривидовую изменчивость. Систематическая принадлежность к порядку Peltaspermales с высокой степенью вероятности установлена лишь для нескольких видов *Permotheca* (*P. vesicasporoides*, *P. striatifera* Meyen et Gomankov и *P. (?) vittatinifera*). Если учесть разнообразие морфологии пыльцевых органов и типов инситной пыльцы внутри рода, нельзя исключать, что некоторые виды могут относиться вовсе не к порядку Peltaspermales, а к другим группам голосеменных.

В последнем «Международном кодексе номенклатуры водорослей, грибов и растений» (Turland et al., 2018) для ископаемых растений существует лишь один тип номенклатурных названий: ископаемый таксон (fossil-taxon) – очень гибкое понятие, к которому могут относиться как таксоны, приближенные к естественной классификации, так и таксоны неопределенного систематического положения (Cleal, Thomas, 2010). Однако в некоторых ситуациях, как, например, в случае *Permotheca*, по мнению автора диссертации, желательно использовать термины, имеющие более конкретное значение. В связи с этим предлагается рассматривать род *Permotheca* как форм-род отдела Pinophyta, где под форм-родом подразумевается род, который, как было доказано, является искусственным и содержит виды, не связанные родством в обычном таксономическом понимании (Cleal, Thomas, 2010).

ГЛАВА 5. ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОГРАНИЧНОМ КАЗАНСКО-УРЖУМСКОМ ИНТЕРВАЛЕ

В первом разделе обсуждается единство флоры пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы. В этом разделе приводится актуальный список ископаемых растений южного географического кластера местонахождений (Рис. 1) по литературным данным на 2023 г., затем описывается количественное соотношение родов ископаемых листьев в фитоориктоценозе местонахождений Чепаниха и Костоваты (Рис. 2). Наиболее многочисленны листья Angaropeltaceae рода *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* (20,2%), Peltaspermeae рода *Compsopteris* (17,8%) и вайи папоротников *Pecopteris* sp. (16,6%), однако в анализ не вошли многочисленные остатки филладодерм, которые были определены без уточнения подрода. При учете этих остатков, флористический комплекс из Чепанихи и Костоват характеризуется доминированием филладодерм. Также обычны остатки *Ustyugia udmurtica* (12,3%) и довольно часто встречаются побеги *Geinitzia* (9,8%). Листья *Vojnovskyopsis* встречены не были, однако об их присутствии говорят находки генеративных органов *Paravojnovskya*. Также очень важно отметить присутствие полиспермов хвойных сем. Sashiniaceae *Sashinia*, которые прежде не были известны из флористического комплекса Чепанихи и Костоват (Форапонова, Карасев, 2019), но являются характерным элементом в фитоориктоценозах местонахождений южного географического кластера. Листья Peltaspermeae рода *Odontopteridium* встречаются редко, лишь в 4,3%.

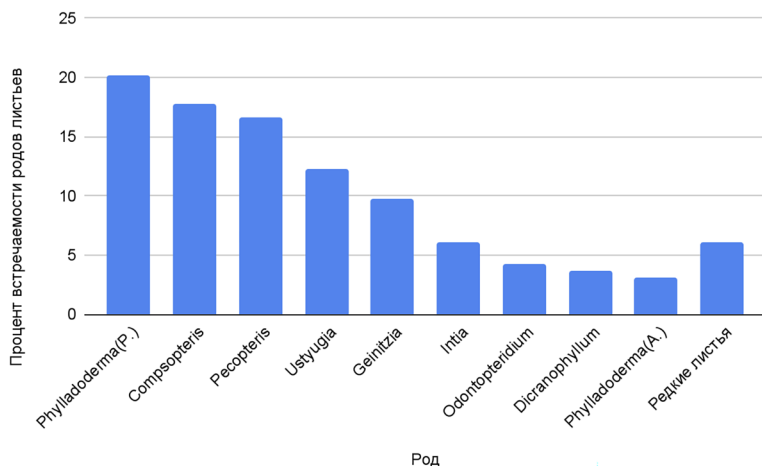


Рис. 2. Соотношение родов ископаемых листьев в местонахождениях Чепаниха и Костоваты. Обозначения: *Phylladoderma* (P.) - *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma*, *Phylladoderma* (A.) - *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*, в столбце «Редкие листья» объединены данные по родам *Doliostomia*, *Ginkgophyllum*, *Rhipidopsis* и *Taeniopteris*, материал по которым включает в себя по два или три образца в коллекции.

В заключительной части этого раздела проводится сравнение таксономического состава северного и южного географических кластеров пограничных казанско-уржумских местонахождений. Ранее в литературе подобное сравнение уже проводилось (Gomankov, 2020). В южном географическом кластере были выделены три последовательно сменяющие друг друга флоры (Gomankov, 2020). В первой флоре на фоне членистостебельных (*Paracalamites Zalessky* и *Equisetites*) доминируют Vojnovskyopsida вида *Ruffloria glabra* Gomankov, редко встречаются хвойные *Geinitzia* sp. Во второй флоре доминируют хвойные сем. Sashiniaceae (*Quadrocladus antiquus* Gomankov, *Sashinia antiqua* и *Cargalostrobos demetrii* Gomankov), обычны Angaropeltaceae рода *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* (которые также могут выступать в роли доминантов), хвойные *Geinitzia* sp. и хвойноподобные растения с дорзальными желобками на листьях *Steirophyllum* (Eichwald) Gomankov, часты синангии *Permotheca* (возможно, *P. vesicasporoides*), встречаются *Ginkgophyllum rhipidomorphum* и *Taeniopteris* sp., при этом листья Vojnovskyopsida крайне редки. Третья флора характеризуется доминированием Peltaspermacae родов *Odontopteridium* и *Ustyugia*. Флора Костоват и Чепанихи сравнивалась со второй флорой на основании распространенности *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) и с третьей флорой в связи с частой встречаемостью остатков *Ustyugia* (Gomankov, 2020). Новые данные – присутствие Sashiniaceae, широкая представленность *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), частая встречаемость *Geinitzia* и остатков *Permotheca* и вида *P. vesicasporoides* в частности, присутствие листьев *Ginkgophyllum rhipidomorphum* и *Taeniopteris* sp., а также присутствие остатков *Dicranophyllum*, которые сближаются с хвойноподобными растениями с дорзальными желобками на листьях рода *Steirophyllum* – позволили продемонстрировать еще большее сходство со списком ископаемых растений южного географического кластера, чем предполагалось ранее. Однако среди ископаемых растений из Чепанихи и Костоват довольно распространены листья Peltaspermacae *Ustyugia*, а также встречаются листья *Odontopteridium*, что, в целом, более характерно для третьей флоры. Таким образом, комплекс растительных остатков из Чепанихи и Костоват почти полностью удовлетворяет характеристике второй флоры южного географического кластера, но в нем начинают проявляться признаки, характерные для третьей флоры. Из этого следует, что флора пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы была широко распространена и слабо различалась в южной и центральной частях платформы, что дает основания для того, чтобы в дальнейшем рассматривать комплекс ископаемых растений из местонахождений северного и южного географических кластеров как единую характерную флору.

Во втором разделе проводится сравнение флористического комплекса пограничного казанско-уржумского интервала с флористическими комплексами казанского яруса Татарстана и Самарской области, уржумского яруса Восточно-Европейской платформы и верхнепермского отдела Восточно-Европейской платформы.

Казанский ярус. В казанском флористическом комплексе Среднего Поволжья и Прикамья по данным Н.К. Есауловой (1986, 1998) доминируют птеридоспермы, субдоминируют папоротники и членистостебельные. При этом в нижнеказанском подъярусе доминируют филладодермы, а субдоминирующее положение занимают другие птеридоспермы и папоротники. В верхнеказанском подъярусе флористический комплекс беднее, но характеризуется доминированием птеридоспермов и субдоминированием членистостебельных. Необходимо отметить, что Есаулова (1986) относила к птеридоспермам род *Psugmophyllum*, который теперь предлагается относить к Ginkgoales (Naugolnykh, 2007). Общими родами для флоры казанского яруса Прикамья и Среднего Поволжья и флоры пограничного казанско-уржумского интервала являются членистостебельные *Paracalamites*, папоротники *Pecopteris*, трихопитевые *Biarmopteris*, Peltaspermaceae родов *Peltaspermopsis* Gomankov, *Lopadiangium* Zhao, *Compsopteris*, *Ustyugia* и *Odontopteridium*, Angaropeltaceae родов *Phylladoderma*, а именно *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), и *Angaropeltis*, Ginkgoales неопределенного систематического положения *Rhipidopsis*, Cycadales (?) *Taeniopteris*, Ginkgoopsida неопределенного систематического положения *Odontopteris* Sternberg, Vojnovskyopsida родов *Ruflorea* Meyen и *Cordaites*, хвойные *Quadrocladus*, растения неопределенного систематического положения внутри Pinophyta с дорзальными желобками на листьях *Dicranophyllum*, формальный род голосеменных *Permotheca*, семена *Nucicarpus*, *Samaropsis* и *Carpolithes*. Наблюдается преемственность между казанской флорой и флорой пограничного казанско-уржумского интервала, выражающаяся в достаточно высоком сходстве между ними на родовом уровне и в наследовании растительных сообществ с доминированием *Phylladoderma* подрода *Phylladoderma* (Есаулова, 1986). При этом сообщества с доминированием *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), вероятно, сосуществовали с растительными группировками с доминированием хвойных сем. Sashiniaceae, затем сменились сообществами с доминированием Peltaspermaceae, которые позднее уступили представителям класса Vojnovskyopsida, о чем свидетельствует смена флор в местонахождениях южного географического кластера (Gomankov, 2020).

Уржумский ярус. Состав фитоориктоценозов местонахождений, относящихся к уржумскому ярусу, довольно беден и сильно различается между собой, что значительно осложняет формулировку актуальной на данный момент и надежной характеристики комплекса. Учитывая плохую охарактеризованность уржумских отложений ископаемыми растениями, нельзя достаточно подробно сравнить с ними комплекс ископаемых растений из пограничных казанско-уржумских отложений и сделать вывод об уровне сходства.

Верхнепермский отдел (верхняя часть северодвинского и вятский ярусы). Верхнепермские отложения Восточно-Европейской платформы охарактеризованы достаточно хорошо изученной татариновой флорой (Гоманков, Мейен, 1986). Основными доминантами этой флоры были Peltaspermaceae с листьями *Tatarina*, Angaropeltaceae с листьями *Phylladoderma* (*Aequistomia*) и хвойные сем. Sashiniaceae. Общими родами для татариновой и погранич-

ной казанско-уржумской флор являются: членистостебельные *Paracalamites*, формы, близкие к *Equisetites* Sternberg или *Neocalamites* Halle, папоротники *Pecopteris*, *Peltaspermales* родов *Peltaspermopsis*, *Lopadiangium*, *Ustyugia*, *Doliostomia*, *Phylladoderma*, а именно *Phylladoderma* подрода *Aequistomia*, Ginkgoales неопределенного систематического положения *Ginkgophyllum* и *Rhipidopsis*, Cycadales (?) *Taeniopteris*, Vojnovskyopsida родов *Ruffloria*, *Cordaites*, хвойные *Sashinia*, *Quadrocladus*, *Geinitzia*, дисперсные семена *Nucicarpus*, *Samaropsis*, *Carpolithes* и форм-род пыльцевых органов голосеменных *Permotheca*. Для татариновой флоры характерно высокое разнообразие видов *Tatarina* и *Kirjamkenia* (Prynada) Sadovnikov, которые отсутствуют в казанско-уржумских отложениях, но, по-видимому, являются потомками казанско-уржумских *Ustyugia* (Гоманьков, 2008). Также очень разнообразны в верхнепермских отложениях *Phylladoderma* (*Aequistomia*). Вероятно, впервые они появляются на казанско-уржумской границе, о чем свидетельствуют изученные в данной работе растения, определенные как *Phylladoderma* (*A.*) *aequalis* (?). Группировки с доминированием *Sashiniaceae* также впервые появляются около казанско-уржумской границы.

Также в рамках этого раздела обсуждается определение возраста местонахождений Костоваты и Чепаниха фитостратиграфическим методом. Согласно фитоzonальной шкале Н.К. Есауловой (1998), флора пограничного казанско-уржумского яруса соответствует флоре *Phylladoderma*. Согласно фитоzonальной шкале, разработанной для птеридоспермов, обсуждаемая флора соответствует филладодермовому флористическому птеридоспермовому комплексу, однако не удастся однозначно соотнести комплекс ископаемых растений из Чепанихи и Костоват ни с одной провинциальной зоной, выделенной Есауловой (1998). Комплекс ископаемых растений из Костоват и Чепанихи является основой для характеристики Костоватского флористического комплекса А.В. Гоманькова (2012), вследствие чего дальнейшее обсуждение избыточно.

Третий раздел посвящен анализу флористических изменений в средней и поздней перми в свете проблемы смены палеофита на мезофит. Смена палеофитной флоры на мезофитную представляет собой не четкий рубеж, а длительный переходный период, имеющий несколько рубежей внутри себя, к тому же, этот процесс происходил неравномерно в разных областях Земли (Добрускина, 1978; Мейен, 1971, 1987). В данной работе автор придерживается мнения, что в процессе смены типичного палеофита на типичный мезофит можно выделить два этапа: постпалеофит и ранний мезофит (Добрускина, 1978). Постпалеофит характеризуется вымиранием типично палеофитных групп и зарождением первых элементов флор мезофита. При этом значительная часть растений, характерных для постпалеофита, представлена специфическими семействами, имеющими широкое распространение лишь на этом этапе. Аналогично ранний мезофит характеризуется доминированием специфических семейств, характерных для этого этапа, но в составе флоры начинают появляться типично мезофитные элементы, которые займут доминирующее положение в мезофите.

В рамках данной работы казанская флора рассматривается как постпалеофитная, так как в казанское время на территории Среднего Поволжья и Прикамья были достаточно широко распространены споровые растения (которые, тем не менее, в большинстве своем уже нельзя относить к классическим палеофитным элементам). На их фоне возникли сообщества, в которых доминируют *Peltaspermales* сем. *Angaropeltaceae*, или, например, осмундовые папоротники *Todites* (*Peltaspermales* и осмундовые получают широкое распространение в триасе). К рубежу казанского и уржумского веков роль споровых растений значительно снижается, при этом на смену архаичным *Paracalamites* приходят более продвинутое *Neocalamites* и *Equisetites*, получающие распространение в мезозое. Группировки с доминированием представителей *Angaropeltaceae* сохраняются и временно вытесняют сообщества с доминированием представителей класса *Vojnovskyopsida*, а также получают распространение *Sashiniaceae* и специфические *Peltaspermales*. Данные, имеющиеся по уржумскому ярусу и нижней части северодвинского яруса, не дают цельной картины и не позволяют судить о флористических изменениях на этом этапе, но дают возможность предположить, что, по крайней мере, на некоторых территориях доминировали представители класса *Vojnovskyopsida*, получившие распространение в конце пограничного казанско-уржумского этапа. Во второй половине северодвинского и в вятском веках получает распространение татариновая флора, которая рассматривается как поздняя постпалеофитная, либо переходная между постпалеофитной и раннемезофитной. Представители сем. *Sashiniaceae*, впервые получившие распространение около рубежа казанского и уржумского веков, становятся одними из основных доминант татариновой флоры. Внутри сем. *Angaropeltaceae* подрод *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) исчезает, его сменяют представители *Phylladoderma* (*Aequistomia*), которые, тем не менее, уступают доминирующее положение *Peltaspermales*, представленным, в основном, родом *Tatarina*. К концу существования татариновой флоры *Sashiniaceae* и *Angaropeltaceae* вымирают, как и *Tatarina*, однако *Peltaspermales*, представленные уже другими формами, получают широкое распространение в триасе. Исходя из этого, можно предположить, что формирование татариновой флоры началось в позднем казанском веке внутри казанской флоры, к концу казанского века сформировались и распространились группировки с характерными доминантами татариновой флоры, которые позднее распространились на палео-северо-восток до территорий, которые сейчас соответствуют бассейнам рр. Вятки, Сухоны и Малой Сев. Двины. Таким образом, флора пограничного казанско-уржумского интервала является постпалеофитной, в ней доминируют специфические постпалеофитные (специфические *Peltaspermales*, в том числе сем. *Angaropeltaceae*, и сем. *Sashiniaceae*) и типично палеофитные (*Vojnovskyopsida*) группы. На этом этапе происходит переход от казанской флоры, имеющей более архаичный облик, к татариновой, имеющей большую близость к раннемезофитным флорам.

ГЛАВА 6. РЕКОНСТРУКЦИЯ CO₂

В первом разделе обсуждается необходимость палеоклиматических исследований, в частности, реконструкции уровня CO₂, для понимания причин флористических изменений в средней и верхней перми. В разделе приводятся основания для реконструкции CO₂ с помощью ископаемых растений. Плотность распределения устьиц на поверхности листа оценивается через устьичный индекс (SI), который связан обратной зависимостью с концентрацией CO₂ в атмосфере:

$$SI = \frac{S}{E + S} \times 100\%,$$

где S – это число устьиц на единицу площади, а E – число эпидермальных клеток на ту же единицу площади.

Во втором разделе описываются современные методы реконструкции CO₂ на основании изучения ископаемых растений. В работе используется полуколичественный метод устьичных коэффициентов Дж. Макэлвайн и У. Чалонера (McElwain, Chaloner, 1995; Chaloner, McElwain, 1997; McElwain, 1998). Метод основан на сравнении ископаемого растения с современным и на допущении, что изменение SIратно изменению pCO₂. Для сравнения ископаемого растения с современным используется «ближайший живущий эквивалент» (Nearest living equivalent, или NLE) – современный вид растений, «который, насколько это возможно, сравним по своей экологической обстановке и/или структурному сходству с его палеозойским [или мезозойским] аналогом» (McElwain, Chaloner, 1995). Для расчета pCO₂ был введен устьичный коэффициент SR (Chaloner, McElwain, 1997):

$$SR = \frac{SI_{NLE}}{SI_{FP}},$$

где SI_{NLE} – устьичный индекс ближайшего живущего эквивалента, а SI_{FP} – устьичный индекс ископаемого растения. Полученные таким образом значения SR Чалонер и Макэлвайн (Chaloner, McElwain, 1997) наложили на кривую Р. Бернера (Berger, 1994), отображающую RCO₂ – показатель, равный отношению pCO₂ к доиндустриальному уровню CO₂:

$$RCO_2 = \frac{pCO_2}{CO_{2pi}},$$

где pCO₂ – уровень CO₂ в прошлом, а CO_{2pi} – доиндустриальный уровень CO₂, равный 300 ppm. Совместив две координатные прямые, Чалонер и Макэлвайн получили, что 1 SR = 2 RCO₂ (Chaloner, McElwain, 1997). Таким образом они провели стандартизацию метода, которая была названа карбоновой (McElwain, 1998).

Позднее Макэлвайн (McElwain, 1998) провела еще одну стандартизацию, назвав ее «современной». Логическим путем она установила соотношение 1SR = 1,2 RCO₂. Современная стандартизация была введена для того, чтобы более корректно использовать в качестве NLE современные растения, существующие при более высокой концентрации CO₂, чем в доиндустриальное время.

В третьем разделе автором диссертации устанавливается неточность в выводе современной стандартизации и приводятся расчеты для ее коррекции.

Основную формулу метода устьичного коэффициента можно представить следующим образом:

$$SR = n * RCO_2,$$

где n – это коэффициент стандартизации. Для карбоновой стандартизации $n=2$, а для современной $n=1,2$. В развернутом виде эта формула выглядит как

$$\frac{SI_{NLE}}{SI_{FP}} = n * \frac{pCO_2}{CO_{2pi}},$$

где SI_{NLE} – устьичный индекс ближайшего живущего эквивалента, SI_{FP} – устьичный индекс ископаемого растения, pCO_2 – уровень CO_2 в атмосфере в период существования ископаемого растения, CO_{2pi} – доиндустриальный уровень CO_2 , равный 300 ppm, а n – коэффициент стандартизации.

Согласно логике Макэлвайн (1998), «устьичный коэффициент, равный 1, существовал во время сбора материала современных [растений], которые существовали при концентрации CO_2 в атмосфере примерно 300 ppm ($RCO_2=1$)». Математически это можно выразить следующим образом:

$$SR = \frac{SI_{pi}}{SI_{pi}} = 1, \text{ а } RCO_2 = \frac{CO_{2pi}}{CO_{2pi}} = 1.$$

На втором шаге Макэлвайн устанавливает, что: «материал ближайших живущих эквивалентов [для] ископаемых был собран при современной концентрации CO_2 в окружающей среде примерно 360 ppm. Поэтому современная стандартизация значения предписывает, что одна единица устьичного коэффициента равна 1,2 единицам RCO_2 ». Однако это не совсем верно. Если взять в качестве NLE то же растение, которое существовало при концентрации CO_2 равной 300 ppm, а вместо ископаемого растения взять современное растение (SI) того же вида, но существующее при концентрации в 360 ppm (CO_{2r}), мы действительно получим, что:

$$SR = \frac{SI_{pi}}{SI_r} = x, \text{ а } RCO_2 = \frac{CO_{2r}}{CO_{2pi}} = \frac{360}{300} = 1,2.$$

Тем не менее, в данном случае мы получаем не шкалу, в которой $1 SR=1,2 RCO_2$, а линейную зависимость между степенью изменения устьичного индекса растения и степенью изменения уровня CO_2 . Используя две полученные точки (1;1) и (x; 1,2), можно построить график зависимости SR от RCO_2 для NLE и экстраполировать полученные значения на ископаемое растение. Для значений CO_2 , близких к 300 ppm, можно допустить линейный характер зависимости между SI и CO_2 . Подобный расчет зависимости для используемого NLE может стать хорошим инструментом для повышения надежности метода устьичного коэффициента.

Поскольку метод является полуколичественным, можно подойти к расчетам менее строго и предложить альтернативный вариант расчета стандартизации, учитывающей поправку на современный уровень CO_2 . Устьич-

ный коэффициент отражает, во сколько раз SI ископаемого растения отличается от его современного эквивалента. Допуская, что степень изменения SI равна степени изменения уровня CO₂, мы можем записать следующее равенство для некоего ископаемого растения и его эквивалента, существующего при концентрации CO₂ равной 360 ppm:

$$\frac{SI_r}{SI_{FP}} \approx \frac{pCO_2}{CO_{2r}}$$

В дальнейшем можно провести несложные расчеты, приравняв CO_{2r} к 360 ppm:

$$\begin{aligned} \frac{SI_r}{SI_{FP}} &\approx \frac{pCO_2}{360 \text{ ppm}} \\ \frac{SI_r}{SI_{FP}} &\approx \frac{pCO_2}{1,2 \times 300 \text{ ppm}} \\ \frac{SI_r}{SI_{FP}} &\approx \frac{1 \text{ } pCO_2}{1,2 \text{ } CO_{2pi}} \\ SR &\approx \frac{1}{1,2} RCO_2 \cdot \end{aligned}$$

Таким образом, коэффициент стандартизации n=1/1,2, а не n=1,2.

В зависимости от выбранного типа стандартизации, полученные значения pCO₂ могут различаться более чем в два раза. Для периодов с низкой концентрацией CO₂ в атмосфере эта проблема не столь ощутима, однако для периодов с высокой концентрацией CO₂ в атмосфере может вноситься значительная погрешность. Возможно, для периодов с высоким содержанием CO₂ в атмосфере лучшие результаты будет показывать карбоновая стандартизация (n=2), так как она была откалибрована на девонском материале, а девон характеризовался высокой концентрацией атмосферного CO₂ (Chaloner, McElwain, 1997). С другой стороны, для периодов с низким содержанием CO₂ современная и скорректированная современная стандартизации будут показывать более правдоподобные результаты, что подтверждается расчетами Дж. Макэлвайна (McElwain, 1998), хотя сама она предполагала, что карбоновая и современная стандартизация позволяют получить верхний и нижний пределы концентрации CO₂.

В четвертом разделе приводятся результаты применения метода к материалу *Phylladoderma (P.) meridionalis* (верхнеказанский подъярус, средняя пермь, Удмуртия; Форапонова, Карасев, 2021b) и *Phylladoderma (P.) arberi* Zalesky (филладодермовая толща тальбейской свиты, верхняя пермь, Печорский бассейн; Форапонова, Карасев, 2022). В качестве NLE для филладодерм был использован *Ginkgo biloba* L. Результаты расчетов, в зависимости от выбранного варианта стандартизации, приведены в Табл. 2.

Таблица 2. Расчет концентрации pCO_2 на основании устьичных индексов (SI) ископаемых листьев *Phylladoderma (P.) meridionalis* и *P. (P.) arberi* методом устьичных коэффициентов в зависимости от метода стандартизации (величины коэффициента n).

	<i>Phylladoderma (P.) meridionalis</i>	<i>Phylladoderma (P.) arberi</i>
n	SI = 9,3	SI = 6,7
1/1,2	337 ppm	467 ppm
1,2	234 ppm	325 ppm
2	140 ppm	195 ppm

В пятом разделе приводится обсуждение полученных результатов. Уровень CO_2 , реконструированный на основании изучения листьев *P. (P.) meridionalis*, несколько ниже уровня CO_2 , реконструированного на основании изучения листьев *P. (P.) arberi*. Вероятнее всего, это объясняется тем, что материал *P. (P.) arberi* имеет более поздний возраст, чем материал *P. (P.) meridionalis*, и полученные результаты свидетельствуют о незначительном повышении концентрации углекислого газа в атмосфере за этот промежуток времени. В целом полученные результаты достаточно хорошо согласуются с другими исследованиями (Berner, 1994; Beerling, 2002; Retallack, 2002b). Также можно заключить, что *Ginkgo biloba* является достаточно хорошим NLE для филладодерм. Филладодермы широко распространены в средне- и верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы, встречаются также в Казахстане (Сальменова, 1979), Средней Азии (Таджикистан, Афганистан), Приморье (Бурого, 1976, 1977), Монголии и Северном Китае (Мейен, 1980; Дуранте, 1980; Durante, 1992). Их использование в качестве индикаторов pCO_2 может в будущем принести хорошие результаты и позволить реконструировать историю изменения pCO_2 в средней и поздней перми на большой территории.

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенного исследования существенно расширены представления о флоре пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы. К таксономическому списку ископаемых растений, встречающихся в этих отложениях, добавлено 9 новых форм, среди которых роды *Intia*, *Phylladoderma (Aequistomia)* (?), *Biarmopteris*, *Rhipidopsis* и *Dicranophyllum* ранее не были известны из этих отложений. По сравнению с предыдущими представлениями значительно расширены пределы географического распространения хвойных сем. Sashiniaceae в конце казанского века: показано их присутствие не только в южной части Восточно-Европейской платформы, на территории современной Оренбургской области, но и в центральной части платформы, в Удмуртском Прикамье. Также получены указания на то, что растения с листьями *Phylladoderma (Aequistomia)*, являющиеся важным элементом верхнепермской флоры, могли появиться уже в конце

казанского века. Новые данные также позволили продемонстрировать более высокое, чем предполагалось ранее, сходство ископаемой флоры северного географического кластера местонахождений пограничного казанско-уржумского интервала (Чепаниха и Костоваты) с флорой южного географического кластера (Каргалинские рудники).

2. В ходе изучения ископаемых растений пограничного казанско-уржумского интервала проанализирован состав рода *Permotheca*, широко распространенного в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы и традиционно связываемого с порядком Peltaspermales. В результате проведенного анализа показан сборный характер рода. Выявлено, что к роду *Permotheca* относятся виды, значительно отличающиеся по морфологии от типового вида *P. sardykensis*, лектотип которого был переизучен в ходе проведенной работы. Лишь несколько видов *Permotheca* можно с достаточной степенью уверенности относить к пельтаспермовым. Систематическая принадлежность остальных видов либо неизвестна, либо гипотетична. Таким образом, предлагается рассматривать род *Permotheca* в качестве форм-рода отдела Pinophyta.

3. Ископаемая флора пограничного казанско-уржумского интервала Восточно-Европейской платформы богата и демонстрирует переходный характер между классической казанской и татариновой флорами. Около казанско-уржумской границы сохраняются группировки с доминированием *Phylladoderma* (*Phylladoderma*), характерные для казанской флоры, и возникают группировки с доминированием представителей сем. Sashiniaceae, а также появляются роды *Doliostomia* и, возможно, *Phylladoderma* (*Aequistomia*), характерные для татариновой флоры. Эту флору можно охарактеризовать как постпалеофитную с доминированием палеофитных (*Vojnovskyopsida*) и специфических постпалеофитных групп (пельтаспермовых сем. Angaropeltaceae и хвойных сем. Sashiniaceae), которые ограничены в своем стратиграфическом распространении средне- и верхнепермскими отложениями, но имеют связь с мезозойскими группами растений.

4. Поскольку флористические изменения около казанско-уржумской границы объясняются в большей степени климатическими, а не эволюционными изменениями, часть работы посвящена реконструкции уровня CO₂ методом устьичных коэффициентов. Применение метода к средне- и позднепермским ископаемым растениям рода *Phylladoderma* позволило реконструировать содержание CO₂ в атмосфере в конце казанского века на уровне, близком к современному (около 340 ppm), что согласуется с другими исследованиями, и получить указания на повышение уровня углекислого газа к поздней перми, что, вероятно всего, было связано с потеплением, которое могло оказать влияние на флористические изменения в конце казанского и начале уржумского веков. В работе пересмотрен подход к использованию метода устьичных коэффициентов. Ранее этот метод имел два варианта стандартизации – карбоновую и современную. Автором диссертации выявлена неточность в использовании современной стандартизации и предложена скорректированная современная стандартизация, а также получены указания на

то, что карбоновая стандартизация может предоставлять более достоверные результаты для периодов с высоким уровнем CO_2 , а скорректированная современная (или современная) – для периодов с низким уровнем pCO_2 .

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК:

1. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Проблемы систематики пыльцевых органов рода *Permotheca* Zalessky из перми Субангариды // Палеонтол. ж. 2021. № 6. С. 104–117.

Статьи в иностранных журналах, рецензируемых WoS и Scopus:

1. Foraponova T. First data on *in situ* pollen of *Permotheca sardykensis* Zalessky 1929 from the middle Permian of the Russian Platform // Paläontologische Zeitschrift. 2022. V. 33. № 4. P. 137–151.

Тезисы докладов:

1. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Разнообразие синангиев рода *Permotheca* в уржумских отложениях местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Тезисы докладов Четырнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2–4 октября 2017). М.: ПИН РАН, 2017. С. 37.

2. Foraponova T. New data on peltaspermalean *in situ* pollen from the Permian of the Russian Platform // 10th European Palaeobotany-Palynology conference, 12–17 August 2018, Dublin. Dublin: University College Dublin. 2018. P. 209.

3. Форапонова Т.С. Новые данные о пыльце *in situ* в спорангиях *Permotheca* // Тезисы докладов Пятнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2–4 октября 2018). М.: ПИН РАН. 2018. С. 35.

4. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о флоре из казанско-уржумского местонахождения Чепаниха (Россия, Удмуртия) // Тезисы X чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 23–27 сентября 2019). С.-Пб.: БИН РАН. 2019. С. 54.

5. Foraponova T. First data on *in-situ* pollen from synangia of *Permotheca* type-species from the Middle Permian of the Russian Platform // Abstracts, 19th International Congress on the Carboniferous and Permian, Cologne, July 29–August 2, 2019. Kölner Forum Geol. Paläont. V. 23. 2019. P. 107.

6. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Реконструкция pCO_2 на основании изучения кутикул палеозойских растений // Палеоботанический онлайн семинар. М.: ПИН РАН. 2021. С. 20–21.

7. Форапонова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о концентрации атмосферного CO_2 для поздней перми Печорского бассейна // Тезисы докладов Восемнадцатой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 17-18 октября 2022). М.: ПИН РАН. 2022. С. 42.

Прочие публикации:

1. Соколова А.Б., Карасев Е.В., Теклѣва М.В., Форапонова Т.С. Возможности флуоресцентной микроскопии в палеоботанических исследованиях // Палеострат-2022. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. М.: ПИН РАН. 2022. С. 61.

2. Форапонова Т.С., Храмов А.В. Пыльца на пермских насекомых — первые шаги к насекомопылению // Программа и тезисы XI чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 13–15 сентября 2022). С.-Пб.: БИН РАН. 2022. С. 27.

3. Khramov A.V., Foraponova T., Węgierek P. The earliest pollen-loaded insects from the Lower Permian of Russia // Biology letters. 2023. V. 19. № 3. P. 20220523.

Подписано в печать 22 августа 2024 г. Формат 60x84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123