Комплекс миоспор среднего триаса из местонахождения тетрапод фауны Mastodonsaurus (Большесынинская впадина, Тимано-Североуральский регион)

Н. В. Ильина

Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

ilyina@geo.komisc.ru

Представлены результаты изучения миоспор из местонахождения комплекса тетрапод фауны *Mastodonsaurus* в разрезе надкраснокаменной свиты. Дополнительно были привлечены опубликованные палинологические данные предшествующих лет. Показано, что видовой состав палинокомплекса из местонахождения тетрапод в полной мере отвечает комплексам миоспор ладинского возраста, средний триас. Палеоботанические реконструкции по палинологическим данным показали на территории исследований существование растительности, характерной для условий очень теплого и влажного климата.

Ключевые слова: споры и пыльца, надкраснокаменная свита, средний триас, Тимано-Североуральский регион.

The Middle Triassic palynological assemblage from the Mastodonsaurus fauna locality (Bolsheyninskaya depression, the Timan-Northern Urals region)

N. V. Ilyina

Institute of Geology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar

The results of the study of miospores from the tetrapods of *Mastodonsaurus* fauna location in the Nadkrasnokamenskaya Formation are presented. As an additional record the published results of previous palynological investigations were used. It was shown that the species composition of the palynological assemblage from the tetrapods locality fully corresponds to those of the Ladinian age (Middle Triassic). The macrofloral reconstructions based of palynological data has shown the existence within the studied territory of vegetation, characteristic for the very warm and humid climate.

Keywords: Spores and Pollen, Nadkrasnokamenskaya Formation, Middle Triassic, the Timan-Northern Urals region.

Введение

Надкраснокаменная свита является стратиграфическим подразделением среднетриасовых отложений в Большесынинской впадине (рис. 1). Первоначально это название было предложено В. П. Горским для красноцветно-пестроцветной терригенной толщи в обнажении на р. Б. Сыне в урочище «Красный камень», отнесенной им к среднему триасу условно. В дальнейшем по результатам комплексных геолого-геофизических исследований триасовых отложений Большесынинской впадины в их естественных выходах и по керну скважин пестроцветная часть надкраснокаменной свиты была выделена в самостоятельную свиту, названную керьямаельской. По результатам палеонтологических исследований свита была

отнесена к среднему отделу триаса в его полном объеме и включена в стратиграфическую схему триасовых отложений Урала сначала решением III, а потом и IV Уральского Межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Урала (Горский, 1960; Калантар, 1980; Новиков, 1994; Объяснительная записка..., 1980, 1997). По мнению группы авторов схемы триаса Северного Приуралья, принятой на IV Уральском Межведомственном стратиграфическом совещании, упразднение надкраснокаменной свиты было проведено с нарушением ряда статей Стратиграфического кодекса, а также прописанного кодексом права приоритета. Ими было внесено предложение о сохранении надкраснокаменной свиты в её скорректированном

Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Сибирская региональная шкала (1)	Архипелаг Свальбард (2)	Фауна тетрапод (3)	Комплексы миоспор			Тимано-Североуральский регион, Стратиграфические подразделения		
							Север Средней Сибири (4)	Архипелаг Свальбард и акватория Баренцева моря (5)	Тимано-Североуральский регион (6)	Печорская синеклиза (7)	Большесынинская впадина (8)	Коротайхинская впадина (9)
Триасовая	Средний	Ладинский	Верхний	Nathorstites lindstroemi		Mastodonsaurus		Echinisporites iliacoides	Converrucosisporites conferteomatus-Florinites pseudostriatus	Ангуранская свита	Сынинская свита	
				Nathorstites macconnelli			Цв.Л-4
				Nathorstites maclearni								
				Indigirites krugi			Indigirites tozeri				Цв.Л-3
				Tsvetkovites neraensis							Цв.Л-2	
		Tsvetkovites constantis		Tsvetkovites varius			Цв.Л-1					
		Нижний	Eonathorstites oleshkoi		Eryosuchus	PA IV	Protodiploxypinus decus	Baculatisporites verus-Keuperisporites baculatus	Надкраснокаменная свита			
			Frechites nevadanus			Frechites laqueatus			PA III			Нялейтинская свита
			Gymnotoceras rotelliforme						PA II			
			Arctohungarites kharaulakhensis			Anagymnotoceras varium			Triadispora obscura		Duplexisporites gyratus-Concentricisporites nevesi
	Czekanowskites decipiens											
	Анзиский	Нижний	Lenotropites caurus	Lenotropites caurus		PA I	Anapiculatisporites spiniger	Краснокаменная свита
			Lenotropites solitarius									
			Grambergia taimyrensis	Karangatites evolutus								
		Средний									Лестаншорская свита, верхняя подсвита

Рис. 1. Схема сопоставления среднетриасовых отложений Тимано-Североуральского региона, севера Средней Сибири, архипелага Свальбард и акватории Баренцева моря. Условные обозначения: (1) – по (Казаков и др., 2002); (2) – по (Dagys, Weitschat, 1993); (3) – по (Новиков, 1994; Ochev, Shishkin, 1989); (4) – по (Ильина, Константинов, 2018; Илья, Konstantinov, 2015); (5) – по (Vigran et al., 2014); (6, 7, 8, 9) – по (Ильина, 2001). O₁–O₃ – комплексы тетрапод, фауны: O₁ – Heptasaurus-Eocyclotosaurus, O₂ – Eryosuchus, O₃ – Mastodonsaurus. △₁–△₃ – палинокомплексы: △₁ – *Duplexisporites gyratus-Concentricisporites nevesi*, △₂ – *Baculatisporites verus-Keuperisporites baculatus*, △₃ – *Converrucosisporites conferteoratus-Florinites pseudostriatus*

Fig. 1. Stratigraphic scheme for the Middle Triassic deposits in the Timan-Northern Urals region with ammonoid zones, tetrapod groups, palynological assemblages reported from the Northern Middle Siberia, Svalbard archipelago and Barents Sea area and the Timan-Northern Urals region. Legend: (1) – according to (Kazakov et al., 2002); (2) – according to (Dagys, Weitschat, 1993); (3) – according to (Novikov, 1994; Ochev, Shishkin, 1989); (4) – according to (Ilyina, Konstantinov, 2015, 2018); (5) – according to (Vigran et al., 2014); (6, 7, 8, 9) – according to (Ilyina, 2001). O₁–O₃ – tetrapod groups: O₁ – Heptasaurus-Eocyclotosaurus, O₂ – Eryosuchus, O₃ – Mastodonsaurus. △₁–△₃ – palynological assemblages: △₁ – *Duplexisporites gyratus-Concentricisporites nevesi*, △₂ – *Baculatisporites verus-Keuperisporites baculatus*, △₃ – *Converrucosisporites conferteoratus-Florinites pseudostriatus*

объеме, соответствующем керьямаельской свите (Новиков, 1994; Ильина, 2001).

Литология и обоснование возраста

Литологический состав пород, слагающих свиту, и их палеонтологическая характеристика изучены в естественных выходах и по материалам бурения. Стратотипическим является разрез в обнажении 71 на р. Б. Сыне в объеме слоев 31–48 и 1–2, по (Чалышев, Варюхина, 1966). Слои 31–48 первоначально были отнесены к нижнему триасу, аналогам оленекского яруса, а слои 1–2 к среднему триасу на основе объема знаний о триасовых отложениях и триасовой биоте, который сложился к тому времени. Парастратотипом выбран разрез скважины 230-Сыня в интервале 385–195 м (Калантар, 1980).

В целом в надкраснокаменскую свиту выделена толща пестроцветных глин и сероцветных алевролитов с подчиненными прослоями песчаников, единичными линзовидными прослоями конгломератов, горизонтами фосфоритовых, песчано-пиритовых, сидеритовых, марганцовистых и кальцитовых конкреций, а также с тонкими прослойками угля и углистой глины в верхней части разреза. Мощность свиты 103–213 м (Калантар, 1980; Объяснительная записка..., 1997). Решениями Межведомственных стратиграфических совещаний закреплена точка зрения большинства исследователей о континентальном происхождении триасовых отложений Северного Приуралья в целом и надкраснокаменных отложений, в частности (Объяснительная записка..., 1997). В свете представлений В. И. Чалышева формирование отложений, выделенных в надкраснокаменскую свиту, происходило в пределах обширного морского бассейна в условиях тропического гумидного климата (Чалышев, Варюхина, 1966).

Из палеонтологических объектов в надкраснокаменных отложениях найдены остатки наземных позвоночных, двустворчатых моллюсков, листовой флоры, миоспоры, распространенные по разрезу весьма неравномерно и с разной степенью детальности определяющие возраст вмещающих отложений. Остатки тетрапод, двустворок и листовой флоры известны из верхней части свиты в обнажении 71 (рис. 2). Миоспоры распространены по всему разрезу.

Единичные двустворки были найдены только в слое 41 и представлены видами, характерными для верхов нижнего-низов среднего триаса (Чалышев, Варюхина, 1966).

Листовая флора принадлежит комплексу так называемой «сцитифилловой» флоры ладинско-карнийского возраста, по (Добрускина, 1982).

Комплекс тетрапод по входящим в его состав элементам относится к фауне *Mastodonsaurus* ладинского возраста и является руководящим при

определении возраста вмещающих отложений (Новиков, 1994; Объяснительная записка..., 1997; Шишкин, Очев, 1999; Ochev, Shishkin, 1989). В комплекс объединены остатки амфибий *Synesuchus muravjevi* Novikov et Shishkin, *Bukobaja* (?) sp., *Cyclotosauridae* gen. indet.; рептилий *Planitorostris pechoriensis* Surkov, *Pistosaurus* (?) sp., *Malutinisuchus* sp., *Rauisuchidae* gen. indet. (?*Energosuchus*) и *Prolacertidae* gen. indet.; рыб *Ceratodus orenburgensis* Minich, C. cf. *jeschartiensis* Minich, *Saurichthys ultimus* A. Minich, *Wimania multistriata* Stensio, *Hybodus* sp. (Ильина, 2001). Условия захоронения остатков тетрапод свидетельствуют о частой смене водного режима. Находки типично морских особей среди остатков рыб и остатки рептилии *Pistosaurus* sp. поддерживают точку зрения В. И. Чалышева о связи надкраснокаменского бассейна с крупным водным, возможно, морским бассейном (Новиков, 1994).

Надкраснокаменная свита охарактеризована двумя палинокомплексами (ПК). В нижней части свиты, вскрытой бурением, определен ПК *Baculatisporites verus-Keuperisporites baculatus* предположительно средне-позднеанизийского возраста (Ильина, 2001). ПК из верхней части свиты по совместному нахождению с фауной тетрапод имеет заведомо ладинский возраст. Его видовой состав является предметом настоящего исследования.

Материал и методы

Образцы на палинологический анализ отобраны из точек местонахождения остатков тетрапод. Информативный материал получен из слоев 31, 35 и 41. Техническая обработка образцов проведена по стандартной методике (Методические рекомендации..., 1986). Миоспоры были изучены на световом биологическом микроскопе «Биолам-И». Изученные образцы и препараты хранятся в лаборатории стратиграфии Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар.

Привлечены результаты палинологического изучения надкраснокаменных отложений предшествующих лет (Варюхина, 1971, 1974; Голубева, 1979; Чалышев, Варюхина, 1966).

Миоспоры из надкраснокаменной свиты (в современном ее понимании) были изучены Л. М. Варюхиной по 16 полным образцам, отобранным в обнажении 71. Их систематический состав представлен в таксонах разных классификаций, преимущественно по А. А. Любер, В. С. Малявкиной и С. Н. Наумовой и только частью по общепринятой в настоящее время формальной классификации Р. Потонье и Г. Кремпа, что существенно затруднило выявление четкой характеристики комплекса. С помощью приведенных в публикациях Л. М. Варюхиной зарисовок и фотографий отдельных видов, а также с привлечением их первоописаний, результаты исследований этого автора удалось привлечь, хотя и не в полном объеме (Варюхина,

ры, которые составляют основу всех среднетриасовых ПК; виды, последовательное появление которых связано с разными уровнями среднего триаса.

В надкраснокаменском ПК из первой группы миоспор определены споры *Apiculatisporites* sp., *Aratrisporites granulatus*, *A. paenulatus*, *A. parvispinosus*, *A. scabratus*, *Calamospora* sp., *Camarosonosporites rudis*, *Camptotriletes cerebriformis*, *Carnisporites hercynicus*, *C. mesosoicus*, *Cyclogranisporites* sp., *Cyclotriletes oligogranifer*, *Deltoidospora* sp., *Dictyophyllidites harrisii*, *D. mortoni*, *Gordonispora lubrica*, *Marattisporites* sp., *Nevesisporites fossulatus*, *N. limatulus*, *N. pokrovskajae*, *N. turgaicus*, *N. zonatus*, *Polycingulatisporites densatus*, *Todisporites* sp., *Verrucosisporites pseudomorulae*.

Список дополняют виды *Anapiculatisporites telephorus*, *Apiculatisporis parvispinosus*, *Aratrisporites* cf. *fimbriatus*, *A. spinosus*, *Cycloverrutriletes presselensis*, *Jerseyaspora punctispinosa*, *Todisporites cinctus*, *Trachytriletes* sp., *Verrucosisporites remyanus*, по данным Л. М. Варюхиной, и *Nevesisporites macrogranulatus*, *Verrucosisporites krempii*, *Cyathidites australis*, по данным Л. П. Ильиной.

Пыльца первой группы представлена видами *Alisporites australis*, *A. landianus*, *Chordasporites singulichorda*, *Falcisporites stabilis*, *Piceapollenites* sp., *Pinuspollenites* sp., *Platysaccus leschiki*, *P. queenslandi*, *Sulcatisporites krauseli*, *Vitreisporites pallidus*, *Voltziaceasporites heteromorpha*, *Cycadopites* sp., *Ephedripites* sp. К транзитным относятся также виды *Striatoabietites balmei* и *Triadispora crassa*, найденные Л. М. Варюхиной, и *Alisporites parvus* из ПК по Л. П. Ильиной.

Вторая группа в рассматриваемом ПК представлена спорами *Acanthotriletes ilekensis*, *Baculatisporites verus*, *Concentricisporites* sp., *Converrucosisporites conferteoratus*, *Duplexisporites gyratus*, *D. problematicus*, *Uvaesporites* sp., спорами типа *Phleboteris*, а также видами cf. *Conbaculatisporites mesosoicus*, по Л. М. Варюхиной, и *Duplexisporites toratus* и *Converrucosisporites cameroni*, по Л. П. Ильиной.

В пылевой части ПК эту группу представляют виды *Chasmatosporites hians*, *C. sp. A*, *Lueckisporites triassicus*, *Minutosaccus crenulatus*, *M. schizeatus*, *Protodiploxypinus doubingeri*, *Podocarpidites* sp. По Л. П. Ильиной, их дополняют виды *Florinites pseudostriatus*, *Protodiploxypinus gracilis*, *P. sittleri*, *Podosporites amicus*, *Podocarpidites keuperianus*, *Accinctisporites* sp.

Из третьей группы миоспор в надкраснокаменском ПК присутствуют споры *Kraeuselisporites cooksonae*, *Leschikisporites aduncus*, *Polypodiisporites ipsviciensis*, *Punctatosporites walkomi*, *Taurocusporites* sp. A, *Zebrasporites* sp. и пыльца *Cyclosaccus* cf. *podocarpoides*, *Enzonalasporites* sp., *Ovalipollis pseudoalatus*, а также споры cf. *Granulatisporites asper*, cf. *Tigrisporites halleinis* и пыльца *Heliosaccus dimorphus*, *Araucariacites* sp., по Л. М. Варюхиной;

споры *Lycopodiacidites rugulatus*, *Polypodites cladophleboides*, cf. *Uvaesporites argenteaeformis* и пыльца *Lunatisporites acutus*, *Parillinites pauper*, по Л. П. Ильиной.

Следует подробнее остановиться на третьей группе миоспор и сделать некоторые пояснения, касающиеся в первую очередь тех видов, которые первоначально были описаны из более молодых отложений, а позднее были найдены в отложениях среднего триаса совместно с комплексами аммоноидей.

Виды *Kraeuselisporites cooksonae*, *Tigrisporites halleinis* первоначально были описаны из отложений карнийского яруса Восточных Альп. Отсюда так же известны пять видов рода *Zebrasporites* (*Z. corneolus*, *Z. interscriptus*, *Z. fimbriatus*, *Z. kahleri*, *Z. laevigatus*). Все они имели важное стратиграфическое значение для верхнетриасовых отложений в целом. Палинологическими исследованиями последних лет определена их приуроченность к среднему триасу. В составе палинофлоры ладинского яруса акватории Баренцева моря определены виды *Z. interscriptus*, *Z. fimbriatus*, *Z. kahleri*, *Z. laevigatus*. В составе палинофлоры ладинского яруса севера Средней Сибири найден вид *Tigrisporites halleinis*. Вид *Kraeuselisporites cooksonae* входит в состав комплексов миоспор обоих регионов. Из изложенного выше правомерен, на наш взгляд, и вывод о том, что род *Zebrasporites* в целом характерен для среднетриасовых отложений.

Вид *Leschikisporites aduncus* впервые был описан из тростникового песчаника Западной Европы. Его первое появление (и сразу же в большом количестве) в среднем триасе определено в среднеанизийских отложениях акватории Баренцева моря. На севере Средней Сибири вид встречен в позднеанизийских отложениях.

Виды *Lycopodiacidites rugulatus* и *Taurocusporites* sp. A первоначально были описаны из рэтских отложений Западной Европы. Со среднетриасовыми аммоноидеями немногочисленные экземпляры найдены в Бореальной области: в отложениях верхнеанизийского подъяруса — на севере Средней Сибири, в отложениях ладинского яруса — в акватории Баренцева моря.

Виды *Polypodiisporites ipsviciensis* и *Punctatosporites walkomi* первоначально были описаны из средне-верхнетриасовой угольной свиты Ипсуич в Австралии. Они были найдены и в среднетриасовых отложениях Бореальной области, а именно: в отложениях ладинского яруса акватории Баренцева моря и на севере Средней Сибири.

Пыльца вида *Araucariacites ausrtalis* является постоянным компонентом верхнетриасовых палинокомплексов. Палинологическими исследованиями последних лет установлено его распространение в среднетриасовых отложениях. Наиболее раннее появление вида определено в нижнеанизийских отложениях акватории Баренцева моря.

На севере Средней Сибири вид *A. australis* встречен в отложениях среднеанзиского подъяруса. В Южных Альпах эта пыльца появляется в отложениях лонгобардского подъяруса (= верхнеладинскому подъярусу ОСШ). В иллюстрациях к работам Л.М. Варюхиной есть изображение таксона, очень близкого виду *A. australis*, который указан нами как *Araucariacites* sp. В работах Л. П. Ильиной вид *A. australis* фигурирует как «пыльца типа *Podozamites*».

Пыльца рода *Enzonalasporites* первоначально была описана из тростникового песчаника и в верхнетриасовых отложениях Западной Европы распространена широко. Совместно с комплексами среднетриасовых аммоноидей эта пыльца встречена в отложениях лонгобардского подъяруса Южных Альп, а в баренцевоморских разрезах единичные экземпляры зафиксированы чуть ниже, в отложениях верхнеанзиского подъяруса.

Пыльца рода *Ovalipollis* является постоянным и практически повсеместно распространенным компонентом верхнетриасовой палинофлоры. В Западно-Европейских разрезах рассматривалась палинологами в качестве коррелятивного признака при определении начала ладинского века. Палинологическими исследованиями последних лет определено более раннее появление видов этого рода, в отложениях позднеанзиского возраста в баренцевоморских и южно-альпийских разрезах.

Пыльца *Heliosaccus dimorphus* описана из нижней части среднего кейпера Германского бассейна (= верхней части лонгобардского подъяруса МСШ, или верхней части верхнеладинского подъяруса ОСШ), широко распространена в ладинских отложениях и является коррелятивным признаком принадлежности ПК к этому стратиграфическому уровню.

Пыльца *Cyclosaccus* cf. *podocarpoides* встречается в ПК нечасто. Первоначально была описана из нижнего кейпера Германского бассейна.

Кроме того, в рассматриваемом нами ПК были встречены миоспоры, характерные для нижнего триаса и на данном стратиграфическом уровне являющиеся переотложенными. Среди них споры *Kraeuselisporites cuspidus*, *Lundbladispora willmotii*, *Densoisporites nejburgii*, *Punctatisporites punctatus*, *P. triassicus*, *Camptotriletes vermiformis*, *Retuzotriletes radiatus*, *Leptolepodites* sp., *Osmundacidites senectus*, пыльца *Lunatisporites noviaulensis*, *Taeniaesporites* sp. U, *Protohaploxylinus* sp., *Striatopodocarpites* sp., *Striatites jacobi*, *Paravittatina* sp., *Vittatina* sp.

Палеоботанические реконструкции

Состав флоры напрямую связан с окружающей средой и климатическими условиями, в которых она произрастает. Следовательно, ископаемые остатки растений, включая миоспоры, являются источником информации о климатах прошлого и условиях осадконакопления, дополняющей ре-

зультаты палеоклиматической реконструкции по литологическим материалам.

По данным И. А. Добрускиной, объединенный комплекс листовой флоры из средне- и верхнетриасовых отложений Большесынинской впадины представлен остатками гинкгофитов, цикадофитов, птеридоспермов, членистостебельных, папоротников и хвойных (рис. 3).

Рис. 3. Состав комплекса листовой флоры из средне- и верхнетриасовых отложений Большесынинской впадины, по (Добрускина, 1982).

Fig. 3. Composition of the Middle-Upper Triassic "Scytophyllum" flora of the Bolshesyninskaya depression, according to (Dobruskina, 1982).

Видовой состав комплекса миоспор из местонахождения триасовых позвоночных в надкраснокаменной свите предполагает существование на территории исследований более разнообразной растительности. Нами была предпринята реконструкция растительного покрова по палинологическим данным на основе материалов по (Abbink, 1998; Abbink et al., 2004; Balme, 1995; Kustatscher et al., 2010, 2012; Lindström et al., 2017; Paterson et al., 2017 и цитируемой в этих публикациях литературе). В результате список растений дополнили плауновидные, мохообразные, гнетовые, возросло содержание папоротников и хвойных (рис. 4).

Для определения условий произрастания растений-продуцентов видовой состав надкраснокаменского ПК был проанализирован с помощью метода экогрупп спороморф (SEG-analysis). В целом было установлено пять экогрупп миоспор, продуцентами которых были растения (1) влажных низин и болот; (2) сухих низин; (3) прибрежных областей водного бассейна; (4) речных берегов; (5) территорий с холмистым рельефом и удаленных от побережья (таблица). Количественное распределение миоспор по условиям произрастания их продуцентов показано на рис. 5.

Среди споровых растений преобладающими группами стали папоротники, плауновидные и мохообразные. Триасовые папоротники произрастали в условиях теплого (субтропического и тропического) и влажного климата, за-

Рис. 4. Состав комплекса листовой флоры надкраснокаменной свиты по результатам палинологических исследований

Fig. 4. Composition of the fossil megaflora from the Mastodonsaurus fauna locality, plotted quantitatively on the basis of palynological data

Рис. 5. Количественное распределение миоспор палинокомплекса из местонахождения тетрапод фауны Mastodonsaurus по условиям произрастания растений-продуцентов (по экогруппам миоспор)

Fig. 5. Composition of the miospores from the Mastodonsaurus fauna locality, plotted quantitatively on the basis of ecological units (SEG)

Распределение миоспор палинокомплекса из местонахождения тетрапод фауны Mastodonsaurus по их ботанической принадлежности и экогруппам, т.е. по условиям произрастания растений-продуцентов, по (Abbink, 1998; Abbink et al., 2004; Balme, 1995; Hochuli, Vigran, 2010; Kustatscher et al., 2010, 2012; Lindström et al., 2017; Paterson et al., 2017 и цитируемой в этих публикациях литературе)

Species composition, botanical affinity and ecological grouping of miospores from the Mastodonsaurus fauna locality. Groupings based on (Abbink, 1998; Abbink et al., 2004; Balme, 1995; Hochuli, Vigran, 2010; Kustatscher et al., 2010, 2012; Lindström et al., 2017; Paterson et al., 2017 and the publications cited in these articles)

Ботаническая принадлежность	Таксономический состав	Экогруппы миоспор
Мохообразные	Nevesisporites spp.	Влажные низины, болото
	Polycingulatisporites spp.	
	Taurocusporites sp. A	
Плауновидные	Kraeuselisporites cooksonae	Прибрежные области
	Aratrisporites spp.	Прибрежные области, болото
	Carnisporites spp.	Влажные низины, болото
	Camazonosporites spp.	Речные берега
	Uvaesporites sp.	
Папоротники	?Acanthotriletes ilekensis	Влажные низины
	Apiculatisporites sp.	
	Baculatisporites verus	
	Camptotriletes cerebriformis	
	Concentricisporites sp.	
	Cyclogranisporites sp.	
	Leschikisporites aduncus	
	Marattisporites sp.	
	Polypodiisporites ipsviciensis	
	Punctatisporites sp.	
	Verrucosisporites spp.	
	Zebbrasporites sp.	
	Converrucosisporites spp.	Влажные низины, болото
	Deltoidospora sp.	Сухие низины
	Dictyophyllidites spp.	
	Type Phlebopteris	Прибрежные области
	Duplexisporites spp.	
	Cyclotriletes oligogranifer	Речные берега
	Todisporites spp.	
	Punctatosporites walkomi	Болото

Ботаническая принадлежность	Таксономический состав	Экогруппы миоспор
Членистостебельные	<i>Calamospora</i> spp.	Речные берега, болото
Споры неустановленной ботанической принадлежности	<i>Gordonispora lubrica</i>	?
Птеридоспермы	<i>Falcisporites</i> spp. <i>Sulcatisporites</i> spp. <i>Vitreisporites pallidus</i>	Сухие низины, пойма
Хвойные	<i>Protodiploxypinus</i> spp.	Прибрежные области и мангровые леса для <i>Protodiploxypinus</i> spp.
	<i>Enzonalasporites</i> sp. <i>Ovalipollis</i> spp. <i>Piceapollenites</i> sp. <i>Pinuspollenites</i> sp. <i>Podocarpidites</i> spp. <i>Voltziaceasporites heteromorpha</i> <i>Lueckisporites triassicus</i>	Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побережья
	<i>Minutosaccus</i> spp.	?Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побережья
Хвойные+птеридоспермы	<i>Alisporites</i> spp. <i>Chordasporites</i> spp.	Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побережья
	<i>Platysaccus</i> spp.	Прибрежные области
Цикадовые	<i>Chasmatosporites</i> spp.	Сухие низины
Цикадовые, гинкговые, беннетитовые, птеридоспермы	<i>Cycadopites</i> sp.	Сухие низины
Гнетовидные	<i>Ephedripites</i> sp.	Сухие низины, Прибрежные области
Пыльца неустановленной ботанической принадлежности	<i>Cyclosaccus</i> cf. <i>podocarpoides</i>	?

селяли влажные низины, берега рек и озер, были частью болотных ассоциаций, формировали подлесок лесных массивов. Плауновидные колонизировали берега рек, прибрежные области, влажные низины, заболоченные участки, формировали береговые мангры. Членистостебельные так же были характерны для сильно увлажненных биотопов. Мохообразные обитали повсеместно.

Птеридоспермы были очень пластичной группой и обитали в условиях от пойменных до ксерофильных лесов. Пыльца птеридоспермов в надкраснокаменском ПК была продуктом растений сухих низин и пойм. Пыльцу хвойных продуцировали растения территорий с холмистым рельефом и прибрежных территорий с мангровыми лесами. Цикадовые, беннетитовые, гинкговые населяли существенно увлажненные равнинные территории. Вместе с папоротниками и членистостебельными они являются индикатором гумидных обстановок.

Заключение

Таким образом, палинокомплекс из местонахождения тетрапод группировки *Mastodonsaurus* в надкраснокаменной свите Большесынинской впадины по своему видовому составу в полной мере отвечает комплексам миоспор из отложений

ладинского яруса, датированных фауной аммоноидей, что является дополнительным подтверждением его принадлежности к данному стратиграфическому уровню, а также его самостоятельности для целей широкой межрегиональной корреляции.

Результаты реконструкции состава макрофлоры и условий ее произрастания показали существование в надкраснокаменское время на территории исследований богатой и разнообразной растительности, в которой преобладали элементы увлажненных биотопов. Надкраснокаменная флора могла быть сформирована в пределах обширной равнины с крупными водоемами, развитой речной сетью и холмистым рельефом в условиях очень теплого и влажного климата, что подтверждает выводы В.И. Чалышева об условиях образования надкраснокаменной свиты.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований УрО РАН № 18-5-5-50.

Список миоспор

Споры

- Acanthotriletes ilekensis* Kopytova, 1963
Anapiculatisporites telephorus (Pautsch, 1958) Klaus, 1960
Annulispora cicatricosa (Rogalska, 1954) Morbey, 1975

- Apiculatisporis parvispinosus* (Leschik, 1955) Schulz, 1962
Apiculatisporites sp.
Aratrisporites cf. *fimbriatus* (Klaus, 1960) Playford et Dettmann, 1965
Aratrisporites granulatus (Klaus, 1960) Playford et Dettmann, 1965
Aratrisporites paenulatus Playford et Dettmann, 1965
Aratrisporites parvispinosus (Leschik, 1955) Playford et Dettmann, 1965
Aratrisporites scabratus Klaus, 1960
Aratrisporites spinosus Kopytova, 1963
Aratrisporites sp.
Baculatisporites verus Orłowska-Zwolińska, 1984
Calamospora sp.
Camarosonosporites rudis (Leschik, 1955) Klaus, 1960
Camptotriletes cerebriformis Naumova, 1958
Camptotriletes vermiformis Romanovskaja, 1966
Carnisporites hercynicus Mädlar, 1964
Carnisporites mesosoicus (Klaus, 1960) Mädlar, 1964
cf. *Conbaculatisporites mesosoicus* Klaus, 1960
Concentricisporites sp.
Converrucosisporites cameroni (de Jersey, 1962) Playford et Dettmann, 1965
Converrucosisporites conferteornatus Pautsch, 1971
Converrucosisporites sp.
Cyathidites australis Couper, 1953
Cyclogranisporites sp.
Cyclotriletes oligogranifer Mädlar, 1964
Cycloverrutriletes presselensis Schulz, 1964
Deltoidospora sp.
Densoisporites nejburgii (Schulz, 1964) Balme
Densoisporites sp.
Dictyophyllidites harrisii Couper, 1958
Dictyophyllidites mortoni (de Jersey, 1959) Playford et Dettmann, 1965
Dictyophyllidites sp.
Duplexisporites gyratus Playford et Dettmann, 1965
Duplexisporites problematicus (Couper, 1958) Playford et Dettmann, 1965
Duplexisporites toratus (Weyland et Greifeld, 1953) Playford et Dettmann, 1965
Gordonispora lubrica (Orłowska-Zwolińska, 1972) van der Eem, 1983
Granulatisporites asper (Nilsson, 1958) Playford & Dettmann, 1965
Jerseyaspora punctispinosa Kar, Kieser et Jain, 1972
Kraeuselisporites cooksonae (Klaus, 1960) Dettmann, 1963
Kraeuselisporites cuspidus Balme, 1963
Leptolepodites sp.
Leschikisporites aduncus (Leschik, 1955) Potonié, 1958
Lundbladispora willmottii Balme, 1963
Lycopodiadites rugulatus (Couper, 1955) Schulz, 1967
Marattisporites sp.
Nevesisporites fossulatus Balme, 1970
Nevesisporites limatulus Playford, 1965
Nevesisporites macrogranulatus Romanovskaja, 1979
Nevesisporites pokrovskajae Romanovskaja, 1979
Nevesisporites turgaicus Romanovskaja, 1979
Nevesisporites zonatus Romanovskaja, 1979
Nevesisporites sp.
Osmundacidites senectus Balme, 1963
Polycingulatisporites densatus (de Jersey, 1959) Playford et Dettmann, 1965
Polypodiisporites ipsviciensis (de Jersey, 1962) Playford et Dettmann, 1965
Polypodites cladophleboides Brick, 1958
Punctatisporites punctatus (Maljavkina, 1956) Warjuchina, 1971
Punctatisporites triassicus Schulz, 1964
Punctatosporites walkomi de Jersey, 1962
Retuzotriletes radiatus (Kara-Murza, 1952) Warjuchina, 1971
Taurocusporites sp. A Morbey, 1975
Tigrisporites halleinis Klaus, 1960
Todisporites cinctus (Maljavkina, 1954) Orłowska-Zwolińska, 1971
Todisporites sp.
Trachytriletes sp.
Type *Phlebopteris*
Uvaesporites argenteaeformis (Bolchovitina, 1953) Schulz, 1967
Uvaesporites sp.
Verrucosisporites krempii Mädlar, 1964
Verrucosisporites pseudomorulae Visscher, 1966
Verrucosisporites remyanus Mädlar, 1964
Zebrasporites sp.
- Пыльца**
- Acinctisporites* sp.
Alisporites australis de Jersey, 1962
Alisporites landianus Balme, 1970
Alisporites parvus de Jersey, 1962
Alisporites perlucidus (Pautsch, 1971) Pautsch, 1973
Alisporites sp.
Araucariacites australis Cookson, 1947
Araucariacites sp.
Chasmatosporites hians Nilsson, 1958
Chasmatosporites sp. A sensu Vigran et al., 2014
Chasmatosporites sp.
Chordasporites singulichorda Klaus, 1960
Chordasporites sp.
Cycadopites sp.
Cyclosaccus cf. *podocarpoides* Mädlar, 1964
Enzonalsporites sp.
Ephedripites sp.
Falcisporites stabilis Balme, 1970
Florinites pseudostriatus Kopytova, 1963
Ginkgocycadophytus
Heliosaccus dimorphus Mädlar, 1964
Lueckisporites triassicus Clarke, 1965
Lunatisporites acutus Leschik, 1955
Lunatisporites noviaulensis (Leschik, 1956) Scheuring, 1970
Minutosaccus crenulatus Dolby, 1976
Minutosaccus schizeatus Mädlar, 1964
Ovalipollis pseudoalatus (Thiergart, 1949) Krutzsch, 1955 emend. Schuurman, 1976

Ovalipollis sp.
Paravittatina sp.
Parillinites pauper Scheuring, 1970
Piceapollenites sp.
Pinuspollenites sp.
Platysaccus leschiki Hart, 1960
Platysaccus queenslandi de Jersey, 1962
Platysaccus sp.
Podocarpidites keuperianus (Mädler, 1964) Schuurman, 1977
Podosporites amicus Scheuring, 1970
Protodiploxypinus doubingeri (Klaus, 1964) Warrington 1974
Protodiploxypinus gracilis Scheuring, 1970
Protodiploxypinus sittleri (Klaus, 1964) Scheuring 1970
Protodiploxypinus sp.
Protohaploxypinus sp.
Striatites jacobi Jansonius, 1962
Striatoabietes balmei Klaus, 1964
Striatopodocarpites sp.
Sulcatissporites krauseli Mädler, 1964
Taeniaesporites sp. U Jansonius, 1962
Triadispora crassa Klaus, 1964
Uvaesporites sp.
Vitreisporites pallidus (Ressinger, 1950) Nilsson, 1958
Vittatina sp.
Voltziaceasporites heteromorpha Klaus, 1964
Zebrasporites corneolus (Leschik, 1955) Klaus, 1960
Zebrasporites interscriptus Klaus, 1960
Zebrasporites fimbriatus Klaus, 1960
Zebrasporites kahleri Klaus, 1960
Zebrasporites laevigatus (Schulz, 1962) Schulz, 1967
Zebrasporites sp.

Литература

1. Варюхина Л. М. Споры и пыльца красноцветных и угленосных отложений перми и триаса северо-востока европейской части СССР. Л.: «Наука», Ленинградское отделение, 1971. 159 с.
2. Варюхина Л. М. Палинологическая характеристика гервилиевого горизонта триаса Большесынинской впадины / Геология и полезные ископаемые северо-востока Европейской части СССР (Ежегодник-1973). Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1974. С. 106–110.
3. Голубева Л. П. Комплексы миоспор триасовых отложений стратотипических разрезов Большесынинской впадины Предуралья прогиба // Сборник по вопросам стратиграфии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 87–97. (Тр. Ин-та геол. и геох. УНЦ АН СССР; Вып. 147).
4. Горский В. П. Триасовые отложения северной части Предуралья прогиба. М.-Л.: Гостоптехиздат, 1960. С. 50–59. (Труды ВНИГНИ; Вып. 29).
5. Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. Москва: Наука, 1982. 182 с. (Труды ГИН АН СССР; Вып. 365).
6. Ильина Н. В. Палиностратиграфия среднего триаса Тимано-Североуральского региона. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 230 с.
7. Ильина Н. В., Константинов А. Г. Палиноассоциации ладинских (средний триас) отложений в разрезе мыса Цветкова, Восточный Таймыр, север Средней Сибири // Эволюция жизни на Земле: материалы V Международного симпозиума, 12–16 ноября 2018 г., г. Томск / отв. ред. В.М. Подобина. Томск: Издательский дом Томского государственного университета, 2018. С. 153–155.
8. Казаков А. М., Константинов А. Г., Курушин Н. И. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Триасовая система. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО», 2002. 322 с.
9. Калантар И. З. Новое в стратиграфии триасовых отложений Полярного Предуралья // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 46–61.
10. Круговых В. В., Могучева Н. К. Палино- и флостратиграфия опорного разреза триаса мыса Цветкова на Восточном Таймыре // Геология и геофизика. 2000. Т. 41. № 4. С. 535–550.
11. Методические рекомендации к технике обработки осадочных пород при спорово-пыльцевом анализе. Л.: ВСЕГЕИ, 1986. 77 с.
12. Новиков И. В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М.: Наука, 1994. 140 с. (Труды ПИН РАН; Том 261).
13. Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Ч. 2. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 133 с.
14. Объяснительная записка к стратиграфическим схемам Урала (мезозой, кайнозой). Екатеринбург: ГКП ОАО «Уральская геологосъемочная экспедиция», 1997. 139 с.
15. Чалышев В. И., Варюхина Л. М. Биостратиграфия триаса Печорской области. М.-Л.: Наука, 1966. 156 с.
16. Шишкин М. А., Очев В. Г. Тетраподы как основа расчленения и корреляции континентального триаса Европейской России // Вопросы общей стратиграфической корреляции. Межвузовский сборник научных трудов / ред. В. Г. Очев. Саратов: издательство Саратовского университета, 1999. С. 52–75.
17. Abbink O. A. Palynological investigations in the Jurassic of the North Sea region // LPP Contribution series. 1998. Vol. 8. 192 p.
18. Abbink O. A., Van Kojnenburg-Van Cittert J. H. A., Visscher H. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic – Lower Cretaceous: Concepts and framework // Netherlands Journal of Geosciences. 2004. Vol. 83. No 1. P. 17–31.
19. Balme B. E. Fossil in situ and pollen grains: an annotated catalogue // Review of Palaeobotany and Palynology. 1995. Vol. 87. P. 81–323.
20. Dagens A., Weitschat W. Correlation of the Boreal Triassic // Mitteilungen Geologisch-Paläontologisches Institut Universität Hamburg, 1993. Heft 75. S. 249–256.
21. Hochuli P. A., Vigran J. O. Climate variations in the Boreal Triassic – inferred from palynological records from

the Barents Sea // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. Vol. 290. P. 20–42.

22. Hochuli P. A., Roghi G., Brack P. Palynological zonation and particulate organic matter of the Middle Triassic of the Southern Alps (Seseda and Val Gola-Margon sections, Northern Italy) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2015. Vol. 218. P. 28–47.

23. Ilyina N., Konstantinov A. New biostratigraphic data on Anisian (Middle Triassic) miospores from Cape Tsvetkov section, Northern Middle Siberia, Russia // 2nd International Congress on Stratigraphy STRATI 2015, Graz, 19 – 23 July 2015. Abstracts. Institute of Earth Sciences, Department of Geology and Palaeontology, University of Graz. 2015. Volume 21. P. 174.

24. Kustatscher E., Van Konijnenburg-Van Cittert J. H. A., Roghi G. Macrofloras and palynomorphs as possible proxies for palaeoclimatic and palaeoecological studies: A case study from the Pelsonian (Middle Triassic) of K̄hwiesenkopf/Monte Pra della Vacca (Olang Dolomites, N-Italy) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. Vol. 290. P. 71–80.

25. Kustatscher E., Heunisch C., Van Konijnenburg-Van Cittert J. H. A. Taphonomical implications of the Ladinian megaflora and palynoflora of the Thale (Germany) // *PALAIOS*. 2012. Vol. 27. Issue 11. P. 753–764.

26. Kürschner W. M., Herengreen G. F. W. Triassic palynology of central and northwestern Europe: a review

of palynofloral diversity patterns and biostratigraphic subdivisions // Lucas S.G. (ed.). *The Triassic Timescale*. Geological Society, London, Special Publications, 2010; Vol. 334. P. 263–283.

27. Lindström S., Erlström M., Piasecki S., Nielsen L. H., Mathiesen A. Palynology and terrestrial ecosystem change of the Middle Triassic to lowermost Jurassic succession of the eastern Danish Basin // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2017. Vol. 244. P. 65–95.

28. Ochev V. G., Shishkin M. A. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1989. Vol. 34. No 2. P. 149–173.

29. Paterson N. W., Mangerud G., Mørk A. Late Triassic (early Carnian) palynology of shallow stratigraphical core 7830/5-U-1, offshore Kong Karl Land, Norwegian Arctic // *Palynology*. 2017. Vol. 41, Issue 2. P. 230–254.

30. Vigran J. O., Mangerud G., Mørk A., Bugge T., Weitschat W. Biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Lower and Middle Triassic deposits from the Svalis Dome, Central Barents sea, Norway // *Palynology*. 1998. Vol. 22. P. 89–141.

31. Vigran J. O., Mangerud G., Mørk A., Worsley D., Hochuli P. A. Palynology and geology of the Triassic succession of Svalbard and the Barents Sea. Geological Survey of Norway Special Publication 14. 2014. 270 p.