



Біопошкодження викопних рослин з відкладів білокалітвенської світи (верхня частина башкирського ярусу, карбон) Донецького басейну, Україна

Віталій С. ДЕРНОВ 

Інститут геологічних наук НАН України, вул. Олесь Гончара 556, Київ 01054, Україна

Abstract. Biodamages of terrestrial plants caused mainly by terrestrial arthropods, e.g. millipedes, mites, and insects, were studied from siltstones of the middle part of the Belaya Kalitva Formation (late Bashkirian, Carboniferous) of the southern part of Luhansk Region, eastern Ukraine. The traces studied were assigned to 13 damage types (DT) of the numerical systematics developed by Labandeira et al. (2007): external foliage feeding DTs03, 12, 13, 14, 15, 75, 78, 81, 103; piercing-and-sucking DT46; galling DT146; oviposition DT102 and DT108. All studied biodamages come from sediments of a shallow lake located on a coastal accumulative lowland. Compared to evidence of animal-plant interactions of a more ancient Mospyne Formation, plant biodamages from the Belaya Kalitva Formation have some characteristic features, e.g. the absence of traces of fungi and, generally, a higher frequency of biodamages. As in the Mospyne Formation, the Belaya Kalitva Formation lacks traces of seed feeding.

Keywords: Belaya Kalitva Formation, biodamage, Carboniferous, late Bashkirian, plant-arthropod interaction, Ukraine

Article history. Submitted 17 August 2022. Revised 17 October 2022. Published 31 October 2022

Citation. Dernov V.S. 2022. Fossil plant biodamages from the Belaya Kalitva Formation (upper Bashkirian, Carboniferous) of the Donets Basin, Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 314–328. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.314>

Affiliation. Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55b Oles Honchar Str., Kyiv 01054, Ukraine

Author e-mail: vitalydernov@gmail.com

Вступ

В останні десятиліття в палеонтологічному співтоваристві поживався інтерес до вивчення їхнофосилій (викопних слідів життєдіяльності організмів, у широкому розумінні). Ця обставина пов'язана з великим значенням палеоіхнологічних досліджень для розчленування і кореляції розрізів, для палеоекологічних та палеогеографічних реконструкцій тощо.

Різноманітні сліди життєдіяльності наземних артропод, до яких належать, наприклад, яйцекладки, копроліти, сліди живлення органами рослин та ін., стали об'єктом спеціальних систематичних досліджень лише з початку XXI століття (Labandeira et al., 2007; Iannuzzi, Labandeira, 2008; Vassilenko,

Shcherbakov, 2013; Naugolnykh, 2017; Correia et al., 2020; etc.). Незважаючи на те, що перші описи викопних рослин, пошкоджених комахами, було опубліковано близько півтора століття тому (Brongniart, 1877; White, 1899), їхнє дослідження для пізнання взаємозв'язків двох найголовніших компонентів наземних біоценозів – комах і рослин, почалося порівняно недавно.

Історія дослідження кам'яновугільної флори та рослинності Донбасу нараховує близько 150 років, проте відомостей щодо слідів впливу членистоногих на органи карбонових рослин зазначеного регіону порівняно небагато. У монографії К.Й. Новик (Novik, 1968: pl. XLIX, figs 4, 5) зображено листкові сегменти птеридоспермів *Neuropteris gigantea* Sternberg (= *Paripteris gigantea* (Sternberg) Gothan)

зі слідами поверхневих слідів живлення DT75 за класифікацією, що запропонована в роботі К. Лабандейри зі співавторами (Labandeira et al., 2007). Рештки рослин походять з найвищої частини амвросіївської світи (нижня частина башкирського ярусу) Донецької області України. Дуже схожі пошкодження, що також приурочені до листових сегментів *Paripteris gigantea*, зображено в роботі (Dernov, 2019: fig. 7). Крім того, в колекції автора є такі ж або подібні пошкодження, що походять з молодших (смолянинівська світа верхньої частини башкирського ярусу) відкладів Центрального Донбасу (неопубліковані дані автора).

Н.С. Снігіревська (Snigirevskaya, 1989) повідомила про присутність мікрокополітів у мінералізованих тканинах рослин із середньокам'яновугільних карбонатних конкрецій серед вугільних шарів, що часто називають кол-болами (від *англ.* coal balls – вугільні кулі) (Zaritsky, 1970)). Ці конкреції часто вміщують рештки карбонічних рослин-торфоутворювачів анатомічної збереженості і, з цієї причини, привертають значну увагу палеоботаніків. У повідомленні Н.С. Снігіревської малися на увазі кополіти артропод (ймовірно панцирних кліщів з підряду *Oribatida*), що мешкали в тканинах рослин.

У роботі Н.І. Бояріної (Boyarina, 2007) описано та зображено листові сегменти птеридоспермів *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller (верхній карбон) зі слідами крайових погризів (іхновид *Phagophytichnus ekowskii* van Amerom за біномінальною номенклатурою або ж Damage Type 12 нумерологічної класифікації Конрада Лабандейри та співавторів – Labandeira et al., 2007). У роботі Д.В. Василенка (Vassilenko, 2015) повідомляється про знахідку у верхньобашкирських відкладах Східного Донбасу (район м. Кам'янськ-Шахтинський, Ростовська область, РФ) найдавніших ендоефітних яйцекладок комах та трьох типів біопшкоджень рослин нез'ясованої природи.

У кількох роботах автора (Dernov, 2019a, b; Dernov, Udovychenko, 2019) стисло описано та зображено деякі іхнофосилії артропод, що приурочені до органів рослин. Із моспинської світи описано найдавніші в світі ендоефітні яйцекладки комах (Dernov, 2021b). В іншій роботі (Dernov, 2021a) з цієї ж світи описано крайові погризи, поверхневі проїдання, сліди проколювання та ссання, гали та сліди перфорацій деревини. Попередні результати вивчення біопшкоджень викопних рослин

білокалитвенської світи коротко висвітлено в роботі автора та М.І. Удовиченка (Dernov, Udovychenko, 2021), проте в цій статті вони представлені більш розгорнуто.

Метою цього дослідження є визначення різноманіття слідів взаємодії наземних рослин та членистоногих раннього пенсильванію Донецького басейну, порівняння виявлених біопшкоджень рослин білокалитвенської світи зі слідами взаємодії рослин та артропод із відкладів близького віку Донбасу та інших регіонів світу.

Місцезнаходження

Вивчене відслонення флоронісних порід розташоване на березі Валентинівського ставка (рис. 1), влаштованого в балці Ровенецькій (південна частина м. Ровеньки, Луганська область; 48°04'08"N; 39°22'45"E). Як показали результати історичної розвідки, дане місцезнаходження було відоме дослідникам починаючи, принаймні, з другої половини XIX століття. Відкрив його, судячи з усього, в 1871 р. О.Ф. фон Гелер – колектор, який працював в партії гірничого інженера Л.С. Желтоножкіна, що вела пластову зйомку території сучасного півдня Луганщини в 1864–1870 рр. (Dernov, Udovychenko, 2021). Колекцію решток рослин, зібрану О.Ф. Геллером, вивчив палеоботанік М.Д. Залеський (Zalessky, 1904, 1907a, b).

У 1880 р. В.О. Домгер передав в Гірничий інститут (Санкт-Петербург) невелику колекцію кам'яновугільної флори з Донбасу, в тому числі і з місцезнаходження Ровеньки (Novik et al., 1960). Обробкою її зайнявся І.Ф. Шмальгаузен, але його смерть в 1894 р. не дозволила завершити ці дослідження. У подальшому М.Д. Залеський переглянув визначення, зроблені І.Ф. Шмальгаузенем, і включив результати дослідження колекції Домгера у свою статтю (Zalessky, 1907a).

Палеоботанік та ботанік А.М. Криштофович в 1909 р. колекціонував викопні рослини з відкладів білокалитвенської світи в околицях тодішньої слободи Ровеньки (Stanislavsky, 1985). Тут він, поміж іншим, виявив відбиток листового органу (вайї) птеридосперма *Alethopteris decurrens* (Artis) Zeiller. Значно пізніше цей екземпляр було описано в роботі К.Й. Новик (Novik, 1952: р. 325). Результати вивчення місцезнаходження викопної флори поблизу слободи Ровеньки було узагальнено в роботі

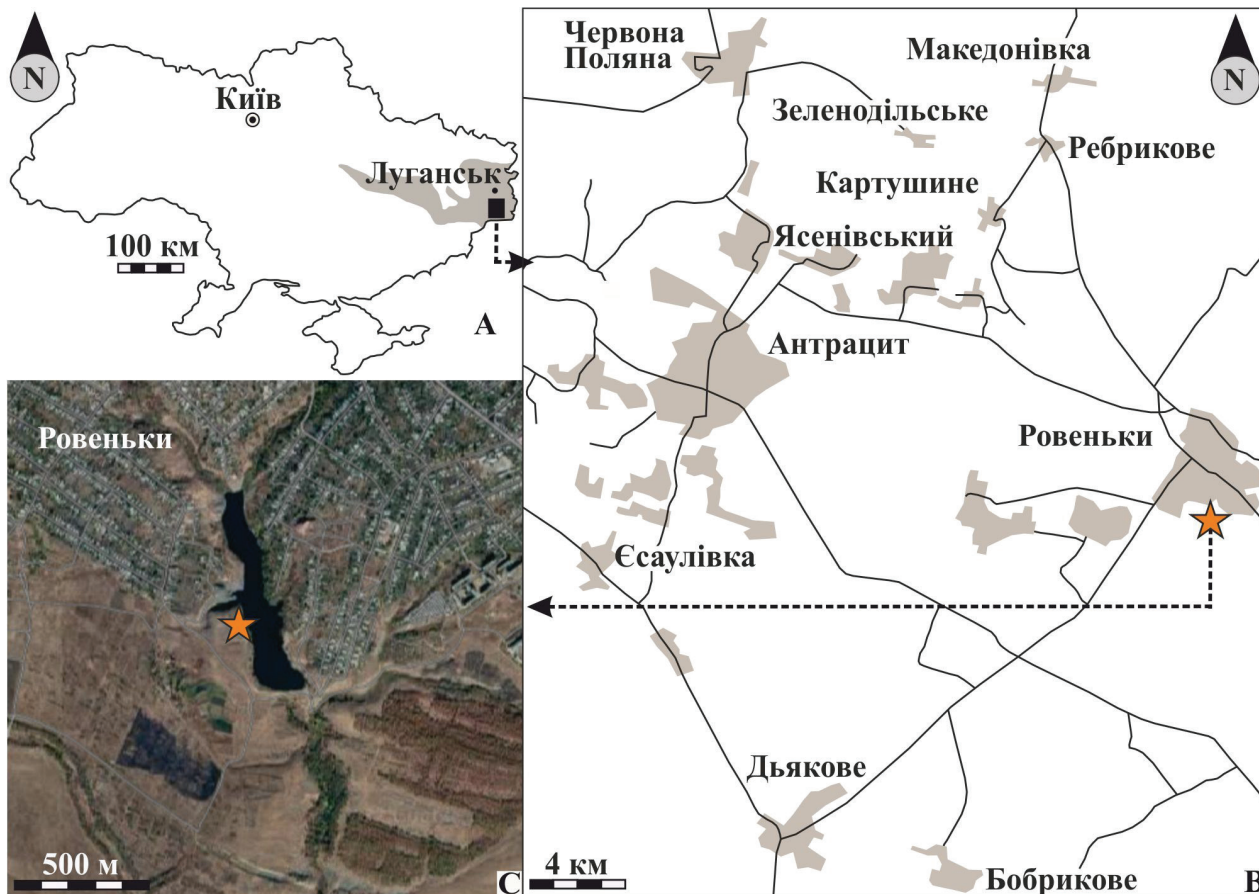


Рис. 1. Географічне розташування місцезнаходження викопної флори Ровеньки
 Fig. 1. Geographic location of the Roven'ky fossil plants site

(Zalessky, Chirkova, 1938); у цій монографії описано викопні рослини приблизно 30 видів.

На превеликий жаль, у подальшому це місцезнаходження було забуто і, ймовірно, вважалося знищеним внаслідок природних процесів або людської діяльності. Лише в 2012 р. до рук М.І. Удовиченка (Луганський національний університет (ЛНУ) імені Тараса Шевченка, Луганськ; з 2014 р. – Старобільськ; з 2022 р. – Полтава) випадково потрапило кілька штуфів з рештками рослин з околиць м. Ровеньки. Ці знахідки привернули увагу, оскільки макрофітофосилії були досить частими та мали порівняно гарну збереженість. До того ж, білокалитвенська світа, на відміну від суміжних смолянинівської та кам'яньської світ, охарактеризована рослинними рештками порівняно погано, оскільки її розріз складено переважно морськими породами. Результати визначення систематично складу викопної

флори з місцезнаходження Ровеньки, її еколого-тафономічний аналіз та стратиграфічне значення представлено в нашій попередній роботі (Dernov, Udovychenko, 2021).

Білокалитвенська світа (C_2^4 або I) представлена поліфаціальною товщею циклічного перешарування аргілітів, алевролітів і пісковиків з тонкими прошарками вапняків і кам'яного вугілля (Nemyrovskaya, Yefimenko, 2013) (рис. 2B). Потужність світи становить 150–650 м. Нижня частина білокалитвенської світи (до підшви вапняку I_2) відповідає макіївському горизонту, а верхня – краснодонському горизонту регіональної стратиграфічної схеми Доно-Дніпровського прогину (Nemyrovskaya, Yefimenko, 2013). Абсолютний вік інтервалу розрізу білокалитвенської світи з вивченим місцезнаходженням рослинних решток складає близько 316,0 млн років (Davydov et al., 2010). Численні рештки фауни (форамініфери,

корали, моховатки, брахіоподи, пеліциподи, гастроподи, цефалоподи, конодони та ін.), а також наземна макро- і палинофлора свідчать про пізньобашкирський вік світи (рис. 2А).

Флороносні породи представлено ясно-сірими та сірувато-зеленими дрібнозернистими алевролітами, товщиною близько 2 м, які підстеляються і перекриваються дрібнозернистими пісковиками (рис. 2С, D). Алевроліти з рештками рослин залягають трохи вище вугільного шару i_2 (рис. 2В).

З даного місцезнаходження визначено таку викопну флору: *Cyperites bicarinatus* Lindley & Hutton, *Lepidodendron* sp., *Lepidostrobophyllum lanceolatum* (Lindley & Hutton) Chaloner, *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Brongniart, *Annularia radiata* (Brongniart) Sternberg, *Asterophyllites charaeformis* (Sternberg) Goepfert, *Calamites* sp., *Calamariophyllum kidstonii* (Zalessky) Hirmer, *Pinnularia cappilacea* Lindley & Hutton, *Sphenophyllum cuneifolium* (Sternberg) Zeiller, *Alethopteris decurrens* (Artis) Sternberg, *Alethopteris urophylla* (Brongniart) Goepfert, *Neuropteris heterophylla* (Brongniart) Sternberg, *Paripteris pseudogigantea* (Potonié) Gothan, *Cyclopteris orbicularis* Brongniart, *Eusphenopteris* sp., *Mariopteris nervosa* (Brongniart) Zeiller та *Samaropsis* sp. (Dernov, Udovychenko, 2021).

У кількісному і систематичному відношеннях домінують рештки сфенопсид та птеридоспермів. Судячи зі стратиграфічного положення вивчених флороносних відкладів, їх треба відносити до зони *Sphenophyllum majus* фітостратиграфічної схеми, що запропонована Н.І. Бояріною (Boyarina, 2016). Структура фітоориктоценозу, ймовірно, свідчить про те, що в прибережній частині басейну, в якому відбувалося поховання рослин, зростали спільноти напівводних сфенопсид. Вглиб суші вони, мабуть, змінювалися на зарості птеридоспермів і, можливо, деревоподібних лікопсид.

Матеріали та методи

Вивчену колекцію решток рослин було зібрано автором і М.І. Удовиченком та А.В. Братішком (ЛНУ імені Тараса Шевченка) в 2011–2013 рр. Вона налічує близько 200 зразків, проте лише близько 25% штафів несуть макрофітофосилії з біопшкодженнями. Викопні рештки представлено лимонітовими фітолеймами (окислений пірит), відбитками вай, кореневих систем, пагонів, спорофілів та ізольованих

сегментів вай птеридоспермів, а також ядрами серцевинних пустот осей деревоподібних сфенопсид та ін. Збереженість макрофітофосилій зазвичай гарна і вони трапляються у вигляді скупчень на поверхнях нашарування сланцеватих алевролітів. Решток тварин у флороносних алевролітах (шари № 2 та 3 – див. рис. 2С) не знайдено; лише в їхній верхній частині присутні вертикальні нірки, діаметром до 5 мм, заповнені тонкозернистим пісковиком.

У процесі досліджень використовувалась традиційна методика опису біопшкоджень рослин (Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018) та їхнє віднесення до типів пошкоджень (Damage Types) нумерологічної парасистематики, запропонованої К. Лабандейрою зі співавторами (Labandeira et al., 2007). Матеріал зберігається в Геологічному музеї Луганського національного університету імені Тараса Шевченка (м. Полтава) під номером GMLNU-3а.

Опис біопшкоджень рослин

Усі біопшкодження тканин рослин наземними артроподами можна віднести до дев'яти функціональних груп (functional feeding groups *sensu* Labandeira, 2006): (1) поверхневі сліди харчування листям (*англ.* external foliage feeding; віконні проїдання, крайові погризи, скелетування та поверхневі проїдання); (2) сліди проколів та ссання (piercing-and-sucking); (3) гали (galling); (4) міни (leaf mining); (5) сліди поїдання насіння (seed predation); (6) яйцекладки (oviposition); (7) сліди перфорації деревини (wood boring); (8) сліди палинофагії (palynivory); (9) поверхневе флюїдне харчування (surface fluid feeding). Тут і далі переклад частини назв категорій дається за даними роботи (Maslova et al., 2016) із деякими змінами автора. Нижче стисло описані біопшкодження рослин з відкладів біокалітвенської світи Донбасу.

1. Поверхневі сліди живлення листям

1.1. Віконні проїдання. Цей тип біопшкоджень зафіксовано на піритовій фітолеймі невизначеної рослини (рис. 4D). Проїдання представлено дрібними, еліпсоїдальними отворами, що сконцентровані у групу з 5–6 слідів на невеликій ділянці, площею близько 750 мм². Розміри довгої осі проїдань коливаються від 1,5 до 7,5 мм; ширина вузької частини складає близько 1 мм. Описані пошкодження можна віднести до віконних проїдань DT03, продуцентами яких, вірогідно, є комахи (Xu et al., 2018). Інший тип віконних проїдань

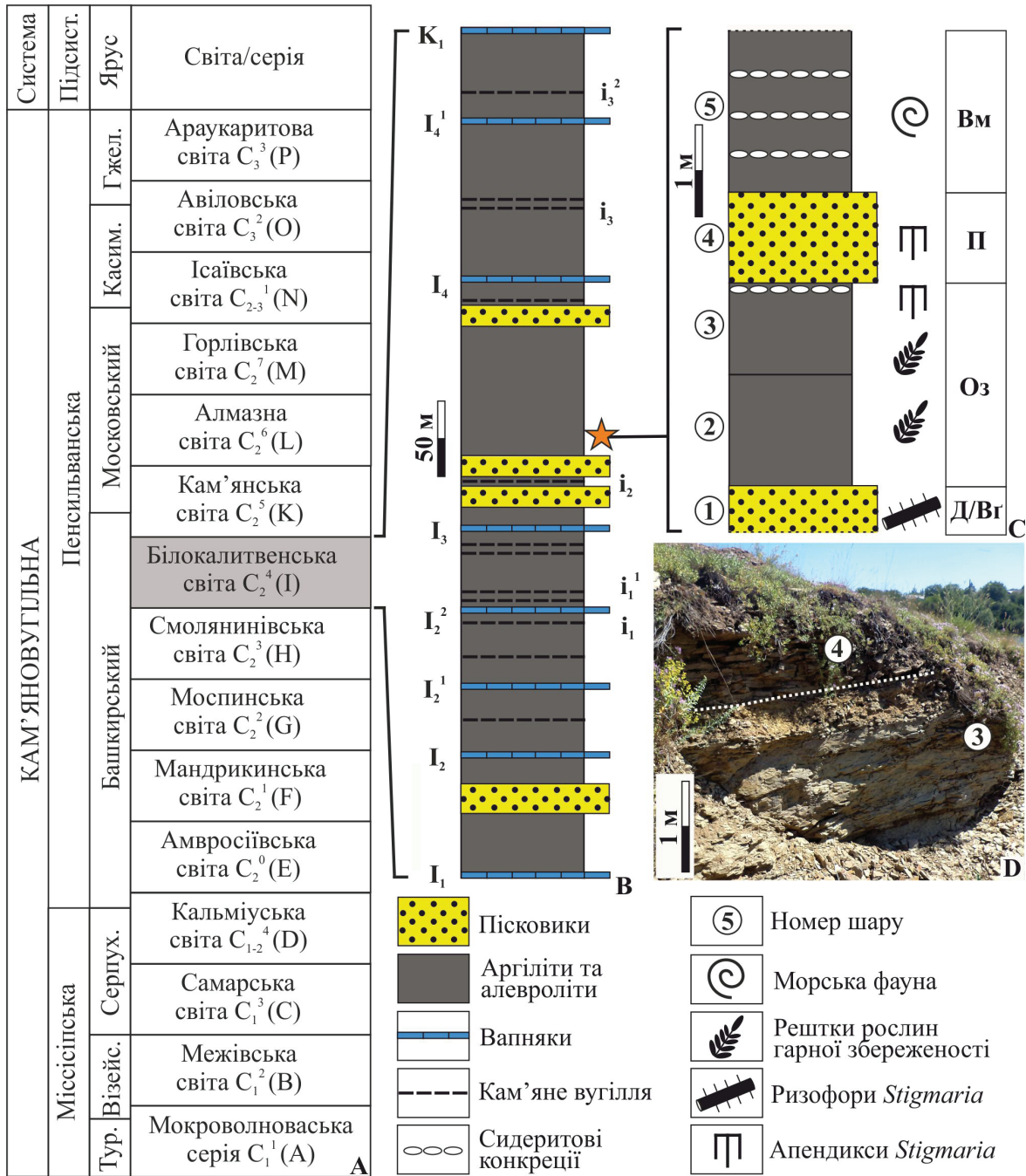


Рис. 2. Стратиграфічне положення білокалітвенської світи (А), стратиграфічне положення місцезнаходження Ровеньки (В), літологічна колонка (С) та зовнішній вид місцезнаходження Ровеньки (D).

Скорочення. А: Візейс. – візейський, Гжел. – гжелський, Касим. – касимовський, Підсист. – підсистема, Серпух. – серпуховський, Тур. – турнейський; С: Вм – відкрито-морські фації, Д – дельтова фація (наземна частина дельти/викопний ґрунт), Оз – озерна фація, П – прибережно-морські фації

Fig. 2. Stratigraphic position of the Belaya Kalitva Formation (A), stratigraphic position of Roven'ky locality (B), lithological column (C), and general view of Roven'ky locality (D).

Abbreviation. A: Візейс. – Viséan, Гжел. – Gzhelian, Касим. – Kasimovian, Підсист. – Subsystem, Серпух. – Serpukhovian, Тур. – Tournaisian; C: Вм – open-marine facies, Д – deltaic facies (paleosol), Оз – lacustrine facies, П – marine coastal facies

(DT78) приурочений, ймовірно, до афлебоїдного листка тригонокарпових птеридоспермів *Cyclopteris orbicularis* Brongniart (рис. 4G). Вони мають вигляд видовжених тоненьких отворів, розташованих відповідно до жилкування листка. Найдавніші сліди віконних проїдань відомі на печіночниках *Metzgeriothallus sharonae* Hernick et al., 2008 із середнього девону штату Нью-Йорк, США (Schachat et al., 2014). У палеозої ці сліди трапляються рідше, ніж крайові погризи (Schachat et al., 2014).

1.2. Крайові погризи. На краях сегментів листків птеридосперма *Neuropteris heterophylla* (рис. 3E, F, H, I та рис. 4B, C) і, значно рідше, на листових сегментах *Mariopteris nervosa* (рис. 4A, та 5A, B) спостерігаються напівкруглі вирізки, інколи досить значної глибини. Одного разу крайові погризи було знайдено на філоїді лікопсиди *Cyperites bicarinatus* (не зображено) та афлебоїдному листку тригонокарпового птеридосперма *Cyclopteris orbicularis* (рис. 3G). Ці пошкодження, згідно до парасистематики Лабандейри та співавторів (Labandeira et al., 2007), належать до типів DTs12, 13, 15 та 81.

Відсутність калусу вздовж краю пошкоджень свідчить про їхнє виникнення вже після опадання вай та листків (Vassilenko, Shcherbakov, 2013). З цієї причини описані пошкодження є слідами детритофагії. Продукентами цих пошкоджень є, мабуть, багатоніжки (Ponomarenko, 2006) та/або комахи (Xu et al., 2018). Найдавніші на сьогоднішній день сліди крайових погризів відомі на печіночниках *Metzgeriothallus sharonae* із середнього девону штату Нью-Йорк (Schachat et al., 2014) та на птеридоспермах *Triphyllopteris austrina* (Etheridge Jr. in Morris, 1975) із серпуховського ярусу (нижній карбон) Австралії (Iannuzzi, Labandeira, 2008). У пенсильванії Єврамерики крайові об'їдання приурочені, як правило, до листових сегментів тригонокарпових птеридоспермів (Schachat et al., 2014).

1.3. Поверхневі проїдання. На фрагментах сегментів вай/листок птеридоспермів *Neuropteris heterophylla* трапляються численні сліди поверхневих об'їдань DT75 (рис. 3A, C, D, J) та DT103 (рис. 5L). Слід зазначити, що всі відомі поверхневі проїдання з карбону Донбасу (Novik, 1968: pl. XLIX, figs 4, 5; Dernov, 2019: fig. 7) приурочені до листових сегментів птеридоспермів *Paripteris gigantea* або *Neuropteris heterophylla*. Можливо, це пов'язано з

великим розміром сегментів і, відповідно, порівняно великою їхньою товщиною, зручною для живлення тканинами рослини.

Поверхнєве харчування листям є базовим та найбільш поширеним типом харчування гексапод, яке набули жвалоносні, гексаподи-детритофаги чи комахи стлової групи у силурійському періоді (Labandeira, 2006, 2007). Названі артроподи харчувалися тканинами стебел та ризоїдів примітивних наземних рослин (Labandeira, 2006, 2007). Пізніше, в пізньому девоні та ранньому міссісіпії, інші клади гексапод перейшли до харчування листям. Наразі найбільш ранніми свідцтвами харчування артропод листям рослин, як зазначалося вище, є пошкодження на листових сегментах птеридоспермів *Triphyllopteris austrina* із серпуховського ярусу Сіднейського басейну в Австралії (Labandeira, 2006, 2007). Ці пошкодження дуже подібні до слідів харчування сучасних прямокрилих (*Orthoptera*) і вони принаймні на 6 млн років давніші за перші достовірні рештки у викопному літописі їхніх потенційних продуцентів (Labandeira, 2006).

Пенсильвансько-тріасовий етап історії розвитку поверхнєвого харчування листям характеризується двома головними тенденціями: прогресуючою спеціалізацією артропод на живленні листовими сегментами птеридоспермів, особливо тригонокарпових родів *Macroneuropteris*, *Alethopteris*, *Odontopteris* та ін. і, в меншій мірі, харчуванні листям (ваями) мараттєвих папоротей (московський вік карбону – рання перм) (Labandeira, 2006, 2007). Другою тенденцією було розширення в пермі спектру систематичних груп рослин, листками та листоподібними органами яких харчувалися артроподи. Серед цих груп присутні цикадофіти, пельгаспермові, глоссоптери, кордаїтові та негератієві; сфенопсиди та лікопсиди значно менше страждали від наслідків харчової поведінки артропод. Найвірогіднішими продуцентами слідів поверхневих пошкоджень є представники рядів *Orthoptera*, *Grylloblattodea*, "*Protoblattodea*" та більшість "*Hypoperlida*", *Caloneurodeae*, *Miomoptera*, а також личинки та дорослі особини жуків підряду *Archostemata* (Labandeira, 2006; Xu et al., 2018).

У ранньому тріасі різноманіття типів поверхнєвого харчування листям, порівняно з пермським періодом, значно скоротилося; їхнє типологічне різноманіття відновилося лише в середині тріасу (Labandeira, 2006).



Рис. 3. Рештки рослин з біопшкодженнями з відкладів білокалітвенської світи. А: крайові погризи DT12 (показані стрілкою) та поверхневі об'їдання DT75 на листових сегментах *Neuropteris* (GMLNU-1/378); В: яйцекладки DT102 на сегменті птеридосперма (с. п.) *Neuropteris* (GMLNU-1/73); С: поверхневі об'їдання DT75 на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/44); D: поверхневі об'їдання DT75 на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/89); Е: крайові погризи DT15 на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/111); F: поверхневі об'їдання DT75 і крайові об'їдання DT81 (показані стрілкою) на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/50); G: крайові погризи DT12 на листі *Cyclopteris orbicularis* (GMLNU-1/64); H: крайові погризи DT12 на с. п. *Neuropteris* (показано стрілками) (GMLNU-1/178); I: крайові погризи DT15 (нижня стрілка) і поверхневі об'їдання DT75 (верхня стрілка) на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/29b); J: поверхневі об'їдання DT75 на с. п. *Neuropteris* (GMLNU-1/44a); K: невизначене біопшкодження (гал – ?) на листі *Cyperites bicarinatus* (GMLNU-1/22b). Масштабні відрізки 10 мм

Fig. 3. Plant remains with biodamages from the Belaya Kalitva Formation. A: margin feeding DT12 (shown by an arrow) and surface feeding DT75 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/378); B: oviposition DT102 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/73); C: surface feeding DT75 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/44); D: surface feeding DT75 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/89); E: margin feeding DT15 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/111); F: surface feeding DT75 and margin feeding DT81 (shown by an arrow) on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/50); G: margin feeding DT12 on the leaf *Cyclopteris orbicularis* (GMLNU-1/64); H: margin feeding DT12 on the pinnule of *Neuropteris* (shown by arrows) (GMLNU-1/178); I: margin feeding DT15 (upper arrow) and surface feeding DT75 (lower arrow) on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/29b); J: surface feeding DT75 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/44a); K: undetermined damage (galling – ?) on the leaf of *Cyperites bicarinatus* (GMLNU-1/22b). Scale bars 10 mm

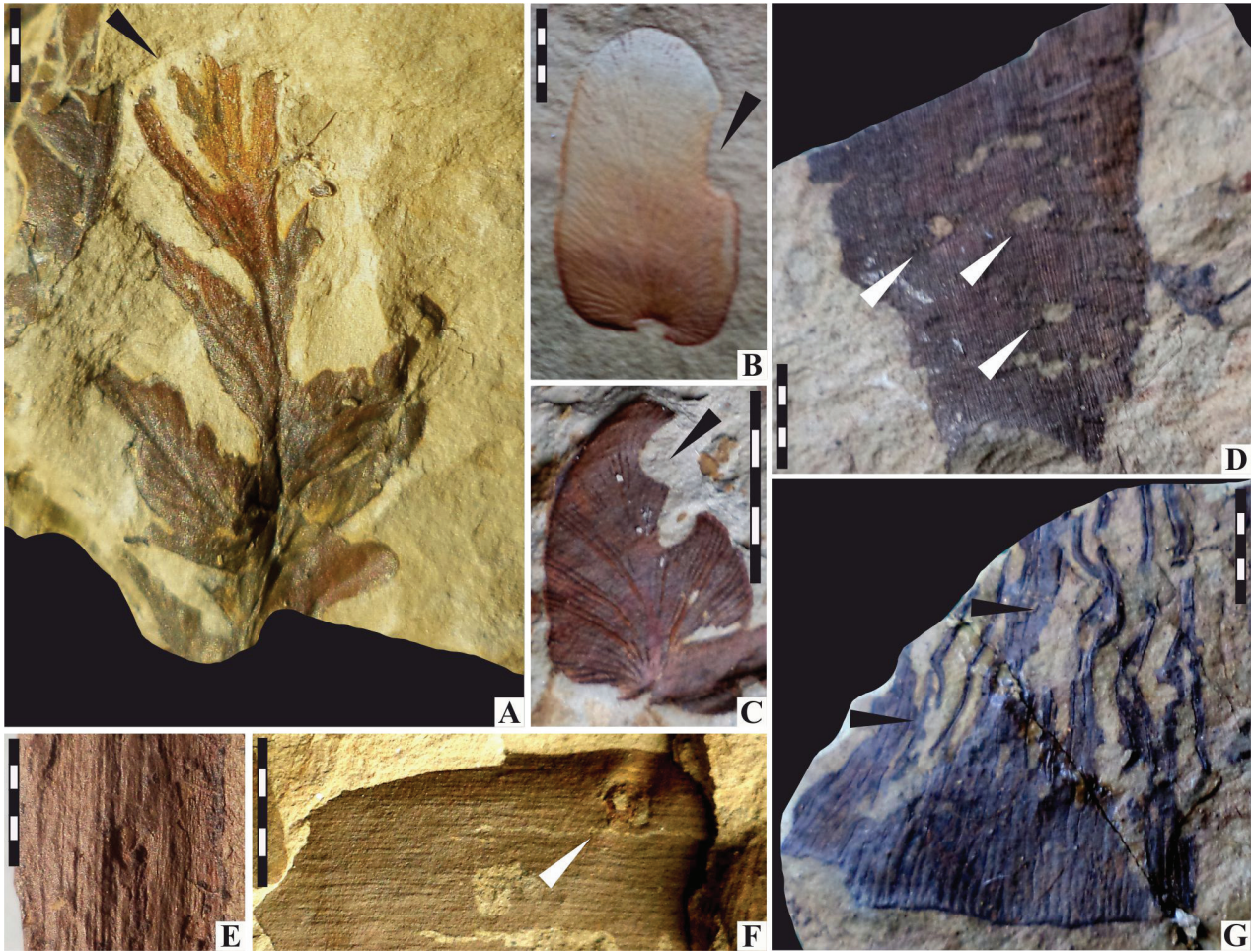


Рис. 4. Рештки рослин з біопшкодженнями з відкладів білокалитвенської світи. А: крайові погризи DT13 на сегменті *Mariopteris nervosa* (GMLNU-1/93a); В: крайові погризи DT12 на сегменті *Neuropteris* (GMLNU-1/103); С: крайові погризи DT13 (показані стрілкою) і поверхневі об'їдання DT75 на сегменті *Neuropteris* (GMLNU-1/109); D: віконні проїдання DT03 на невизначеній рослині (GMLNU-1/182); E, F: невизначені пошкодження, можливо – сліди перфорації рахісів (без номерів); G: віконні проїдання DT78 на листі *Cyclopteris* (GMLNU-1/115). Масштабні відрізки 10 мм

Fig. 4. Plant remains with biodamages from the Belaya Kalitva Formation. A: margin feeding DT13 on the pinnule of *Mariopteris nervosa* (GMLNU-1/93a); B: margin feeding DT12 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/103); C: margin feeding DT13 (shown by an arrow) and surface feeding DT75 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/109); D: hole feeding DT03 (GMLNU-1/182); E, F: wood borings (?) (without number); G: hole feeding DT78 on the leaf of *Cyclopteris* (GMLNU-1/115). Scale bars 10 mm

2. Сліди проколювання та ссання

З вивченого місцезнаходження походять рештки птеридосперму *Mariopteris nervosa* (рис. 5C) на поверхні листового сегменту якого розташований гострий дрібний (діаметр близько 1 мм) горбок округлої форми, який було інтерпретовано як слід проколювання та ссання комахою-фітофагом. У карбоні такими комахами були представники рядів *Palaeodictyopteroidea* (Vassilenko, Shcherbakov, 2013), *Hemipteroidea* (Xu et al., 2018) та *Thysanoptera* (Schachat et al., 2014). Вони харчувалися не лише

вмістом насіння давніх голонасінних (Vassilenko, Shcherbakov, 2013), але, мабуть, і соками рахісів папоротей (Labandeira, Phillips, 1996a), вмістом мікроспор, листків і осей сфенопсид (Correia et al., 2020) та філоїдів деревоподібних лікопсид (Dernov, 2021a).

Проколювання та ссання є майже таким само давнім за походженням, як і поверхневе харчування: воно відоме починаючи з раннього девону (Labandeira, 2006). За даними К. Лабандейри (Labandeira, 1997), у пізньому силурі-тріасі



Рис. 5. Рештки рослин з біопшкодженнями з відкладів білокалітвської світи. А: крайові погризи DT14 (нижня стрілка) та, ймовірно, гал (верхня стрілка) (GMLNU-1/77a) на сегменті *Mariopteris nervosa*; В: крайові погризи DT12 на сегменті *Mariopteris* (GMLNU-1/65); С: сліди проколювання та ссання DT46 на сегменті *Mariopteris* (GMLNU-1/77); D, E: ймовірні гали на *Mariopteris* (GMLNU-1/776 та GMLNU-1/77в, відповідно); F: гал (?) на сегменті *Mariopteris* (GMLNU-1/77г); G: гал DT146 на сегменті *Neuropteris* (GMLNU-1/22a); H: скелетування (?) і поверхневі об'їдання DT103 на сегменті *Neuropteris* (GMLNU-1/136); I, J: гали (?) на *Mariopteris* (GMLNU-1/65a, GMLNU-1/656, відповідно); K: яйцекладка DT108 на поверхні невизначеної рослини (GMLNU-1/76); L: поверхневі об'їдання DT103 на сегменті *Neuropteris* (GMLNU-1/95a); M: гал (?) на поверхні невизначеної рослини (GMLNU-1/93). Масштабні відрізки 10 мм

Fig. 5. Plant remains with biodamages from the Belaya Kalitva Formation. A: margin feeding DT14 (lower arrow) and possible galling (upper arrow) (GMLNU-1/77a) on the pinnule of *Mariopteris nervosa*; B: margin feeding DT12 on the pinnule of *Mariopteris* (GMLNU-1/65); C: piercing and sucking DT46 on the pinnule of *Mariopteris* (GMLNU-1/77); D, E: galling (?) on the pinnules of *Mariopteris* (GMLNU-1/776 and GMLNU-1/77в, respectively); F: galling (?) on the pinnule of *Mariopteris* (GMLNU-1/77г); G: galling DT146 on the pinnules of *Neuropteris* (GMLNU-1/22a); H: skeletonization (?) and surface feeding DT103 on the pinnules of *Neuropteris* (GMLNU-1/136); I, J: galling (?) on the pinnule of *Mariopteris* (GMLNU-1/65a, GMLNU-1/656, respectively); K: oviposition DT108 (GMLNU-1/76); L: surface feeding DT103 on the pinnule of *Neuropteris* (GMLNU-1/95a); M: galling (?) (GMLNU-1/93). Scale bars 10 mm

виділяється три основних модифікації ротових органів, призначених для проколювання та ссання, найдавніша з яких відома з раннього девону і була призначена, ймовірно, для проколювання порівняно м'яких тканин наземних рослин, а також грибів і водоростей. Сліди проколювання цієї модифікації відомі на пагонах *Psilophyton* з емського ярусу (ранній девон) Канади (Banks, Colthart, 1993), а також з кременів пражського ярусу Райні в Шотландії (Kevan et al., 1975).

Другий тип ротових апаратів, що належав палеодіктоптерам, з'явився в пізньому міссісіпії. Ймовірно, конкретним випадком проколювання і ссання є харчування спорами і пилком, який, однак, виділяється в окремий функціональний тип взаємодії комах та рослин – палінофагію (Labandeira, 2006). Проколювання тканин рослин ротовими апаратами другої модифікації здійснювалося на глибину більш ніж 30 мм, хоча основна частина ротових апаратів палеодіктоптер проникала на глибину від кількох міліметрів до 1,5 см. Третя модифікація ротових апаратів, яка конвергентно дуже близька за будовою до другої, з'явилася в ранній пермі і належала напівтвердокрилим (ряд *Hemiptera*) (Labandeira, 2006).

3. Гали

Єдиний зафіксований на вивченому місцезнаходженні тип галів (DT146) приурочений до листкових сегментів птеридосперма *Neuropteris heterophylla* (рис. 5G). Галами називаються патологічні зміни (здебільшого розростання) тканин рослин, спричинені діяльністю комах, кліщів, нематод, грибів, бактерій та вірусів (Labandeira, Phillips, 1996b; Xu et al., 2018). Іншими можливими галами є біопшкодження, що зображено на рис. 3K та рис. 5A (верхня стрілка), D–F, I, J, M.

4. Яйцекладки

На листкових сегментах птеридосперма *Neuropteris heterophylla* та на пагоні невизначеної рослини знайдено яйцекладки DT102 (рис. 3B) та DT108 (рис. 5K), відповідно.

Даних щодо ендодітних яйцекладок кам'яновугільних комах небагато, хоча в останні роки з'явилася низка робіт з описами нових знахідок (Vassilenko, Scherbakov, 2013; Laaß, Hoff, 2014; Vassilenko, 2015; Xu et al., 2018; Dernov, 2021b; etc). У роботі Вайта (White, 1899: pl. III) зображено лист кордаїту з карбону Міссурі (США), що несе ендодітні яйцекладки, які, на жаль, не вдалося віднести до конкретного типу в типології

Лабандейри та співавторів (Labandeira et al., 2007). У статті (Bethoux et al., 2004) з верхньогжельських відкладів Франції описано вельми незвичні ендодітні яйцекладки на осі сфенопсида *Calamites cistii* Brongniart. Потенційними продуцентами яйцекладок, на думку авторів зазначеної роботи, є представники *Paleodictyopteroidea* або *Odonoptera*. У роботі (Vassilenko, Scherbakov, 2013) дається зображення пізньокам'яновугільних ендодітних яйцекладок на листках кордаїтових з Хакасії (Росія), які можна віднести до DT100. Лаасс та Хофф (Laaß, Hoff, 2014) з верхньої частини стефану С (верхи гжельського ярусу) Німеччини описали яйцекладки на листі кордаїту. Пізніше, Лаасс (Laaß, 2017) стисло описав з вестфалу D (= верхи московського ярусу) Німеччини два морфотипи ендодітних яйцекладок. З найвищої частини пенсильванію (верхи гжельського ярусу) Техасу описано 46 типів біопшкоджень рослин, з яких 11 є яйцекладками (Xu et al., 2018). З гжельського ярусу штату Нью-Мексико (США) зображено та коротко описано яйцекладку DT101 (Lucas et al., 2021). З касимовських відкладів місцезнаходження Кінні Брік (англ. Kinney Brick) в штаті Нью-Мексико зображено яйцекладки DT101 (Donovan, Lucas, 2021). З відкладів гжельського ярусу Іспанії описано три типи яйцекладок – DTs67, 100, 102 (Santos et al., 2022).

Автором було описано найдавніші в світі ендодітні яйцекладки комах, що походять з моспінської світи Центрального Донбасу (Dernov, 2021b): DTs76, 100, 101 та 175. У більш молодих відкладах смоляннівської світи також знайдено ендодітні яйцекладки комах, проте їх ще не досліджено (особиста колекція автора). У відкладах місцезнаходження Ровеньки визначено два типи ендодітних яйцекладок – DTs102, 108. Близькі за віком ендодітні яйцекладки описано в роботі Д.В. Василенка (Vassilenko, 2015) з відкладів білокалитвенської світи Східного Донбасу. Знахідки з моспінської, смоляннівської та білокалитвенської світи Донбасу, таким чином, на даний момент є найдавнішими відомими ендодітними яйцекладками комах. Найближчими за віком знахідками є яйцекладки з верхів московського ярусу Німеччини (Laaß, 2017). Зазначимо, що яйцекладки з верхньої частини башкирського ярусу Донбасу давніші за німецькі принаймні на 10 млн років (Dernov, 2021b).

Певні біопшкодження рослин у вивченій колекції не вдалося ідентифікувати. Деякі з них, ймовірно, є слідами перфорації деревини (рис. 4E, F), а також скелетуванням (рис. 5H).

Результати та обговорення

З місцезнаходження біля м. Ровеньки визначено 13 типів біопшкоджень рослин (таблиця 1). При порівнянні встановленої асоціації біопшкоджень з місцезнаходження Ровеньки з дев'ятьма місцезнаходженнями в розрізі моспинської світи (верхня частина башкирського ярусу – див. рис. 2А) (Dernov, 2021a, b) звертають на себе увагу такі особливості:

(1) Незважаючи на те, що біопшкодження рослин моспинської світи походять з 9 місцезнаходжень, а білокалитвенської – всього з одного, кількість типів пошкоджень рослин зазначених світ приблизно рівна. При цьому, з урахуванням точно не визначених типів біопшкоджень з місцезнаходження Ровеньки, їхня загальна кількість дорівнює кількості біопшкоджень з відкладів моспинської світи.

(2) І в білокалитвенській, і в моспинській світах кількісно й типологічно домінують поверхневі сліди харчування. Це спричинено загальним кількісним переважанням цієї функціональної групи в нумерологічній класифікації (Labandeira et al., 2007).

(3) Ендофітні яйцекладки більш часті та різноманітні в моспинській світі; це пояснюється, ймовірно, більшою кількістю місцезнаходжень, які, до того ж, приурочені до відкладів різного фаціального походження: від мілководно-морського до озерного.

(4) Характерною особливістю біопшкоджень рослин обох світ є відсутність слідів харчування насінням. Якщо у випадку з білокалитвенською світою це пояснюється рідкістю знахідок решток

насіння (*Samaropsis*), то причини відсутності цих біопшкоджень серед відкладів моспинської світи поки що не зрозумілі. Слід зазначити, що потенційні продуценти отворів у насінні голонасінних рослин, які інтерпретуються як сліди харчування їхніми соками, – палеодіктіоптери, відомі в карбоні Донбасу (див. нижче). Більш того, їхні рештки знайдено безпосередньо у моспинській світі району досліджень (Dernov, 2019a).

(5) У відкладах білокалитвенської світи відсутні біопшкодження рослин, спричинені грибами.

Як зазначалося вище, головним завданням вивчення слідів взаємодії наземних артропод і рослин є з'ясування особливостей коеволуції цих груп організмів. Проте, співвіднести сліди біопшкоджень з конкретними таксонами артропод дуже складно. Це значною мірою стосується і вивчених біопшкоджень.

Кам'яновугільна ентомофауна Донецького басейну вивчена недостатньо. На даний момент з різних інтервалів розрізу пенсильванію Донбасу відомі поодинокі знахідки решток комах. Найдавнішими з них на сьогодні є відбиток тіла неописаної "бабки" (Dernov, 2016), що походить з морських літографських сланців дяковської серії (віковий аналог моспинської світи, верхня частина башкирського ярусу), а також відбиток крила палеодіктіоптери з моспинської світи (Dernov, 2019a). За нашими зборами Йорг Шнайдер (Фрайберзька гірнична академія, Фрайберг) визначив відбиток крила ?*Orthoptera* indet. (неопубліковані дані автора). Цей матеріал також походить з моспинської світи.

Таблиця 1. Біопшкодження рослин з місцезнаходження Ровеньки (білокалитвенська світа) та дев'яти місцезнаходжень моспинської світи Донбасу (Dernov, 2021a, b)

Table 1. Plant biodamages of the Roven'ky locality (Belaya Kalitva Formation) and nine localities of the Mospyne Formation of the Donets Basin (Dernov, 2021a, b)

Функціональна група	Типи пошкоджень		Потенційні продуценти
	Білокалитвенська світа (ця робота)	Моспинська світа (Dernov, 2021a, b)	
Поверхневі сліди харчування	DTs03, 12, 13, 14, 15, 75, 78, 81, 103	DTs02, 03, 12, 75, 81	Комахи (Xu et al., 2018) та багатоніжки (Ponomarenko, 2006)
Сліди проколювання та ссання	DT46	DT46	<i>Palaeodictyopteroidea</i> , <i>Hemipteroidea</i> (Xu et al., 2018), <i>Thysanoptera</i> (Schachat et al., 2014)
Гали	DT146	DTs117, 122, 127	Комахи або кліщі (Xu et al., 2018)
Яйцекладки	DTs102, 108	DTs76, 100, 101, 175	<i>Odonatoptera</i> , <i>Palaeodictyopteroidea</i> , <i>Dictyoptera</i> , <i>Archaeorthoptera</i> , <i>Hemipteroidea</i> та <i>Orthoptera</i> (Schachat et al., 2014)
Сліди перфорцій у деревині	?	DT143 і ще один не описаний тип перфорцій	Комахи або кліщі (Xu et al., 2018)
Всього	13	15	

Серед відкладів білокалитвенської світи Східного Донбасу (район м. Кам'янськ-Шахтинський, РФ) відоме багате місцезнаходження решток наземних членистоногих, серед яких присутні найдавніші в світі павуки, а також тригонотарбіди та комахи (Selden et al., 2014; Shpinev, 2018).

У розрізі касимовського ярусу Донбасу відоме місцезнаходження Ломоватка, звідки описано комахи *Spilaptera tanaica* Sharov & Sinitshenkova (Sharov, Sinichenkova, 1977) та *Lomovotka udovichenko* Aristov (Aristov, 2015). Цими даними вичерпуються відомості щодо кам'яновугільної ентомофауни Донецького басейну.

Тілесні рештки багатоніжок з карбону Донбасу поки що не описані, хоча їхні рештки відомі з моспинської та смоляннівської світ (колекція автора). Сліди локомоції багатоніжок досить часто трапляються серед відкладів карбону Донбасу (їхнороди *Diplichnites* та *Diplopodichnus*). Це може свідчити про досить значне поширення цих членистоногих у біоценозах сильно зволоженої приморської акумулятивної низини, вкритої заростями дереводних сфеносид та лікопсид, а також птеридоспермів і папоротей. Копроліти кліщів-орібатид у розрізі Донбасу, окрім вже згаданих вище мінералізованих тканин рослин з кол-болів (Snigirevskaaya, 1989), також зафіксовано в петрифікованій деревині голонасінних серед пісковиків араукаритової світи гжельського ярусу Донбасу (неопубліковані дані автора).

Найдавнішими свідченнями взаємодії комах та наземних рослин у викопному літописі відомі з пізнього силуру, у відкладах якого зафіксовано копроліти комах у тканинах рослин (Edwards et al., 1995). Більш прямими свідченнями взаємодії комах і рослин є знахідки зі славнозвісних кременів Райні в Шотландії, де знайдено сліди проколювання та ссання в таломх печіночників.

Викопні сліди живлення органами живих і мертвих рослин наземними артроподами є найбільш вивченим аспектом взаємодії цих організмів (Xu et al., 2018). Найдавніші подібні сліди датуються пізнім силуром – середнім девонем (Edwards et al., 2012; Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018). У цей час артроподи починають освоювати узбережжя палеобасейнів, що омивали Єврамерику, та просуватися вглиб суші (Schachat et al., 2014). Ця подія, чи так звана перша фаза експансії артропод на сушу (Labandeira, 2006), фіксується поверхневими слідами живлення тканинами осей,

спорами та цілими спорангіями, а також слідами від проколювання та перфорації пагонів примітивних наземних рослин (Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018).

Значне розширення трофічних мереж у наземних палеоекосистемах фіксується у візейському віці раннього карбону (Schachat et al., 2014). Цей процес був частиною так званої другої фази колонізації суші артроподами, яка розпочалася в пізньому девоні та тривала до пізньої пермі (Xu et al., 2018). Її тригером, мабуть, була поява та розквіт голонасінних рослин (Labandeira, 2006; Schachat et al., 2014; Xu et al., 2018). Протягом другої фази з'являються майже всі відомі типи взаємодії наземних рослин та інших груп організмів, окрім мін (Schachat et al., 2014; Donovan, Lucas, 2021). Однак, розширення різноманіття взаємодії рослин і наземних артропод затягнулося до серединно-карбонової межі (= межі міссісіпію та пенсильванію), а для окремих типів – до середини пенсильванію (Xu et al., 2018). У відкладах раннього та середнього пенсильванію кількість слідів взаємодії наземних артропод та рослин значно збільшується (Labandeira, 2006; Schachat et al., 2014). Наприклад, у касимовських відкладах Іллінойського басейну США біопшкодження рослин артроподами приурочені переважно до маратгівевих папоротей, а також до тригонокарпових птеридоспермів і меншою мірою до сфеносид та кордаїтових (Schachat et al., 2014).

У цих відкладах, а також близьких за віком і умовами накопичення вугленосних товщах Єврамерики пошкодження рослин наземними артроподами, в основному комахами і кліщами, представлені крайовими погризами листкових сегментів птеридоспермів, слідами від проколів на пагонах, галами на рахісах, перфораціями у стовбурах, а також слідами харчування насінням та спорами (Schachat et al., 2014).

Висновки

Із озерних відкладів у середній частині білокалитвенської світи вивчено біопшкодження наземних рослин, які віднесено до 13 типів. Серед них присутні поверхневі сліди харчування DTs03, 12, 13, 14, 15, 75, 78, 81, 103, сліди проколювання та ссання DT46, гали DT146 та яйцеклади DT102 та DT108. Отримані дані розширюють знання щодо найдавніших ендоефітних яйцекладок комах, а також

свідчать про значне поширення в пізньобашкирських наземних біоценозах Донбасу комах, багатоніжок та кліщів. Порівняно зі слідами взаємодії тварин і рослин більш давньої моспінської світи, біопшкодження рослин з білокалитвенської світи вирізняються деякими характерними особливостями: відсутністю слідів життєдіяльності грибів та більшою частотою знахідок біопшкоджень загалом. Як і в моспінській світі, у білокалитвенській світі відсутні сліди харчування насінням. Проведені дослідження показали значне різноманіття біопшкоджень рослин у поліфасіальному розрізі карбону Донбасу. Тут є унікальна можливість простеження безперервного викопного літопису свідчень взаємодії наземних рослин і артропод.

Подяки

Автор щиро вдячний канд. геол.-мін. наук М.І. Удовиченку та канд. геол. наук А.В. Братішку (ЛНУ імені Тараса Шевченка, Полтава) за допомогу при проведенні досліджень. Автор вдячний анонімним рецензентам, які допомогли покращити якість тексту статті та підвищити її наукове значення.

ORCID

В.С. Дернов:  <https://orcid.org/0000-0002-5873-394X>

Список посилань

- Aristov D.S. 2015. Classification of the order *Eoblattida* (Insecta: Blattellidae) with description of new taxa. *Far Eastern Entomologist*, 301: 1–56.
- Banks H.P., Colthart B.J. 1993. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada. *American Journal of Botany*, 80: 992–1001.
- Boyarina N.I. 2007. *Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine*. Kyiv, pp. 100–104. [Боярина Н.И. 2007. Морфологический анализ листвы и семян *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller из гзельских отложений Донецкого бассейна. *Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України*. Київ, с. 100–104].
- Boyarina N.I. 2016. *Geological Journal*, 1: 21–35. [Боярина Н.И. 2016. Макрофлористические зоны среднего и верхнего карбона (пенсильванской подсистемы) Донецкого бассейна. *Геологический журнал*, 1: 21–35].
- Brongniart C. 1877. Note sur des perforations observes dans deux morceaux de bois fossile. *Annales de la Société Entomologique de France. Série 5*, 7: 215–220. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/34148#page/221/mode/1up>
- Correia P., Bashforth A.R., Šimůnek Z., Cleal C.J., Sá A.A., Labandeira C.C. 2020. The history of herbivory on Sphenophytes: a new Calamitalean with an insect gall from the Upper Pennsylvanian of Portugal and a review of Arthropod herbivory on an ancient lineage. *International Journal of Plant Sciences*, 181(4): 387–418. <https://doi.org/10.1086/707105>
- Davydov V.I., Crowley J.L., Schmitz M.D. 2010. High-precision U-Pb zircon age calibration of the global Carboniferous time scale and Milankovitch band cyclicity in the Donets Basin, eastern Ukraine. *Geochemistry. Geophysics. Geosystems*, 11(1): 1–22. <https://doi.org/10.1029/2009GC002736>
- Dernov V.S. 2016. *Proceedings of the National Museum of Natural History (Kyiv)*, 14: 35–46. [Дернов В.С. 2016. Нові дані щодо палеонтологічної характеристики відкладів дяківської серії (башкирський ярус) Донбасу. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 14: 35–46].
- Dernov V. 2019a. Taphonomy and paleoecology of the fauna and flora from deltaic sandstones of Mospinka Formation (Middle Carboniferous) of the Donets Basin. *GEO&BIO*, 18: 37–63. <https://doi.org/10.15407/gb1805>
- Dernov V.S. 2019b. *Tectonics and Stratigraphy*, 46: 105–115. [Дернов В.С. 2019. К изучению неморской фауны моспинской свиты (средний карбон, Донбасс). *Тектоника і стратиграфія*, 46: 105–115].
- Dernov V. 2021a. *Lethaea rossica*, 23: 32–44. [Дернов В.С. 2021а. Биоповреждения растений из башкирских отложений Донецкого бассейна (Восточная Украина). *Lethaea rossica*, 23: 32–44]. <https://doi.org/10.34756/GEOS.2022.17.38230>
- Dernov V. 2021b. The earliest endophytic oviposition (Early Pennsylvanian, Eastern Ukraine). *Visnyk of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Geology*, 95(4): 16–24. <http://doi.org/10.17721/1728-2713.95.02>
- Dernov V.S., Udovychenko N.I. 2019. *Visnyk of V.N. Karazin Kharkiv National University. Geology. Geography. Ecology*, 51: 67–82. [Дернов В.С., Удовиченко Н.И. 2019. К палеоботанической характеристике моспинской свиты (средний карбон, Донбасс). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Геологія. Географія. Екологія*, 51: 67–82]. <https://doi.org/10.26565/2410-7360-2019-51-05>
- Dernov V.S., Udovychenko M.I. 2021. *Geological Journal (Kyiv)*, 4: 71–89. [Дернов В.С., Удовиченко М.И. 2021. Класичне місцезнаходження викопної флори серед відкладів білокалитвенської світи (верхній башкир, карбон) Донбасу (Україна). *Геологічний журнал*, 4: 71–89]. <https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2021.4.238770>
- Donovan M.P., Lucas S.G. 2021. Insect herbivory on the Late Pennsylvanian Kinney Brick Quarry flora, New Mexico, USA. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 84: 193–207.

- Edwards D., Selden P.A., Axe L. 2012. Selective feeding in an Early Devonian terrestrial ecosystem. *Palaios*, 27: 509–522. <https://doi.org/10.2110/palo.2011.p11-094r>
- Edwards D., Selden P.A., Richardson J.B., Axe L. 1995. Coprolites as evidence for plant-animal interaction in Siluro–Devonian terrestrial ecosystems. *Nature*, 377: 329–331.
- Iannuzzi R., Labandeira C.C. 2008. The oldest record of external foliage feeding and early history of insect folivory. *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 79–94. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[79:TOROE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[79:TOROE]2.0.CO;2)
- Kevan P.G., Chaloner W.G., Savile D.B.P. 1975. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*, 18: 391–417.
- Labandeira C.C. 2006. The four phases of plant–arthropod associations in deep time. *Geologica Acta*, 4: 409–438. <https://doi.org/10.1344/105.000000344>
- Labandeira C.C. 2007. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science*, 14: 259–275. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2007.00152.x>
- Labandeira C.C., Philips T.L. 1996a. Insect fluid feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(2): 157–183.
- Labandeira C.C., Phillips T.L. 1996b. A Carboniferous petiole gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(16): 8470–8474.
- Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R., Marsh F. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, DC. 27 pp. Available at: <http://paleobiology.si.edu/pdfs/insectDamageGuide3.01.pdf> (Accessed 18 July 2022).
- Maslova N.P., Vassilenko D.V., Kodrul T.M. 2016. *Paleontological Journal*, 2: 97–104. [Маслова Н.П., Василенко Д.В., Кодрул Т.М. 2016. Исследование фитопатологии ископаемых растений: новые данные, вопросы классификации. *Палеонтологический журнал*, 2: 97–104]. <https://doi.org/10.7868/S0031031X16020045>
- Naugolnykh S.V. 2017. *Priroda*, 3: 36–46. [Наугольных С.В. 2017. Взаимодействие растений с насекомыми: палеозойская история. *Природа*, 3: 36–46].
- Nemyrovskaya T.I., Yefimenko V.I., 2013. Middle Carboniferous (Lower Pennsylvanian). In: Gozhyk P.F. (Ed.). *Stratigraphy of the Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Vol. 1. Stratigraphy of the Upper Proterozoic, Paleozoic and Mesozoic*. Kyiv, pp. 283–303. [Немировська Т.І., Єфіменко В.І. 2013. Середній карбон (нижній пенсильваній). Гожик П.Ф. (Ред.) *Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України. Т. 1. Стратиграфія верхнього протерозою, палеозою та мезозою України*. Київ, с. 283–303].
- Novik E.O. 1952. *Carboniferous flora of the European part of the USSR*. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 468 pp. [Новик Е.О. 1952. *Каменноугольная флора Европейской части СССР*. Москва: Издательство АН СССР, 468 с.].
- Novik E.O. 1968. *Early Carboniferous flora of the Donets Basin and its Western Extension*. Kyiv: Naukova Dumka, 234 pp. [Новик Е.О. 1968. *Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения*. Киев: Наукова думка, 234 с.].
- Novik E.O., Permyakov V.V., Kovalenko E.E. 1960. *History of geological research in the Donets Basin (1700–1917)*. Kyiv: Publishing House of the Ukrainian SSR Academy of Sciences, 532 pp. [Новик Е.О., Пермяков В.В., Коваленко Е.Е. 1960. История геологических исследований Донецкого каменноугольного бассейна (1700–1917). Киев: Издательство АН УРСР, 532 с.].
- Ponomarenko A.G. 2006. In: *Evolution of the biosphere and biodiversity. To the 70th anniversary of A.Yu. Rozanov*. Moscow: КМК., pp. 257–270. [Пономаренко А.Г. 2006. Эволюция биофитогении. В кн.: *Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова*. Москва: КМК, с. 257–270].
- Santos A., Hernández-Orúe A., Wappler T., Diez J.B. 2022. Plant–insect interactions from the Late Pennsylvanian of the Iberian Peninsula (León, northern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 301, 104658: 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104658>
- Schachat S.R., Labandeira C.C., Gordon J., Chaney D., Levi S., Halthore M.N., Alvarez J. 2014. Plant–insect interactions from Early Permian (Kungurian) Colwell Creek Pond, North-Central Texas: The early spread of herbivory in riparian environments. *International Journal of Plant Sciences*, 175(8): 855–890. <https://doi.org/10.1086/677679>
- Scott A.C., Taylor T.N. 1983. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review*, 49: 259–307.
- Selden P.A., Shcherbakov D.E., Dunlop J.A., Eskov K.Yu. 2014. Arachnids from the Carboniferous of Russia and Ukraine, and the Permian of Kazakhstan. *Paläontologische Zeitschrift*, 88(3): 297–307. <https://doi.org/10.1007/s12542-013-0198-9>
- Sharov A.G., Sinichenkova N.D. 1977. *Paleontological Journal*, 1: 48–63. [Шаров А.Г., Синиченкова Н.Д. 1977. Новые *Palaeodictyoptera* с территории СССР. *Палеонтологический журнал*, 1: 48–63].
- Shpinev E.S. 2018. *Paleontological Journal*, 3: 49–62. [Шпинёв Е.С. 2018. Новые данные о каменноугольных мечехвостах (*Xiphosura*, *Chelicerata*) Донецкого угольного бассейна. *Палеонтологический журнал*, 3: 49–62].
- Snigirevskaya N.S. 1989. *Botanicheskii Zhurnal*, 10: 1442–1450. [Снигиревская Н.С. 1989. *Physostoma elegans* (Luglinopteridales) в угольных почках Донецкого бассейна. *Ботанический журнал*, 10: 1442–1450].
- Stanislavsky F.A. 1985. *Afrikan Nikolaevich Kryshstofovich*. Kyiv: Naukova Dumka, 135 pp. [Станиславский Ф.А. 1985. *Африкан Николаевич Криштофович*. Киев: Наукова думка, 135 с.].
- Vassilenko D.V. 2015. New evidence of plant–insect interactions in the Carboniferous and Permian of Russia

- and Mongolia. In: *XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian (August 11–15, 2015, Kazan, Russia)*. Abstract volume. Kazan, p. 199.
- Vassilenko D.V., Shcherbakov D.Ye. 2013. *Paleobotanicheskiy vremennik. Prilozheniye k zhurnalu "Lethaea rossica"*, 1: 66–69. [Василенко Д.В., Щербаков Д.Е. 2013. На грани между палеоботаникой и палеознтомологией – ископаемые повреждения растений насекомыми. *Палеоботанический временник. Приложение к журналу "Lethaea rossica"*, 1: 66–69].
- White D. 1899. Fossil flora of the Lower coal measures of Missouri. *U.S. Geological Survey*, 37: 1–467.
- Xu Q., Jin J., Labandeira C.C. 2018. Williamson Drive: herbivory from a north-central Texas flora of latest Pennsylvanian age shows discrete component community structure, expansion of piercing and sucking, and plant counterdefenses. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 251: 28–72. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.01.002>
- Zalessky M.D. 1904. Végétaux fossils du terrain carbonifère du basin du Donetz. I. Lycopodiales. *Mémoires du Comité Géologique. Nouvelle série*, 13: 80–126.
- Zalessky M.D. 1907a. *Proceedings of the Geological Committee*, 26(8–10): 351–422. [Материалы по каменноугольной флоре Донецкого бассейна. I. Растительные остатки коллекции В. Домгера. *Известия Геологического комитета*, 26(8–10): 351–422].
- Zalessky M.D. 1907b. *Proceedings of the Geological Committee*, 26(8–10): 423–494. [Материалы по каменноугольной флоре Донецкого бассейна. II. Растительные остатки геологического кабинета Императорского Харьковского университета и Донского музея в Новочеркасске. *Известия Геологического комитета*, 26(8–10): 423–494].
- Zalessky M.D., Chirkova E.F. 1938. *The fossil flora of the Middle section of the Carboniferous deposits in the Donetz Basin*. Moscow; Leningrad, 170 pp. [Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. 1938. *Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна*. Москва; Ленинград: Главная редакция горно-топливной и геолого-разведовательной литературы, 170 с.].
- Zaritsky P.V. 1970. Mineralogy and geochemistry of diagenesis of coal-bearing deposits. Kharkiv, 224 pp. [Зарицкий П.В. 1970. Минералогия и геохимия диагенеза угленосных отложений. Харьков, 224 с.].

Рекомендує до друку С.Л. Мосякін

Дернов В.С. 2022. Біопшкодження викопних рослин з відкладів білокалитвенської світи (верхня частина башкирського ярусу, карбон) Донецького басейну, Україна. *Український ботанічний журнал*, 79(5):314–328.

Інститут геологічних наук НАН України, вул. Олесь Гончара 556, Київ 01054, Україна

Реферат. У статті представлено результати вивчення біопшкоджень викопних рослин із озерних алевролітів, що залягають в середній частині білокалитвенської світи (архангельський під'ярус башкирського ярусу; приблизно 316 млн років тому) південної частини Луганської області. Встановлено 13 типів пошкодження рослин, серед яких: поверхневі сліди харчування DTs03, 12, 13, 14, 15, 75, 78, 81, 103, сліди проколювання та ссання DT46, гали DT146 та яйцеклади DT102 та DT108. Отримані дані показують значне різноманіття та порівняно високу частоту присутності в карбоні Донбасу найдавніших ендоефітних яйцекладок комах, що, ймовірно, належать палеодіктіоптерам та бабкам. Порівняно зі слідами взаємодії тварин та рослин більш давньої моспінської світи, біопшкодження рослин з білокалитвенської світи вирізняються деякими характерними особливостями: відсутністю слідів життєдіяльності грибів та більшою частотою знахідок біопшкоджень загалом. Як і в моспінській світі, в білокалитвенській світі відсутні сліди харчування насінням. Отримані дані свідчать про широке поширення в пізньобашкирських наземних біоценозах Донбасу комах, багатоніжок та кліщів.

Ключові слова: білокалитвенська світа, біопшкодження, верхня частина башкирського ярусу, взаємодія артропод та рослин, карбон, Україна