

Новая интерпретация *Cyclostigma*-подобных лепидофитов из нижнего турне Минусинского бассейна (Южная Сибирь)

Ю.В. Мосейчик¹, А.Н. Филимонов²

¹ Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер. 7
mosseichik@mail.ru

² Национальный исследовательский Томский государственный университет, НИЛ геокарт,
634050 Томск, пр. Ленина 36
aleksandrman88@mail.ru

Посвящается памяти В.А. Ананьева

Обсуждается систематическое положение лепидофитов из быстрянской свиты нижнего турне Минусинского бассейна, которые ранее относились к видам *Cyclostigma kiltorkense* Haughton, *Pseudolepidodendropsis carnegianum* (Heer) Schweitzer и *Lepidodendropsis parvipulvinata* Radczenko.

Растения, определявшиеся как *C. kiltorkense*, выделены в новый таксон *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov. Он близок к *Cyclostigma* Haughton по строению листового рубца, но отличается от него веретенovidным очертанием листовых подушек.

Показано, что оси, описывавшиеся как *P. carnegianum* и *L. parvipulvinata*, могут быть отнесены к ангарскому роду *Angarophloios* S. Meyen, а именно к двум видам: *A. parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov. и *A. tur. leclercqianus* S. Meyen. Структуры коры этих растений, которые ранее принимались за листовые рубцы с рубчиком проводящей ткани, на самом деле являются листовыми подушками с подлистовым пузырем.

Введение

В 1950-х годах в самых низах карбона Минусинского бассейна были обнаружены остатки лепидофитов, напоминающих представителей рода *Cyclostigma* Haughton¹ из пограничных девонско-каменноугольных отложений Западной Европы. Слои, в которых указывались эти остатки, сейчас относят к последовательным быстрянской и алтайской свитам, возраст которых по палинологии

ческим данным определяется как раннетурнейский [Зорин, Петерсон, 1989; Зорин, 1998].

Первые описания и изображения этих растений появились в работах А.Р. Ананьева [1959, 1960; Ананьев А., Еганов, 1957], который отнес их к трем европейским видам: *Cyclostigma kiltorkense* Haughton, *C. wijkianum* (Heer) и *C. carnegianum* (Heer)². Типовой материал первого вида происходит из верхов девона – низов карбона Ирландии, тогда как двух других – из вер-

¹ Как было установлено еще А. Потонье [Potonié, 1901], родовое название *Cyclostigma* до того, как оно было предложено для ископаемых лепидофитов, было уже использовано для наименования по меньшей мере двух родов современных покрытосеменных. В связи с этим предлагалось заменить его на новое – *Jurinodendron* [Doweld, 2001]. Однако в 2011 году на XVIII Международном ботаническом конгрессе было принято решение о консервации названия *Cyclostigma* для остатков ископаемых плауновидных (см. www.iart-taxon.org/nomen/main.php).

² Две последние комбинации, введенные А.Р. Ананьевым, с точки зрения Международного кодекса ботанической номенклатуры [2009], не являются законными, поскольку ни в одной из своих публикаций этот исследователь не дал прямую ссылку на автора и место действительного обнаружения их базисимов. Однако очевидно, что этими базисимами являются соответственно *Lepidodendron wijkianum* Heer и *L. carnegianum* Heer [Heer, 1871].

хов девона о. Медвежий. При этом А.Р. Ананьев отмечал большое сходство остатков, которые он относил к *C. kiltorkense* и *C. wijkianum*, и был склонен объединять их в один вид.

Материал А.Р. Ананьева был собран в Назаровской и Северо-Минусинской впадинах Минусинского бассейна и в настоящее время хранится в Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ТГУ).

В те же годы образцы из низов минусинского карбона попали в руки Г.П. Радченко, который поместил изображение (без описания) одного из растительных остатков из быстрянской свиты в посмертном издании учебника палеоботаники А.Н. Криштофовича [1957] и дал ему новое видовое название – *Cyclostigma asiaticum* Radczenko. Позднее упоминания того же вида, но с другим, более правильным, окончанием – *asiatica*, мы находим в отечественной и французской сводках по ископаемым лепидофитам [Борсук и др., 1963; Chaloner, Vougeau, 1967], где они сопровождаются фотографиями нескольких экземпляров из коллекции Радченко. Формальное описание вида в обоих случаях отсутствует, однако в подписи к изображениям во французском издании указываются такие признаки, как присутствие округлых листовых рубцов, расположенных почти в горизонтальных спиралях, и отсутствие парихн и слепка лигульной ямки. Также отмечается, что остатки нового вида происходят из быстрянской, алтайской и надалтайской (камыштинской) свит, без указания на конкретные местонахождения. К сожалению, название *C. asiatica* не может быть признано валидным, поскольку оно не было действительно обнародовано³.

В 1960 году на материале из Назаровской, Северо-Минусинской и Южно-Минусинской впадин Г.П. Радченко [1960] опубликовал (уже с соблюдением всех формальностей) описание еще одного нового вида лепидофитов из того же стратиграфического интервала – *Lepidodendropsis parvipulvinata* Radczenko. Кроме того, он отметил, что этот вид присутствует в хербесской свите Тувинской впадины, хотя подтверждающих это изображений не привел.

³ Согласно требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры [2009], для того чтобы быть действительно обнародованным, название нового вида должно сопровождаться описанием или диагнозом, а с 1958 года также должен быть указан голотип. Ни в одной из упомянутых публикаций о *C. asiatica* эти условия не соблюдены.

Типовой материал *Lepidodendropsis parvipulvinata* в настоящее время хранится в ЦНИГР музее (Санкт-Петербург). Место хранения остатков, которых Радченко выделял в вид *Cyclostigma asiatica*, неизвестно.

Позднее В.А. Ананьев [1974, 1979] провел дополнительные сборы ископаемых лепидофитов из нижнекаменноугольных отложений Назаровской и Северо-Минусинской впадин (ныне хранятся в Палеонтологическом музее ТГУ), переизучил материалы Г.П. Радченко и А.Р. Ананьева и пришел к выводу о том, что оси, которые выделялись в новые виды *C. asiatica* и *L. parvipulvinata*, идентичны тем, которые А.Р. Ананьев отнес соответственно к *C. kiltorkense* (*C. wijkianum*) и *C. carneggianum*. Кроме того, он отметил, что остатки, относимые к этим видам, в Минусинском бассейне встречаются только в быстрянской и алтайской свитах.

Так же В.А. Ананьев учел результаты исследований Г.И. Швайцера [Schweitzer, 1969], который переизучил девонскую флору о. Медвежий и выделил *C. carneggianum* в самостоятельный род, введя новую комбинацию – *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (Heer) Schweitzer.

Таким образом, виды Радченко были «закрыты», и в дальнейших работах о флоре быстрянской и алтайской свит Минусинского бассейна упоминались только *C. kiltorkense* и *P. carneggianum*.

В то же время С.В. Мейен высказывал сомнения в правильности такой идентификации обсуждаемых остатков. В сводке по стратиграфии карбона Ангариды, над которой он работал незадолго до своей кончины и опубликованной только через 9 лет после его смерти [Meуen et al., 1996], он отмечал, что, возможно, остатки первого типа следует выделить в новый вид рода *Cyclostigma*, а второго типа – переписать в качестве нового рода, близкого к эндемичному ангарскому роду *Angarophloios* S. Meуen.

К сожалению, из-за своей безвременной кончины С.В. Мейен не смог развернуто обосновать свою точку зрения. И все-таки у нас есть возможность познакомиться поближе с его представлениями. Среди материалов С.В. Мейена, хранящихся в Геологическом институте РАН (ГИН РАН, Москва), нами обнаружена коробка с образцами, несущими отпечатки лепидофитов обоих типов и, судя по маркировке, собранными А.Р. Ананьевым и М.И. Грайзером в Назаровской впадине (Ужурское местонахождение). На крышке коробки имеется рисунок, сделанный

рукой Мейена, со схемой строения оснований листьев у остатков, относимых В.А. Ананьевым к *Pseudolepidodendropsis carneggianum*. Судя по этой зарисовке (см. рис. 5), образования на осях этих растений, которые все предыдущие исследователи принимали за листовые рубцы, Мейен интерпретировал как листовые подушки с под листовым пузырем.

Последняя по времени работа, где описываются обсуждаемые плауновидные, принадлежит перу В.Т. Зорина [1998], который присоединился к мнению В.А. Ананьева о систематическом положении этих растений. К числу заслуг Зорина можно отнести открытие в быстрианской свите Назаровской впадины ризофоров лепидофитов, которые он определил как *Stigmaria* (?) sp. и предположил, что они принадлежали растениям с осями типа *C. kiltorkense*. Кроме того, он уточнил стратиграфическое распространение обсуждаемых растений: по его данным, они не проходят выше середины алтайской свиты.

Где сейчас хранятся оригиналы к монографии В.Т. Зорина, неясно. Возможно, они находятся в обширной, но не инвентаризированной коллекции растительных остатков, собранной Зориным в Минусинском бассейне и переданной его вдовой в фонды ВСЕГЕИ (Санкт-Петербург)⁴.

Местонахождения

Изученные остатки представлены отпечатками и слепками осей растений и происходят из следующих местонахождений (рис. 1, 2).

Оськин Ключ. Разрез, к которому приурочено местонахождение растений, описан М.И. Грайзером в 1966 году. Он был расположен в Северо-Минусинской впадине, на правом берегу р. Енисей в 5 км ниже с. Кома, от устья ручья Оськин Ключ и далее вниз по реке (Новосёловский р-н Красноярского кр.). Ныне значительная часть разреза затоплена водами Красноярского водохранилища (залив Оськин). Согласно данным Грайзера (см. [Ананьев В., 1979]), нижняя часть карбона в данном месте представлена следующими отложениями. На красноцветных образованиях тубинской свиты верхнего девона залегают (снизу вверх):

Предпринятое нами переизучение *Cyclostigma*-подобных остатков из коллекций Палеонтологического музея ТГУ, ЦНИГР музея и ГИН РАН подтвердило правоту С.В. Мейена в том, что обсуждаемые лепидофиты не следует относить к европейским видам *Cyclostigma kiltorkense* и *Pseudolepidodendropsis carneggianum*. Это, несомненно, два самостоятельных вида. Кроме того, реконструкция листовых подушек осей второго типа, предложенная Мейеном, также оказалась совершенно верной.

Однако, вопреки мнению Мейена, который считал, что первый вид следует оставить в составе *Cyclostigma*, а второй – выделить в качестве нового рода, мы поступаем иначе: для первого выделяем новый род – *Uzhurodendron*, а второй помещаем в *Angarophloios*. Это таксономическое решение обосновывается ниже. При этом, следуя правилу приоритета, мы оставляем видовые эпитеты, предложенные Г.П. Радченко. Таким образом, мы получаем две новые комбинации: *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov. и *Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov.

Кроме того, в переизученных коллекциях нами были обнаружены остатки еще одного типа осей, которые ниже описываются как *Angarophloios* typ. *leclercqianus* S. Meyen.

1. Серые и желтовато-серые мелко-среднезернистые массивные кварцевые песчаники с регенерационным кварц-полевошпатом и кальцитовым цементом и алевролитовой примесью. Мощность 3 м.

2. Зеленые плитчатые туффиты с гладким раковистым изломом, не сохранившие пепловую структуру. Мощность 4,5 м.

3. Желтовато- и зеленовато-серые, средне-мелкозернистые, косослоистые, иногда плитчатые кварцевые песчаники с кварцевым регенерационным цементом. Мощность 13 м.

4. Чередование туфов и туффитов. Встречен прослой доломитов. Туффиты голубовато- и желтовато-зеленые, альбитизированные, иногда хлоритизированные, с примесью доломита и пирита (последний замещается гематитом), плитчатые. Туфы темно-серые и серые, альбитизированные, иногда с примесью кальцита и доломита, тонкослоистые, плитчатые, с остатками рыб *Acanthodes lopatini* Rohon и *Ganolepis gracilis* Woodw. Мощность 5 м. Во многих работах эта часть разреза упоминается под наименованием «изыкчульский рыбный горизонт».

⁴ Во «Введении» к монографии В.Т. Зорина [1998] сообщается, что оригиналы к ней хранятся в Горном музее Санкт-Петербургского Горного университета, однако, как сообщила нам хранитель музея М.Н. Рахманина, материалы Зорина в музей не поступали.

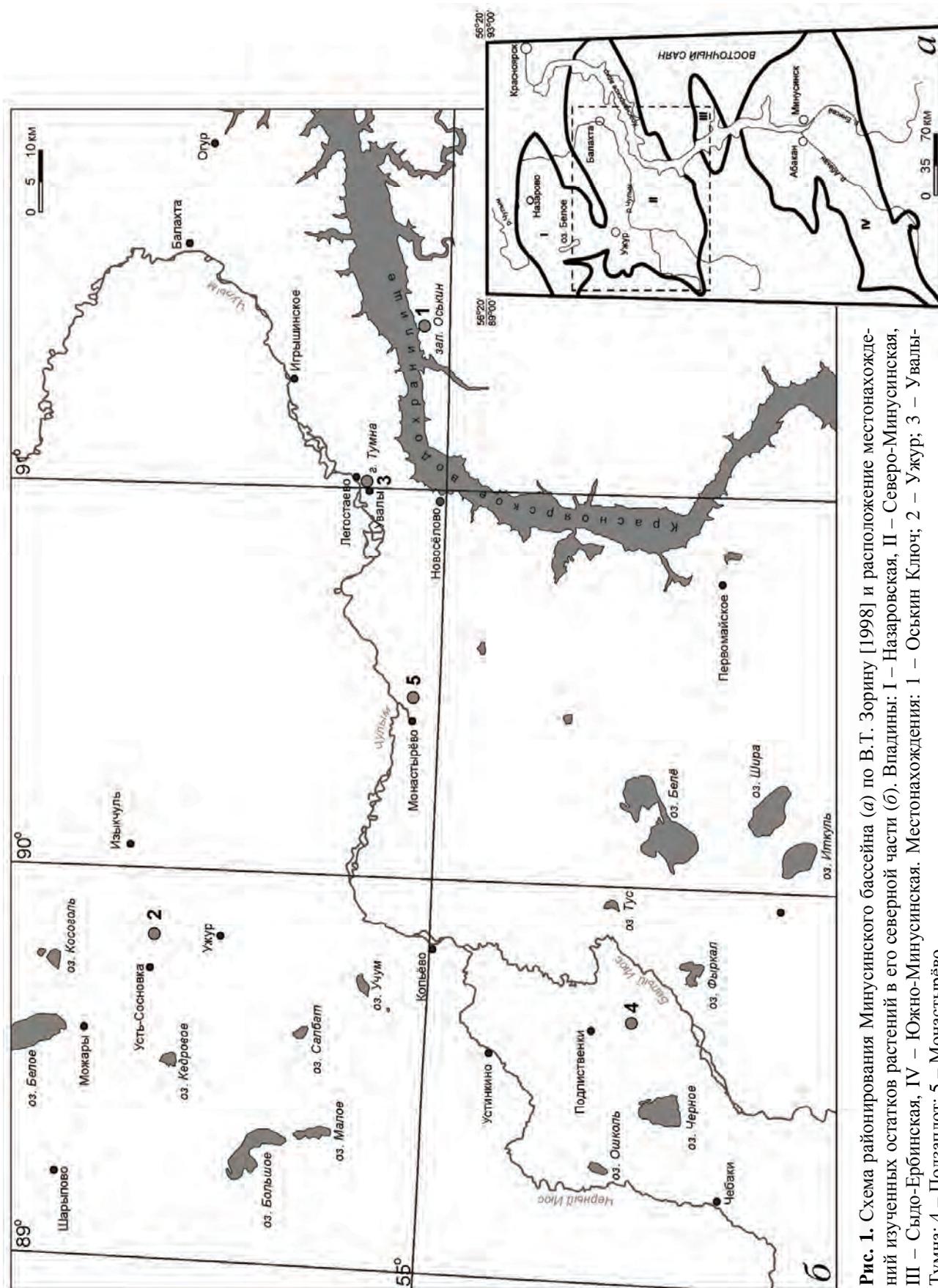


Рис. 1. Схема районирования Минусинского бассейна (а) по В.Т. Зорину [1998] и расположение местонахождений изученных остатков растений в его северной части (б). Впадины: I – Назаровская, II – Северо-Минусинская, III – Сыдо-Ербинская, IV – Южно-Минусинская. Местонахождения: 1 – Оськин Ключ; 2 – Ужур; 3 – Увалы-Тумна; 4 – Подзаплат; 5 – Монастырёво

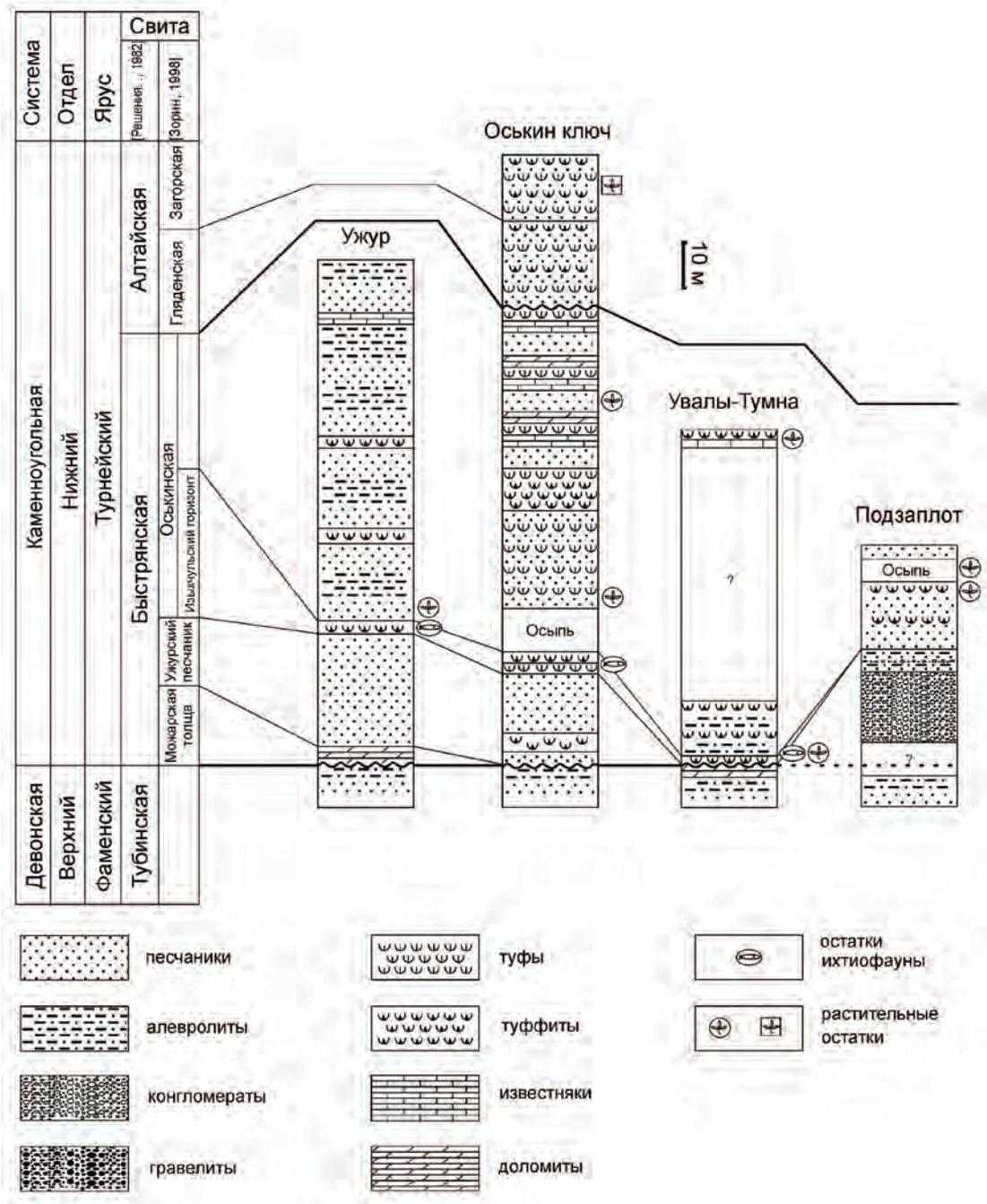


Рис. 2. Корреляция разрезов нижнетурнейских отложений, из которых происходят изученные остатки растений

5. Перерыв в обнажении – 9 м. Наблюдается осыпь светлых, часто крапчатых туфов.

6. Чередование песчаников и туфов. Песчаники темные и серые, полимиктовые, с кварцполевошпатовым, хлоритовым и кальцитовым цементом, мелко-среднезернистые, с многочисленными остатками растений. Туфы светло-зеленые, желтовато-серые, серые, хлоритизированные, массивные, толстоплитчатые. Мощность 21 м.

7. Туффиты, верх по разрезу переходящие в туфы. Мощность 9 м.

8. Чередование туфов, доломитов, известняков и песчаников с остатками растений. Мощность 36 м.

В коллекции, собранной М.И. Грайзером в слоях 6 и 8 и хранящейся в ТГУ, нами определены *Uzhurodendron asiaticum*. Кроме того, из этих слоев В.А. Ананьев [1979] указывал *Pseudolepidodendropsis carneggianum*.

9. Чередование песчаников, туфов и туффитов. Песчаники преобладают в нижней части пачки, туфы и туффиты – в верхней. Песчаники желтые и серые, аркозовые, с кальцитовым и регенерационным кварц-полевошпатовым цементом, среднезернистые. Туффиты зеленые, полосчатые, окремненные. Мощность 22 м.

10. Туфы и туффиты с резко подчиненными прослоями песчаников. Мощность 43 м. Содержат остатки растений *Pseudolepidodendron igrischense* (A. Ananiev) V. Ananiev, *Sphenophyllum* sp., *Adiantites spectabilis* Read (определения В.А. Ананьева) и рыб *Strepsodus siberiacus* Chab.

Слои 1–5 М.И. Грайзером были отнесены к быстрианской свите, слои 6–8 – к алтайской, а слои 9–10 – к камыштинской.

Позднее при переработке стратиграфической схемы нижнего карбона Минусинского прогиба В.Т. Зорин [1998] предложил в северной его части (в Назаровской и Северо-Минусинской впадинах) выделить самостоятельные местные стратоны. В частности, в интервале, соответствующем быстрианской свите южной части прогиба, в северном субрегионе он выделил (снизу вверх): «можарскую толщу» (присутствует только в Назаровской впадине), «ужурский песчаник» (обнаружен только на западе Назаровской и Южно-Минусинской впадин) и «оськинскую свиту», а в интервале, соответствующем алтайской свите, – «гляденскую свиту» и «загорскую свиту». К сожалению, эта схема так и не была официально принята.

По всей видимости, в соответствии со схемой В.Т. Зорина, слои 1–3 этого разреза следует относить к «ужурскому песчанику», слои 4–8 – к «оськинской свите», слой 9 – к «гляденской свите», слой 10 – к «загорской свите».

Таким образом, интересующая нас флора относится к аналогу верхней части быстрианской свиты – «оськинской свите», а не к уровню алтайской свиты, как полагали М.И. Грайзер и В.А. Ананьев [1979].

Ужур. Местонахождение было открыто в 1953 году Э.А. Егановым в южной части Назаровской впадины. Оно находится в 3,5 км восточнее д. Усть-Сосновка, в 6 км севернее ж.-д. ст. Ужур (Ужурский р-н Красноярского кр.). Согласно данным А.Р. Ананьева и Э.А. Еганова [1957], флороносные отложения приурочены к быстрианской свите, которая залегает на красноцветных терригенных породах тубинской свиты

верхнего девона. В составе быстрианской свиты здесь снизу вверх выделяются:

1. Зеленоцветные доломиты. Мощность 3–4 м. Вероятно, эти породы относятся к «можарской толще» В.Т. Зорина [1998].

2. Желто-серые массивные косослоистые песчаники. Мощность 20–30 м. Этот интервал разреза известен как «ужурский песчаник» [Зорин, 1998].

3. Серые кремнисто-глинистые тонкослоистые туффиты, содержащие остатки ихтиофауны *Acanthodes lopatini* Rohon, *Ganolepis gracilis* Woodw., *Gyrolepidotus schmidtii* Rohon (определения Д.В. Обручева) – «изыкчульский рыбный горизонт». Мощность 2–3 м.

4. Толща преимущественно желтовато- и зеленовато-серых песчаников и алевролитов с отдельными прослоями известняков и туффитов. Мощность 70–80 м. Флороносный горизонт приурочен к нижней части данного интервала. При пересмотре коллекций ископаемых растений из этого горизонта, хранящихся в ТГУ и ГИН РАН, нами установлены плауновидные *Uzhurodendron asiaticum* и *Angarophloios parvipulvinatus*. Также в коллекциях присутствуют остатки членисто-стебельных, которые А.Р. Ананьев [1959; Ананьев А., Еганов, 1957] определил как *Sphenophyllum subtenerimum* Nathorst.

В соответствии со схемой В.Т. Зорина [1998], слои 3–4, вероятно, следует относить к «оськинской свите».

Увалы-Тумна (Легостаевское). Местонахождение расположено в Северо-Минусинской впадине и представлено двумя выходами горных пород на правом берегу р. Чулым (Новоселовский р-н Красноярского кр.). Первый из них расположен в овраге, в 350 м от восточной окраины с. Увалы, второй – восточнее, в карьере на западном склоне г. Тумна. В 1970 году В.А. Ананьевым [1974, 1979] был составлен сводный разрез, обнажающихся здесь пород (снизу вверх):

1. Красноцветные алевролиты, песчаники, мергели с прослоями конгломеративных и брекчиевидных известняков. Мощность >2 м.

2. Синевато-серые, комковатые, алевролитистые и песчаные доломиты с тонкими прослоями (до 0,1 м) зеленовато-серых песчаников. Мощность 4 м.

3. Темно-серые тонкоплитчатые туффиты, содержащие обильные остатки ихтиофауны, в которой определены *Acanthodes lopatini* Rohon,

Ganolepis gracilis Woodw., *Strepsodus siberiacus* Chab. («изыкчульский рыбный горизонт»). Мощность 0,8 м. В слое обнаружены единичные остатки лепидофитов плохой сохранности, которые определялись как *Cyclostigma kiltorkense* и *Pseudolepidodendropsis carneggianum*, а также фрагменты папоротниковидной листвы, отнесенные к *Archaeopteris halliana* (Goeppert) Dawson (см. [Ананьев В., 1979]).

4. Желтовато-серые алевролиты с прослоями (до 0,18 м) аргиллитов, мергелей и фарфоровидных туффитов. Мощность 12 м.

Выше в интервале 50–60 м коренных выходов не установлено.

5. Серые известняки, которые перекрываются светло- и желтовато-серыми туффитами с остатками лепидофитов. Мощность >2 м. При просмотре коллекций из этого горизонта, хранящихся в ТГУ, нами установлены виды *Uzhurodendron asiaticum*, *Angarophloios parvipulvinatus*, *A. tur. leclercqianus*.

Слой 1 В.А. Ананьев отнес к тубинской свите верхнего девона, а слои 2–5 – к быстрянской свите. Однако, по В.Т. Зорину [1998], в этом районе карбон начинается с «изыкчульского рыбного горизонта», поэтому слой 2, возможно, следует относить к верхнему девону.

Подзаплот. Местонахождение открыто в 1971 году В.А. Ананьевым в Северо-Минусинской впадине, в 8,4 км южнее д. Подзаплот (ныне д. Подлиственки, Орджоникидзевский р-н Республики Хакасия). Здесь на южном склоне отдельно стоящей сопки, согласно В.А. Ананьеву [1979], вскрываются следующие породы (снизу вверх):

1. Красноцветные алевролиты. Мощность >5 м.

Задреновано 10–12 м.

2. Серые и желтовато-серые мелкообломочные конгломераты. Мощность 14–15 м.

3. Переслаивание серых и желтовато-серых песчаников, алевролитов, аргиллитов, конгломератов. Мощность 2,5–3 м.

4. Серые и желтовато-серые песчаники с редкими маломощными прослоями туффитов. Мощность 13–14 м. В верхней части слоя В.А. Ананьевым обнаружены редкие остатки лепидофитов, которые мы отнесли к *Angarophloios tur. leclercqianus*.

5. Красноватые песчаники. Мощность >7 м. Контакт с нижележащим слоем закрыт осypью этих же песчаников, в которых обнаружены остатки лепидофитов, которые при пересмотре сборов В.А. Ананьева, были отнесены нами к *Uzhurodendron asiaticum*.

В.А. Ананьев [1979] отнес слой 1 к верхнедевонской тубинской свите, слои 2–4 – к быстрянской свите, а слой 5 – к алтайской. Позднее В.Т. Зорин [1998, с. 104] посчитал, что оба флороносных уровня в этом разрезе (сл. 4 и 5) следует относить к «оськинской свите», то есть к верхней части быстрянской свиты. Слои 2–3, возможно, относятся к «ужурскому песчанику».

Монастырёво. По сведениям Г.П. Радченко [1960], местонахождение находится в Северо-Минусинской впадине, в 4,4 км к востоку от д. Монастырёво (Орджоникидзевский р-н Республики Хакасия). Описание разреза не опубликовано, но, по мнению Радченко, обнаруженные в нем в 1952 году Б.Н. Красильниковым растительные остатки, происходят из отложений алтайской свиты. Позднее В.Т. Зорин [1998, с. 106], указывал, что флороносные отложения этого разреза следует относить к более древнему стратиграфическому интервалу – «оськинской свите», то есть к верхней части быстрянской свиты.

Из этого местонахождения известен всего один образец с отпечатком растения, которое мы отнесли к *Angarophloios parvipulvinatus*. Этот же остаток является голотипом упомянутого вида.

Систематическое описание

Изучение и зарисовка растительных остатков проводились под бинокулярными микроскопами МБС-9 и МБС-10. При этом использовался окуляр с сеткой. Фотографирование осуществлялось с помощью цифровых фотоаппаратов Nikon Coolpix 5700, Sony NEX-5N и Sony D5803. Из специальных методов исследования использовались только механическое препарирование при помощи молотка и стальных игл.

Отдел Pteridophyta Класс Lycopodiopsida

Род *Uzhurodendron* gen. nov.

Название рода от наименования ж.-д. ст. *Ужур* в Красноярском крае, вблизи которой были обнаружены остатки представителей типового вида, и от гр. *δένδρον* – дерево.

Типовой вид – *Uzhurodendron asiaticum* sp. nov.; Минусинский бассейн; турнейский ярус.

Type species – *Uzhurodendron asiaticum* sp. nov.; Minusinsk Basin; Tournaisian.

Диагноз. Оси плауновидных со слабовыраженными веретенновидными листовыми подушками в лепидодендроидном филлотаксисе. В средней части подушки располагается округлый листовый рубец с рубчиком проводящей ткани и двумя рубчиками листовых парихн. Лигульная ямка неизвестна.

Diagnosis. Stems with ill-defined fusiform leaf cushions. Rounded leaf scar is situated in the centre of cushion. Leaf scar with a vascular cicatricule and two parichnos cicatricules. Ligular pit unknown. Phyllotaxy lepidodendroid.

Сравнение и замечания. От рода *Cyclostigma*, к которому ранее относили типовой вид (см. синонимику ниже), новый род отличается, прежде всего, формой листовых подушек. У *Cyclostigma* они «конусовидные» (по определению Г.И. Швайцера [Schweitzer, 1969, 2006]), а листовый рубец находится в нижней части подушки – как бы в основании этого «конуса». У *Uzhurodendron* же листовые подушки веретенновидные, а листовый рубец находится в их средней части. Основное сходство этих двух родов заключается в строении листового рубца: у обеих форм на листовом рубце располагаются рубчик проводящей ткани и два рубчика листовых парихн.

По веретенновидной форме листовых подушек и расположенному непосредственно на них листовому рубцу с тремя рубчиками новый род сходен с таким еврамерийским родом, как *Lepidodendron* Sternberg. Однако, в отличие от *Uzhurodendron*, представители этого рода демонстрируют лигульную ямку над листовым рубцом.

Среди родов ангарских каменноугольных лепидофитов (*Angarodendron* Zalessky, *Angarophloios* S. Meyen, *Paratomiodendron* Durante, *Lophiodendron* Zalessky, *Pseudolepidodendron* V. Ananiev, *Tomiodendron* Radczenko, *Pseudocyclostigma* Durante, *Ursodendron* Radczenko) форм, близких по морфологии к *Uzhurodendron*, нет, поэтому новый род нельзя относить к порядку *Mirastrobales* [Мосейчик, 2018], который объединяет перечисленные роды.

Присутствие настоящего листового рубца с рубчиками листовых парихн сближает *Uzhurodendron* с еврамерийским порядком *Lepidocarpaceales* [Thomas, Brack-Hanes, 1984]. В то же время длительная географическая разобщенность флор

Еврамерики и Ангариды заставляют сомневаться в принадлежности нового рода к лепидокарповым и другим порядкам еврамерийских плауновидных.

Таким образом, систематическое положение лепидофитов *Uzhurodendron* остается пока неопределенным.

Uzhurodendron asiaticum sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–5; табл. II, фиг. 1–6; табл. IV, фиг. 6; рис. 3

Cyclostigma asiatica (nom. nud.): Криштофович, 1957, рис. 423, фиг. 4; Борсук и др., 1963, табл. XX, фиг. 9а, 9б, 10; Chaloner, Boureau, 1967, p. 507, fig. 349.

Cyclostigma kiltorkense (pars): Ананьев А., Еганов, 1957, с. 404, рис. 3; Ананьев А., 1959, табл. XX, фиг. 6, 7, табл. XXI, фиг. 3, табл. XXII, фиг. 1; 1960, с. 591, табл. D-102, фиг. 1; Ананьев В., 1974, с. 20–22, табл. II–IV; 1979, табл. XX–XXVI; Зорин, 1998, с. 108, табл. I, фиг. 1–3.

Cyclostigma wijkianum (pars): Ананьев А., 1960, табл. D-104, фиг. 1.

Cyclostigma sp.: Meyen et al., 1996, pl. 60, fig. 1.

Название вида от лат. *asiaticus* – азиатский (предложено Г.П. Радченко).

Голотип – экз. № 4912/87-1, ГИН РАН (табл. I, фиг. 1, 2; рис. 3); Красноярский край, Назаровская впадина, в 6 км к северу от ж.-д. ст. Ужур; нижний карбон, турнейский ярус, быстринская свита.

Holotype – спец. № 4912/87-1, Geological Institute of RAS (pl. I, figs 1, 2; text-fig. 3); Krasnoyarsk Region, Nazarovo Depression, 6 km to the north from the railway station Uzhur; Lower Carboniferous, Tournaisian, Bystrianskaya Formation.

Диагноз. Оси шириной 6–95 мм. Листовые подушки веретенновидные, шириной 1,3–8 мм, длиной 4,3–27 мм, расположены плотно друг к другу, в более или менее отчетливых ортостихах. В верхнем и нижнем полях подушки наблюдается киль. Листовой рубец имеет диаметр 0,7–1,4 мм, несет округлый рубчик проводящего пучка и два бобовидных рубчика парихн.

Diagnosis. Stems 6–95 mm in width. Leaf cushions fusiform, 1.3–8 mm in width, 4.3–27 mm in length, densely disposed with more and less distinct orthostichies. Cushion bears keels in its lower and upper parts. Leaf scar 0.7–1.4 mm in diameter with a rounded vascular cicatricule and two fabaceous parichnos cicatricules.

Описание. Материал представлен отпечатками неветвящихся осей шириной от 6 до 95 мм.

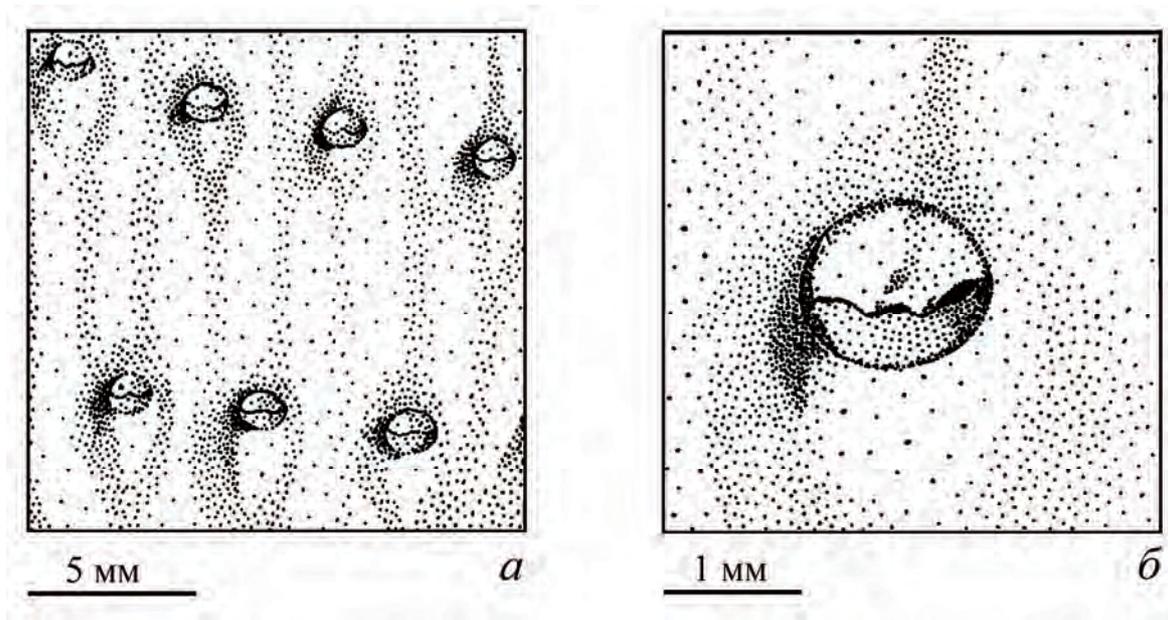


Рис. 3. *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov., голотип № 4912/87-1 (ГИН РАН); отпечаток оси; Ужур, быстринская свита: а – фрагмент оси; б – отдельный листовый рубец

При первоописании этих растений (под названием *Cyclostigma kiltorkense*) А.Р. Ананьев [Ананьев А., Еганов, 1957] привел рисунок дихотомизирующей оси без указания коллекционного номера соответствующего экземпляра. Однако, в коллекции А.Р. Ананьева, хранящейся в Палеонтологическом музее ТГУ, нам не удалось найти экземпляр, который был бы похож на этот рисунок. Редкую дихотомию осей минусинских «*Cyclostigma kiltorkense*» также отмечал В.Т. Зорин [1998], но подтверждающих это изображений не привел. В связи с этим вопрос о том, ветвились ли оси описываемого нами нового вида, остается открытым.

Оси покрыты слабовыраженными веретеновидными листовыми подушками. Подушки расположены в лепидодендроидном филлотаксисе, вплотную друг к другу, с более или менее отчетливыми ортостихами. В средней части подушки находится округлый листовый рубец.

В большинстве случаев подушки настолько сглажены, что границы между ними практически неразличимы, что создает впечатление, будто листовые рубцы находятся непосредственно на оси растения (табл. I, фиг. 1, 2; табл. II, фиг. 1–4; табл. IV, фиг. 6; рис. 3). Однако у нескольких экземпляров границы листовых подушек довольно отчетливы. У этих форм хорошо видно, что боковые углы подушек округлены, а верхний и нижний углы оттянуты (табл. I, фиг. 4). При этом углы соседних подушек в одной ортостихе как бы переходят друг в друга.

Поскольку не видно признаков присутствия лигульной ямки, трудно правильно сориентировать остатки, поэтому на приводимых в настоящей работе изображениях, они ориентированы условно.

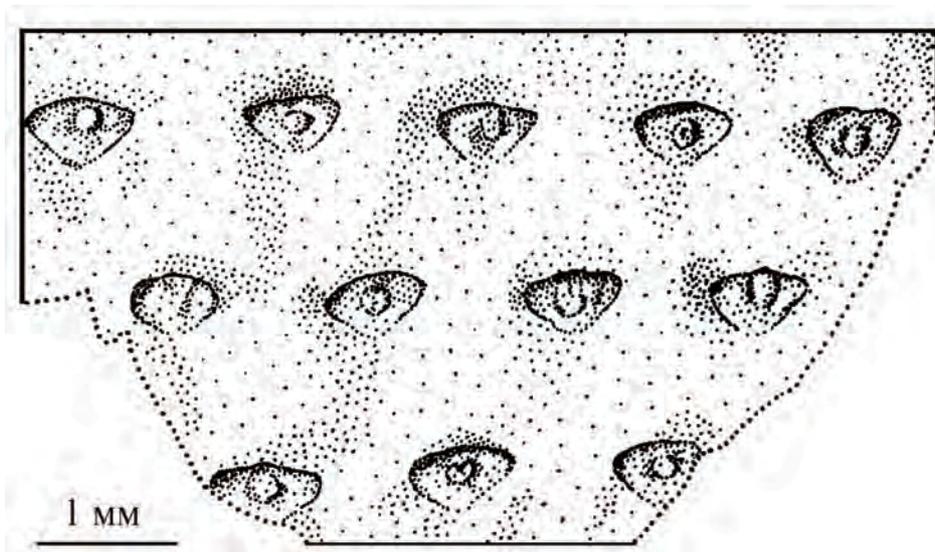
В большинстве случаев от одного из краев листового рубца, который мы условно принимаем за верхний, отходит вертикальная складка, постепенно выполаживающаяся к «верхнему» углу подушки, и, вероятно, являющаяся килем (табл. I, фиг. 2, 4; табл. II, фиг. 1; табл. IV, фиг. 6). В «нижней» части подушки тоже может наблюдаться слабовыраженная вертикальная складка, вероятно, тоже представляющая собой киль (табл. II, фиг. 2). При этом «нижний» киль никогда не доходит до листового рубца.

Величина листовых подушек варьирует в зависимости от толщины оси: их ширина изменяется в пределах 1,3–8 мм, а длина – в интервале 4,3–27 мм. Пропорции подушек при этом постоянны: отношение ширины к длине меняется от 0,2 до 0,4.

Листовые рубцы расположены в средней части подушки и имеют практически круглую форму (табл. I, фиг. 3, 5; рис. 3), их диаметр растет с увеличением толщины оси от 0,7 до 1,4 мм.

Поверхность листового рубца расположена под углом к поверхности подушки: на отпечатке его «нижний» край углублен. Из-за этого углубления справа и слева от рубца образуются небольшие полукруглые складки, идущие вниз от листового рубца (табл. I, фиг. 3; табл. II, фиг. 1,

Рис. 4. *Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov., экз. № 4912/88-1 (ГИН РАН), фрагмент отпечатка оси; Ужур, Быстрянская свита



4; рис. 3). Только на отпечатках самых молодых осей все края листовых рубцов углублены более или менее равномерно (табл. II, фиг. 3).

На наиболее хорошо сохранившихся отпечатках в центральной части рубца наблюдаются три мелких сосочковидных слепка (табл. I, фиг. 5). Центральный из них имеет округлое сечение и, очевидно, соответствует рубчику проводящей ткани. Два других имеют в сечении бобовидную форму и, вероятно, являются рубчиками листовых парихн. Все три рубчика, как правило, расположены вплотную друг к другу на одной прямой.

У большинства осей на листовых рубцах центральный рубчик практически не выражен (табл. I, фиг. 3; рис. 3).

На тонких осях может наблюдаться только один сосочковидный слепок. Чему он соответствует, не совсем ясно. Может быть, это рубчик только проводящего пучка, а возможно, он соответствует проводящему и воздухоносным тканям одновременно (табл. II, фиг. 3).

У осей плохой сохранности рубчики на листовых рубцах могут быть неразличимы вовсе и рубцы выглядят гладкими.

Признаков присутствия лигульной ямки не обнаружено.

В ассоциации с описанными осями найдено несколько отпечатков и слепков декортицированных осей шириной 30–42 мм (табл. II, фиг. 5, 6). Эти оси демонстрируют листовые следы треугольного очертания (форма сохранности типа *Knorria*). Характер филлотаксиса на них совпадает с листорасположением у *Uzhurodendron asiaticum*, поэтому мы предполагаем, что эти декортицированные оси тоже принадлежали новому виду.

Местонахождения. Оськин Ключ, Ужур, Увалы-Тумна, Подзаплот; верхняя часть Быстрянской свиты («оськинская свита» по В.Т. Зорину).

Порядок Mirastrobales⁵
Семейство Mirastrobaceae Mosseichik 2018

Род *Angarophloios* S. Meyen 1972

***Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko 1960) comb. nov.**

Табл. III, фиг. 1–7; рис. 4

Cyclostigma carneggianum (pars): Ананьев А., 1959, табл. XX, фиг. 1, 1a, табл. XXI, фиг. 1, 2, 2a; 1960, с. 592, табл. D-104, фиг. 2, 3.

⁵ Порядок Mirastrobales (мирастробовые) вместе с включаемым в него единственным семейством Mirastrobaceae был введен недавно в работе [Мосейчик, 2018] для эндемичной группы плауновидных, произраставших в каменноугольное время на территории Ангариды. К порядку отнесены роды для осей *Angarophloios* S. Meyen, *Paratomiodendron* Durante, *Lophiodendron* Zalesky, *Pseudolepidodendron* V. Ananiev, *Tomiodendron* Radczenko (только ангарские виды), *Pseudocyclostigma* Durante, *Ursodendron* Radczenko и род микростробилов *Mirastrobus* Mosseichik et Shcherbakov. Род осей *Angarodendron* Zalesky рассматривается как сателлитный к Mirastrobales. Для осей мирастробовых характерны листовые подушки от овальной до субромбической формы с неоппадающей листовой пластинкой, часто с крыльями и пяткой, во многих случаях с пазушной лигульной ямкой и подлистовым пузырем. Микростробилы лепидостробоидного строения с трилетными каватными спорами типа *Endoculeospora* (Staplin) Turnau.

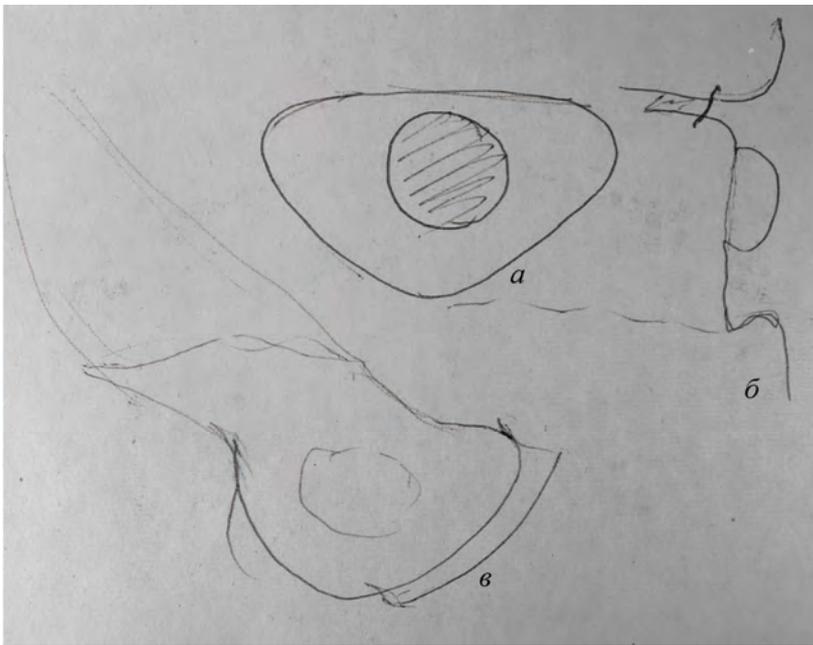


Рис. 5. Схема строения листовой подушки *Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov., предложенная С.В. Мейеном (его собственноручный неопубликованный рисунок): *a* – вид подушки в плане, заштрихован подлистовой пузырь; *б* – вид подушки на радиальном срезе; *в* – реконструкция подушки с листовой пластинкой в прикреплении

Lepidodendropsis parvipulvinata: Радченко, 1960, с. 15–18, табл. 3, фиг. 1–4; Chaloner, Boureau, 1967, p. 475.

Pseudolepidodendropsis carnegianum (pars): Ананьев В., 1974, с. 23–24, табл. V, фиг. 1–5, 8; 1979, табл. V, VI; Зорин, 1998, с. 108, табл. I, фиг. 4, 5.

cf. *Angarophloios*: Meyen et al., 1996, pl. 60, fig. 3.

Голотип – экз. № 96/9259, ЦНИГР музей [Радченко, 1960, табл. 3, фиг. 1а, 1б] (табл. III, фиг. 7; рис. 4); Республика Хакасия, Северо-Минусинская впадина, в 4,4 км к востоку от д. Монастырёво; нижний карбон, турнейский ярус, быстрианская свита.

Holotype – spec. № 96/9259, CNIGR Museum (pl. III, fig. 7; text-fig. 4); Republic Khakassia, North Minusinsk Depression, 4,4 km to the north of the village Monastyrëvo; Lower Carboniferous, Tournaisian, Bystrianskaya Formation.

Измененный диагноз. Оси шириной 7–20 мм. Листовые подушки субтреугольные, шириной 0,6–0,7 мм, длиной ~0,5 мм, с пяткой и крыльями. Листовая пластинка располагалась у верхнего края листовой подушки. Лигулярная ямка неизвестна. Подушки образуют отчетливые вертикальные и горизонтальные ряды. Расстояние между подушками одного горизонтального ряда 0,2–0,7 мм. Расстояние между соседними горизонтальными рядами 0,5–0,8 мм. Подлистовой пузырь округлый, диаметром ~0,2 мм, или слегка вертикально вытянутый.

Emended diagnosis. Stems 7–20 mm wide. Leaf cushions sub-triangular, 0.6–0.7 mm wide, ~0.5 mm long, with a heel and wings. Leaf lamina situated at the upper edge of leaf cushion. Ligular pit unknown.

Leaf cushions arranged in distinct vertical and horizontal rows. Distance between the cushions of one horizontal row 0.2–0.7 mm. Distance between the adjacent horizontal rows 0.5–0.8 mm. Infrafoliar bladder rounded, with a diameter of ~0.2 mm, or slightly vertically elongated.

Описание. Изученный материал представлен отпечатками (иногда с остатками углистого вещества) осей шириной 7–20 мм, которые не несут следов ветвления. Только у В.Т. Зорина [1998] в качестве *Pseudolepidodendropsis carnegianum* упоминается единичная ось, дихотомизирующая, как он пишет, под углом 50°.

Оси покрыты листовыми подушками, форма которых приближается к равнобедренному треугольнику с вершиной, обращенной вниз (табл. III, фиг. 2, 3, 5; рис. 4). Ширина подушек 0,6–0,7 мм, а длина ~0,5 мм. Углы листовых подушек закруглены. Верхний край подушек четко очерчен, слегка изогнут вверх. На краях отпечатков осей заметна глубокая щель, уходящая в породу от верхнего края подушек и, вероятно, происходящая от неопавшей листовой пластинки.

На хорошо сохранившихся отпечатках осей нижний и боковые края подушек четко очерчены и образуют узкие борозды, в которых могут наблюдаться остатки углистого вещества (табл. III, фиг. 5). Это, очевидно, является свидетельством наличия у подушек крыльев и пятки.

Подушки несут отчетливые подлистовые пузыри. Обычно подлистовой пузырь находится в центральной части листовой подушки и имеет округлое очертание диаметром ~0,2 мм (табл. III,

фиг. 2, 5). Однако в некоторых случаях подлиственной пузырь принимает овальное очертание и соприкасается с верхним краем листовой подушки (табл. III, фиг. 3). Подлиственные пузыри обоих типов могут наблюдаться на одном экземпляре (рис. 4).

Вероятно, такой овальный подлиственной пузырь С.В. Мейен [1990; Meyen, 1976] первоначально принял за слепок лигульной ямки, однако, как показывает его более поздняя реконструкция (рис. 5), он признал ошибочность такой интерпретации. Наши наблюдения также не выявили признаков присутствия пазушной лигульной ямки.

Филлотаксис лепидодендроидный с отчетливыми ортостихами. Листовые подушки обычно образуют более или менее выраженные горизонтальные ряды – псевдомутовки (табл. III, фиг. 1, 4, 6, 7; рис. 4). Расстояние между подушками одного горизонтального ряда 0,2–0,7 мм. Расстояние между соседними горизонтальными рядами 0,5–0,8 мм.

Замечания и сравнение. Долгое время листовые подушки описываемого вида интерпретировались как листовые рубцы (см. [Ананьев А., 1960; Радченко, 1960; Chaloner, Boureau, 1967; Ананьев В., 1974; Зорин, 1998]). Как отмечалось выше, впервые эту интерпретацию подверг сомнению С.В. Мейен [Meyen et al., 1996], который предположил, что остатки этого вида несут листовые подушки с подлиственным пузырем и неоппадающей листовой пластинкой. Наши исследования полностью подтвердили догадку Мейена.

В связи с новой трактовкой морфологии обсуждаемых остатков прежнее их отнесение к родам *Cyclostigma*, *Pseudolepidodendropsis* Schweitzer и *Lepidodendropsis* Lutz следует признать ошибочным. Перечислим основные различия между этими родами и *Angarophloios parvipulvinatus*.

У видов *Cyclostigma* листовая подушка «конусовидной» формы и несет у своего нижнего края округлый листовой рубец с рубчиком проводящей ткани и двумя рубчиками парихн [Schweitzer, 1969, 2006], тогда как у *A. parvipulvinatus* листовая подушка субтреугольной формы, настоящий листовой рубец отсутствует, при этом наличествует подлиственной пузырь, неизвестный у *Cyclostigma*.

От представителей *Pseudolepidodendropsis* [Schweitzer, 1969, 2006] *A. parvipulvinatus* отличается, во-первых, очертанием листовых подушек: у *Pseudolepidodendropsis* они субромбиче-

ские. Во-вторых, подушки *Pseudolepidodendropsis* в своей средней части несут субтреугольный листовой рубец с рубчиком проводящей ткани, причем верхний край рубца сильно вдавлен в подушку. Кроме того, у *Pseudolepidodendropsis* неизвестны подлиственные пузыри.

По отсутствию настоящего листового рубца *A. parvipulvinatus* близок к *Lepidodendropsis* [Lutz, 1933], однако у последнего веретеновидная форма листовых подушек, нет подлиственного пузыря и крыльев.

От других видов рода *Angarophloios* – *A. leclercqianus* S. Meyen, *A. sigillarioides* S. Meyen, *A. alternans* (Schmalhausen) S. Meyen, *A. planus* (Neuburg) S. Meyen [Meyen, 1972, 1976; Мейен, 1974, 1990] – *A. parvipulvinatus* отличается прежде всего субтреугольной формой листовых подушек, тогда как у перечисленных видов листовые подушки обратнойцевидные, субромбические или овальные. Также по размеру листовые подушки *A. parvipulvinatus* значительно меньше, чем у других видов рода.

Местонахождения. Ужур, Увалы-Тумна, Монастырёво; верхняя часть быстринской свиты («оськинская свита» по В.Т. Зорину).

Angarophloios **typ. leclercqianus** S. Meyen 1972

Табл. IV, фиг. 1–5

Pseudolepidodendropsis carneggianum (pars): Ананьев В., 1974, табл. V, фиг. 6, 7.

Описание. Среди остатков, собранных В.А. Ананьевым в быстринской свите и хранящихся в Палеонтологическом музее ТГУ, обнаружены два отпечатка осей лепидофитов, которые не могут быть отнесены ни к одному из вышеописанных видов. Сам В.А. Ананьев подобные остатки относил к *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (см. синонимы).

Это оси шириной 10–16 мм, несущие листовые подушки, очертания которых варьируют от округленно-ромбических и овальных до обратнойцевидных. Филлотаксис лепидодендроидный с отчетливыми ортостихами и горизонтальными рядами. Листовые подушки достигают 0,7–1 мм в ширину и 0,8–1,7 мм в длину. Расстояние между подушками в вертикальных рядах 2–2,5 мм, в горизонтальных – 0,6–1,3 мм.

Сохранность остатков не очень хорошая, и значительная часть листовых подушек представлена в виде нечетких углублений. Однако у наиболее хорошо сохранившихся подушек все края углублены равномерно, что позволяет допускать

у них наличие как крыльев, так и пяток. Сlepка лигульной ямки нет, поэтому определить, какой край листовой подушки верхний, трудно. На остатке, изображенном на табл. III, фиг. 3–5, один из краев подушек более уплощен, поэтому мы предполагаем, что он и есть верхний. На втором отпечатке (табл. III, фиг. 1, 2) подушки от овальных до субромбических, поэтому на снимке эта ось ориентирована условно.

В центральной части листовой подушки находится овальный подлистовой пузырь шириной ~0,2 мм и длиной ~0,3 мм (табл. III, фиг. 4, 5).

Сравнение и замечания. Описанные остатки по характеру филлотаксиса, очертаниям и строению листовой подушки практически идентичны *Angarophloios leclercqianus*, отличаясь от этого вида размерами листовых подушек: у *A. leclercqianus* они почти в 4 раза крупнее: 6–8 мм длиной и 3–4 мм шириной⁵. Возможно, мы име-

ем дело с новым видом, однако малое количество и посредственная сохранность материала делают нецелесообразным введение нового таксона.

От *Angarophloios parvipulvinatus* описываемые остатки отличаются формой листовых подушек: у первых они субтреугольные, у вторых – от овальных до обратнойцевидных; а также их размерами: у *A. parvipulvinatus* листовые подушки в длину не превышают 0,5 мм, тогда как у *A. typ. leclercqianus* они могут достигать 1,7 мм длины.

В.Т. Зорин [1998] под названием *Pseudolepidodendropsis carneggianum* упоминал остатки осей с «рубцами» обратнойцевидной и округленно-ромбической формы. Возможно, он имел в виду ось, описываемые нами как *Angarophloios typ. leclercqianus*.

Местонахождения. Увалы-Тумна, Подзаплот; верхняя часть быстрянской свиты («оськинская свита» по В.Т. Зорину).

Заключение

Пересмотр доступных коллекционных материалов из низов минусинского карбона показал, что присутствующие в них растительные остатки, ранее относимые к характерным для Западной Европы родам *Cyclostigma* Haughton, *Pseudolepidodendropsis* Schweitzer и *Lepidodendropsis* Lutz («*Cyclostigma*-подобные лепидофиты»), следует относить к эндемичным ангарским таксонам: *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov., *Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov., *A. typ. leclercqianus* S. Meyen. Кроме того, ревизия стратиграфических данных о местонахождениях изученных нами остатков растений выявила тот факт, что все они происходят из верхней части быстрянской свиты («оськинской свиты» по В.Т. Зорину) Назаровской и Северо-Минусинской впадин.

Нами были также просмотрены изображения остатков, место хранения которых неизвестно, но которые также можно отнести к *Uzhurodendron asiaticum* и *Angarophloios parvipulvinatus*, в публикациях [Криштофович, 1957; Ананьев А., Еганов, 1957; Ананьев А., 1959, 1960; Радченко, 1960; Борсук и др., 1963; Chaloner, 1967; Ананьев

В., 1974, 1979; Зорин, 1998]. Оказалось, что они также происходят только из верхней части быстрянской свиты северных районов Минусинского бассейна. Присутствующие в этих публикациях указания на находки *Cyclostigma*-подобных лепидофитов в более молодых отложениях Минусинского бассейна, а также в нижней части быстрянской свиты Назаровской впадины, в быстрянской свите Южно-Минусинской впадины и хербесской свите Тувинской впадины не подтверждены изображениями.

Таким образом, можно уверенно говорить о присутствии новых таксонов *Uzhurodendron asiaticum* и *Angarophloios parvipulvinatus* только в верхней части быстрянской свиты Назаровской и Северо-Минусинской впадин. Косвенные данные об их более широком географическом и стратиграфическом распространении требуют уточнения.

Остатки, отнесенные нами к *Angarophloios typ. leclercqianus*, представлены только двумя осями, которые были обнаружены в верхах быстрянской свиты. Они, возможно, представляют новый вид – переходный между быстрянским видом *A. parvipulvinatus* из порядка *Mirastrobales* и более поздним представителем этого порядка, известным из алтайской и камыштинской свит, – *Pseudolepidodendron igrischense* (А. Ананьев) В. Ананьев. В связи с этим не исключено, что этот предполагаемый новый вид может фигурировать в старых определениях под другими названиями, в том числе и как *P. igrischense*.

⁵ В протологе *Angarophloios leclercqianus* [Meyen, 1972] и в последующих публикациях С.В. Мейена [1974, 1990; Meyen, 1976] с описанием этого вида приведены ошибочные размеры листовых подушек: длина 3–4 мм, ширина 1,5–2 мм. На самом деле, как показал пересмотр типового материала, они вдвое крупнее.

Таблица

Корреляция пограничных девонско-каменноугольных флороносных отложений Минусинского бассейна с глобальной макрофлористической шкалой и палинологической шкалой Восточно-Европейской платформы (по [Мосейчик, 2019])

Система	Ярус	Восточно-Европейская платформа		Минусинский бассейн		Глобальная макрофлористическая зона			
		Горизонт	Палинозона	Свиты	Макрофлористическая зона				
Каменноугольная (часть)	Турнейский (часть)	Черепетский	<i>Potoniespores monotuberculatus</i> (Mo)	Самохвальская	<i>Ursodendron</i> (часть)	<i>Lepidodendropsis</i> (часть)			
			<i>Apiculiretusispora septalia</i> (S)	Камыштинская					
	Турнейский (часть)	Упинский	Малёвский	<i>Grandispora upensis</i> (U)	Алтайская	<i>Uzhurodendron</i>	<i>Cyclostigma</i>		
					Быстринская			Гумеровский	<i>Tumulispora malevkensis</i> (M)
Девонская (часть)	Фаменский (часть)	Зиганский	<i>Retispora lepidophyta</i> – <i>Indotriradites explanatus</i> (LE)						
							Хованский	<i>Retispora lepidophyta</i> (L)	
									Озёрский
	Фаменский (часть)	Плавский	<i>Hymenozonotriletes papulosus</i> – <i>Archaeozonotriletes distinctus</i> – <i>Retispora lepidophyta</i> (PDL)	Тубинская (часть)	«Археоптерисовая флора» (часть)	<i>Rhacophyton</i> (часть)			
<i>Grandispora famenensis</i> – <i>Diducites versabilis</i> (FV)									

Uzhurodendron asiaticum, вероятно, полностью вымирает в Минусинском бассейне не позднее середины алтайского времени, поскольку со второй половины алтайского времени в бассейне известны только плауновидные из порядка *Mirastrobales*, имеющие совсем иную морфологию.

* * *

Хотя и оказалось, что остатки древовидных растений из нижнего турне Минусинского бассейна, ранее относимые к стратиграфически значимому европейскому виду *Cyclostigma kiltorkense* Naughton, ему не принадлежат и относятся к эндемичному виду и роду *Uzhurodendron asiaticum*, это не умаляет значимости последнего для межрегиональных корреляций.

По всей видимости, время существования родов *Cyclostigma* и *Uzhurodendron* отражает особый этап в морфологической эволюции плауновидных. Именно у этих растений впервые в эволюционной истории лепидофитов появляются стигмариевидные ризофоры и опадающие листовые пластинки. Однако это не свидетельствует о генетическом родстве этих растений. По нашему мнению, отмечаемые у них общие черты (древовидный габитус, *Stigmaria*-подобные ризофоры, слабо развитые листовые подушки, настоящие

листовые рубцы с рубчиками парихн) сформировались **независимо** (параллельно) и в геологическом смысле **одновременно** в результате еще не до конца понятых законов морфологической эволюции растений.

Такие крупные этапы, характеризующиеся определенным уровнем морфологической организации растений, было предложено выделять в качестве глобальных макрофлористических зон (глоб) [Игнатъев, Мосейчик, 2013]. В рамках этой концепции, для конца фамена – начала турнейского века, то есть для времени существования *Cyclostigma*-подобных плауновидных, была предложена глона *Cyclostigma*. Эта глона прослежена в основных районах распространения пограничных девонско-каменноугольных флороносных отложений земного шара. В частности, показано, что на Восточно-Европейской платформе она соответствует интервалу от озёрского до упинского горизонтов (палинозоны L – U; см. таблицу) [Мосейчик, 2019].

* * *

Ранее этап, соответствующий времени существования *Uzhurodendron asiaticum* в Минусинском бассейне, выделялся в качестве провинциальной или местной макрофлористической зоны

с названиями *Cyclostigma kiltorkense* [Ананьев В., 1979; Зорин, 1998] или «*Cyclostigma*» [Мосейчик, 2016]. Теперь ее следует переименовать в зону *Uzhurodendron*. Положение стратиграфических и географических границ этой зоны требует уточнения, как нуждаются в уточнении пределы распространения рода-индекса.

В стратиграфическом плане, как отмечалось выше, присутствие *Uzhurodendron asiaticum* показано только в верхней половине быстрианской свиты, хотя не исключено его присутствие и в низах упомянутой свиты и в нижней части вышележащей алтайской свиты [Зорин, 1998]. В географическом плане этот вид определенно присутствует в Назаровской и Северо-Минусинской впадинах, в Южно-Минусинской впадине его присутствие возможно (поскольку там указывались циклостигмы), тогда как в других районах Сибири никаких растительных остатков, похожих на него, неизвестно.

Таким образом, пока можно считать, что зона *Uzhurodendron* охватывает быстрианскую свиту и нижнюю часть алтайской свиты Минусинского бассейна.

Эта зона может рассматриваться как региональный аналог позднефаменско-раннетурнейской глобальной зоны *Cyclostigma*. При этом, по всей вероятности, зона *Uzhurodendron* представляет только турнейскую часть этого глобального этапа эволюции наземных флор. На конец фамена в Минусинском бассейне приходится перерыв в осадконакоплении, о чем помимо следов размыва в основании быстрианской свиты свидетельствуют палинологические данные.

Во-первых, согласно корреляциям, предложенным Л.Н. Петерсоном и Н.Б. Доновой [Зорин, Петерсон, 1989; Зорин, 1998], палинокомплексы средней и верхней части быстрианской свиты

(«ужурского песчаника» и «оськинской свиты» в северных районах бассейна) и нижней части алтайской свиты могут быть приблизительно сопоставлены с палинокомплексами гумеровского – упинского горизонтов Восточно-Европейской платформы (палинозоны Р – М; см. таблицу). При этом, согласно последней Унифицированной схеме, по основанию гумеровского горизонта проводится граница девона и карбона [Решение..., 1990]⁷.

Бедный палинокомплекс нижней части быстрианской свиты («можарской толици» в северных районах бассейна) не позволяет уверенно говорить о его возрасте, хотя Л.Н. Петерсон предполагала его отнесение к уровню гумеровского горизонта – палинозоне Р [Зорин, Петерсон, 1989].

Во-вторых, палинокомплексы тубинской свиты, подстилающей быстрианскую свиту, имеют типично фаменский облик [Надлер, Кузнецова, 1980]. Однако отсутствуют четкие следы так называемого «лепидофитусового» комплекса – самого верхнего комплекса фамена на Восточно-Европейской платформе (палинозоны L и LE; см. таблицу).

Таким образом, весьма вероятно, что между тубинской и быстрианской свитой присутствует стратиграфический перерыв, который соответствует интервалу палинозон L и LE. Это подтверждается и составом макрофлоры: так называемая «археоптерисовая флора» тубинской свиты, в которой отсутствуют плауновидные и обильно представлена листва прогимносperms *Archaeopteris* Dawson [Ананьев А., 1959], резко сменяется на быстрианскую флору, в которой доминируют описанные нами плауновидные, а *Archaeopteris* известен по единичным находкам. Такая резкая смена тоже может быть обусловлена перерывом.

Благодарности

Авторы глубоко признательны В.А. Ананьеву за консультации по палеоботанике Минусинского бассейна, а также заведующей Палеонтологического музея ТГУ Л.Г. Пороховниченко, руководству и сотрудникам ЦНИГР музея и лично ведущему специалисту зала палеозоя музея Н.М. Кадлец, директору Горного музея Санкт-Петербургского Горного университета И.Е. Чибисову и хранителю музейных предметов М.Н. Рахманиной за возможность ознакомиться с коллекциями из фондов этих организаций.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2019-0044 Геологического института РАН.

⁷ Поскольку маркер нижней границы карбона конodont *Siphonodella sulcata* появляется в середине гумеровского горизонта [Кочеткова и др., 1988], есть мнение, что границу девона и карбона следует проводить внутри этого горизонта [Gradstein et al., 2012]. Эту точку зрения разделяла и палинолог Т.В. Бывшева [Byvsheva, 1997], которая сопоставляла нижнюю часть горизонта с верхами фамена.

Литература

- Ананьев А.Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959. – 99 с.
- Ананьев А.Р.* Thelomorphyta. Высшие растения // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. II. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1960. – С. 578–600 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 20).
- Ананьев А.Р., Еганов Э.А.* О возрасте быстринской свиты на юго-востоке Западной Сибири в связи с открытием в ней *Cyclostigma kiltorkense* Naughton в районе Ужура // Докл. АН СССР. – 1957. – Т. 113. – № 2. – С. 403–406.
- Ананьев В.А.* Материалы к изучению плауновых растений пограничных слоев девона и карбона Новосёловского района (Красноярский край) // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Западной Сибири. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1974. – С. 16–31.
- Ананьев В.А.* Основные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1979. – 85 с.
- Борсук М.О., Новик Е.О., Радченко Г.П., Ананьев А.Р., Владимирович В.П., Любер А.А., Сенкевич М.А., Шведов Н.А.* Плауновидные // *В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан* (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 415–472.
- Зорин В.Т.* Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). – СПб., 1998. – 144 с.
- Зорин В.Т., Петерсон Л.Н.* Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений северной части Минусинского прогиба (Назаровская и Северо-Минусинская впадина) // Геология и геофизика. – 1989. – № 8. – С. 10–18.
- Игнатъев И.А., Мосейчик Ю.В.* Макрофлористические зоны в стратиграфии континентальных флорозонных толщ // *Ю.Б. Гладенков, Н.В. Межеловский* (ред.). Стратиграфия в начале XXI века – тенденции и новые идеи. – М.: Геокарт-ГЕОС, 2013. – С. 93–111.
- Кочеткова Н.М., Рейтлингер Е.А., Пазухин В.Н., Авхимович В.И.* Граница девона и карбона на Южном Урале // Граница девона и карбона на территории СССР. – Минск: Наука и техника, 1988. – С. 157–166.
- Криштофович А.Н.* Палеоботаника. 4-е изд. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый Семнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Вена, Австрия, июль 2005 г. Пер. с англ. – М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. – 282 с.
- Мейен С.В.* Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов // Палеонтол. журн. – 1974. – № 3. – С. 97–110.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990. – С. 76–124.
- Мосейчик Ю.В.* Этапы развития флоры и система макрофлористических зон карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2016. – Т. 12. – С. 1–28.
- Мосейчик Ю.В.* Томиодендронидные лепидофиты из карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2018. – Т. 16. – С. 12–22.
- Мосейчик Ю.В.* Флоры перехода от девона к карбону: состав, стратиграфия и фитогеография // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2019. – Т. 18. – С. 1–15.
- Надлер Ю.С., Кузнецова В.Г.* Палинологическая характеристика фаменских отложений Саяно-Алтайской горной области // Палеопалинология Сибири. Статьи советских палинологов к V Международной палинологической конференции (Кембридж, Англия, 1980). – М.: Наука, 1980. – С. 12–17.
- Радченко Г.П.* Новые раннекаменноугольные плауновидные Южной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 15–28.
- Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы (Ленинград, 1988). Каменноугольная система. – Л., 1990. – 95 с.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири (средний и верхний палеозой). – Л., 1982. – 130 с.
- Byvsheva T.V.* Spores from the Early Carboniferous of the Russian Platform // Proc. XIII Intern. Congr. Carboniferous and Permian, 28th August – 2nd September, 1995. Krakow, Poland. Pt 3. – Warszawa, 1997. – P. 53–64 (Prace Panstwowego Instytutu Geologicznego. 157).
- Chaloner W.G., Boureau Ed.* Lycophyta // *Ed. Boureau* (ed.). Traité de paléobotanique. Т. 2. – Paris: Masson et C^{ie}, 1967. – P. 436–845.
- Doweld A.B.* *Jurinodendron* – a new replacement name for *Cyclostigma* S. Haughton ex O. Heer, 1871 (Lycopodiophyta) // Paleontol. J. – 2001. – Vol. 35. – No. 2. – P. 218–221.
- Heer O.* Fossile Flora der Bären Insel (Flora Fossilis Arctica, vol. 2, no. 1) // Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. – 1871. – Vol. 9. – No. 5. – P. 1–51.
- Lutz J.* Zur Kulmflora von Geigen bei Hof // Palaeontographica. Abt. B. – 1933. – Bd 78. – S. 114–157.
- Meyen S.V.* Are there ligula and parichnos in Angara Carboniferous lepidophytes? // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1972. – Vol. 14. – № 1/2. – P. 149–157.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. – 1976. – Bd. 157. – S. 112–157.
- Meyen S.V., Afanasieva G.A., Betekhtina O.A., Durante M.V., Ganelin V.G., Gorelova S.G., Graizer M.I., Kotlyar G.V., Maximova S.V., Tschernjak G.E., Yuzvitsky A.Z.* Angara and surrounding marine basins //

C.M. Diaz, R.H. Wagner, C.F. Winkler Prins, L.F. Granados (eds). The Carboniferous of the World. III. The Former USSR, Mongolia, Middle Eastern Platform, Afghanistan & Iran. – Madrid: I. T. G. M. E.; Leiden: N. N. M., 1996. – P. 180–237.

Potonié H. Die Silur- und die Culm-Flora des Harzes und des Magdeburgischen // Abh. K. Preuss. Geol. Landesanst. N. F. – 1901. – Vol. 36. – P. 1–183.

Schweitzer H.-J. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 2. Lycopodiinae // Palaeontographica. Abt. B. – 1969. – Bd 126. – S. 101–137.

Schweitzer H.-J. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht // Palaeontographica. Abt. B. – 2006. – Bd 274. – S. 1–185.

Thomas B.A., Brack-Hanes S.D. A new approach to family groupings in the lycophytes // Taxon. – 1984. – Vol. 33 (2). – P. 247–255.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1–5. *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov., отпечатки осей; Ужур, быстрианская свита: 1 – голотип № 4912/87-1 (ГИН РАН), общий вид (изображен в [Meuyen et al., 1996] на табл. 60, фиг. 1); 2 – то же, крупнее; 3 – то же, отдельный листовый рубец; 4 – экз. № 1028.д (ТГУ), фрагмент оси с хорошо различимыми границами листовых подушек (изображен в [Ананьев А., Еганов, 1957] на рис. 3, фиг. 1); 5 – экз. № 1 из обн. 245 (ТГУ), отдельный листовый рубец с хорошо выраженными рубчиками парихи и проводящего пучка.

Таблица II

Фиг. 1–4. *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov., отпечатки осей; Ужур, быстрианская свита: 1 – экз. № 40-2456 (ТГУ), образец освещен справа, чтобы были хорошо видны кили (изображен у А.Р. Ананьева [1959, табл. XX, фиг. 6; 1960, табл. D-104, фиг. 1]); 2 – экз. № 2 из обн. 245 (ТГУ), тонкая ось (изображен у А.Р. Ананьева [1960, табл. D-102, фиг. 1, справа]); 3 – экз. № 40-268 (ТГУ), очень тонкая ось, на листовых рубцах виден единственный рубчик (изображен у А.Р. Ананьева [1959, табл. XX, фиг. 7]); 4 – экз. № 3 из обн. 245 (ТГУ), фрагмент крупной оси (изображен у А.Р. Ананьева [1960, табл. D-102, фиг. 1, вверху])

Фиг. 5, 6. Декортицированные оси, предположительно, принадлежавшие *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov.; Увалы-Тумна, быстрианская свита: 5 – экз. № 1/104(1) (ТГУ), слепок оси (изображен у

В.А. Ананьева [1974, табл. IV, фиг. 1]); 6 – экз. № 1/104(2) (ТГУ), отпечаток оси.

Таблица III

Фиг. 1–7. *Angarophloios parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov., отпечатки осей: 1 – экз. № 4912/88-1 (ГИН РАН), общий вид; Ужур, быстрианская свита (изображен в [Meuyen et al., 1996] на табл. 60, фиг. 3); 2 – то же, отдельная листовая подушка с округлым подлистным пузырем; 3 – то же, другая листовая подушка с удлинённым подлистным пузырем; 4 – экз. № 4912/88-2 (ГИН РАН), общий вид; то же местонахождение; 5 – то же, отдельная листовая подушка с округлым подлистным пузырем; 6 – экз. № 40-245а (ТГУ); то же местонахождение (изображен у А.Р. Ананьева [1959, табл. XX, фиг. 1, 1а; 1960, табл. D-104, фиг. 2, 3] и В.А. Ананьева [1979, табл. VI]); 7 – голотип № 96/9259 (ЦНИГР музей); Монастырёво, быстрианская свита (изображен у Г.П. Радченко [1960] на табл. 3, фиг. 1а, б).

Таблица IV

Фиг. 1–5. *Angarophloios* typ. *leclercqianus* S. Meuyen, отпечатки осей: 1 – экз. № 9-25 (ТГУ); Подзаплот, быстрианская свита; 2 – то же крупнее; 3 – экз. № 50-33 (ТГУ); Увалы-Тумна, быстрианская свита; 4, 5 – то же, отдельные листовые подушки.

Фиг. 6. *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov., экз. № 9-466, отпечаток крупной оси; Оськин Ключ, быстрианская свита.

A new interpretation of *Cyclostigma*-like lepidophytes from the lower Tournaisian of the Minusinsk Basin (Southern Siberia)

Yu.V. Mosseichik¹, A.N. Filimonov²

¹ Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7, 119017 Moscow, Russia

² National Research Tomsk State University, Lenina st. 36, 634050 Tomsk, Russia

The systematic position of lepidophytes from the Bystrianskaya Formation of the lower Tournaisian of the Minusinsk Basin, previously described as *Cyclostigma kiltorkense* Haughton, *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (Heer) Schweitzer, and *Lepidodendropsis parvipulvinata* Radczenko, is discussed.

For the plants which were early identified as *C. kiltorkense* the endemic taxon *Uzhurodendron asiaticum* gen. et sp. nov. is established. This new monotypic genus is similar to *Cyclostigma* Haughton by the structure of the leaf scar, but differs by the fusiform shape of leaf cushions.

It is shown that the axes considered as *P. carneggianum* and *L. parvipulvinata* should be attributed to the Angaran genus *Angarophloios* S. Meyen, namely to the species *A. parvipulvinatus* (Radczenko) comb. nov. and *A. typ. leclercqianus* S. Meyen. Bark structures of these plants, previously interpreted as leaf scars with a vascular bundle scar, are actually leaf cushions with an infrafoliar bladder.

