

## СРЕДНЕЮРСКИЕ РАСТЕНИЯ-УГЛЕОБРАЗОВАТЕЛИ УЛУГ-ХЕМСКОГО БАСЕЙНА (РЕСПУБЛИКА ТЫВА, РОССИЯ)

Е. В. Бугдаева<sup>1</sup>, С. А. Ондар<sup>2</sup>, В. С. Маркевич<sup>1</sup>, Д. А. Бушнеv<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия, [bugdaeva@ibss.dvo.ru](mailto:bugdaeva@ibss.dvo.ru)

<sup>2</sup>Тывинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Кызыл, Россия

<sup>3</sup>Институт геологии имени Н.П. Юшкина Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

## THE MIDDLE JURASSIC COAL-FORMING PLANTS OF THE ULUG-KHEM BASIN (REPUBLIC OF TYVA, RUSSIA)

E. V. Bugdaeva<sup>1</sup>, S. A. Ondar<sup>2</sup>, V. S. Markevich<sup>1</sup>, D. A. Bushnev<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Centre of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok, Russia, [bugdaeva@biosoil.ru](mailto:bugdaeva@biosoil.ru)

<sup>2</sup>Tyvinian Institute for Exploration of Natural Resources, SB RAS, Kyzyl, Russia

<sup>3</sup>N. P. Yushkin Institute of Geology, Komi SC UB RAS, Syktyvkar, Russia

**Резюме.** Изучены дисперсные кутикулы растений из углей улугхемской свиты среднеюрского возраста (местонахождение 229 возле горы Бегреда, Улуг-Хемский бассейн, Республика Тыва). В результате исследования мезофоссилий с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов установлено, что угли сложены в основном остатками гинкгофитов: листьями *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko, женскими репродуктивными органами этого растения *Umaltolepis* sp., а также листьями *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na. Подчиненное значение имели хвойные. В палиноспектре угольного прослоя доминируют споры папоротников, реже встречается двумешковая и моносулькатная пыльца. Таким образом, в болотных сообществах среднеюрского возраста в Улуг-Хемском бассейне преобладали гинкгофиты и папоротники. Впервые выявлена углематеринская роль рода *Eretmophyllum*. Доминирование *Pseudotorellia* сближает флору Тывы с флорами Канско-Ачинского и Иркутского бассейнов Восточной Сибири, Ангрена Узбекистана и бассейна Ордос Внутренней Монголии, Китай. Среднеюрская растительность этих регионов четко дифференцирована на низинно-болотную и склоновую, в последней представлены лептострбовые, гинкговые и хвойные. *Pseudotorellia* чаще всего доминирует в болотных сообществах южных об-

**Abstract.** Dispersed cuticles of plants from coals of the Middle Jurassic Ulugkhem Formation (locality 229 near Mount Begreda, Ulug-Khem Basin, Republic of Tyva) were studied. As a result of the study of mesofossils using light and scanning electron microscopes, it was found that the coals are composed mainly of the remains of ginkgophytes. They are represented by the leaves of *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko, the female reproductive organs of this plant *Umaltolepis* sp., as well as the leaves of *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na. The conifers played subordinate role. The palynospectrum of the coal seam is dominated by the spores of ferns; bisaccate and monosulcate pollen are next in importance. Thus, ginkgophytes and ferns predominated in the Middle Jurassic swamp communities in the Ulugh-Khem Basin. For the first time, the coal-forming role of the genus *Eretmophyllum* was revealed. The Middle Jurassic flora of Tyva is similar to the floras of the Kansk-Achinsk and Irkutsk basins of Eastern Siberia, Angren Basin of Uzbekistan, and the Ordos Basin of Inner Mongolia, China by predominance of *Pseudotorellia*. The vegetation was clearly differentiated into lowland and slope. In the latter the leptostrobaleans, ginkgoaleans, and conifers were represented. *Pseudotorellia* is one of the main components of swamp plant communities in the more northern regions: in the Ulug-Khem and Irkutsk basins, and in the Aban and Pereyaslovka coal fields of the

ластей: в Узбекистане (месторождение Ангрен) и в бассейне Ордос Северного Китая. В более северных регионах, в Улуг-Хемском и Иркутском бассейнах, а также на Абанском и Переясловском месторождениях Канско-Ачинского бассейна, она является одним из основных компонентов болотных растительных сообществ, исчезая в Назаровском месторождении Канско-Ачинского бассейна. В последнем *Pseudotorellia* замещается лептостробиовыми и гинкговыми; здесь составы болотных и склоновых сообществ практически не отличаются. Позднемезозойские болотные растительные сообщества отличались консерватизмом, по-видимому, в результате существования в одних и тех же условиях повышенной влажности, а также крайней чувствительностью к изменению среды (активизация тектонического режима, изменение рельефа и климата). Деграция болот приводила к исчезновению болотных растительных сообществ.

**Ключевые слова:** болотные растительные сообщества, растения-углеобразователи, средняя юра, эрбекская свита, улугхемская свита, Улуг-Хемский бассейн, Республика Тыва.

Kansk-Achinsk Basin. This genus disappears in the Nazarovo coal field of the Kansk-Achinsk Basin, being replaced by the leptostrobaleans. Here the compositions of swamp and slope communities practically do not differ. The Late Mesozoic swamp plant communities were characterized by conservatism, as well as by extreme sensitivity to environmental changes, which apparently developed because of their existence in the same conditions of high humidity. Degradation of the swamps led to the disappearance of swamp plant communities.

**Keywords:** swamp plant communities, coal-forming plants, Middle Jurassic, Erbek Formation, Ulughhem Formation, Ulug-Khem Basin, Republic of Tyva.

## ВВЕДЕНИЕ

Улуг-Хемский угольный бассейн расположен в центральной части Республики Тыва. Он выполнен угленосными ниже-среднеюрскими и безугольными верхнеюрскими, нижнемеловыми и неогеновыми отложениями. Мезокайнозойские образования перекрыты рыхлыми четвертичными отложениями.

Согласно Объяснительной записке к листу М-46 (Кызыл) Государственной геологической карты Российской Федерации масштаба 1:1 000 000 (State Geological map of the Russian Federation, 2008), осадочная последовательность бассейна начинается межегейской свитой плинсбах-тоарского возраста. Мощность этого стратиграфического подразделения 300 м. На нем залегает эрбекская свита (мощность нижеэрбекской подсвиты 160 м, вышеэрбекской – 630 м), ее возраст – ааленбатский. Она согласно перекрывается салдамской свитой келловой-оксфордского возраста (мощность нижней подсвиты 440 м, верхней – 430 м). Далее вверх по разрезу бомская свита с несогласием лежит на юрских отложениях, ее возраст от кимериджа-титона и до берриаса. Мощность бомской свиты 315 м (Рис. 1).

Самой угленасыщенной свитой бассейна является эрбекская, содержащая 62 пласта угля. Наибольшую ценность представляет пласт «Улуг», распространенный на всей площади. В нем сосредоточено около 70% всех угольных запасов бассейна. Мощность пласта от 3 до 9 м (средняя – 6,5 м).

Первые сведения о растительных остатках из угленосных отложений Улуг-Хемского бассейна приводит И. Ф. Шмальгаузен (Schmalhausen, 1883), определивший образцы, собранные А. В. Адриановым в береговых обнажениях р. Эрбек, как *Czekanowskia rigida* Heeg и *Phoenicopsis angustifolia* Heeg, а из местонахождений вдоль р. Элегест как *Czekanowskia* sp. По заключению Шмальгаузена флороносные слои имеют юрский возраст.

Это мнение поддержала М. Ф. Нейбург (Neuburg, 1936), в 20-х и 30-х годах XX века изучавшая геологию, стратиграфию и фитофоссилии Танну-Тувинской Народной Республики (так называлась Республика Тыва в 1921–1926 годах). Исследования в 1920 г. были проведены ею в нижнем течении р. Бий-Хем, примерно километров на 60 вверх от ее устья. Из-за недостатка палеонтологических данных в то время, стратиграфическое подразделение осадочных толщ было произведено по литологическим признакам (свиты приводятся снизу вверх): 1. отокшильская (грубозернистые песчаники, конгломераты, туфы, эффузивы); 2. усть-уюкская (тонкозернистые песчаники, аргил-

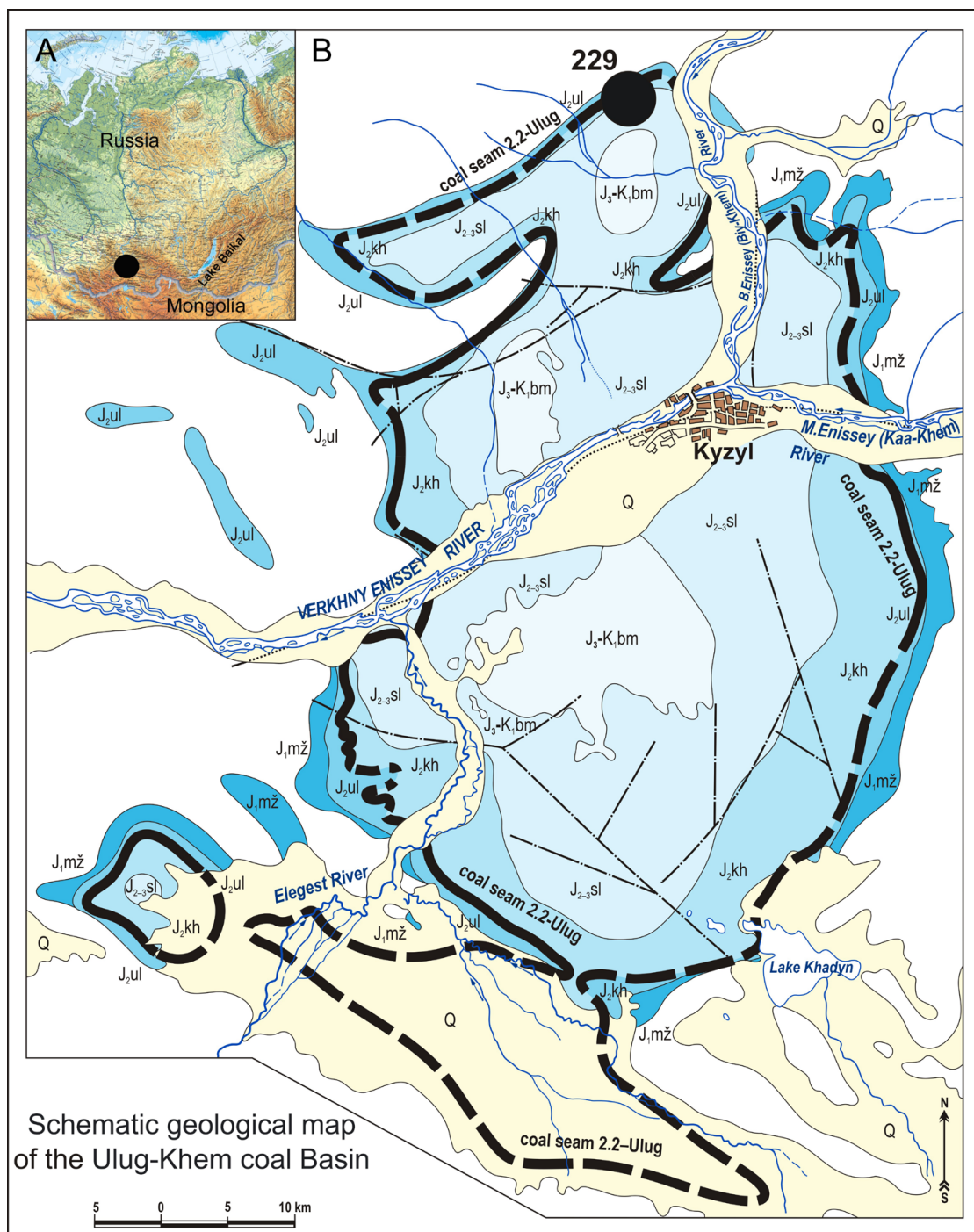


Рис. 1. Географическое местоположение Улуг-Хемского бассейна (А) и схематичная геологическая карта юрских отложений Улуг-Хемского бассейна (В) (по Lebedev, 2007, с упрощением; стратоны даны по Berzon, Petrukhina, 2016). Условные обозначения:  $J_1mž$  – межегейская свита;  $J_2ul$  – улуг-хемская свита;  $J_2kh$  – каахемская свита;  $J_{2-3}sl$  – салдамская свита;  $J_3-K_1bm$  – бомская свита; черным кружком обозначено местоположение точки 229, черной полосой – простираение угольного пласта Улуг.

Fig. 1. Geographical location of the Ulug-Khem Basin (A) and schematic geologic map of the Jurassic deposits of the Ulug-Khem Basin (B) (modified from Lebedev, 2007; strata after Berzon, Petrukhina, 2016). Legend:  $J_1mž$  – Mezhegei Formation;  $J_2ul$  – Ulugkhem Formation;  $J_2kh$  – Kaakhem Formation;  $J_{2-3}sl$  – Saldam Formation;  $J_3-K_1bm$  – Bom Formation; the black circle indicates the location of outcrop 229, the black stripe – the strike of the Ulug coal seam.

литы); 3. шивиликская (красные конгломераты и песчаники, в верхах тонкие прослои известняков); 4. звенящая (слоистая толща тонкозернистых песчаников и аргиллитов, иногда кремнистых, с тонкими прослоями кремнистых же известняков, с нижнекарбоновой флорой лепидофитов); 5. джарикская (песчаники и конгломераты — горелые породы с юрскими растительными остатками); 6. угленосная (песчаники, глинистые сланцы, мергели, угли, растительные остатки юрского возраста). Нейбург указывала, что, в сущности, джарикская и угленосная свиты представляют собой одну угленосную свиту без видимого несогласия перекрывающую звенящую свиту. Также она считала, что в основании угленосной свиты залегает характерный светло-серый конгломерат до 20 м мощностью с кремнистым цементом. Выше идут мощные горизонты серых песчаников и алевролитов, заключающих две пачки углей. Нижняя пачка углей включает, по крайней мере, 4 пласта различной мощности, от 0,20 до 1,5 м. Пласты и пропластки угля чередуются с тонкими прослойками глинистых сланцев и аргиллитов и с серым плотным, окремнелым, местами рассланцованным песчаником. Отмечается также, что кремнистый цемент песчаника — особенность пород нижней части свиты. Между нижней и верхней пачками углей преобладают мощные горизонты зеленовато-серых, грубозернистых, полевошпатовых песчаников. Верхняя пачка углей разреза состоит из пяти тонких угольных пластов и пропластков при общей мощности угля, не превышающей 1,25 м. Выше кровли угольного пласта прослеживается горизонт примерно в 0,75 м мощностью черного битуминозного мергеля; тонкие прослойки его встречаются и между угольными пластами. В этом черном мергеле, кроме фауны пелеципод, остракод и гастропод, встречаются также (ниже р. Каменной Ключ) ганоидные рыбы и многочисленные отпечатки, хотя и фрагментарной сохранности, растений: *Coniopteris hymenophylloides* (Brongniart) Seward, *Sphenopteris ginkgoloba* Neuburg, *Baiera* cf. *concinna* (Heer) Kawasaki, *B. spectabilis* Nathorst, *Czekanowskia rigida*, *Ferganiella urjancaica* Neuburg, *Podozamites lanceolatus* (Lindley et Hutton) Braun, *Leptostrobus crassipes* Heer. Также в междупластиях Нейбург указывает находки *Equisetites sokolowskii* Eichwald, *Coniopteris hymenophylloides*, *Cladophlebis haiburnensis* (Lindley et Hutton) Brongniart, *Czekanowskia rigida* и *Phoenicopsis angustifolia*.

В 1945–1954 гг. А. Л. Лосев (Losev, 1955) разработал стратиграфическую схему юрских угленосных толщ Улуг-Хемского бассейна. Им были выделены следующие подразделения (снизу вверх): элегестская J<sub>1</sub>, эрбекская J<sub>2</sub>, салдамская J<sub>2</sub> и бомская J<sub>2</sub>. Раннеюрский возраст элегестской свиты был принят по палинологическим данным, среднеюрский возраст эрбекской и салдамской свит — по палеоботаническим. Бомская свита палеонтологически не охарактеризована и к средней юре отнесена условно, с оговоркой, что в действительности она может быть даже и меловой; в ее основании залегает горизонт конгломератов. Наиболее мощный — до 9 м — угольный пласт Улуг находится в средней части разреза эрбекской свиты. Элегестская и салдамская свиты содержат маломощные пласты угля (Losev, 1955).

Лосев собрал ископаемые растения из эрбекской свиты, вскрытой на Эрбекском угольном месторождении. В. Д. Принада определил их как *Equisetites* sp., *Coniopteris tuvensis* Prynada (Ю. В. Тесленко (Teslenko, 1970) заметил, что изображения и описание выделенного вида отсутствуют, а образец утерян), *C. cf. burejensis* (Zalessky) Seward, *Cladophlebis haiburnensis*, *C. lobifolia* Phillips, *Phoenicopsis angustifolia*, *P. speciosa* Heer, *Czekanowskia rigida*, *C. setacea* Heer, *Baiera concinna*, *B. concinna* var. *magna* Prynada, *Sphenobaiera longifolia* (Pomel) Florin, *Podozamites lanceolatus*, *Carpolithes cinctus* Nathorst. Как Нейбург, так и Принада, отмечали доминирующую роль голосеменных, особенно лептострбовых *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*. Роль папоротников во флоре была незначительной.

Свою лепту в познание юрских растений Тывы внесли Ю. В. Тесленко и Н. К. Могучева (Teslenko, Mogucheva, 1964, 1965; Teslenko, 1967, 1970). Тесленко в обожженных породах эрбекской свиты на восточной окраине Каахемского месторождения угля обнаружил *Equisetites* sp., *Coniopteris hymenophylloides*, *C. sachsii* Teslenko, *Ginkgo sibirica* Heer, *G. huttonii* (Sternberg) Heer, *G. digitata* (Brongniart) Heer, *Baiera concinna*, *Sphenobaiera longifolia*, *Phoenicopsis angustifolia*, *Podozamites lanceolatus*, *Elatides curvifolia* (Dunker) Nathorst, *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioldii* (Heer) Nathorst.

Также из верхних горизонтов эрбекской свиты, выходящих на левом берегу р. Енисей на протяжении 4 км вниз по течению от пос. Усть-Элегест, им собраны *Hausmannia leeiana* Sze, *Coniopteris hymenophylloides*, *C. cf. burejensis*, *C. angarensis* Prynada, *Cladophlebis nebbensis* (Brongniart) Nathorst, *Raphaelia diamensis* Seward, *Ginkgo digitata*, *Ginkgodium* sp. (?), *Sphenobaiera longifolia*, *Czekanowskia latifolia* Turutanova-Ketova, *Czekanowskia rigida*, *C. setacea*, *Podozamites lanceolatus*, *P. tuvensis* Teslen-

ко, *P. angustifolius* Schimper, *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioldii*, *Carpolithes cinctus*, *Samaropsis rotundata* Heer, *S. plicatifolius* Teslenko.

Тесленко (Teslenko, 1970) указывает, что из этих же горизонтов Нейбург были определены *Hausmannia* (= *H. leeiana*), *Cladophlebis* sp., *Pterophyllum* sp. (насчет последнего он пришел к выводу о его принадлежности к хвойным рода *Taxocladus*).

В целом для местонахождений эрбекской свиты характерно преобладание голосеменных, в основном лептострбовых и гинкговых, а также папоротника *Coniopteris hymenophylloides*. Особенностью флоры является участие в ней *Ferganiella urjanchaica* и папоротника *Hausmannia*.

В 2013–2015 годах ОАО «Красноярскгеолсъемка» выполняла геологическое доизучение масштаба 1:200 000 листа М-46-V (Кызыл). В результате были получены новые данные о строении юрского разреза Улуг-Хемского бассейна (Verzon, Petrukhina, 2016). Установлено, что в кровле пласта «Улуг» повсеместно развит внутрiformационный размыв. В угле пласта «Улуг» И. В. Смокотиной обнаружены споры и пыльца байосского возраста, в то время как из верхнеэрбекской подсвиты получен спорово-пыльцевой комплекс батского возраста. По мнению Е. И. Берзона и О. Н. Петрухиной (Verzon, Petrukhina, 2016), вряд ли правомерно объединять эти отложения в одну свиту, поэтому предлагается принять названия улугхемская свита для бывшей нижнеэрбекской подсвиты и каахемская свита для бывшей верхнеэрбекской подсвиты (Рис. 1). Мощность вновь выделенных свит 40–280 м и 250–500 м.

Из угольного пласта улугхемской свиты в местонахождении 54132 вдоль автодороги Р-257 Кызыл-Абакан, недалеко от пос. Сесерлиг (это наше местонахождение 229), Смокотиной (Smokotina, 2017) получены обильные палиносспектры. По ее данным, в составе комплекса споровая часть (до 73,6 %) доминирует над пыльцевой. Среди спор преобладают *Dicksonia densa* Bolchovitina (до 10,8%) и *Leiotriletes* spp. (до 11,4%), среди пыльцы – *Ginkgocycadophytus* и *Disaccites*. Меньшее значение имеют палиноморфы *Stereisporites* spp., *Lycopodiumsporites* spp., *Obtusisporites junctus* (Kara-Mursa) Poccock, *Tripartina variabilis* Maljavkina, *Dictyophyllidites* sp., *Toroisporites* sp., Dipteridaceae, *Camptotriletes tenellus* Naumova ex Iljina, *Clathropteris obovata* var. *magna* Turutanova-Ketova, *Podocarpidites* spp., *Pseudopicea* sp., *Piceapollenites* spp., *Pinuspollenites* spp., *Araucariacites pexus* Sachanova ex Kosenkova, *Piceites latens* Bolchovitina, *Protoconiferus funarius* (Naumova) Bolchovitina, *Lycopodiumsporites intortivallus* (Sachanova et Iljina) Iljina, *Neoraistrickia rotundiformis* (Kara-Mursa) Tarasova, *Pinus divulgata* Bolchovitina. Этот палинокомплекс сопоставим с комплексом байоса палиностратиграфической шкалы севера Сибири, а также с комплексом байоса Канско-Ачинского бассейна (Smokotina, 2017).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами детально изучено местонахождение 229 (Рис. 2), расположенное вдоль новой дороги Р-257 Кызыл-Абакан, недалеко от пос. Сесерлиг (координаты: широта 51°56.137', долгота 094°19.541'). Здесь на нижнекаменноугольных залегают юрские отложения. Их разрез начинается базальными конгломератами (мощность около 3 м), на них в результате локальной тектонической дислокации надвинут угольный пласт Улуг мощностью 3,25 м в основании которого находится слой углистого алевроаргиллита (мощность 0,45 м). Пласт перекрыт желтым гравелистым песчаником (мощность 3 м).

Для целей спорово-пыльцевого анализа были опробованы угли пласта «Улуг» улугхемской свиты (местонахождение 229). Для выделения палиноморф использовалась стандартная методика спорово-пыльцевого анализа. Получены палиносспектры из проб 229-1 и 229-5.

Коллекции изученного материала (мезофоссилии и мацерат спорово-пыльцевых проб под номерами № 229-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10) хранятся в ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Растения-углеобразователи выявлялись непосредственно из угольного пласта «Улуг». Мы исходим из того, что растения, давшие начало углям, произрастали близ места формирования торфяной залежи и поставляли обильную фитомассу в захоронение, преимущественно гипоавтохтонного характера. В процессе формирования угольных пластов имела место преимущественно биогенная седиментация при почти полном отсутствии терригенной. Кластические отложения представляют собой материал, транспортированный из областей сноса; по этой причине состав захоронений в них зачастую имеет смешанный характер, т.е. тафоценозы включают остатки как низинных, так и склоновых растений.

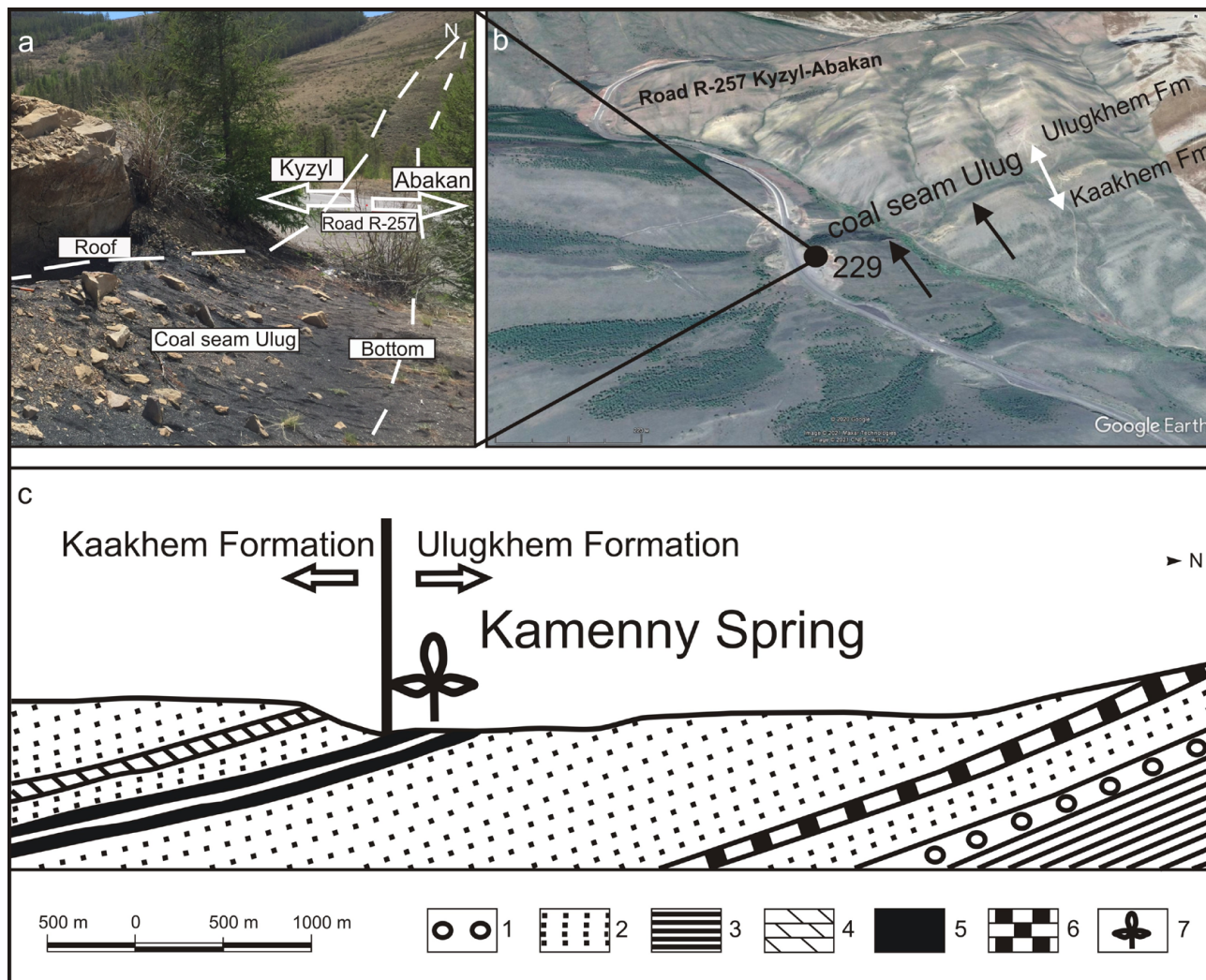


Рис. 2. Местонахождение 229 (верхняя часть улугкхемской свиты): а – фотография местонахождения; б – спутниковый снимок местонахождения (использован сервис Google Earth), черными стрелками показано положение пласта Улуг, белыми – распространение каакхемской и улугкхемской свит, Р-257 – автодорога Кызыл-Абакан; с – разрез местонахождения (по Neuburg, 1936, с упрощениями). Условные обозначения: 1 – конгломераты, 2 – песчаники, 3 – сланцы, 4 – мергель с обильными органическими остатками, 5 – угольный пласт, 6 – выгоревший угольный пласт, 7 – место отбора пробы угля из пласта Улуг в местонахождении 229.

Fig. 2. Locality 229 (upper part of the Ulugkhem Formation): a – photo of outcrop; b – satellite image of locality (using the Google Earth service), black arrows show the position of the Ulug coal seam, white – the distribution of the Kaakhem and Ulugkhem formations, R-257 – Kyzyl-Abakan road; c – section of locality (modified from Neuburg, 1936). Legend: 1 – conglomerate, 2 – sandstone, 3 – shale, 4 – marl with abundant organic remains, 5 – coal seam, 6 – burned-out coal seam, 7 – place of coal sampling from the Ulug seam at the locality 229.

Наиболее продуктивными оказались пробы 229-4 и 229-5 (средняя часть угольного пласта «Улуг», местонахождение 229). Обработка угля проходила по стандартной методике: сначала проба погружалась в азотную кислоту, через сутки промывалась, затем проводилась через щелочь, после тщательно промывалась дистиллированной водой. Получившийся после этого мацерат просматривался через бинокляр, кусочки дисперсных кутикул отбирались иголкой, затем изготавливались постоянные препараты кутикул для изучения в световом микроскопе Axioscop 40 с цифровой камерой Axioscam HRc и на сканирующем электронном микроскопе EVO 40 фирмы Carl Zeiss.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате химической мацерации угля пласта Улуг (пробы 229-1, 229-4, 229-5 и 229-9) нами выделены обильные дисперсные кутикулы (табл. I–IV). Среди них наиболее многочисленны остатки листьев *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko, в меньшем количестве – *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na, единичны обрывки чешуелистных хвойных *Pagiophyllum* sp. Также единичны фрагменты кутикул *Umaltolepis* sp., женского репродуктивного органа *Pseudotorellia*.

В палиноспектре угольного прослоя наибольшее количественное участие у спор папоротников, в основном, у представителей полиподиевых и диксониевых. Второстепенную роль играет двумешковая и моносультатная пыльца (последнюю, по всей видимости, продуцировали гинкгофиты и лептострбовые, так как представители Bennettitales, Cycadales и Pentoxylales здесь найдены не были).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате химической мацерации угля нами извлекаются остатки растений, слагающие его. Но, к сожалению, эти дисперсные кутикулы не позволяют полностью восстановить состав растений-углеобразователей, так как после воздействия кислот и щелочей сохраняются растения, обладавшие прочной кутикулой листьев. А вот, к примеру, у папоротников – непременных компонентов болотной растительности – обычно очень тонкая и хрупкая кутикула, которая не сохраняется в процессе мацерации. Однако их споры имеют толстую и прочную оболочку, выдерживающую химическую обработку. Привлечение палинологических данных позволяет восполнить недостаток информации о роли папоротников как углеобразователей.

Наш опыт совместного изучения растительных мега- и мезофоссилий и палиноморф показывает, что выявленный таксономический состав ископаемых растений и палинологических комплексов чаще всего не совпадает. Это обусловлено тем, что в захоронениях, как правило, сохраняются макроостатки прибрежных растений, в то время как спектры пыльцы и спор отражают состав растительности со всей водосборной площади. Подобная избирательность захоронений затрудняет реконструкцию локальной растительности, основанную только по палиноморфам или растительным остаткам. Есть еще ряд осложняющих факторов, например, различная продуктивность спор и пыльцы, которая может быть высокой у анемофильных растений и довольно низкой у зоофильных растений. Особая проблема с моносультатной пыльцой *Ginkgocycadophytus*: ее материнские растения могли относиться к разным порядкам (Bennettitales, Cycadales, Ginkgoales, Leptostrobales и Pentoxylales). Поэтому только по палинологическим данным определить, какие именно растения продуцировали ее и поставляли в захоронения весьма сложно, а иногда и невозможно. Таким образом, комплексное изучение макроостатков и палиноморф позволяет более полно и точно восстановить состав древней флоры.

Наше изучение угля пласта Улуг на севере Улуг-Хемского бассейна показало, что он сложен остатками полиподиевых и диксониевых папоротников, гинкгофитов (*Pseudotorellia* cf. *angustifolia*, *Umaltolepis* sp., *Eretmophyllum neimengguensis*) и хвойных (*Pagiophyllum* sp.). По данным палеоботаников Нейбург и Тесленко, собравших коллекции среднеюрских растений из кластических слоев, в захоронениях доминируют лептострбовые (*Czekanowskia* и *Phoenicopsis*). В меньшем количестве были встречены гинкговые и хвойные (*Podozamites*). К хвойным Нейбург относил и описанную ею *Ferganiella urjancaica*. Надо отметить, что ее эпидермально-кутикулярное строение неизвестно, не исключена принадлежность этого таксона гинкговым. По всей вероятности, *Pseudotorellia*, *Eretmophyllum* и *Pagiophyllum* произрастали по окраинам болота, поставляя отмерший растительный материал (мортмассу) для формирования угля, а *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, *Podozamites* и некоторые гинкговые существовали в отдалении, вероятно, на склонах, и их мортмасса не доходила до захоронений. В углях остатки *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и *Podozamites* обнаружены не были, хотя кутикула этих растений отличается толщиной и прочностью, которые позволяют их листьям пре-терпевать довольно дальнюю транспортировку.

### *Eretmophyllum*

Кутикула *Eretmophyllum neimengguensis* (Табл. I, фиг. 1–7; Табл. II, фиг. 1–9) обнаружена в пробах из угля пласта Улуг в небольшом количестве. По-видимому, довольно низкая представленность ее в мацерате отражает действительно невысокое участие этого гинкгофита в болотном

сообществе улугхемского времени. Надо сказать, это первая находка *Eretmophyllum* в мезозойских углях Азии.

Впервые род *Eretmophyllum* был установлен Х. Х. Томасом в 1913 году из средней юры Англии (Thomas, 1913), его типовой вид – *E. pubescens* Thomas. С тех пор было описано 14 видов. Площадь распространения этого рода в мезозое была довольно обширной: в Европе – территория современных Англии, Норвегии, Италии, Франции; в Азии – Афганистана, Казахстана, Узбекистана, Японии, Грузии, России (Сибирь), Монголии и Китая (Li et al., 2018). Временные рамки существования рода ограничиваются юрой и началом мела с максимумом разнообразия в юре (Gomez et al., 2000). Считается, что последнее появление этого таксона было в сеномане (Fleury et al., 2017). Этими авторами отмечалась фациальная принадлежность европейских местонахождений с *Eretmophyllum* к отложениям лагун и озер. Азиатские же находки приурочены к угленосным слоям, формировавшимся в условиях болот (Krassilov, 1972; Gomolitzky, 1987; Li et al., 2018).

Кутикула *Eretmophyllum* из пласта Улуг имеет сходство с таковой *E. neimengguensis*, описанной из среднеюрской (возможно, аален-байос) угленосной формации Яньань бассейна Ордос (Северный Китай). Авторы этого вида указывают огромное количество находок целых листьев великолепной сохранности из междупластий (Li et al., 2018, 2019). Е. В. Бугдаева и Ли Юньфен в 2019 году провели полевые работы в бассейне Ордос и отобрали пробы углей из всех пластов формации Яньань. Мацерация углей выявила, что в сложении мощных продуктивных пластов принимают участие папоротники и *Pseudotorellia*, маломощных – *Baierella* (наши неопубликованные данные). Многочисленность остатков *Eretmophyllum* в кластических междупластиях и их полное отсутствие в углях может свидетельствовать, что в бассейне Ордос это растение занимало возвышенные местообитания вдалеке от болот. В Улуг-Хемском же бассейне никогда не отмечались находки *Eretmophyllum*, в то время как его кутикула обнаружена в углях. По всей видимости, он входил в состав болотных сообществ, тогда как склоны были заняты *Phoenicopsis*, *Czekanowskia*, *Baiera*, *Sphenobaiera* и *Podozamites*, чьи остатки обильны в кластических прослоях, но не найдены в углях.

### **Pseudotorellia**

Обнаруженные нами дисперсные кутикулы *P. cf. angustifolia* преобладают в мацерате пробы угля 229-5 пласта Улуг в северной части Улуг-Хемского бассейна (Табл. III, фиг. 1–8; Табл. IV, фиг. 1, 2). Подобное доминирование, а также совместное захоронение листьев с женскими репродуктивными органами *Umaltolepis* sp. (Табл. IV, фиг. 3–5), позволяют сделать вывод, что именно эти растения произрастали ближе всех к месту захоронения и, по-видимому, превалировали в улугхемское время в болотном сообществе.

Род по листьям *Pseudotorellia* был установлен Р. Флорином для гинкгофитов Земли Франца-Иосифа (Florin, 1936). В настоящее время этот род насчитывает почти 50 видов (Nogiuchi, Uemura, 2017), широко распространенных в Восточной Гренландии, Шпицбергене, Европе и Азии. С рэта, а также в юре и мелу находки *Pseudotorellia* приурочены к угленосным отложениям (Lundblad, 1957, 1968; Bugdaeva, 1995, 1999; Kiritchkova, Nosova, 2009), исключая *P. kiensis* Nosova et Golovneva, найденную в симоновской свите сеноманского возраста аллювиального и озерно-болотного генезиса (Golovneva, Nosova, 2012; Nosova, Golovneva, 2018).

Углеобразующая роль *Pseudotorellia* выявлена нами в юрских и меловых местонахождениях ископаемых растений Сибири, Узбекистана, российского Дальнего Востока, Монголии и Северного Китая (Bugdaeva, 1995; Bugdaeva et al., 2014; Bugdaeva, Markevich, 2017; Herrera et al., 2017; Bugdaeva et al., 2020a, c; собственные неопубликованные данные). Она была одним из постоянных членов позднемезозойских растительных сообществ. Например, в раннемеловых углях кутинской свиты Тургино-Харанорской впадины Восточного Забайкалья листья *P. kharanorica* Bugdaeva могут составлять 90–95%, остальная часть приходится на *Pagiophyllum* sp. (Bugdaeva, 1995).

В апт-альбских лигнитах формации Тевшин Гови (Центральная Монголия) обнаружено значительное количество целых листьев *P. resinosa* Shi, Herrera, Herendeen, Leslie, Ichinnorov, Takahashi et Crane и *P. palustris* Shi, Herrera, Herendeen, Leslie, Ichinnorov, Takahashi et Crane (Shi et al., 2017), а также связанного с ними репродуктивного органа *Umaltolepis mongoliensis* Herrera, Shi, Ichinnorov, Takahashi, Bugdaeva, Herendeen et Crane (Herrera et al., 2017). Впервые род *Umaltolepis* установил В. А. Красилов (Krassilov, 1972), тогда же он доказал его связь с листьями *Pseudotorellia*. Он считал это растение древесно-кустарниковым. Исследования международной группой монгольского мате-

риала великолепной сохранности позволили предположить, что растение *Pseudotorellia-Umaltolepis* имело, по всей видимости, древесный габитус (Herrera et al., 2020). В некоторых местонахождениях, например, в дубликанской свите (берриас) Буреинского бассейна *Pseudotorellia* временами образует монодоминантные захоронения в кластических слоях (Krassilov, 1972, 1973). Исходя из вышесказанного, можно сделать вывод, что это растение формировало заросли как вдоль берегов озер, так и на болотах.

Однако в двух случаях *Pseudotorellia* не входила в состав болотной растительности. Это среднеюрское Назаровское месторождение Канско-Ачинского бассейна Восточной Сибири и ряд раннемеловых (аптских) угольных месторождений Раздольненского бассейна Южного Приморья. В первом случае доминируют лептострбовые *Phoenicopsis gracilis* Samylyna, *P. cf. laevis* Samylyna, *P. cf. pura* Kiritchkova et Travina и гинкговые *Ginkgo insolita* Samylyna (Bugdaeva et al., 2020b), во втором – мировиевые и беннеттиты (Bugdaeva, Markevich, 2009, 2017). Не исключено, что Назаровская впадина, самая западная в Канско-Ачинском бассейне, в средней юре открывалась на север и была подвержена влиянию более прохладной северной области. Преобладание в болотной растительности листопадных *Phoenicopsis*, *Czekanowskia* и *Ginkgo* может свидетельствовать в пользу более холодных условий. Северная часть Раздольненского бассейна в апте была ограничена возвышенностями почти со всех сторон. Его раннемеловую флору отличало высокое разнообразие. Наиболее примечательна такая термофильная группа, как беннеттиты (Krassilov, 1967; Bugdaeva et al., 2015; Volynets, Bugdaeva, 2017). Соседний Партизанский бассейн был открыт к морю; флора, существовавшая в то же самое время на его территории, была более однообразна при почти полном отсутствии беннеттитов (Krassilov, 1967). Раннемеловые флоры этих впадин имели мало общего. Даже такие консервативные растительные сообщества, как болотные, в апте в Раздольненском и Партизанском бассейнах кардинально различались и по составу, и по структуре. Они были представлены в Раздольненском бассейне в основном мировиевыми и циатейными со значительным участием беннеттитов, а в Партизанском – таксодиевыми и глейхениевыми. *Pseudotorellia* в Партизанском бассейне встречается довольно редко, а в Раздольненском – фактически отсутствует (Bugdaeva et al., 2014; Bugdaeva et al., 2015).

Процесс формирования углей как в настоящее время, так и в геологическом прошлом требует определенных условий: особый тектонический режим, переувлажненные обстановки и высокопродуктивная растительность, поставляющая отходы своей жизнедеятельности (мортмассу) в захоронения. *Pseudotorellia* в мезозое и начале кайнозоя была неизменным компонентом болотных сообществ, существуя в довольно стабильных условиях повышенной влажности и определенного температурного режима. Исчезновение болот и изменение обстановок приводило к вымиранию этих растений. Элиминация *Pseudotorellia* из болотных сообществ, формирующихся в более холодных (Назаровская впадина) и более теплых условиях (Раздольненская впадина), говорит о крайней чувствительности этого растения к изменению среды.

Выявленная нами при мацерации угля из пласта Улуг кутикула *Pseudotorellia* больше всего напоминает вид *P. angustifolia*, описанный М. П. Долуденко из дубликанской свиты Буреинского бассейна (Vakhrameev, Doludenko, 1961). Отсутствие целых листьев в изученных нами углях не позволило полноценно оценить все признаки этого таксона, поэтому мы даем его в открытой номенклатуре.

Этот вид появился в раннеюрскую эпоху в Канском бассейне, широко распространился в средней юре (современные территории Томской области, Ямало-Ненецкого автономного округа и Иркутской области), в поздней юре его ареал сокращается (Томская область, Хабаровский край), в последнем он сохранился до раннего мела (Nosova et al., 2021, in press). По всей видимости, распространение *P. angustifolia* было синхронным с существованием теплого и влажного палеоклимата данных территорий. Возможно, изменение палеообстановки в сторону иссушения или похолодания приводило к миграции или исчезновению вида.

### **Pagiophyllum**

В мацерате угля пласта Улуг также встречены немногочисленные обрывки маленьких листьев крючковатой формы с оттянутой верхушкой (Табл. IV, фиг. 6–9). Подобное строение имеют листья многих представителей хвойных. Эпидермальное строение мезофоссилий из пласта Улуг отчасти напоминает таковое *Pagiophyllum*: свободная верхушка листа длиннее основания, кутикула толстая, эпидермальные клетки квадратные или прямоугольные, их антиклинальные стенки толстые, пря-

мые, округлые многочисленные устья образуют ряды. Побочные клетки несут некоторые утолщения, образующие выпуклость вокруг устьичного отверстия. Папиллы отсутствуют. Острую верхушку листа имеет *Pagiophyllum insigne* Kendall из юры Йоркшира (Harris, 1979), также похоже строение устьиц. Ввиду неполноты информации, многие важные диагностические признаки остаются невыясненными. Возможно, при более планомерном изучении углей и междупластий Улуг-Хемского бассейна удастся прояснить этот вопрос. Пока же это растение – единственное хвойное в болотных растительных сообществах северной части бассейна. К сожалению, его систематическое положение на сегодняшний день остается неясным.

### Место улугхемской флоры среди одновозрастных флор Азии

Таким образом, выявлены основные углеобразователи средней юры Улуг-Хемского бассейна Тывы. Помимо папоротников, они представлены *Pseudotorellia* cf. *angustifolia*, *Eretmophyllum neimengguensis* и *Pagiophyllum* sp.

*Pseudotorellia*, по нашим данным, чаще всего доминирует в болотных сообществах таких южных областей, как Узбекистан (месторождение Ангрэн, мацерация угля промышленного пласта которого выявила значительное количество ее кутикулы) и бассейн Ордос Северного Китая. В более северных регионах – Улуг-Хемский и Иркутский бассейны – она также преобладает. Ситуация с *Pseudotorellia* в Канско-Ачинском бассейне неоднозначна: в болотном сообществе месторождения Абан она многочисленна, в Переясловском месторождении значение *Pseudotorellia* и лептостробиловых примерно равное, в Назаровском месторождении это растение не обнаружено, а в болотных растительных сообществах доминируют лептостробиловые (Рис. 3).

*Eretmophyllum*, как уже упоминалось выше, обнаружен в углях впервые, хотя его неоднократные находки известны из угленосных бассейнов (Krassilov, 1973; Kiritchkova et al., 2020). Часто встречается *E. neimengguensis* в светло-серых алевроаргиллитах и песчаниках междупластий формации Яньань бассейна Ордос, совершенно отсутствуя в углях региона.

Доминирование гинкгофитов в болотных растительных сообществах – довольно необычный факт, хотя само существование этой группы с конца палеозоя и до настоящего времени предполагает их экологическую пластичность и возможность обитания в разных биотопах. Известный исследователь гинкговых Чжоу Чжиянь полагал, что мезозойские гинкгофиты были «inhabitants of stable and ecologically saturated environments» (Zhou, 2009). Анализируя состав триасовых–раннемеловых флор, он также сделал вывод, что гинкговые были приспособлены к разным климатам (от жаркого и сухого до влажного и умеренного, или даже прохладного) и местообитаниям (от прибрежных равнин до внутриконтинентальных впадин с озерами, реками и болотами). Возможно, возникновение в конце триаса на территории Евразии довольно стабильных условий, благоприятных для формирования болот, давших начало углям, предопределило появление и развитие связанных с подобными биотопами растений, таких как гинкгофиты.

Барбацка (Barbaska, 2011) из анализа юрской флоры Венгрии вывела возможность произрастания гинкговых в слабо нарушенных влажных местообитаниях и привела мнение ряда коллег о существовании этой группы растений в более разнообразных обстановках, как во влажных, так и в сухих условиях, а также на возвышенностях (Hesselbo et al., 2003; Abbink et al., 2004; Pora, van Konijnenburg-van Cittert, 2006; Francis et al., 2008). Подобная стратегия могла обусловить выживание и существование в настоящее время «живого ископаемого» *Ginkgo biloba* L.

Как уже упоминалось ранее, с помощью мацерации углей выявляется кутикула растений, входивших в болотные фитоценозы и давших начало углям (биогенной породе). Традиционно же палеоботаники имеют дело с фитофоссилиями, собранными из терригенных отложений (иногда вулканогенных и туфогенных), которые обычно, формируясь в результате размыва возвышенностей или выброса пепла из вулканов, транспортируют остатки растений склоновой растительности в низины и захоранивают их вместе с произрастающими там растениями. Следовательно, часто захоронения носят смешанный характер. Вычлняя состав болотной растительности, мы имеем возможность представить себе растения, занимавшие более высокое гипсометрическое положение. За полтора столетия исследований палеоботаниками России собраны обширные коллекции мезозойских растений, в то время как углеобразователям не уделялось должного внимания, и они никем не исследовались. Изучив углеобразователи и сопоставив их таксономический состав с таковым фитофоссилий, собранных предшественниками из кластических слоев, мы можем приблизительно очертить распределение растений по низинам и склонам (Рис. 3).

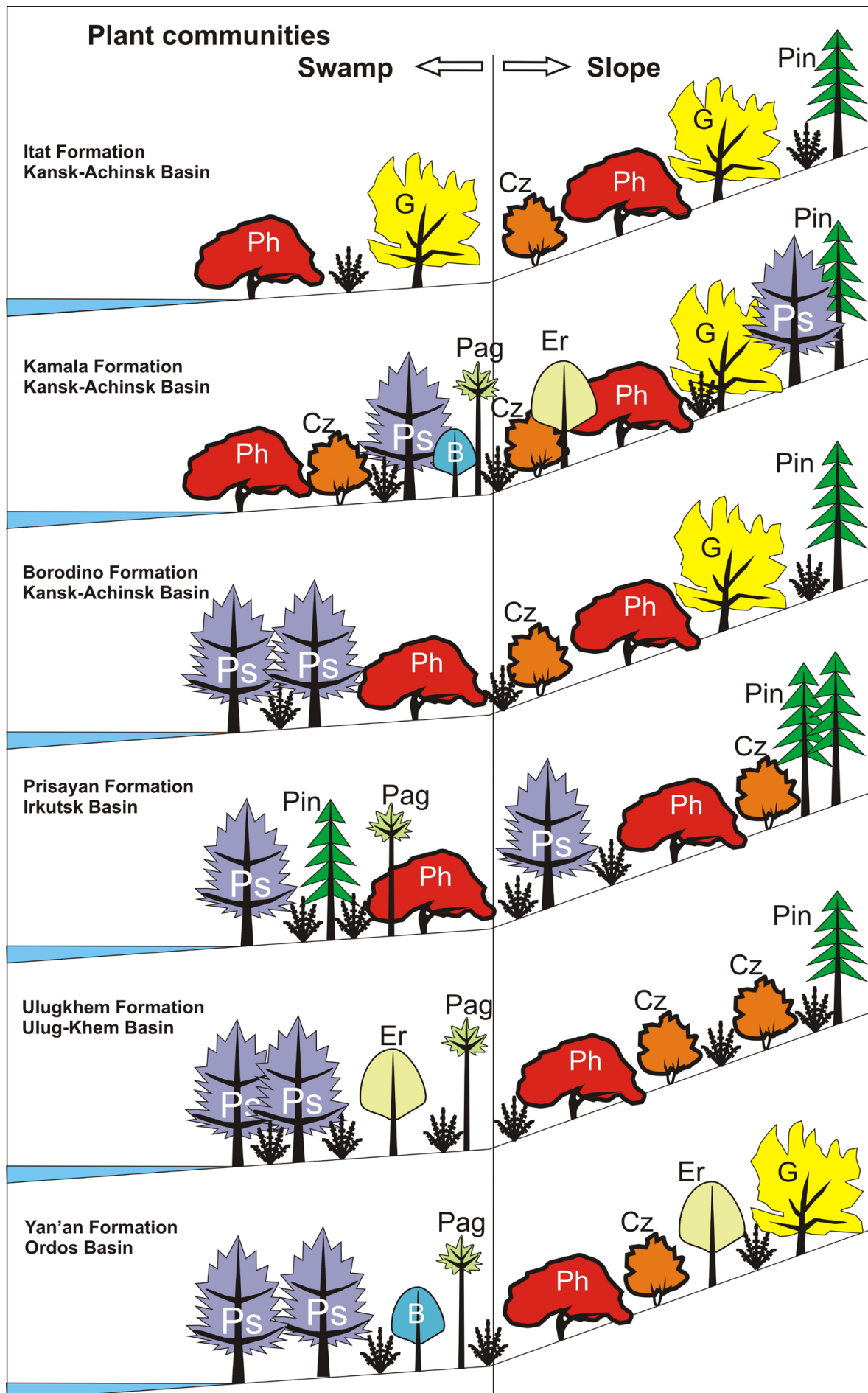


Рис. 3. Состав среднеюрских болотных и склоновых растительных сообществ Канско-Ачинского, Иркутского, Улуг-Хемского и Ордосского бассейнов. Условные обозначения: B – *Baierella*, Pag – *Pagiophyllum*, Cz – *Czekanowska*, Er – *Eretmophyllum*, G – гинкговые, Ph – *Phoenicopsis*, Pin – Pinaceae, Ps – *Pseudotorellia*.

Fig. 3. Composition of the Middle Jurassic swamp and slope plant communities of the Kansk-Achinsk, Irkutsk, Ulug-Khem, and Ordos basins. Legend: B – *Baierella*, Pag – *Pagiophyllum*, Cz – *Czekanowska*, Er – *Eretmophyllum*, G – ginkgoaleans, Ph – *Phoenicopsis*, Pin – Pinaceae, Ps – *Pseudotorellia*.

Одновозрастные местонахождения Улуг-Хемского бассейна Тывы, Ангренского бассейна Узбекистана и бассейна Ордос Северного Китая отличает четкая дифференциация растительных остатков: болотные сообщества представлены в основном *Pseudotorellia*, в то время как на более возвышенных местах произрастали гинкговые и лептострбовые (Nosova, 2013; Li et al., 2018, 2019). При движении к северу *Pseudotorellia* теряет свое значение в болотных растительных сообществах, замещаясь *Phoenicopsis* и *Czekanowska*, при этом состав болотных и склоновых сообществ практически одинаковый (Рис. 3).

### ВЫВОДЫ

На основании палеоботанических и палинологических исследований установлено, что угли улугхемской свиты среднеюрского возраста в разрезе местонахождения 229 Улуг-Хемского бассейна формировались преимущественно за счет папоротников и гинкгофитов. Наряду с ними, но в меньшей степени фитомассу в захоронение поставляли хвойные неопределенного систематического положения (*Pagiophyllum*). *Pseudotorellia* – характерное растение болотных растительных сообществ юрских и меловых бассейнов Прибайкалья, Забайкалья, Приамурья, Приморья, Узбекистана и Северного Китая. На заболоченных низменностях Улуг-Хемского бассейна Тывы оно также являлось доминантным. Впервые выявлена углеобразующая роль рода *Eretmophyllum*.

Участие *Pseudotorellia*, *Eretmophyllum* и *Pagiophyllum* сближает тывинскую среднеюрскую флору с флорами Канско-Ачинского и Иркутского бассейнов, а также бассейна Ангрен в Узбекистане и бассейна Ордос в Китае. Но если в северных местонахождениях Канско-Ачинского бассейна составы болотных и склоновых сообществ практически не отличаются, то в одновозрастных местонахождениях Улуг-Хемского бассейна Тывы, Ангренского бассейна Узбекистана и бассейна Ордос Северного Китая наблюдается их четкая дифференциация – болотные сообщества представлены в основном *Pseudotorellia*, в то время как на склонах произрастали гинкговые и лептострбовые.

Позднемезозойские болотные растительные сообщества отличались консерватизмом, по видимому, в результате существования в одних и тех же условиях повышенной влажности, а также крайней чувствительностью к изменению среды.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н. П. Домре за техническую подготовку спорово-пыльцевых проб, А. О. Фролову за присылку углей Иркутского бассейна, Т. Н. Грозновой за присылку углей Ангренского бассейна, Е. Б. Вольнец за сбор юрских углей Канско-Ачинского бассейна и помощь в поиске литературы, Сунь Чунь-Линю за организацию полевых работ в бассейне Ордос, Ли Юнь-Фену за помощь при полевых работах в бассейне Ордос, Н. В. Носовой за консультации по систематике ископаемых растений. С В. А. Красиловым много лет велись обсуждения разных аспектов эволюции мира растений, в том числе по проблеме углеобразователей, за что Е. В. Бугдаева бесконечно благодарна своему наставнику.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 20-04-00355 и в рамках госзадания ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (тема № АААА-А17-117062710083-0). Исследования проводились на оборудовании центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

### ЛИТЕРАТУРА

[Berzon, Petrukhina] Берзон, Е. И., Петрухина, О. Н. 2016. Стратиграфическое расчленение юрского разреза Улуг-Хемского каменноугольного бассейна (Республика Тыва). – Региональная геология и металлогения, 68: 30–41.

- [Bugdaeva] Бугдаева, Е. В. 1999. История рода *Pseudotorellia* Florin (Pseudotorelliaceae, Ginkgoales). – Палеонтол. журн. 33(5): 94–104.
- [Bugdaeva] Бугдаева, Е. В., Маркевич, В. С., Волынец, Е. Б. 2014. Растения-углеобразователи верхней части нижнемеловой старосучанской свиты (Партизанский бассейн, Южное Приморье). – Стратиграфия. Геологическая корреляция, 22(5): 31–44.  
<https://doi.org/10.7868/S0869592X14030041>
- [Bugdaeva] Бугдаева, Е. В., Маркевич, В. С., Волынец, Е. Б. 2020а. Среднеюрские растения-углеобразователи Переясловского месторождения Канско-Ачинского бассейна. – Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, с. 30–33.
- [Bugdaeva] Бугдаева, Е. В., Маркевич, В. С., Волынец, Е. Б. 2020б. Растения-углеобразователи Назаровского месторождения Канско-Ачинского бассейна. – Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, с. 34–38.
- [Bugdaeva] Бугдаева, Е. В., Маркевич, В. С., Волынец, Е. Б. 2020с. Среднеюрские растения-углеобразователи Абанского месторождения Канско-Ачинского бассейна. – Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, с. 39–42.
- [Vachrameev, Doludenko] Вахрамеев, В. А., Долуденко, М. П. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 135 с.
- [Golovneva, Nosova] Головнева, Л. Б., Носова, Н. В. 2012. Альб-сеноманская флора Западной Сибири. СПб: Марафон, 436 с.
- [State Geological map of the Russian Federation] Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1000000 (третье поколение). Серия Алтае-Саянская Лист М-46, Кызыл. Объяснительная записка. 2008. СПб: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 349 с.
- [Kiritchkova] Киричкова, А. И., Носова, Н. В., Костина, Е. И., Ярошенко, О. П. 2020. Континентальная юра Иркутского угленосного бассейна. СПб: ВНИГРИ, 288 с.
- [Krassilov] Красилов, В. А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 264 с.
- [Krassilov] Красилов, В. А. 1972. Мезозойская флора реки Буреи (Ginkgoales и Czekanowskiales). М.: Наука, 150 с.
- [Krassilov] Красилов, В. А. 1973. Материалы по стратиграфии и палеофлористике угленосной толщи Буреинского бассейна. – Ископаемые флоры и фитоистратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, с. 28–51.
- [Lebedev] Лебедев, Н. И. 2007. Угли Тувы: состояние и перспективы освоения сырьевой базы. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 180 с.
- [Losev] Лосев, А. Л. 1955. Угольные месторождения Тувинской автономной области. – Советская геология, 46: 44–65.
- [Neuburg] Нейбург, М. Ф. 1936. К стратиграфии и возрасту угленосных отложений Танну-Тувинской Народной Республики. – Труды Геологического института АН СССР, Т. 5, р. 131–160.
- [Nosova] Носова, Н. В., Костина, Е. И., Бугдаева, Е. В. 2021. *Pseudotorellia* Florin из верхнеюрских-нижнемеловых отложений Буреинского бассейна (Дальний Восток России). – Стратиграфия. Геологическая корреляция (в печати).
- [Smokotina] Смокотина, И. В. 2017. Сравнительная палиностратиграфия байоса средней юры Улуг-Хемского угольного бассейна и Канско-Ачинского бассейна. – Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VII Всероссийское совещание: Москва, 18–22 сентября 2017 г. Научные материалы. Москва: ГИН РАН, с. 201–204.
- [Teslenko] Тесленко, Ю. В. 1967. Палеоботаническое обоснование стратиграфии юрских континентальных отложений юга Средней Сибири. – Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири. Новосибирск: Наука, с. 53–57.
- [Teslenko] Тесленко, Ю. В. 1970. Стратиграфия и флора юрских отложений Западной и Южной Сибири и Тувы. М.: Недра, 270 с.
- [Teslenko, Mogucheva] Тесленко, Ю. В., Могучева, Н. К. 1964. Палеоботанические материалы к стратиграфии юрских угленосных отложений Тувы. – ДАН СССР, 155(4): 822–825.

- [Teslenko, Mogucheva] Тесленко, Ю. В., Могучева, Н. К. 1965. К изучению юрской флоры Улуг-Хемского угольного бассейна в Туве. – Геология и геофизика, 10: 80–88.
- Abbink, O., van Konijnenburg-van Citter, J. H. A., Visscher, H. 2004. A sporomorph ecogroup model of the Northwest European Jurassic–Lower Cretaceous: concepts and framework. *Netherlands Journal of Geosciences*, 83: 17–38. <https://doi.org/10.1017/S0016774600020436>
- Barbacka, M. 2011. Biodiversity and the reconstruction of Early Jurassic flora from the Mecsek Mountains (southern Hungary). – *Acta Palaeobotanica*, 51(2): 127–179.
- Bugdaeva, E. V. 1995. *Pseudotorellia* from the Lower Cretaceous coal-bearing deposits of Eastern Transbaikalia. – *Paleontological Journal*, 29(1A): 182–184.
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S. 2009. The coal-forming plants of rhabdopissites in the Lipovtsy coal field (Lower Cretaceous of Southern Primorye). – *Paleontological Journal*, 43(10): 1217–1229. <https://doi.org/10.1134/S0031030109100049>
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S. 2017. The Early Cretaceous coal-forming plants of southern part of East Siberia and Russian Far East. – *Island Arc*, 26: e12206. <https://doi.org/10.1111/iar.12206>
- Bugdaeva, E. V., Volynets, E. B., Markevich, V. S. 2015. The Early Cretaceous flora of Razdol'naya River basin (Primorye Region, the Russian Far East). – *Botanica Pacifica*, 4(2): 71–77. <https://doi.org/10.17581/bp.2015.04221>
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D. J., Durand, M., Moreau J.-D., Néraudeau, D., Strullu-Derrien, Ch., Redois, F. 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France: taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. – *Annales de Paléontologie*, 103(4): 235–250. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2017.10.003>
- Florin, R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. I. Spezieller Teil. – *Palaeontographica. Abt. B*, 81: 71–173.
- Francis, J. E., Ashworth, A., Cantrill, D. J., Crame, J. A., Howe, J., Stephens, R., Tosolini, A.-M., Thorn, V. 2008. 100 Million years of Antarctic climate evolution: evidence from fossil plants. – *Antarctica: a keystone in a changing world. Proceedings of the 10<sup>th</sup> International Symposium on Antarctic Earth Sciences*. Washington, DC: The National Academies Press, p. 19–28. <https://doi.org/10.3133/ofr20071047KP03>
- Gomez, B., Martin-Closas, C., Barale, G., Thévenard, F. 2000. A new species of *Nehvizdya* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 111: 49–70. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(00\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(00)00017-8)
- Gomolitzky, N. P. 1987. A new species of *Eretmophyllum* from the Jurassic of Middle Asia. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, (51): 127–131. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(87\)90025-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(87)90025-X)
- Harris, T. M. 1979. The Yorkshire Jurassic Flora, 5. Coniferales. London: British Museum (Natural History), 166 p.
- Herrera, F., Shi, G., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Bugdaeva, E. V., Herendeen, P. S., Crane, P. R. 2017. The presumed ginkgophyte *Umaltolepis* has seed-bearing structures resembling those of Peltaspermales and Umkomasiales. – *PNAS*, 114(12): E2385–E2391. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621409114>
- Herrera, F., Shi, G., Mays, C., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Bevitt, J. J., Herendeen, P. S., Crane, P. R. 2020. Reconstructing *Krassilovia mongolica* supports recognition of a new and unusual group of Mesozoic conifers. – *PLoS ONE*, 15(1): e0226779. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226779>
- Hesselbo, S. P., Morgan-Bell, H. S., McElwain, J. C., Rees, P. MCA, Robinson, S. A., Ross, C. E. 2003. Carbon-Cycle perturbation in the Middle Jurassic and accompanying changes in the terrestrial paleoenvironment. – *The Journal of Geology*, 111: 259–276. <https://doi.org/10.1086/373968>
- Horiuchi, J., Uemura, K. 2017. Paleocene occurrence of *Pseudotorellia* Florin (Ginkgoales) from North-east Japan and the Meso-Cenozoic history of *Pseudotorellia* and *Torellia*. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 246: 146–160. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.05.011>
- Kiritchkova, A. I., Nosova, N. V. 2009. The genus *Pseudotorellia* Florin (Ginkgoales): taxonomic and stratigraphic aspects. – *Stratigraphy and Geological Correlation*, 17(6): 615–631. <https://doi.org/10.1134/S0869593809060045>
- Li, Yu.-F., Sun, Ch.-L., Wang, H.-Sh., Dilcher, D. L., Tan, X., Li, T., Na, Yu.-L. 2018. First record of *Eretmophyllum* (Ginkgoales) with well-preserved cuticle from the Middle Jurassic of the Ordos Basin, Inner Mongolia, China. – *Palaeoworld*, 27: 188–201. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.09.002>

- Li, Yu.-F., Wang, H.-Sh., Dilcher, D. L., Bugdaeva, E., Xiao, T., Li, T., Na, Yu.-L., Sun, Ch.-L. 2019. Middle Jurassic plant diversity and climate in the Ordos Basin, China. – *Paleontological Journal*, 53(11): 1216–1235. <https://doi.org/10.1134/S0031030119110091>
- Lundblad, B. 1957. On the presence of the genus *Pseudotorellia* (Ginkgophyta) in the Rhaetic of N. W. Scania. – *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 79(4): 759–765. <https://doi.org/10.1080/11035895709454870>
- Lundblad, B. 1968. The present status of the genus *Pseudotorellia* Florin (Ginkgophyta). – *J. Linn. Soc. London (Botan.)*, 61(384): 189–195. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00116.x>
- Nosova, N. V. 2013. Revision of the genus *Grenana* Samylna from the Middle Jurassic of Angren, Uzbekistan. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 197: 226–252. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.06.005>
- Nosova, N. V., Golovneva, L. B. 2018. *Phoenicopsis* (Leptostrobales) and *Pseudotorellia* (Ginkgoales) from the Cretaceous of North Asia. – *Cretaceous Research*, 86: 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.03.001>
- Popa, M. E., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 2006. Aspects of Romanian Early-Middle Jurassic palaeobotany and palynology. Part VII. Successions and floras. – *Progress in Natural Science*, 16: 203–212.
- Schmalhausen, J. T. 1883. Pflanzenpaläontologische Beiträge. I. Nachträge zur Jura-Flora des Kohlenbeckens von Kusnetz im Altai. II. Pflanzenreste aus der Nordwestlichen Mongolei. – *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*, 11(5): 545–568.
- Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P. S., Leslie, A. B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Crane, P. R. 2017. Leaves of *Podozamites* and *Pseudotorellia* from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. – *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2): 111–137. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1274343>
- Thomas, H. H. 1913. On some new rare Jurassic plants from Yorkshire: *Eretmophyllum*, a new type of ginkgoalean leaf. – *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 17: 256–262.
- Volynets, E. B., Bugdaeva, E. V. 2017. The Aptian-Cenomanian flora of the Razdolnaya coal Basin (Primorye region, Russia). – *Island Arc*, 26: e12171. <https://doi.org/10.1111/iar.12171>
- Zhou, Z.-Y. 2009. An overview of fossil Ginkgoales. – *Palaeoworld*, 18(1): 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2009.01.001>

#### REFERENCE

- Abbink, O., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., Visscher, H. 2004. A sporomorph ecogroup model of the Northwest European Jurassic–Lower Cretaceous: concepts and framework. *Netherlands Journal of Geosciences*, 83: 17–38. <https://doi.org/10.1017/S0016774600020436>
- Barbacka, M. 2011. Biodiversity and the reconstruction of Early Jurassic flora from the Mecsek Mountains (southern Hungary). – *Acta Palaeobotanica*, 51(2): 127–179.
- Berzon, E. I., Petrukhina, O. N. 2016. Stratigraphic subdivision of the Jurassic System of the Ulug-Khem coal Basin (Republic of Tyva). – *Regionalnaya geologiya i metallogeniya* 68: 30–41. (in Russian).
- Bugdaeva, E. V. 1995. *Pseudotorellia* from the Lower Cretaceous coal-bearing deposits of Eastern Transbaikalia. – *Paleontological Journal*, 29 (1A): 182–184.
- Bugdaeva, E. V. 1999. History of genus *Pseudotorellia* Florin (Pseudotorelliaceae, Ginkgoales). – *Paleontological Journal*, 33(5): 94–104. (in Russian).
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S. 2009. The coal-forming plants of rhabdopissites in the Lipovtsy coal field (Lower Cretaceous of Southern Primorye). – *Paleontological Journal*, 43 (10): 1217–1229. <https://doi.org/10.1134/S0031030109100049>
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S. 2017. The Early Cretaceous coal-forming plants of southern part of East Siberia and Russian Far East. – *Island Arc*, 26: e12206. <https://doi.org/10.1111/iar.12206>
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S., Volynets, E. B. 2014. The coal-forming plants of the upper part of the Lower Cretaceous Starosuchan Formation (Partizansk Basin, South Primorye Region). – *Stratigraphy and Geological Correlation*, 22(5): 31–44. <https://doi.org/10.1134/S0869593814030046>
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S., Volynets, E. B. 2020a. The Middle Jurassic coal-forming plants of the Pereyaslovka coal mine of the Kansk-Achinsk Basin. – *Jurassic System of Russia: Problems of stratigraphy and palaeogeography. Proceedings of VIII All-Russian meeting with international participation*. Syktyvkar: IG Komi SC UB RAS, p. 30–33. (in Russian).

- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S., Volynets, E. B. 2020b. The coal-forming plants of the Nazarovo coal mine of the Kansk-Achinsk Basin. – Jurassic System of Russia: Problems of stratigraphy and palaeogeography. Proceedings of VIII All-Russian meeting with international participation. Syktyvkar: IG Komi SC UB RAS, p. 34–38. (in Russian).
- Bugdaeva, E. V., Markevich, V. S., Volynets, E. B. 2020c. The Middle Jurassic coal-forming plants of the Aban coal mine of the Kansk-Achinsk Basin. – Jurassic System of Russia: Problems of stratigraphy and palaeogeography. Proceedings of VIII All-Russian meeting with international participation. Syktyvkar: IG Komi SC UB RAS, p. 39–42. (in Russian).
- Bugdaeva, E. V., Volynets, E. B., Markevich, V. S. 2015. The Early Cretaceous flora of Razdol'naya River basin (Primorye Region, the Russian Far East). – *Botanica Pacifica*, 4(2): 71–77. <https://doi.org/10.17581/bp.2015.04221>
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D. J., Durand, M., Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Strullu-Derrien, Ch., Redois, F. 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France: taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. – *Annales de Paléontologie*, 103(4): 235–250. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2017.10.003>
- Florin, R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. I. Spezieller Teil. – *Palaeontographica*, Abt. B, 81: 71–173.
- Francis, J. E., Ashworth, A., Cantrill, D. J., Crame, J. A., Howe J., Stephens, R., Tosolini, A.-M., Thorn, V. 2008. 100 Million years of Antarctic climate evolution: evidence from fossil plants. – *Antarctica: a keystone in a changing world*. Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences. Washington, DC: The National Academies Press, p. 19–28. <https://doi.org/10.3133/ofr20071047KP03>
- Golovneva, L. B., Nosova, N. V. 2012. *Albian-Cenomanian flora of Western Siberia*. St. Petersburg: Marathon, 436 p. (in Russian).
- Gomez, B., Martin-Closas, C., Barale, G., Thévenard, F. 2000. A new species of *Nehvizdya* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 111(1–2): 49–70. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(00\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(00)00017-8)
- Gomolitzky, N. P. 1987. A new species of *Eretmophyllum* from the Jurassic of Middle Asia. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, (51): 127–131. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(87\)90025-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(87)90025-X)
- Gosudarstvennaya Geologicheskaya karta Rossiyskoi Federazii. Masshtab 1:1000000 (tret'ye pokolenie). *Altai-Sayanskaya Seriya*. List M-46, Kyzyl. Ob'yasnitel'naya zapiska [State Geological map of the Russian Federation. Scale 1:1000000 (third generation). *Altai-Sayany Series*. Sheet M-46, Kyzyl. Explanatory note]. St. Petersburg: VSEGEI, 2008, 349 p. (in Russian).
- Harris, T. M. 1979. *The Yorkshire Jurassic Flora*, 5. Coniferales. London: British Museum (Natural History), 166 p.
- Herrera, F., Shi, G., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Bugdaeva, E. V., Herendeen, P. S., Crane, P. R. 2017. The presumed ginkgophyte *Umaltolepis* has seed-bearing structures resembling those of Peltaspermales and Umkomasiales. – *PNAS*, 114(12): E2385–E2391. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621409114>
- Herrera, F., Shi, G., Mays, C., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Bevit, J. J., Herendeen, P. S., Crane, P. R. 2020. Reconstructing *Krassilovia mongolica* supports recognition of a new and unusual group of Mesozoic conifers. – *PLoS ONE*, 15(1): e0226779. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226779>
- Hesselbo, S. P., Morgan-Bell, H. S., McElwain, J. C., Rees, P. MCA, Robinson, S. A., Ross, C.E. 2003. Carbon-Cycle Perturbation in the Middle Jurassic and Accompanying Changes in the Terrestrial Paleoenvironment. – *The Journal of Geology*, 111: 259–276. <https://doi.org/10.1086/373968>
- Horiuchi, J., Uemura, K. 2017. Paleocene occurrence of *Pseudotorellia* Florin (Ginkgoales) from North-east Japan and the Meso-Cenozoic history of *Pseudotorellia* and *Torellia*. – *Review of Palaeobotany and Palynology*. 246: 146–160. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.05.011>
- Kiritchkova, A. I., Nosova, N. V. 2009. The Genus *Pseudotorellia* Florin (Ginkgoales): taxonomic and stratigraphic aspects. – *Stratigraphy and Geological Correlation*, 17(6): 615–631. <https://doi.org/10.1134/S0869593809060045>
- Kiritchkova, A. I., Nosova, N. V., Kostina, E. I., Yaroshenko, O. P. 2020. *Continental Jurassic of the Irkutsk coal-bearing Basin*. St. Petersburg: VNIGRI, 288 p. (in Russian).
- Krassilov, V. A. 1967. *Rannemelovaya flora Yuzhnogo Primorya i eyo znachenie dlyz stratigrafii* [Early Cretaceous flora of Southern Primorye and its significance for stratigraphy]. Moscow: Nauka, 264 p. (in Russian).

- Krassilov, V. A. 1972. Mezozoiskaya flora reki Burei (Ginkgoales i Czekanowskiales) [Mesozoic flora of the Bureya River (Ginkgoales and Czekanowskiales)]. Moscow: Nauka, 150 p. (in Russian).
- Krassilov, V. A. 1973. Materialy po stratigrafii i paleofloristike ugleosnykh otlozheniy Bureinskogo basseina [Materials on stratigraphy and paleofloristics of coal-bearing deposits of the Bureya Basin]. – Fossil floras and phytostratigraphy of Far East. Vladivostok: DVNC AN SSSR, p. 28–51. (in Russian).
- Lebedev, N. I. 2007. Coals of the Tuva: state and prospects for the development of the raw material base. Kysyl: TuvIENR SB RAS, 180 p. (in Russian).
- Li, Yu.-F., Sun, Ch.-L., Wang, H.-Sh., Dilcher, D. L., Tan, X., Li, T., Na, Yu.-L. 2018. First record of *Eretmophyllum* (Ginkgoales) with well-preserved cuticle from the Middle Jurassic of the Ordos Basin, Inner Mongolia, China. – *Palaeoworld*, 27: 188–201. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.09.002>
- Li, Yu.-F., Wang, H.-Sh., Dilcher, D. L., Bugdaeva, E., Xiao, T., Li, T., Na, Yu.-L., Sun, Ch.-L. 2019. Middle Jurassic plant diversity and climate in the Ordos Basin, China. – *Paleontological Journal*, 53(11): 1216–1235. <https://doi.org/10.1134/S0031030119110091>
- Losev, A. L. 1955. Ugolnye mestorozhdeniya Tuvinskoi avtonomnoi oblasti [Coal deposits of the Tuva Autonomous Region]. – *Sovetskaya Geologiya*, 46: 44–65. (in Russian).
- Lundblad, B. 1957. On the presence of the genus *Pseudotorellia* (Ginkgophyta) in the Rhaetic of N. W. Scania. – *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 79(4): 759–765. <https://doi.org/10.1080/11035895709454870>
- Lundblad, B. 1968. The present status of the genus *Pseudotorellia* Florin (Ginkgophyta). *J. Linn. Soc. London (Botan.)*, 61(384): 189–195. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00116.x>
- Neuburg, M. F. 1936. K stratigrafii i vozrastu ugleosnykh otlozheniy Tannu-Tuvinskoi Narodnoi Respubliki [To stratigraphy and age of the coal-bearing deposits of the Tannu-Tuva People Republic]. – *Transactions of Geological Institute. Vol. V*, p. 131–160. (in Russian).
- Nosova, N. V. 2013. Revision of the genus *Grenana* Samylna from the Middle Jurassic of Angren, Uzbekistan. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 197: 226–252. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.06.005>
- Nosova, N. V., Golovneva, L. B. 2018. *Phoenicopsis* (Leptostrobales) and *Pseudotorellia* (Ginkgoales) from the Cretaceous of North Asia. – *Cretaceous Research*, 86: 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.03.001>
- Nosova, N. V., Kostina, E. I., Bugdaeva, E. V. 2021. *Pseudotorellia* Florin from the Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of the Bureya Basin (Russian Far East). – *Stratigraphy and Geological Correlation*, in press. (in Russian).
- Popa, M. E., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. 2006. Aspects of Romanian Early-Middle Jurassic palaeobotany and palynology. Part VII. Successions and floras. – *Progress in Natural Science*, 16: 203–212.
- Schmalhausen, J. T. 1883. Pflanzenpaläontologische Beiträge. I. Nachträge zur Jura-Flora des Kohlenbeckens von Kusnetz im Altai. II. Pflanzenreste aus der Nordwestlichen Mongolei. – *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*, 9(5): 545–568.
- Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P. S., Leslie, A. B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Crane, P. R. 2017. Leaves of *Podozamites* and *Pseudotorellia* from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. – *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2): 111–137. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1274343>
- Smokotina, I. V. 2017. Comparative palynostratigraphy of the Bajocian of the Middle Jurassic of the Ulug-Khem coal Basin and the Kansk-Achinsk Basin. – *Jurassic System of Russia: Problems of stratigraphy and palaeogeography. Proceedings of VII All-Russian meeting*. Moscow: GIN RAS, p. 201–204. (in Russian).
- Teslenko, Yu. V. 1967. Paleobotanicheskoe obosnovanie stratigrafii yurskikh kontinentalnykh otlozheniy yuga Sredney Sibiri [Paleobotanical substantiation of the stratigraphy of the Jurassic continental deposits in the south of Central Siberia]. – *Stratigrafiya mesozoya i kainozoya Central'noi Sibiri*. Novosibirsk: Nauka, p. 53–57. (in Russian).
- Teslenko, Yu. V. 1970. Stratigrafiya i flora yurskikh otlozheniy Zapadnoi i Yuzhnoi Sibiri i Tuvy [Stratigraphy and flora of the Jurassic deposits of Western and Southern Siberia and Tuva]. Moscow: Nedra, 270 p. (in Russian).

- Teslenko, Yu. V., Mogucheva, N. K. 1964. Paleobotanicheskie materialy k stratigrafii yurskikh uglenosnykh otlozheniy Tuvy [Paleobotanical materials to the stratigraphy of the Jurassic coal-bearing deposits]. – Doklady Akademii Nauk SSSR, 155(4): 822–825. (in Russian).
- Teslenko, Yu. V., Mogucheva, N. K. 1965. K izucheniyu yurskoi flory Ulugkhenskogo ugolnogo basseina v Tuve [To the study of the Jurassic flora of the Ulugkhem coal Basin in Tuva]. – Geology and Geophysics, 10: 80–88. (in Russian).
- Thomas, H. H. 1913. On some new rare Jurassic plants from Yorkshire: *Eretmophyllum*, a new type of ginkgoalean leaf. – Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, 17: 256–262.
- Vachrameev, V. A., Doludenko, M. P. 1961. Verkhneyurskaya i nizhnemelovaya flora Bureinskogo basseina i eyo znachenie dlya stratigrafii [Upper Jurassic and Lower Cretaceous flora of Bureya Basin and its significance for stratigraphy]. Moscow: AN SSSR, 135 p. (in Russian).
- Volynets, E. B., Bugdaeva, E. V. 2017. The Aptian-Cenomanian flora of the Razdolnaya coal basin (Primorye region, Russia). – Island Arc, 26: e12171. <https://doi.org/10.1111/iar.12171>
- Zhou, Z.-Y. 2009. An overview of fossil Ginkgoales. – Palaeoworld, 18(1): 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2009.01.001>

### ТАБЛИЦА I

Дисперсная кутикула растений-углеобразователей (местонахождение 229  
возле горы Бегреда, улугхемская свита, средняя юра, Республика Тыва)

1–7 – *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na, (СМ):

1 – нижняя (слева) и верхняя (справа) кутикулы;

2 – нижняя поверхность листа с устьичными и безустьичными зонами;

3 – верхняя кутикула листа с кутинизированными эпидермальными клетками;

4 – устьица на верхней кутикуле;

5–7 – устьица на нижней кутикуле.

Длина линейки: 1 – 200 мкм; 2–4 – 100 мкм; 5–7 – 50 мкм.

### PLATE I

Dispersed cuticle of the coal-forming plants (locality 229 near the Mount Begreda,  
Ulughem Formation, Middle Jurassic, Republic of Tyva)

1–7 – *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na, (LM):

1 – lower (left) and upper (right) cuticles;

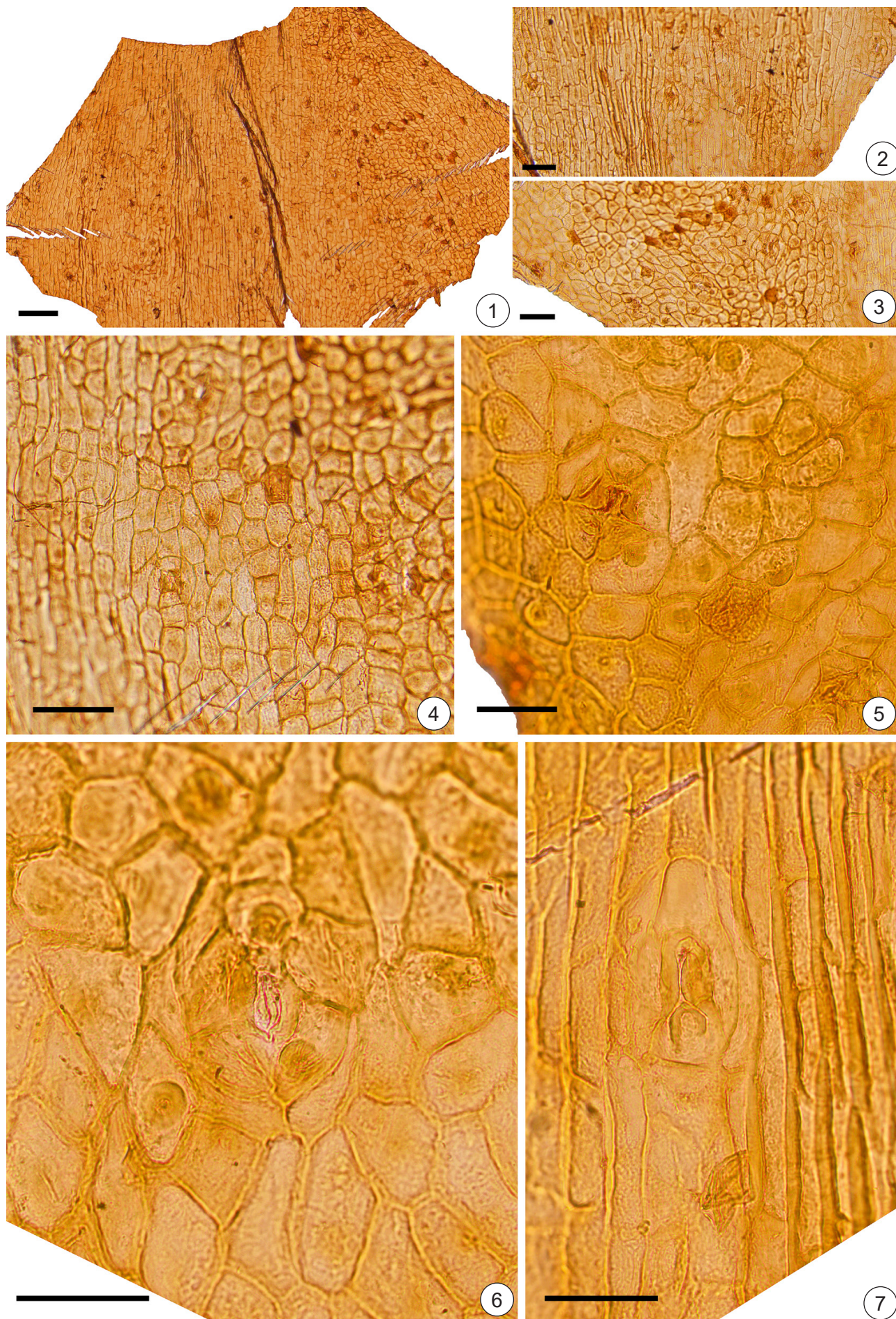
2 – abaxial cuticle of leaf with stomatal and non-stomatal zones;

3 – adaxial cuticle of leaf with cutinized epidermal cells;

4 – stomata on adaxial cuticle;

5–7 – stomata on abaxial cuticle.

Scale bar: 1 – 200  $\mu\text{m}$ ; 2–4 – 100  $\mu\text{m}$ ; 5–7 – 50  $\mu\text{m}$ .



## ТАБЛИЦА II

Дисперсная кутикула растений-углеобразователей (местонахождение 229  
возле горы Бегреда, улугхемская свита, средняя юра, Республика Тыва)

1–9 – *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na:

1 – устьица на верхней кутикуле (СМ);

2 – устьица на нижней кутикуле (СМ);

3 – кутинизированная эпидермальная клетка (СМ);

4 – верхняя и нижняя кутикулы листа, вид изнутри (СЭМ);

5 – верхняя и нижняя кутикулы листа, вид снаружи (СЭМ);

6 – распределение устьиц на нижней поверхности (СЭМ); 7 – вход в устьице, прикрытый округлыми папиллами, вид снаружи (СЭМ);

8, 9 – устьице, вид изнутри (СЭМ).

Длина линейки: 1–3 – 50 мкм; 4, 5 – 100 мкм; 6 – 20 мкм; 7–9 – 10 мкм.

## PLATE II

Dispersed cuticle of the coal-forming plants (locality 229 near the Mount Begreda,  
Ulughem Formation, Middle Jurassic, Republic of Tyva)

1–9 – *Eretmophyllum neimengguensis* Li, Sun, Wang, Dilcher, Tan, Li et Na:

1 – stomata on adaxial cuticle (LM);

2 – stomata on abaxial cuticle (LM);

3 – cutinized epidermal cell (LM),

4 – abaxial and adaxial cuticles of leaf, inner view (SEM);

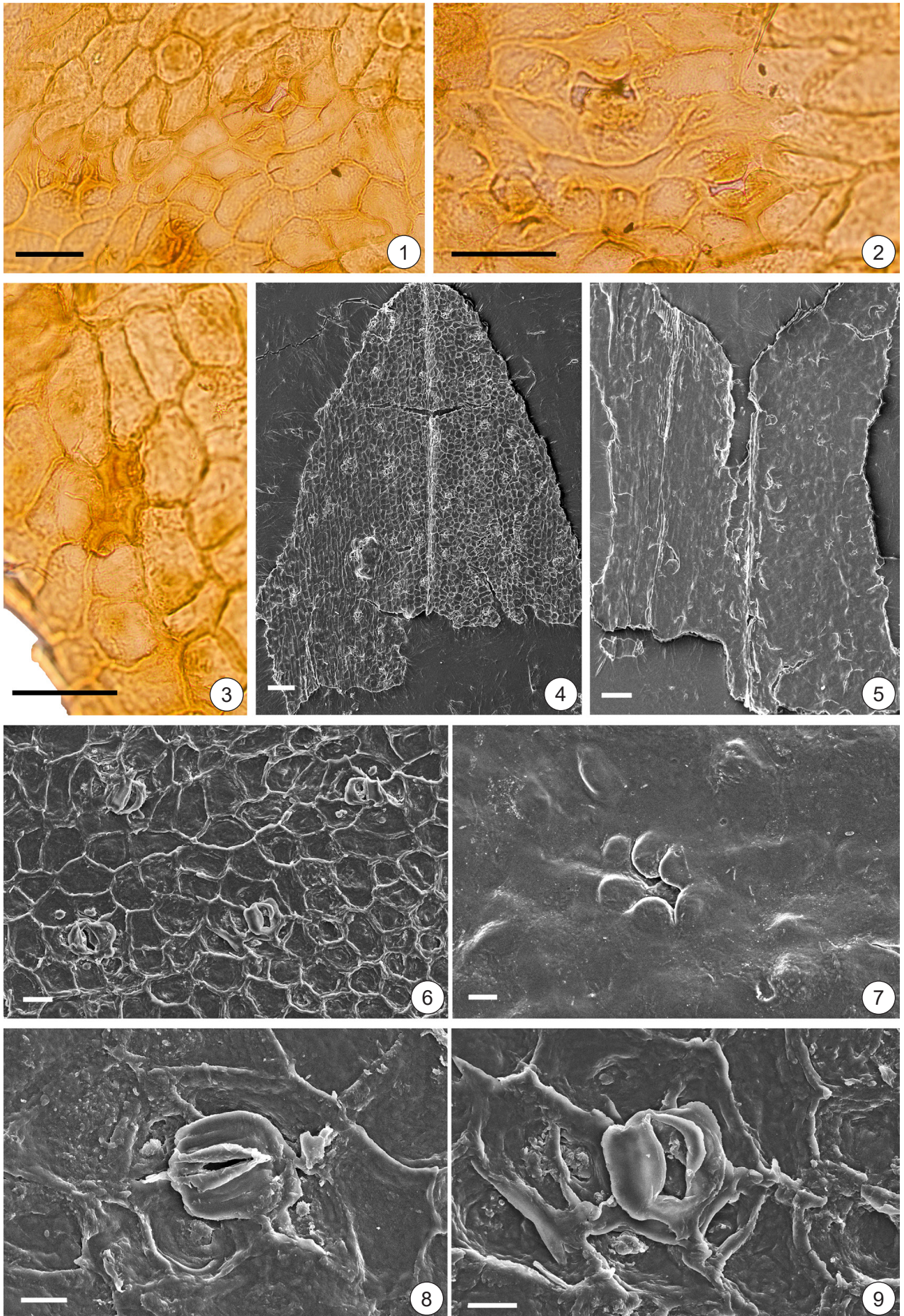
5 – abaxial and adaxial cuticles of leaf, outer view (SEM);

6 – distribution of stomata on abaxial cuticle (SEM);

7 – entrance to the stoma, covered with rounded papillae, outer view (SEM);

8, 9 – stoma, inner view (SEM).

Scale bar: 1–3 – 50  $\mu\text{m}$ ; 4, 5 – 100  $\mu\text{m}$ ; 6 – 20  $\mu\text{m}$ ; 7–9 – 10  $\mu\text{m}$ .



### ТАБЛИЦА III

Дисперсная кутикула растений-углеобразователей (местонахождение 229  
возле горы Бегреда, улугхемская свита, средняя юра, Республика Тыва)

1–8 – *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko:

- 1 – нижняя и верхняя кутикулы (СМ);
- 2 – верхняя поверхность листа (СМ);
- 3 – два устьица (СМ);
- 4 – нижняя кутикула и часть верхней (СЭМ);
- 5 – верхняя и нижняя кутикулы листа, вид изнутри (СЭМ);
- 6 – внешняя поверхность нижней кутикулы (СЭМ);
- 7, 8 – устьице, вид изнутри (СЭМ).

Длина линейки: 1 – 500 мкм; 2, 5 – 200 мкм; 3 – 50 мкм; 4 – 100 мкм; 6–8 – 20 мкм.

### PLATE III

Dispersed cuticle of the coal-forming plants (locality 229 near the Mount Begreda,  
Ulughem Formation, Middle Jurassic, Republic of Tyva)

1–8 – *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko:

- 1 – abaxial and adaxial cuticles of leaf (LM);
- 2 – adaxial cuticle (LM);
- 3 – two stomata (LM);
- 4 – adaxial cuticle and part of abaxial cuticle (SEM);
- 5 – abaxial and adaxial cuticles, inner view (SEM);
- 6 – outer surface of the abaxial cuticle (SEM);
- 7, 8 – stoma, inner view (SEM).

Scale bar: 1 – 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 5 – 200  $\mu\text{m}$ ; 3 – 50  $\mu\text{m}$ ; 4 – 100  $\mu\text{m}$ ; 6–8 – 20  $\mu\text{m}$ .

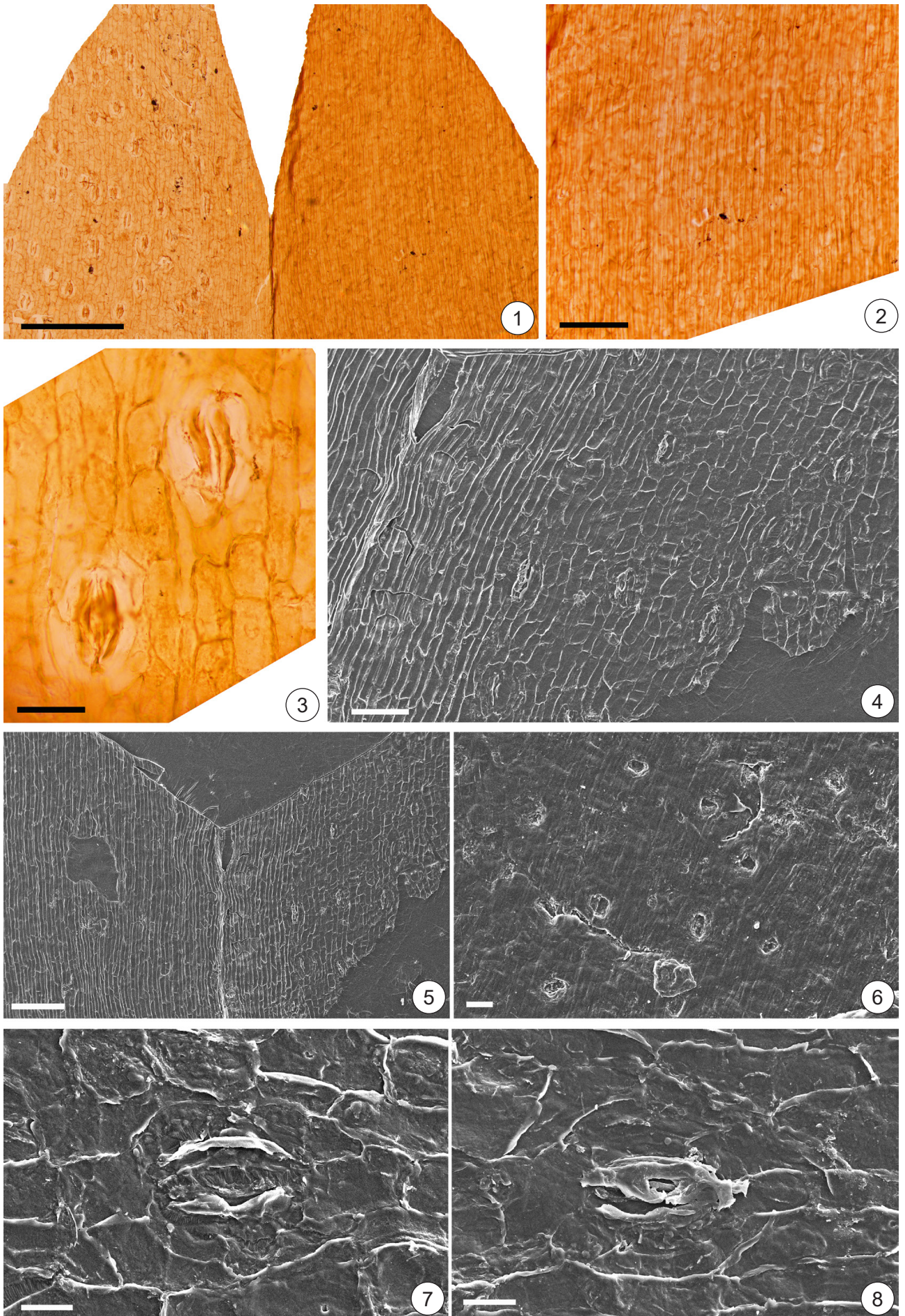


ТАБЛИЦА IV

Дисперсная кутикула растений-углеобразователей (местонахождение 229  
возле горы Бегреда, улугхемская свита, средняя юра, Республика Тыва)

- 1, 2 – *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko, верхняя кутикула листа, вид изнутри (СЭМ).  
3–5 – *Umaltolepis* sp., кутикула купулы (СМ): 3 – расположение устьиц, 4 – устьица, 5 – устьице.  
6–9 – *Pagiophyllum* sp.: 6 – верхушка крючковидного листа (СМ); 7–8– расположение устьиц в  
устьичной полосе, вид снаружи (СЭМ); 9 – устьица, вид изнутри (СЭМ).  
Длина линейки: 1, 4, 8 – 100 мкм; 2, 7 – 20 мкм; 3, 6 – 200 мкм; 5 – 50 мкм; 9 – 10 мкм.

PLATE IV

Dispersed cuticle of the coal-forming plants (locality 229 near the Mount Begreda,  
Ulughem Formation, Middle Jurassic, Republic of Tyva)

- 1, 2 – *Pseudotorellia* cf. *angustifolia* Doludenko, adaxial cuticle, inner view (SEM).  
3–5 – *Umaltolepis* sp., cupule cuticle (LM): 3 – distribution of stomata, 4 – stomata, 5 – stoma.  
6–9 – *Pagiophyllum* sp.: 6 – apex of hooked leaf (LM); 7–8– location of stomata in the stomatal band,  
outer view (SEM); 9 – stomata, inner view (SEM).  
Scale bar: 1, 4, 8 – 100  $\mu\text{m}$ ; 2, 7 – 20  $\mu\text{m}$ ; 3 – 200  $\mu\text{m}$ ; 5 – 50  $\mu\text{m}$ ; 6 – 200  $\mu\text{m}$ ; 9 – 10  $\mu\text{m}$ .

