

ПАЛЕОГЕОБОТАНІЧНИЙ АНАЛІЗ КОМПЛЕКСІВ ВИКОПНИХ РОСЛИН ІЗ ВЕРХНЬОПЕНСИЛЬВАНСЬКИХ ВІДКЛАДІВ ПІВНІЧНОГО КАВКАЗУ

PALAEOGEOBOTANICAL ANALYSIS OF PLANT FOSSIL ASSEMBLAGES FROM THE UPPER PENNSYLVANIAN DEPOSITS OF THE NORTHERN CAUCASUS

Н. І. Бояріна, Г. Г. Коваленко
Nataliya I. Boyarina, Ganna G. Kovalenko

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601,
(nboyarina@ukr.net, g_kovalenko54@ukr.net)

Аналіз комплексів викопних рослин із верхньопенсильванських відкладів Північного Кавказу проведено в межах інтервалів, які співставляються з чотирма макрофлористичними зонами стефанського ярусу західноєвропейської шкали. Визначення таксономічного складу та інтерпретації природного середовища пізньопенсильванських рослинних угруповань показало, що рослинність Північного Кавказу була представлена вологими та сезонно-сухими лісами річкових долин. Вологі ліси склалися із каламітово-папоротевих і каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань озерних узбереж та лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань заплав. У складі цих лісів впродовж пізнього пенсильванію (стефану та раннього отену) найбільш поширеними були плауновидні *Subsigillaria brardii*, каламітові зі стеблами *Calamites suckowii* та листям *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, папороті *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. cyatheus*, 'Pecopteris' *bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Diplazites unitus* та птеридосперми *Odontopteris brardii*, *Callipteridium gigas*, *C. pteridium*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *Dicksonites sterzelii*. Сезонно-суха рослинність була поширена в середньостефанській (стефан В) та пізньостефансько-ранньоотенській (стефан С-ранній отен) часи та включала птеридоспермово-хвойні угруповання схилів річкових долин. В середньостефанській час посухостійкі рослини були представлені птеридоспермами *Odontopteris subcrenulata*, *Sphenopteridium* cf. *germanicum*, *Taeniopteris jejunata*, кордаїтовими *Cordaites* sp. та хвойними *Walchia piniformis*, *Culmitschia frondosa*. В пізньостефансько-ранньоотенській час сезонно-суха рослинність схилів річкових долин включала птеридосперми *Autunia conferta*, *Dichophyllum flabelliferum*, *Sphenopteridium germanicum*, *Taeniopteris jejunata*, хвойні *Walchia piniformis*, *Otoviclia hypnoides* та кордаїтові *Cordaites* sp.

Ключові слова: флора, рослинні угруповання, природне середовище, стефанський ярус, Північний Кавказ.

Analysis of plant fossil assemblages from the Upper Pennsylvanian deposits of the Northern Caucasus was carried out within the intervals, which are compared with the megafloreal zones of the Stephanian of the Western European scale. The identification of the taxonomic composition and the interpretation of environments of the Late Pennsylvanian plant communities showed that the Northern Caucasus vegetation was represented by wetland and seasonally dry forests of river valleys. The wetland forests were composed of the calamitalean-fern and calamitalean-fern-pteridosperm communities of the shores of floodplain lakes and the lycopsid-calamitalean-fern-pteridosperm communities of floodplains. Throughout the Late Pennsylvanian (Stephanian and early Autunian), the most widespread taxa of wetland forests were lycophytes *Subsigillaria brardii*, calamitaleans with the stems of *Calamites suckowii* and the foliage of *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, ferns *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. cyatheus*, 'Pecopteris' *bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Diplazites unitus* and pteridosperms *Odontopteris brardii*, *Callipteridium gigas*, *C. pteridium*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *Dicksonites sterzelii*. The seasonally dry vegetation was widespread in the middle Stephanian (Stephanian B) and the late Stephanian-early Autunian (Stephanian C-early Autunian) and composed of the pteridosperm-conifer communities of river valley slopes. In the middle Stephanian, the drought-tolerant plants were represented by pteridosperms *Odontopteris subcrenulata*, *Sphenopteridium* cf. *germanicum*, *Taeniopteris jejunata*, cordaitaleans *Cordaites* sp. and conifers *Walchia piniformis*, *Culmitschia frondosa*. In the late Stephanian-early Autunian, the seasonally dry vegetation of the river valley slopes included pteridosperms *Autunia conferta*, *Dichophyllum flabelliferum*, *Sphenopteridium germanicum*, *Taeniopteris jejunata*, conifers *Walchia piniformis*, *Otoviclia hypnoides* and cordaitaleans *Cordaites* sp.

Keywords: flora, plant communities, environments, Stephanian, Northern Caucasus.

Цитування: Бояріна Н. І. Коваленко Г. Г. Палеогеоботанічний аналіз комплексів викопних рослин із верхньопенсильванських відкладів Північного Кавказу. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2023. Т. 16, вип. 1. С. 81–97. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2023.296583>.

Citation: Boyarina N. I., Kovalenko G. G. 2023. Palaeogeobotanical analysis of plant fossil assemblages from the Upper Pennsylvanian deposits of the Northern Caucasus. Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine. Vol. 16. Iss. 1. Pp. 81–97. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2023.296583>.

ВСТУП

Перші дослідження кам'яновугільної флори Північного Кавказу були проведені М. Д. Залеським в 1930-ті роки та опубліковані в монографії «Каменноугольная флора Северного Кавказа» (Залесский, 1934). Пізніше флору карбону в цьому регіоні вивчали О. Ф. Чіркова (визначення флори зі зборів А. А. Белова), О. І. Анісімова (1979), К. Й. Новик (1978) та О. К. Щоголев (1979). В монографії К. Й. Новик (1978) наведено опис 64 таксонів, які належать до пізньокам'яновугільних плауновидних, сфенопсидів, папоротей, птеридоспермів та кордаїтових. О. К. Щоголевим (1979) виконано детальне пошарове вивчення розрізів середньо- та верхньопенсильванських відкладів, поширених у басейнах річок Великий Зеленчук, Теберда та Аксаут і описано зібраний палеоботанічний матеріал із 123 покладів рослинних решток (фітоориктоценозів), який включає 108 видів пізньокам'яновугільної флори.

Особливу увагу при вивченні викопної флори Північного Кавказу О. К. Щоголевим приділено вивченню палеогеографії та рослинного покриву. На основі аналізу літолого-фаціальних характеристик відкладів та флористичних і тафономічних особливостей комплексів рослинних решток вченим (Щеголев, 1979) були реконструйовані п'ять типів ландшафтів з певними рослинними угрупованнями. За його даними, на дослідженій території періодично існували акумулятивні низини з озерами, заболоченими озерами і річками та підвищені вододіли з делювіальними схилами. Рослинність низин складалась із заростей напівводних клинолистових, прибережної лісової зони деревовидних каламітових, зони деревовидних папоротей та дерево-чагарникової зони птеридоспермів. Делювіальні схили були заселені лісами, які включали кордаїтові угруповання, та дерево-чагарниковими угрупованнями птеридоспермів. Рослинність вододілів була представлена хвойними угрупованнями. Виконані палеоекологічні та палеофітоценотичні реконструкції започаткували важливий напрям палеогеоботанічного дослідження кам'яновугільної флори Північного Кавказу. І на сьогодні палеофітоценотичні реконструкції та аналіз рослинності геологічного минулого є одними із актуальних напрямів досліджень, спрямованих на розкриття зв'язку еволюційних змін рослинності з різномасштабними геологічними та екологічно-кліматичними подіями.

В останні роки нами вивчено колекцію пізньокам'яновугільних рослинних решток Північного Кавказу, яка зберігається в Інституті геологічних наук НАН України. Ця колекція зібрана О. К. Щоголевим та Н. І. Бояріною в 1980-ті роки. Колекційний палеоботанічний матеріал включає рештки сфенопсид, папоротей та птеридоспермів. Проведені дослідження розширили флористичну характеристику відкладів та дозволили встановити відповідність певних інтервалів північнокавказьких розрізів чотирьом макрофлористичним зонам, які відповідають чотирьом під'ярусам стефанського ярусу регіональної західноєвропейської шкали. На основі цього матеріалу та опублікованих даних (Щеголев, 1979) авторами проведено реконструкції рослинних угруповань та аналіз рослинного покриву відповідно до сучасних уявлень про розвиток пенсильванської рослинності та методики проведення палеофітоценотичних досліджень (Willard et al., 2007; Bashforth et al., 2011, 2014; DiMichele, 2014; Thomas, Cleal, 2017; Boyarina, 2022, 2023).

ГЕОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ТА ЛІТОЛОГО-ФАЦІАЛЬНИЙ СКЛАД ВІДКЛАДІВ РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

Рослинні рештки зібрані у верхньопенсильванських (верхньокам'яновугільних) відкладах, які відслонювались в балках та на схилах гір у басейнах річок Великий Зеленчук і Теберда на території Карачаєво-Черкеської Республіки (рис. 1).

Верхньопенсильванські відклади Північного Кавказу мають складну блокову будову із зонами тектонічних порушень, що ускладнює їхнє стратиграфічне розчленування. Вони представлені піщано-глинистими товщами з прошарками конгломератів та невеликими вугільними прошарками у складі караджелмазької та гремучинської світ (Белов, Кизевальтер, 1962; Лунев, Резников, 1968). Товщина відкладів змінюється від 150–200 м у долині р. Великий Зеленчук до 400 м у долинах річок Аксаут і Теберда (Щоголев, 1979).

Осадкові породи кам'яновугільного басейну Північного Кавказу за умовами вуглеутворення належать до континентального (лімнічного) типу осадконакопичення (Щеголев, 1979). Розріз верхнього пенсильванію складено сірими глинистими сланцями, подекуди з вугільними прошарками, сірими алевролітами та різнозернистими пісковиками з прошарками конгломератів. Відклади з рештками викопних рослин (флороносні пласти) інтерпретуються нами як озерні, алювіальні

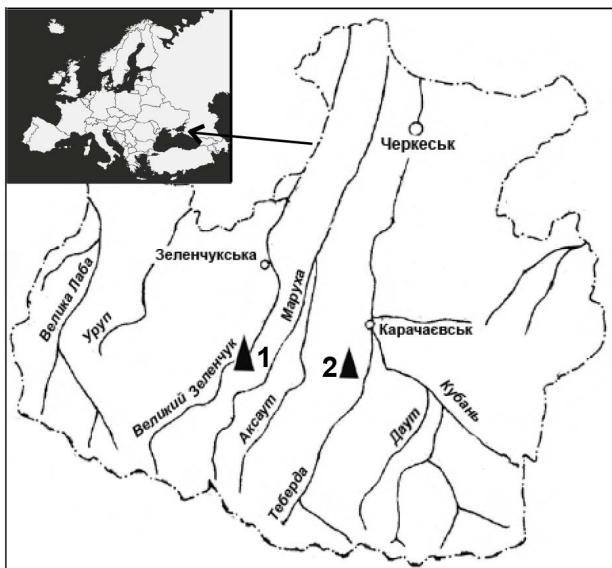


Рис. 1. Місцезнаходження пізньопенсильванської викопної флори Північного Кавказу (Карачаєво-Черкеська Республіка): 1 – Зеленчуцька площа (басейн р. Великий Зеленчук), 2 – Тебердинська площа (басейн р. Теберда).

Fig. 1. The localities of the Late Pennsylvanian plant fossils of the Northern Caucasus (Karachay-Cherkess Republic): 1 – Zelenchuk area (basin of the Bolshoi Zelenchuk River), 2 – Teberda area (basin of the Teberda River).

та алювіально-делювіальні фації. Озерні фації представлені нешаруватими глинистими сланцями, деякі з них вміщують вуглисті прошарки. Серед алювіальних фацій розрізняються заплавні, заплавно-озерні та руслові. Заплавні фації складені перешаруванням алевролітів та дрібнозернистих пісковиків. Заплавно-озерні фації включають нешаруваті алевроліти та глинисті сланці. Руслові фації представлені перешаруванням дрібно- та середньозернистих пісковиків з базальними конгломератами. Алювіально-делювіальні фації складаються із дрібнозернистих пісковиків з прошарками конгломератів.

Літологічні колонки із послідовними флороносними пластами в басейнах річок Великий Зеленчук і Теберда (Зеленчуцька і Тебердинська площі досліджень) побудовано за даними О. К. Щоголева (Щеголев, 1979). Вивчені рослинні рештки походять із чотирьох (3, 7, 8, 19) флороносних пластів Зеленчуцької площі та десяти (4, 6, 7, 8, 15, 19, 26–29) флороносних пластів Тебердинської площі (рис. 2).

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Колекційний матеріал налічує понад 250 зразків викопних рослин. Рештки рослин гарної збереженості представлені відбитками пагонів клинолистових, пер папоротей і птеридоспермів та ядрами серцевинних пустот стебел каламітових і відбитками їхніх пагонів. Матеріал зберігається під номером IGS-OKS-NIB 1 в Інституті геологічних наук НАН України.

Дослідження колекційного матеріалу включало визначення видового складу викопної флори та флористичний і літолого-фаціальний аналіз фітоориктоценозів та флороносних пластів з метою реконструкції рослинних угруповань та аналізу розвитку пізньопенсильванської рослинності. За визначенням автора терміна, фітоориктоценоз являє собою комплекс решток рослин, який залягає в товщі порід певного літологічного складу (Ошуркова, 1974). Флороносний пласт розглядається нами як товща порід певного літолого-фаціального складу, який вміщує один чи декілька фітоориктоценозів. На основі встановлення таксономічного складу комплексів викопних рослин та літолого-фаціальних особливостей відкладів, а також за тафономічними особливостями рослинних решток проведено реконструкції рослинних угруповань, які розкривають видовий склад угруповань та еколого-ландшафтні умови їхнього існування в пізньопенсильванській час.

Аналіз пізньопенсильванської флори та рослинності Північного Кавказу виконано в контексті їхньої належності до тропічної Єврамерійської флористичної провінції (Криштофович, 1937; Новик, Фисуненко, 1977; Мейен, 1987; Wnuk, 1996; DiMichele et al., 2001), яка включала вологі та сезонно-сухі біоми (DiMichele, Aronson, 1992; DiMichele et al., 2001, 2005; DiMichele, 2014; Bashforth et al., 2021). До вологих біомів входили плауновидні, сфенопсиди, папороті та деякі птеридосперми, які були поширені в межах низин з вологим субстратом (Щеголев, 1964, 1975; Фисуненко, 1975; Phillips, Peppers, 1984; DiMichele, Phillips, 1996; Wagner, 1997; Cleal, Thomas, 2005; Willard et al., 2007). Флора сезонно-сухих біомів складалась із посухостійких пельтаспермових птеридоспермів, хвойних та кордаїтових, які росли переважно в межах флювіальних ландшафтів із сезонно-сухим субстратом (Cridland, Morris, 1963; Havlena, 1971; Gastaldo, 1996; Falcon-Lang et al., 2009; Thomas, Cleal, 2017).

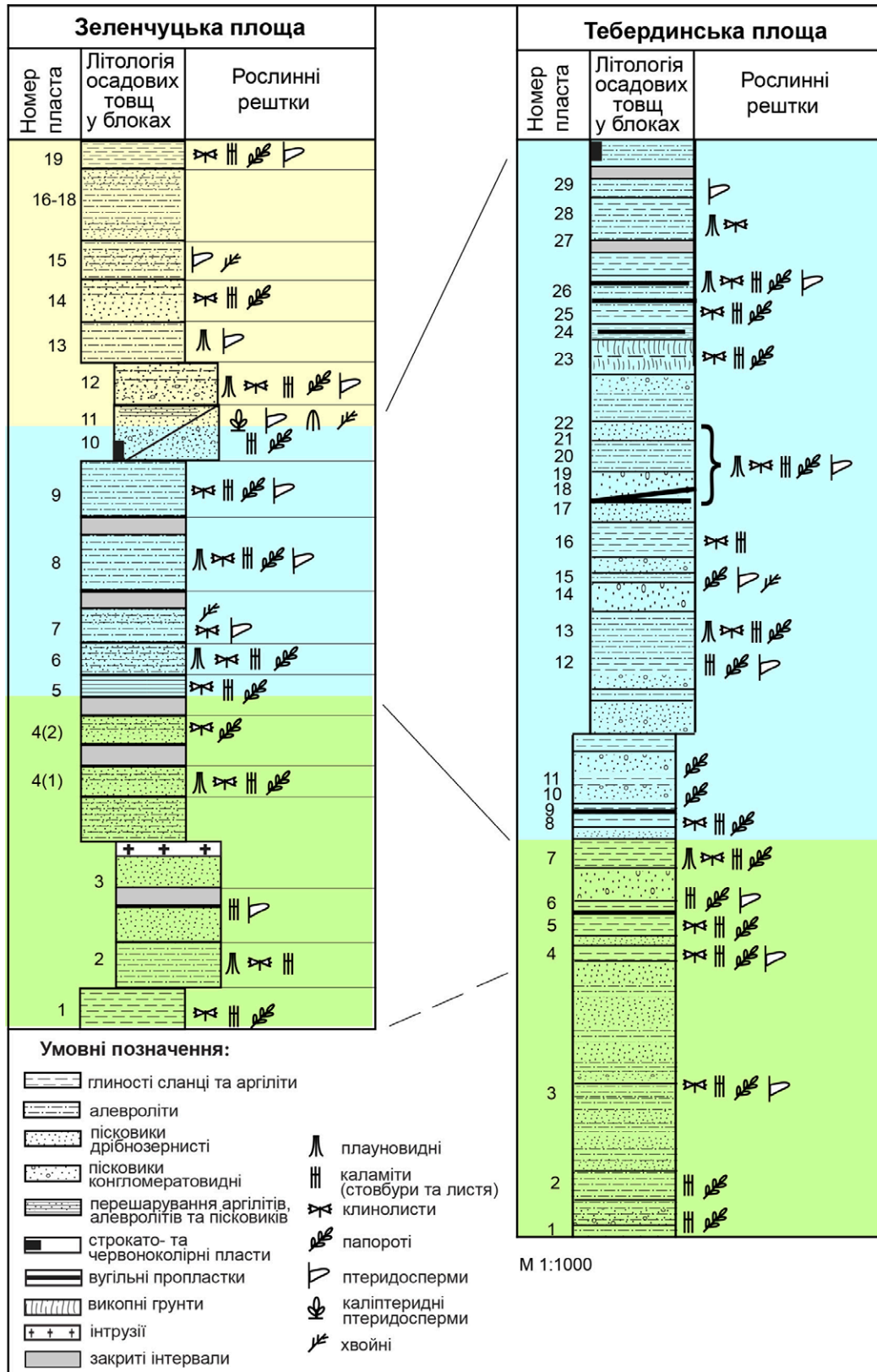


Рис. 2. Літологічні колонки верхньопенсильванських відкладів з флороносними пластами Зеленчуцької і Тебердинської площ Північного Кавказу (за даними О. К. Щоголева (Щеголев, 1979) та кореляція відкладів за викопною флорою.

Fig. 2. Lithological columns of the Upper Pennsylvanian deposits with plant-bearing strata of the Zelenchuk and Teberda areas of the Northern Caucasus (based on Shchogolev (1979) and correlation of deposits by fossil flora.

Реконструкції рослинних угруповань та аналіз рослинності проведено на основі комплексів викопних рослин у межах інтервалів, які об'єднують ряд флороносних пластів та співставляються з макрофлористичними зонами та регіональними стратиграфічними підрозділами західноєвропейської шкали.

ФЛОРИСТИЧНИЙ СКЛАД ТА ФАЦІАЛЬНА НАЛЕЖНІСТЬ КОМПЛЕКСІВ ВИКОПНИХ РОСЛИН
Флороносні пласти згруповані за флористичним складом, що визначає відповідність трьох інтервалів розрізу Зеленчуцької площі та двох інтервалів розрізу Тебердинської площі чотирьом макрофлористичним зонам стефанського ярусу (= верхнього пенсильванію) (Wagner, 1984; Wagner, Álvarez-Vázquez, 2010).

Флороносні пласти Зеленчук-1-4 та Теберда-1-7 (див. рис. 2) характеризуються поши-

ренням папоротей *Nemejcopteris feminaeformis* (Schlotheim) Barthel, поява яких визначає макрофлористичну зону *Crenulopteris lamuriana*, а також клинолистів *Sphenophyllum longifolium* (Germar) Gutbier та *S. thonii* Mahr, ключових таксонів зони *Alethopteris zeillerii*. Виявлення цих видів та іншої характерної середньостефанської флори (*Sphenophyllum oblongifolium* (Germar et Kaulfuss) Unger, *Cyathocarpus arboreus* (Sternberg) Weiss, *C. hemitelioides* (Brongniart) Mosbrugger та *Acithea polymorpha* (Brongniart) Schimper) свідчить про відповідність цих товщ двом названим зонам стефанського ярусу (рис. 3).

Інтервал розрізу, що охоплює флороносні пласти 1-4 в басейні р. Великий Зеленчук, складений сірими глинистими сланцями (пласт 1), алевролітами (пласт 2) і товщею перешарування пісковиків та алевролітів (пласти 3 і 4). Комплекси викопних рослин із глинистих озерних сланців

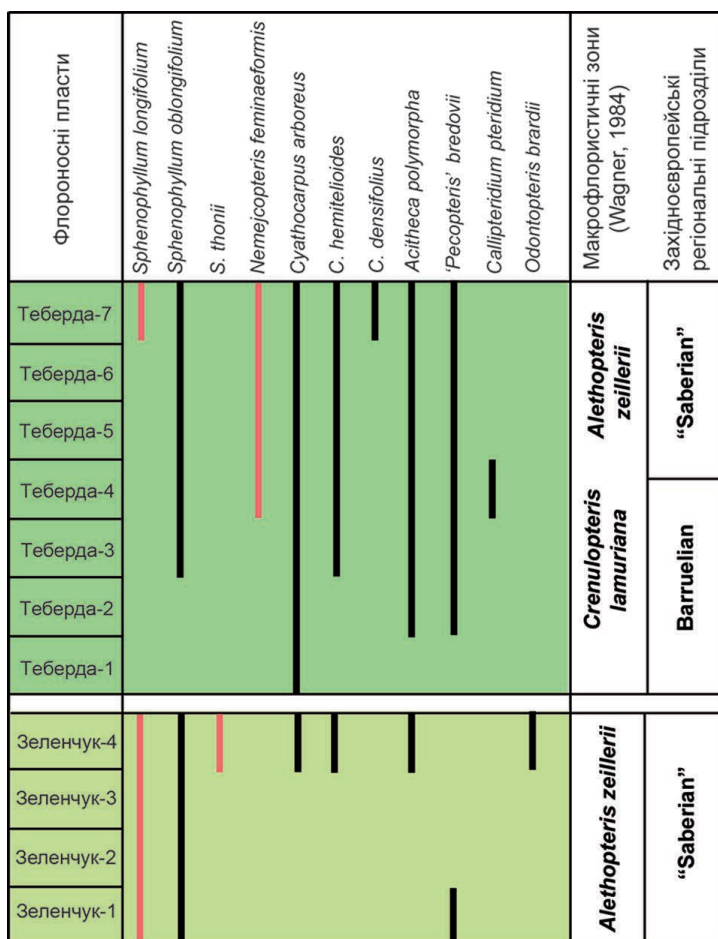


Рис. 3. Поширення стратиграфічно важливих нижньо- та середньостефанських видів рослин у верхньопенсильванських відкладах Північного Кавказу (ключові види макрофлористичних зон *Crenulopteris lamuriana* та *Alethopteris zeillerii* виділено червоним кольором).

Fig. 3. Distribution of the stratigraphically important plant species of the lower and middle Stephanian in the Upper Pennsylvanian deposits of the Northern Caucasus (the key species of the *Crenulopteris lamuriana* and *Alethopteris zeillerii* macrofloral zones are highlighted in red color).

(пласт 1) включають *Sphenophyllum longifolium* (Germar) Gutbier і *S. oblongifolium* (Germar et Kaulfuss) Unger, *Calamites suckowii* Brongniart, *Asterophyllites equisetiformis* (Sternberg) Brongniart, *Annularia sphenophylloides* (Zenker) Gutbier та 'Ресоптерис' *bredovii* Germar. Рослинні комплекси із алевролітів та дрібнозернистих пісковиків алювіально-озерного походження (пласти 2–4) вміщують *Sphenophyllum longifolium*, *S. oblongifolium*, *S. thonii*, *Syringodendron* sp., *Sigillariophylloides* sp., *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. hemitelioides*, *Acithea polymorpha* та *Odontopteris brardii* (Brongniart) Brongniart.

Осадові відклади в басейні р. Теберда, які складають пласти 1–7, представлені переважно пісковиками з базальними конгломератами, а також верствами алевролітів і глинистих сланців різної товщини. Комплекси рослинних залишків у сірих нешаруватих алевролітах і глинистих сланцях алювіально-озерного генезису (пласти 1–5 та 7) вирізняються багатим таксономічним складом викопної флори та видовою різноманітністю папоротей. Комплекси включають *Sigillariophylloides* sp., *Sphenophyllum longifolium*, *S. oblongifolium*, *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa* Sternberg, *A. cf. mucronata* Schenk, *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. cf. candolleanus* (Brongniart) Weiss, *C. cyatheus* (Brongniart) Mosbrugger, *C. daubreei* (Zeiller) De Stefani, *C. hemitelioides*, 'Ресоптерис' *bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Dicksonites cf. pluckeneti* (Schlotheim) Sterzel, *Callipteridium pteridium* (Schlotheim) Zeiller. Рослинні рештки із сірих нешаруватих глинистих сланців озерного походження (Теберда-6), які залягають вище вугільного прошарку, належать до *Calamites cistii* Brongniart, *C. suckowii*, *C. cf. schutzeiformis* Kidston et Jongmans, *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. cyatheus*, *Neurodontopteris auriculata* (Brongniart) Potonié та *Callipteridium pteridium*.

Флороносні пласти Зеленчук-5–10 та Теберда-8–29 (див. рис. 2) характеризуються появою в розрізі клинолистів *Sphenophyllum angustifolium* (Germar) Goepfert та поширенням клинолистів *Sphenophyllum thonii* і птеридоспермів *Pseudomariopteris busquetii* (Zeiller) Danzé-Corsin. Це свідчить про належність цих інтервалів розрізу до макророслинної зони *Sphenophyllum angustifolium* (рис. 4).

Флороносні пласти Зеленчук-5, –8 і –9 в сірих алевролітових і глинистих алювіально-озерних

відкладах несуть *Asolanus camptotaeniae* Wood, *Sigillariophylloides* sp., *Sigillariostrobophyllum* sp., *Sphenophyllum angustifolium*, *S. oblongifolium*, *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *A. radiiformis* Weiss, *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. candolleanus*, *C. hemitelioides*, *Diplazites unitus* (Brongniart) Cleal, *Odontopteris brardii*, *Dicksonites sterzelii* (Zeiller) Danzé, *Callipteridium gigas* (Gutbier) Weiss, *C. pteridium*. Пласти Зеленчук-6 і –10 в алювіальних сірих дрібнозернистих пісковиках з прошарками конгломератів вміщують *Sphenophyllum longifolium*, *S. oblongifolium*, *S. verticillatum* (Schlotheim) Zeiller, *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *Acithea polymorpha*, *Diplazites unitus*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Odontopteris brardii*, *O. cf. schlotheimii* Brongniart. Пласт Зеленчук-7 складений перешаруванням алевроліту та пісковика заплавного походження. У товщі алевроліту знайдено *Dicksonites sterzelii*, *Callipteridium gigas*, *C. pteridium* та *Barthelopteris germarii* (Giebel) Zadow et Cleal. В дрібнозернистих пісковиках виявлено *Walchia piniformis* (Schlotheim) Sternberg et Clement-Westerhof та *Samarospermum moravicum* (Helmhacker) Arber (рис. 5).

Пласти Теберда-8–29 представлені різнофазціальними відкладами з комплексами викопних рослин різноманітного таксономічного складу. Комплекси у пластах Теберда-8, –9, –12, –16, –23, –25 виявлені в сірих глинистих сланцях з вуглистими прошарками озерного походження з ознаками заболочення. Вони вміщують рештки різноманітних гідро- та гігрофітних клинолистових, каламітових, папоротей та птеридоспермів, які відносяться до *Sphenophyllum longifolium*, *S. oblongifolium*, *S. thonii*, *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *Asterophyllites equisetiformis*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. daubreei*, *C. hemitelioides*, *C. lepidorachis* (Brongniart) Mosbrugger, *Acithea polymorpha*, 'Ресоптерис' cf. *oreopteridia* (Schlotheim) Sternberg, 'Ресоптерис' cf. *viannae* Teixeira, *Diplazites unitus*, *Nemejcopteris feminaeformis* та *Pseudomariopteris cordato-ovata* (Weiss) Gillespie, Clendening et Pfefferkorn ex Krings et Kerp. Пласти Теберда-11, –13, –15, –20, –21, які складені сірими нешаруватими алевролітами заплавного і заплавно-озерного генезису, несуть рештки клинолистових, каламітових та папоротей таких же видів, як і вищеописані комплекси в глинистих сланцях, а також фрагмен-



Рис. 4. Поширення стратиграфічно важливих середньоєвразійських (євразійського B) видів рослин у верхньо-пенсильванських відкладах Північного Кавказу (ключові види макрофлористичної зони *Sphenophyllum angustifolium* виділено червоним кольором).

Fig. 4. Distribution of the stratigraphically important plant species of the middle Stephanian (Stephanian B) in the Upper Pennsylvanian deposits of the Northern Caucasus (the key species of the *Sphenophyllum angustifolium* macrofloral zone are highlighted in red color).

ти плауновидних *Asolanus camptotaeniae* Wood, *Sigillariophylloides* sp. та птеридоспермів більш різноманітного складу, а саме *Odontopteris brardii*, *Neuropteris planchari* Zeiller, *N. teberdensis* Shchogolev, *Sphenocallipteris scythica* (Zalessky) Kryshtofovich et Novik та *Barthelopteris germarii*. Пласти Теберда-10, -17-22, -26, які складаються переважно із дрібно- та середньозернистих алювіальних пісковиків, включають різноманітні за таксономічним складом викопні рослини. Так, комплекс пласта Теберда-10 складається виключно із папоротей *Acithea polymorpha*, *Diplazites unitus*, *Cyathocarpus hemitelioides*, '*Pecopteris*' *bredovii* та '*Pecopteris*' *monyi* Zeiller. Флороносні товщі Теберда-17-19, -22, -26 містять таксономічно багаті комплекси. В їхньому

складі визначено *Subsigillaria brardii* (Brongniart) Weiss emend. Shchogolev, *Subsigillaria clipeata* Shchogolev, *Syringodendron brardii* Shchogolev, *Sigillariophylloides* sp., *Sphenophyllum longifolium*, *S. oblongifolium*, *Calamites cistii*, *C. suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. hemitelioides*, '*Pecopteris*' *bredovii*, *Diplazites unitus*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Sphenopteris rossica* Zalessky, *S. fossorum* Zeiller, *S. weissi* Potonié, *Callipteridium gigas*, *Odontopteris brardii*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *P. busquetii* та *Dicksonites sterzelii* (рис. 6). Пласт Теберда-14 та деякі товщі в пластах Теберда-20, -21, -26 представлені пісковиками, які вміщують *Odontopteris subcrenulata* (Rost) Zeiller, *Taeniopteris jejuna*

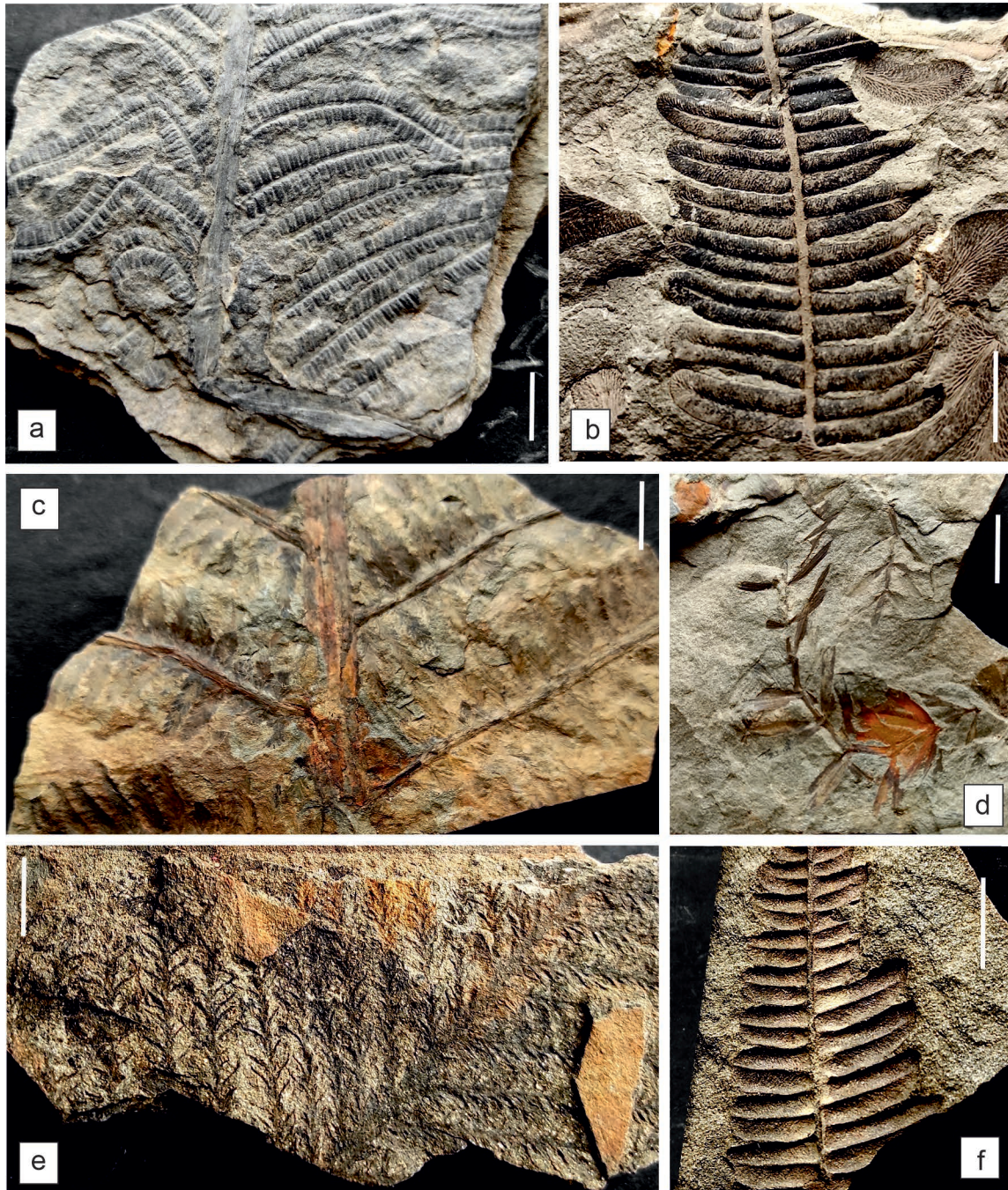


Рис. 5. Рослинні рештки із верхньопенсильванських відкладів басейну р. Великий Зеленчук Північного Кавказу

a – *Cyathocarpus arboreus* (Sternberg) Weiss, фрагмент пера останнього порядку, IGS-OKS-NIB 1–5, флоросний пласт Зеленчук-16.

b, f – *Callipteridium gigas* (Gutbier) Weiss: b – фрагмент пера останнього порядку, IGS-OKS-NIB 1–21, флоросний пласт Зеленчук-7; f – те ж саме, IGS-OKS-NIB 1–22, там само.

c – *Nemejcopteris feminaeformis* (Schlotheim) Barthel, фрагмент пера передостаннього порядку, IGS-OKS-NIB 1–1, флоросний пласт Зеленчук-19.

d – *Sphenophyllum angustifolium* (Germar) Goerpert, фрагмент пагону останнього порядку, IGS-OKS-NIB 1–4, флоросний пласт Зеленчук-19.

e – *Walchia piniformis* (Schlotheim) Sternberg et Clement-Westerhof, фрагмент пагону передостаннього порядку, IGS-OKS-NIB 1–6, флоросний пласт Зеленчук-7.

Масштабні лінійки – 1 см

Fig. 5. Plant fossils from the Upper Pennsylvanian deposits in the basin of the Bolshoi Zelenchuk River of the Northern Caucasus

a – *Cyathocarpus arboreus* (Sternberg) Weiss, fragment of an ultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–5, Zelenchuk-16 plant-bearing stratum.

b, f – *Callipteridium gigas* (Gutbier) Weiss: b – fragment of an ultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–21, Zelenchuk-7 plant-bearing stratum; f – the same, IGS-OKS-NIB 1–22, ibid.

c – *Nemejcopteris feminaeformis* (Schlotheim) Barthel, fragment of a penultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–1, Zelenchuk-19 plant-bearing stratum.

d – *Sphenophyllum angustifolium* (Germar) Goeppert, fragment of an ultimate shoot, IGS-OKS-NIB 1–4, Zelenchuk-19 plant-bearing stratum.

e – *Walchia piniformis* (Schlotheim) Sternberg et Clement-Westerhof, fragment of a penultimate shoot, IGS-OKS-NIB 1–6, Zelenchuk-7 plant-bearing stratum.

Scale bars = 1 cm

Grand'Eury, *Sphenopteridium* cf. *germanicum* (Weiss) Kerp et DiMichele, *Culmitschia frondosa* (Renault) Clement-Westerhof, *Cordaites* sp., *Samaropsis fluitans* (Dawson) Weiss, emend. Zeiller та *Samarospermum moravicum*.

Флороносні пласти Зеленчук-11–19 (див. рис. 2), в яких виявлені птеридосперми *Autunia conferta* (Sternberg) Kerp та *Sphenopteridium germanicum*, віднесено до зони *Autunia conferta* верхнього стефану (= нижнього отену) (рис. 7). Рослинні рештки у пісковиках пласта Зеленчук-11 належать до *Autunia conferta*, *Dichophyllum flabelliferum* (Weiss) Kerp et Haubold, *Odontopteris brardii*, *Callipteridium gigas*, *Walchia piniformis* та *Cordaites* sp., а в пісковиках пласта Зеленчук-15 – до *Sphenopteridium germanicum*, *Walchia piniformis* та *Otovicia hypnoides* (Brongniart) Kerp, Poort, Swinkels et Verwer. Рослинні комплекси із алевролітів (Зеленчук-12–14) заплавно походження та глинистих сланців (Зеленчук-19) заплавно-озерного походження вирізняються таксономічним різноманіттям, але іншим видовим складом, порівняно з комплексами в пісковиках. Вони включають *Subsigillaria brardii*, *Sigillariophylloides* sp., *Sphenophyllum angustifolium*, *S. longifolium*, *S. oblongifolium*, *Calamites suckowii*, *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *A. cf. spicata*, *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. candolleanus*, *C. densifolius*, *C. hemitelioides*, 'Pecopteris' *bredovii*, 'Pecopteris' *jongmansii* Wagner, *Diplazites unitus*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Sphenopteris decheni* Weiss, *S. fossorum*, *Odontopteris brardii*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *Dicksonites sterzelii* та *Neurodopteris auriculata* (див. рис. 5).

ФІТОЦЕНОТИЧНА ТА ЛАНДШАФТНА ХАРАКТЕРИСТИКИ ПІЗНЬОПЕНСИЛЬВАНСЬКОЇ РОСЛИННОСТІ ПІВНІЧНОГО КАВКАЗУ

На основі аналізу комплексів викопних рослин із різних фаціальних типів континентальних відкладів нами проведено реконструкцію рослинних угруповань та умов їх існування протягом трьох часових інтервалів, які відповідають чотирьом під'ярусам стефанського ярусу.

Рослинність ранньостефанського та початку середньостефанського часів

Флора та рослинність цього часового інтервалу вивчені на основі фітоориктоценозів у флороносних пластах Зеленчук-1–4 і Теберда-1–7. Стратиграфічні інтервали з цими пластами на Зеленчуцькій і Тебердинській площах за флористичним складом віднесено до макрофлористичних зон *Crenulopteris lamuriana* та *Alethopteris zeillerii* (див. рис. 3), які відповідають барруельському та саберському під'ярусам стефанського ярусу (Wagner, 1984; Wagner, Álvarez-Vázquez, 2010).

Реконструйовані рослинні угруповання належать до вологої лісової рослинності. На основі фітоориктоценозів із озерних глинистих сланців (Зеленчук-1, Теберда-5) реконструйовані каламітово-папоротеві угруповання узбереж озер, розташованих у межах алювіальних рівнин. Ці угруповання включали деревовидні каламітові зі стеблами *Calamites cistii*, *C. suckowii* і листям *Asterophyllites equisetiformis*, *Annularia sphenophylloides* та папороті з листям *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, 'Pecopteris' *bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*. На основі комплексу викопних рослин із озерних глинистих сланців, які залягають вище вугільного прошарку (Теберда-6), реконструйовані каламітово-папоротево-птеридоспермові угру-

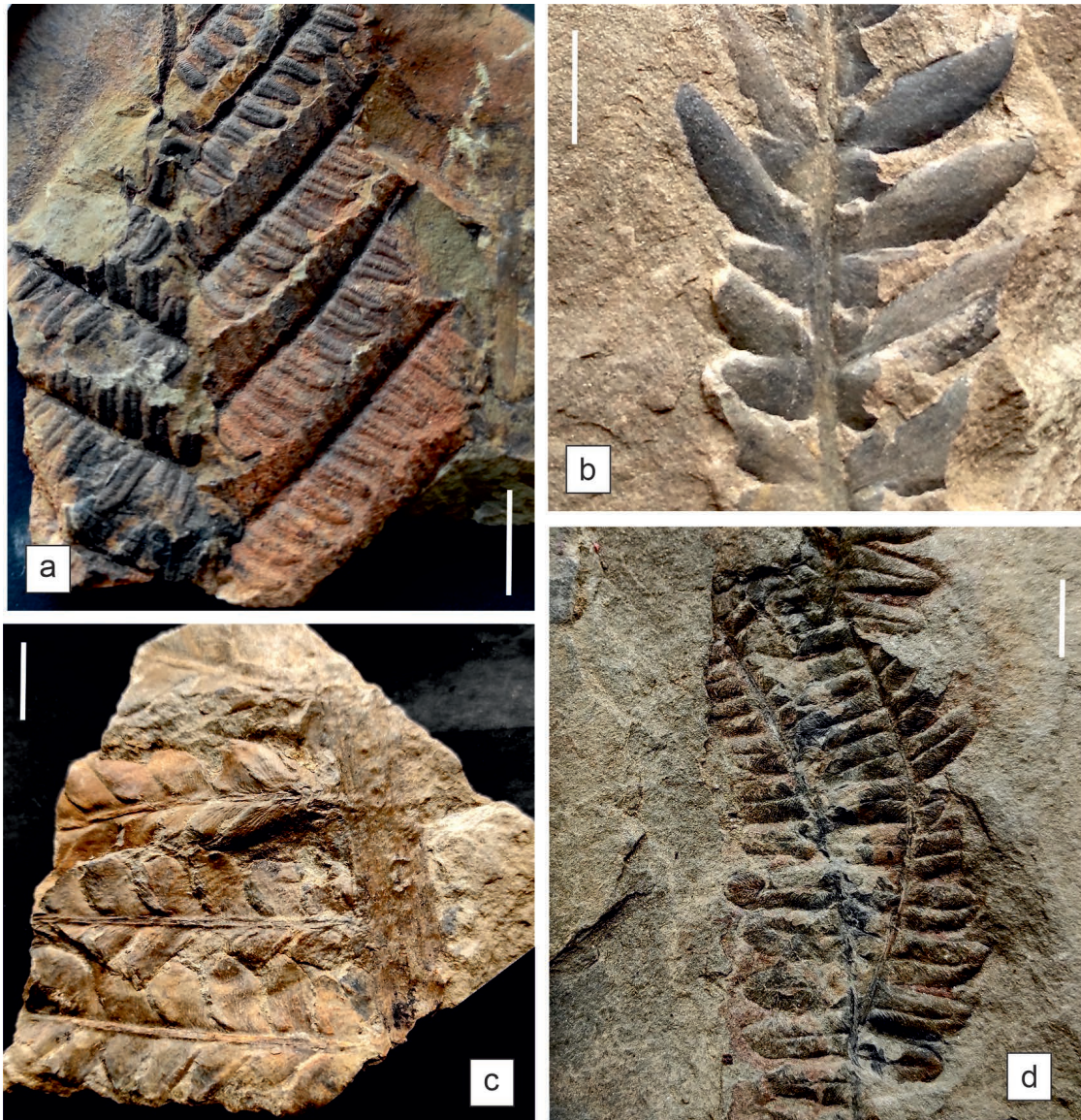


Рис. 6. Рослинні рештки із верхньопенсильванських відкладів басейну р. Теберда Північного Кавказу
 а – *Acithea polymorpha* (Brongniart) Schimper, фрагмент пера передостаннього порядку, IGS-OKS-NIB 1–23, флороносний пласт Теберда-26.

б-с – *Odontopteris brardii* (Brongniart) Brongniart: б – фрагмент верхньої частини незрілого пера передостаннього порядку, IGS-OKS-NIB 1–24, флороносний пласт Теберда-26; с – фрагмент пера передостаннього порядку, IGS-OKS-NIB 1–25, флороносний пласт Теберда-29.

д – *Callipteridium gigas* (Gutbier) Weiss, фрагменти пер останнього порядку, IGS-OKS-NIB 1–26, флороносний пласт Теберда-29.

Масштабні лінійки – 1 см

Fig. 6. Plant fossils from the Upper Pennsylvanian deposits in the basin of the Teberda River of the Northern Caucasus

а – *Acithea polymorpha* (Brongniart) Schimper, fragment of a penultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–23, Teberda-26 plant-bearing stratum.

б-с – *Odontopteris brardii* (Brongniart) Brongniart: б – upper part fragment of an immature penultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–24, Teberda-26 plant-bearing stratum; с – fragment of a penultimate pinna, IGS-OKS-NIB 1–25, Teberda-29 plant-bearing stratum.

д – *Callipteridium gigas* (Gutbier) Weiss, fragments of ultimate pinnae, IGS-OKS-NIB 1–26, Teberda-29 plant-bearing stratum.

Scale bars = 1 cm

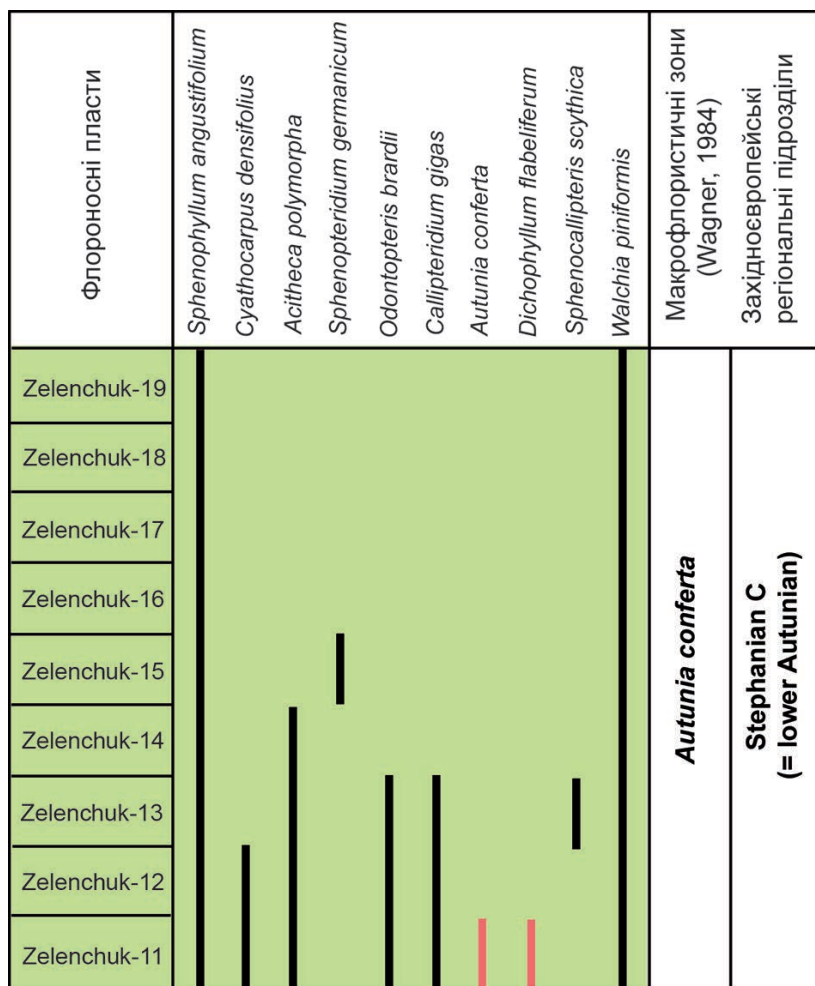


Рис. 7. Поширення стратиграфічно важливих пізньостефанських та ранньоотенських видів рослин у верхньо-пенсильванських відкладах Північного Кавказу (ключові види макрофлористичної зони *Autunia conferta* виділено червоним кольором).

Fig. 7. Distribution of the stratigraphically important plant species of the late Stephanian and early Autunian in the Upper Pennsylvanian deposits of the Northern Caucasus (the key species of the *Autunia conferta* macrofloral zone are highlighted in red color).

повання. Це так звана флора покрівлі вугільних пластів – «roof-shale flora» (Gastaldo et al., 1995). Такі рослинні угруповання формували ліси навколо озер, що виникали в результаті затоплення заболочених ділянок заплав. Флора цих угруповань характеризувалась присутністю птеридоспермів. До їхнього складу входили каламітові зі стеблами *Calamites cistii*, *C. suckowii* і листям *Asterophyllites equisetiformis* та *Annularia sphenophylloides*, папороті з листям *Cyatocarpus arboreus* та *C. cyatheus*, птеридосперми з листям *Callipteridium pteridium* та *Neurodontopteris auriculata*. На основі фітоориктоценозів із алевролітів та пісковиків з пластами глинистих сланців заплавного генезису (Зеленчук-2–4; Теберда-2–4,

–7) реконструйовані лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання заплав та схилів річкових долин. До них віднесено плауновидні зі стовбурами *Syringodendron* sp., каламітові зі стеблами *Calamites suckowii* і листям *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *A. cf. mucronata*, папороті з листям *Acithea polymorpha*, *Cyatocarpus arboreus*, *C. cyatheus*, *C. hemitelioides*, *C. daubreei*, *C. hemitelioides*, ‘*Pecopteris*’ *bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis* та птеридосперми з листям *Odontopteris brardii* та *Dicksonites cf. pluckeneti*.

Отже, рослинність раннього стефану та початку середнього стефану була представлена вологими лісами двох типів. До першого відносяться

каламітово-папоротеві та каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання озерних узбереж у межах алювіальних рівнин. Другий тип вологих лісів складався з лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань заплавл та схилів річкових долин.

Рослинність середньостефанського часу

Рослинний покрив вивчено на основі комплексів викопних рослин у флороносних пластах Зеленчук-5–10 і Теберда-8–29, які на підставі флористичного складу віднесено до макророслинної зони *Sphenophyllum angustifolium* (див. рис. 4). Ця зона відповідає під'ярусу стефан В (Wagner, 1984; Wagner, Álvarez-Vázquez, 2010).

Рослинні угруповання середнього стефану належали до вологої та сезонно-сухої лісової рослинності. Вологі ліси, як і в ранньостефанський час, були поширені на озерних узбережжях та річкових заплавах. Каламітово-папоротеві угруповання озерних узбереж реконструйовані на основі фітоориктоценозів із озерних глинистих сланців під вугільними прошарками (Теберда-8, –23). Ці угруповання були поширені на узбережжях озер, заростання яких призводило до утворення боліт. Ліси мали більш багатий видовий склад у порівнянні з ранньостефанським часом та включали каламітові зі стеблами *Calamites suckowii* і листям *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa* та папороті з листям *Cyathocarpus arboreus*, *C. hemitelioides*, *Acithea polymorpha*, *'Pecopteris' platonii*, *Diplazites unitus* і *Nemejcopteris feminaeformis*. Каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання реконструйовані на основі фітоориктоценозів із озерних глинистих сланців між товщами алевролітів і пісковиків, а також із глинистих сланців над вугільними прошарками (Теберда-9, –12, –25). Ці угруповання росли навколо озер у межах заплавлних рівнин у періоди, що наставали після затоплення заболочених ділянок. До їхнього складу входили каламітові зі стеблами *Calamites suckowii* і листям *Annularia sphenophylloides*, папороті більш різноманітного видового складу, ніж у попередній проміжок часу, такі як *Cyathocarpus arboreus*, *C. hemitelioides*, *C. daubreei*, *'Pecopteris' cf. oreopteridia*, *Diplazites unitus* та птеридосперми *Pseudomariopteris cordato-ovata*. Лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання заплавл реконструйовані на основі фітоориктоценозів із алевролітів (Зеленчук-5, –7–9, Теберда-11, –13, –20, –21) та пісковиків

(Зеленчук-6, –10; Теберда-10, –17–19, –22, –26) заплавлного та заплавлно-озерного генезису. Ці угруповання характеризувались таксономічною різноманітністю. Зокрема, значно розширився склад плауновидних і птеридоспермів. Вони включали плауновидні зі стовбурами *Asolanus camptotaeniae*, *Subsigillaria brardii*, *S. clipeata*, каламітові зі стеблами *Calamites cistii*, *C. suckowii* і листям *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *A. radiiformis*, різноманітні папороті з листям *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. candolleanus*, *C. cyatheus*, *C. densifolius*, *C. hemitelioides*, *'Pecopteris' bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Sphenopteris rossica*, *S. fossorum*, *S. weissi*, *Diplazites unitus* та птеридосперми з листям *Odontopteris brardii*, *Dicksonites sterczelii*, *Callipteridium gigas*, *C. pteridium*, *Barthelopteris germarii*, *Sphenopteris decorpsi*, *S. rotundiloba*, *Sphenocallipteris scythica*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *P. busqueti*, *Dicksonites sterczelii*, *Neuropteris planchardi* та *N. teberdensis* Shchogolev.

На основі фітоориктоценозів із пісковиків заплавлного генезису (Зеленчук-7, Теберда-14, –20, –21, –26), які несуть рослинні рештки з ознаками переносу, реконструйовані птеридоспермово-хвойні угруповання схилів річкових долин. Ці угруповання віднесено до сезонно-сухої лісової рослинності. Вони включали птеридосперми з листям *Odontopteris subcrenulata*, *Sphenopteridium cf. germanicum*, *Taeniopteris jejuna*, кордаїтові *Cordaites* sp., хвойні з листям *Walchia piniformis*, *Culmitschia frondosa* та насінням *Samaropsis fluitans* і *Samarospermum moravicum*.

Загалом середньостефанський рослинний покрив Північного Кавказу став більш таксономічно різноманітним порівняно з ранньостефанським. В області седиментації були поширені як вологі, так і сезонно-сухі ліси. Вологі ліси були представлені каламітово-папоротевими і каламітово-папоротево-птеридоспермовими угрупованнями озерних узбереж та лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермовими угрупованнями річкових заплавл. Сезонно-сухі ліси з птеридоспермово-хвойними угрупованнями вкривали схили річкових долин.

Рослинність пізньостефансько – ранньоотенського часів

Рослинність вивчено на основі комплексів викопних рослин у флороносних пластах Зеленчук-11–19, які за флористичним складом

віднесено до макрофлористичної зони *Autunia conferta* (див. рис. 7). Ця зона відповідає під'ярусу стефан С (= нижній отен) (Wagner, 1984; Wagner, Álvarez-Vázquez, 2010).

Реконструйовані рослинні угруповання пізньостефансько-ранньоотенського часу належали до вологих та сезонно-сухих лісів. На основі вивчення комплексів викопних рослин із товщ перешарування алевролітів та глинистих сланців заплавного та заплавно-озерного походження (Зеленчук-12–14, –19) встановлено розповсюдження лише лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань у складі вологих лісів заплави. Досліджені фітоориктоценози вміщують рослинні рештки трохи біднішого видового складу, ніж у середньостефанських відкладах, та свідчать, що рослинність заплави складалась із плауновидних зі стовбурами *Subsigillaria brardii* та філоїдами *Sigillariophylloides* sp., каламітових зі стеблами *Calamites suckowii* і листям *Annularia sphenophylloides*, *A. spinulosa*, *A. cf. spicata*, папоротей з листям *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. candolleanus*, *C. densifolius*, *C. hemitelioides*, '*Pecopteris*' *bredovii*, '*Pecopteris*' *jongmansii* Wagner, *Diplazites unitus*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Sphenopteris decheni*, *S. fossorum* та птеридоспермів із листям *Odontopteris brardii*, *Pseudomariopteris cordatovata*, *Dicksonites sterzelii* та *Neurodontopteris auriculata*.

Сезонно-суха рослинність була представлена птеридоспермово-хвойними угрупованнями схилів річкових долин, які реконструйовані на основі фітоориктоценозів із пісковиків заплавного генезису (Зеленчук-11, –14, –15). Ці угруповання вирізнялись появою птеридоспермів із листям *Autunia conferta* і *Dichophyllum flabelliferum* та розповсюдженням птеридоспермів *Odontopteris brardii*, *Callipteridium gigas*, *Sphenopteridium germanicum*, *Taeniopteris jejunata*. Останні, як і хвойні з листям *Walchia piniformis*, *Otoviclia hypnoides* та кордаїтові *Cordaites* sp., були поширені і в середньостефанський час.

Наведені дані свідчать, що в пізньостефансько-ранньоотенський час значно скоротились каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання озерних узбереж, а лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермові угруповання заплави мали бідніший видовий склад, ніж у середньостефанський час. Сезонно-сухі ліси з птеридоспермово-хвойними угрупованнями

оновленого видового складу росли на схилах річкових долин.

ДИНАМІКА ПІЗНЬОПЕНСИЛЬВАНСЬКОЇ РОСЛИННОСТІ ПІВНІЧНОГО КАВКАЗУ

Розглянута характеристика пізньопенсильванських (стефанських) рослинних угруповань Північного Кавказу свідчить, що рослинний покрив був представлений таксономічно різноманітними вологими та сезонно-сухими лісовими угрупованнями заплави та схилів річкових долин, які зазнали певних змін упродовж стефанського часу.

В ранньостефанський час рослинний покрив складався із вологих лісових каламітово-папоротевих і каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань озерних узбереж та лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань заплави та схилів річкових долин.

Середньостефанська рослинність багатшого таксономічного складу включала як вологі, так і сезонно-сухі ліси, які в ранньостефанський час росли в межах вододілів поза зоною седиментації. В середньостефанський час вологі ліси з каламітово-папоротевими і каламітово-папоротево-птеридоспермовими угрупованнями озерних узбереж поповнились новими видами папоротей та птеридоспермів. Вологі лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермові ліси заплави мали більш багатий видовий склад плауновидних та птеридоспермів, ніж у ранньостефанський час. Сезонно-сухі ліси, представлені птеридоспермово-хвойними угрупованнями, вкривали схили річкових долин.

Пізньостефансько-ранньоотенська рослинність характеризувалась скороченням вологих лісів та збільшенням видового складу сезонно-сухих лісів. У пізньостефанський час значно скоротився видовий склад плауновидних та папоротей в угрупованнях заплави та збільшилась видова різноманітність птеридоспермів, які заселяли заплави та схили річкових долин.

Збідніння видового складу і скорочення області існування вологих каламітово-папоротевих і лікопсидо-каламітово-папоротевих лісів та збільшення таксономічного різноманіття сезонно-сухих птеридоспермово-хвойних лісів річкових долин Північного Кавказу, починаючи з пізньостефанського часу (кінця пізнього пенсильванію), зумовлено пізньопенсильванською глобальною ариди-

зацією клімату (Fielding et al., 2008; Pfefferkorn et al., 2017).

ВИСНОВКИ

В результаті вивчення фітоориктоценозів із верхньопенсильванських відкладів Зеленчуцької і Тебердинської площ проведено реконструкції рослинних угруповань області седиментації та встановлено, що рослинність Північного Кавказу в пізньопенсильванський (стефанський) час була представлена вологими та сезонно-сухими лісами річкових долин.

Вологі ліси складались із каламітово-папоротевих і каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань озерних узбереж та лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермових угруповань заплавл. У складі цих лісів найбільш розповсюдженіми були плауновидні *Subsigillaria brardii*, каламітові *Calamites suckowii*, папороті *Acithea polymorpha*, *Cyathocarpus arboreus*, *C. cyatheus*, *'Pecopteris' bredovii*, *Nemejcopteris feminaeformis*, *Diplazites unitus* та птеридосперми *Odontopteris brardii*, *Callipteridium gigas*, *C. pteridium*, *Pseudomariopteris cordato-ovata*, *Dicksonites sterzelii*. На початку пізнього стефану каламітово-папоротеві і каламітово-папоротево-птеридоспермові ліси озерних узбереж були значно скорочені, а лікопсидо-каламітово-папоротево-птеридоспермові ліси заплавл мали бідніший видовий склад, ніж у середньостефанський час.

Сезонно-суха рослинність була поширена в середньостефанський (стефан В) та

пізньостефансько-ранньоотенський (стефан С–ранній отен) часи та складалась із птеридоспермово-хвойних угруповань схилів річкових долин. У середньостефанський час посухостійкі рослини були представлені птеридоспермами *Odontopteris subcrenulata*, *Sphenopteridium* cf. *germanicum*, *Taeniopteris jejuna*, кордаїтовими *Cordaites* sp. та хвойними *Walchia piniformis*, *Culmitschia frondosa*. В пізньостефансько-ранньоотенський час сезонно-сухі ліси більш багатого видового складу включали птеридосперми *Autunia conferta*, *Dichophyllum flabelliferum*, *Sphenopteridium germanicum*, *Taeniopteris jejuna*, хвойні *Walchia piniformis*, *Otoviclia hypnoides* та кордаїтові *Cordaites* sp.

ПОДЯКИ

Автор висловлює щирі подяки анонімним рецензентам за конструктивні зауваження та рекомендації, які підвищили наукову цінність роботи. Дослідження проведені в рамках відомчої тематики НАН України та профінансовані за бюджетною програмою КПКВК 6541030 «Органічний світ пізнього докембрію та фанерозою України: біорізноманіття, ревізія систематичного складу, філогенія провідних груп фауни і флори. Розділ: Пізньопенсильванська флора та рослинність східної частини Єврамерійської палеофлористичної області (Донбас та Північний Кавказ): морфологія та ревізія систематичного складу».

REFERENCES

Anisimova O. I., 1979. Flora and phytostратigraphy of the middle Carboniferous of the Northern Caucasus. *Nauk. dumka*, Kiev. 108 p. (In Russian).

Belov A. A., Kizevalter D. S., 1962. The main features of structure and history of the development of the Late Hercynian structural stage of the central part of the Northern Caucasus (Middle Carboniferous – Lower Triassic). *Geology of the Central and Western Caucasus*. Gostoptehizdat, Moscow. Vol. 3. Pp. 275–314. (In Russian).

Zallessky M. D., 1934. Carboniferous flora of the Northern Caucasus. *Gos. nauch. techn. gorno-geol. nef. izdatelstvo*, Leningrad-Moscow-Novosibirsk. 22 p. (In Russian).

Krishtofovich A. N., 1937. Botanical-geographical zonation and stages of development of the Upper Paleozoic flora. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. № 3. Pp. 384–404. (In Russian).

Анисимова О. И. Флора и фитостратиграфия среднего карбона Северного Кавказа. Киев: Наук. думка, 1979. 108 с.

Белов А. А., Кизевальтер Д. С. Основные черты строения и история развития позднегерцинского структурного этажа центральной части Северного Кавказа (средний карбон – нижний триас). *Геология Центрального и Западного Кавказа*. Москва: Гостоптехиздат, 1962. Т. 3. С. 275–314.

Залесский М. Д. Каменноугольная флора Северного Кавказа. Ленинград, Москва, Новосибирск: Гос. науч. техн. горно-геол. нефт. изд-во, 1934. 22 с.

Криштофович А. Н. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя. *Известия АН СССР*. 1937. № 3. С. 384–404.

Lunjev A. L., Reznikov A. P. 1968. The Upper division of the Carboniferous system. *Geology of the USSR. Vol. 9. The Northern Caucasus. Nedra, Moscow. Pp. 128–130.* (In Russian).

Meyen S. V., 1987. Fundamentals of Palaeobotany. A Reference guide. *Nedra, Moscow. 403 p.* (In Russian).

Novik E. O., 1978. Flora and phytostратigraphy of the Upper Carboniferous of the Northern Caucasus. *Nauk. dumka, Kiev. 164 p.* (In Russian).

Novik E. O., Fisinin O. P., 1977. On the phytogeography of the Northern Hemisphere in the late Carboniferous. *Geologichnyi zhurnal. Vol. 37 (5). Pp. 96–108.* (In Russian).

Oshurkova, M. V., 1974. Facial-palaeoecological approach to the study of fossil plant remains. *Paleontologicheskij zhurnal. № 3. Pp. 87–96.* (In Russian).

Fisinin O. P., 1975. Donets Basin as a floristic standard of the Carboniferous in the south of the European part of the USSR. *Stratigraphy of the Carboniferous and geology of coal-bearing formations of the USSR. Nedra, Moscow. Pp. 90–101.* (In Russian).

Shchogolev, A. K., 1964. Differentiation of vegetation in the late Carboniferous of the Westphalian Province. Questions of regularities and forms of development of the organic world: Proceedings of the VII session of the VPO. *Nedra, Moscow. Pp. 158–170.* (In Russian).

Shchogolev, A. K., 1975. Evolution of the flora and vegetation of the territory of the south of the European part of the USSR from the end of the Middle Carboniferous to the beginning of the Permian. The volume and division of the upper, Stephanian, division of the Carboniferous system. *Stratigraphy of the Carboniferous and geology of coal-bearing formations of the USSR. Nedra, Moscow. Pp. 101–108.* (In Russian).

Shchogolev A. K., 1979. The Upper Carboniferous of the Northern Caucasus in the Zelenchuk-Teberda interfluvium (flora, vegetation, stratigraphy, paleogeography). *Nauk. dumka, Kiev. 196 p.* (In Russian).

Bashforth A. R., Cleal C. J., Gibling M. R., Falcon-Lang H. J., Miller R. F., 2014. Paleoeecology of Early Pennsylvanian vegetation on a seasonally dry tropical landscape (Tynemouth Creek Formation, New Brunswick, Canada). *Review of Palaeobotany and Palynology. Vol. 200. Pp. 229–263.*

Bashforth A. R., Drábková J., Opluštil S., Gibling M. R., Falcon-Lang H. J., 2011. Landscape gradients and patchiness in riparian vegetation on a Middle Pennsylvanian braided-river plain prone to flood disturbance (Nýřany Member, Central and Western Bohemian Basin, Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology. Vol. 163. Pp. 153–189.*

Bashforth A. R., DiMichele W. A., Eble C. F., Falcon-Lang H. J., Looy C. V., Lucas S. G., 2021. The environmental implications of upper Paleozoic plant-fossil assemblages with mixtures of wetland and drought-tolerant taxa in tropical Pangea. *Geobios. Vol. 68. Pp. 1–45.* <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.04.002>.

Boyarina N. I., 2022. Late Pennsylvanian vegetation cover changes in the Donets Basin: syndynamic aspect. *Visnyk of V. N. Karazin Kharkiv National University, series «Geology.*

Лунев А. Л., Резников А. П. Верхний отдел каменноугольной системы. *Геология СССР. Т 9. Северный Кавказ. Москва: Недра, 1968. С. 128–130.*

Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. Москва: Недра, 1987, 403 с.

Новик Е. О. Флора и фитостратиграфия верхнего карбона Северного Кавказа. Киев: Наук. думка, 1978. 164 с.

Новик Е. О., Фисуненко О. П. О фитогеографии северного полушария в позднем карбоне. *Геологический журнал. 1977. Т. 37, вып. 5. С. 96–108.*

Ошуркова М. В. Фациально-палеоэкологический подход к изучению фоссилизированных остатков. *Палеонтологический журнал. 1974. № 3. С. 87–96.*

Фисуненко О. П. Донецкий бассейн как флористический эталон карбона юга европейской части СССР: *Стратиграфия карбона и геология угленосных формаций СССР.* Москва: Недра, 1975. С. 90–101.

Щеголев А. К. Дифференциация растительности в позднем карбоне вестфальской провинции. *Вопросы закономерности и форм развития органического мира: Тр. VII сессии ВПО.* Москва: Недра, 1964. С. 158–170.

Щеголев А. К. Эволюция флоры и растительности территории юга европейской части СССР с конца среднего карбона до начала перми. Объем и расчленение верхнего, стэфанского, отдела каменноугольной системы. *Стратиграфия карбона и геология угленосных формаций СССР.* Москва: Недра, 1975. С. 101–108.

Щеголев А. К. Верхний карбон Северного Кавказа в Теберда-Тебердинском междуречье (флора, растительный покров, стратиграфия, палеогеография). Киев: Наук. думка, 1979. 196 с.

Bashforth A. R., Cleal C. J., Gibling M. R., Falcon-Lang H. J., Miller R. F. Paleoeecology of Early Pennsylvanian vegetation on a seasonally dry tropical landscape (Tynemouth Creek Formation, New Brunswick, Canada). *Review of Palaeobotany and Palynology. 2014. Vol. 200. P. 229–263.*

Bashforth A. R., Drábková J., Opluštil S., Gibling M. R., Falcon-Lang H. J. Landscape gradients and patchiness in riparian vegetation on a Middle Pennsylvanian braided-river plain prone to flood disturbance (Nýřany Member, Central and Western Bohemian Basin, Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology. 2011. Vol. 163. P. 153–189.*

Bashforth A. R., DiMichele W. A., Eble C. F., Falcon-Lang H. J., Looy C. V., Lucas S. G. The environmental implications of upper Paleozoic plant-fossil assemblages with mixtures of wetland and drought-tolerant taxa in tropical Pangea. *Geobios. 2021. Vol. 68. P. 1–45.* <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.04.002>.

Boyarina N. I. Late Pennsylvanian vegetation cover changes in the Donets Basin: syndynamic aspect. *Visnyk of V. N. Karazin Kharkiv National University, series «Geology.*

Geography. Ecology». № 56. Pp. 8–23. <https://doi.org/10.26565/2410-7360-2022-56-01>.

Boyarina N. I., 2023. The Late Pennsylvanian vegetation of the Donets Basin, Ukraine: Syntaxonomy of plant communities. *GEO&BIO*. Vol. 24. Pp. 64–98. <https://doi.org/10.15407/gb2406>.

Cleal C. J., Thomas B. A., 2005. Palaeozoic tropical rainforests and their effect on global climates: is the past the key to the present? *Geobiology*. № 3. Pp. 13–31.

Cridland A. A., Morris J. E., 1963. *Taeniopteris*, *Walchia*, and *Dichophyllum* in the Pennsylvanian system of Kansas. *University of Kansas Science Bulletin*. Vol. 44. Pp. 71–82.

DiMichele W. A., 2014. Wetland-dryland vegetational dynamics in the Pennsylvanian ice age tropics. *International Journal of Plant Sciences*. Vol. 175. Pp. 123–164. <https://doi.org/10.1086/675235>.

DiMichele W. A., Aronson R. B., 1992. The Pennsylvanian–Permian vegetational transition: a terrestrial analogue to the onshore–offshore hypothesis. *Evolution*. Vol. 46. Pp. 807–824.

DiMichele W. A., Gastaldo R. A., Pfefferkorn H. W., 2005. Plant biodiversity partitioning in the Late Carboniferous and Early Permian and its implications for ecosystem assembly. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Vol. 56 (1), № 4. Pp. 32–49.

DiMichele W. A., Phillips T. L., 1996. Climate change, plant extinctions, and vegetational recovery during the Middle-Late Pennsylvanian transition: the case of tropical peat-forming environments in North America. *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. (Ed. Hart M. L.). *Geological Society Special Publications*. Vol. 102. Pp. 201–221.

DiMichele W. A., Pfefferkorn H. W., Gastaldo R. A., 2001. Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Science*. Vol. 29. Pp. 461–487.

Falcon-Lang H. J., Nelson W. J., Elrick S., Looy C. V., Ames P. R., DiMichele W. A., 2009. Incised channel fills containing conifers indicate that seasonally dry vegetation dominated Pennsylvanian tropical lowlands. *Geology*. Vol. 37. Pp. 923–926.

Fielding C. R., Frank T. D., Isbell J. L., 2008. The Late Palaeozoic ice age — A review of current understanding and synthesis of global climate patterns. *Resolving the Late Palaeozoic Ice Age in Time and Space: Geological Society of America Special Paper*. Vol. 441. Pp. 343–354.

Gastaldo R. A., 1996. Flöznah and flözfern assemblages: potential predictors of Late Carboniferous biome replacement? In: Leary, R. L. (Ed.). *Patterns in Paleobotany: Proceedings of a Czech–U.S. Carboniferous Paleobotany Workshop*. *Illinois State Museum Scientific Papers*. Vol. 26. Pp. 19–27.

Gastaldo R. A., Pfefferkorn H. W., DiMichele W. A., 1995. Taphonomic and sedimentologic characterization of roof-shale floras, In: Lyons P. C., Morey E. D., Wagner R. H. (Eds.). *Historical Perspective of Early Twentieth Century Carboniferous Paleobotany in North America*. *Society Geological of America Memoir*. Vol. 185. Pp. 341–352.

Havlena V., 1971. Die zeitgleichen Floren des europäischen Oberkarbons und die mesophile Floras des Ostrau-Karwiner

Geography. Ecology». 2022. № 56. P. 8–23. <https://doi.org/10.26565/2410-7360-2022-56-01>.

Boyarina N. I. The Late Pennsylvanian vegetation of the Donets Basin, Ukraine: Syntaxonomy of plant communities. *GEO&BIO*. 2023. Vol. 24. P. 64–98. <https://doi.org/10.15407/gb2406>.

Cleal C. J., Thomas B. A. Palaeozoic tropical rainforests and their effect on global climates: is the past the key to the present? *Geobiology*. 2005. № 3. P. 13–31.

Cridland A. A., Morris J. E. *Taeniopteris*, *Walchia*, and *Dichophyllum* in the Pennsylvanian system of Kansas. *University of Kansas Science Bulletin*. 1963. Vol. 44. P. 71–82.

DiMichele W. A. Wetland-dryland vegetational dynamics in the Pennsylvanian ice age tropics. *International Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 175. P. 123–164. <https://doi.org/10.1086/675235>.

DiMichele W. A., Aronson R. B. The Pennsylvanian–Permian vegetational transition: a terrestrial analogue to the onshore–offshore hypothesis. *Evolution*. 1992. Vol. 46. P. 807–824.

DiMichele W. A., Gastaldo R. A., Pfefferkorn H. W. Plant biodiversity partitioning in the Late Carboniferous and Early Permian and its implications for ecosystem assembly. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 2005. Vol. 56 (1), № 4. P. 32–49.

DiMichele W. A., Phillips T. L. Climate change, plant extinctions, and vegetational recovery during the Middle-Late Pennsylvanian transition: the case of tropical peat-forming environments in North America. *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. (Ed. Hart M. L.). *Geological Society Special Publications*. 1996. Vol. 102. P. 201–221.

DiMichele W. A., Pfefferkorn H. W., Gastaldo R. A. Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Science*. 2001. Vol. 29. P. 461–487.

Falcon-Lang H. J., Nelson W. J., Elrick S., Looy C. V., Ames P. R., DiMichele W. A. Incised channel fills containing conifers indicate that seasonally dry vegetation dominated Pennsylvanian tropical lowlands. *Geology*. 2009. Vol. 37. P. 923–926.

Fielding C. R., Frank T. D., Isbell J. L. The Late Palaeozoic ice age — A review of current understanding and synthesis of global climate patterns. *Resolving the Late Palaeozoic Ice Age in Time and Space: Geological Society of America Special Paper*. 2008. Vol. 441. P. 343–354.

Gastaldo R. A. Flöznah and flözfern assemblages: potential predictors of Late Carboniferous biome replacement? In: Leary R. L. (Ed.). *Patterns in Paleobotany: Proceedings of a Czech–U.S. Carboniferous Paleobotany Workshop*. *Illinois State Museum Scientific Papers*. 1996. Vol. 26. P. 19–27.

Gastaldo R. A., Pfefferkorn H. W., DiMichele W. A. Taphonomic and sedimentologic characterization of roof-shale floras, In: Lyons P. C., Morey E. D., Wagner R. H. (Eds.). *Historical Perspective of Early Twentieth Century Carboniferous Paleobotany in North America*. *Geological Society of America Memoir*. 1995. Vol. 185. P. 341–352.

Havlena V. Die Floren des europäischen Oberkarbons und die mesophile Floras des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers.

Steinkohlenreviers. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 12. Pp. 245–270.

Pfefferkorn H. W., Gastaldo R. A., DiMichele W.A., 2017. Impact of an icehouse climate interval on tropical vegetation and plant evolution. *Stratigraphy*. Vol. 14 (1–4). Pp. 365–376.

Phillips T. L., Peppers R. A., 1984. Changing patterns of Pennsylvanian coal-swamp vegetation and implications of climatic control on coal occurrence. *International Journal of Coal Geology*. № 3. Pp. 205–255. [https://doi.org/10.1016/0166-5162\(84\)90019-3](https://doi.org/10.1016/0166-5162(84)90019-3).

Thomas B. A., Cleal C. J., 2017. Distinguishing Pennsylvanian-age lowland, extrabasinal and upland vegetation. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. Vol. 97. Pp. 273–293.

Wagner R. H., 1984. Megafloral Zones of the Carboniferous. *9e Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère*. Washington and Champaign-Urbana, 1979: *Compte Rendu*, Vol. 2. Biostratigraphy (Eds. Sutherland P. K., Manger W. L.). Southern Illinois University Press, Carbondale and Edwardsville. Pp. 109–134.

Wagner R. H., 1997. Floral palaeoecology of the Carboniferous/Permian. *Registros Fósiles e Historia de la Tierra. Cursos de Verano de El Escorial*. (Eds. Aguirre E., Morales J., Soria D.). Editorial Complutense, Madrid, Pp. 143–172.

Wagner R. H., Álvares-Vázquez C., 2010. The Carboniferous floras of the Iberian Peninsula: A synthesis with geological connotations. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 162, № 3. Pp. 239–324.

Willard D. A., Phillips T. L., Lesnikowska A. D., DiMichele W. A., 2007. Paleoeecology of the Late Pennsylvanian-age Calhoun coal bed and implications for long-term dynamics of wetland ecosystems. *International Journal of Coal Geology*. Vol. 69. Pp. 21–54. <https://doi.org/10.1016/j.coal.2006.03.011>.

Wnuk C., 1996. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 90. Pp. 5–40. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00022-4](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00022-4).

Review of Palaeobotany and Palynology. 1971. Vol. 12. P. 245–270.

Pfefferkorn H. W., Gastaldo R. A., DiMichele W. A. Impact of an icehouse climate interval on tropical vegetation and plant evolution. *Stratigraphy*. 2017. Vol. 14 (1–4). P. 365–376.

Phillips T. L., Peppers R. A. Changing patterns of Pennsylvanian coal-swamp vegetation and implications of climatic control on coal occurrence. *International Journal of Coal Geology*. 1984. № 3. P. 205–255. [https://doi.org/10.1016/0166-5162\(84\)90019-3](https://doi.org/10.1016/0166-5162(84)90019-3).

Thomas B. A., Cleal C. J. Distinguishing Pennsylvanian-age lowland, extrabasinal and upland vegetation. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2017. Vol. 97. P. 273–293.

Wagner R. H. Megafloral Zones of the Carboniferous. *9e Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère*. Washington and Champaign-Urbana, 1979: *Compte Rendu*, Vol. 2. Biostratigraphy (Eds. Sutherland P. K., Manger W. L.). Southern Illinois University Press, Carbondale and Edwardsville. 1984. P. 109–134.

Wagner R. H. Floral palaeoecology of the Carboniferous/Permian. *Registros Fósiles e Historia de la Tierra. Cursos de Verano de El Escorial*. (Eds. Aguirre E., Morales J., Soria D.). Editorial Complutense, Madrid, 1997. P. 143–172.

Wagner R. H., Álvares-Vázquez C. The Carboniferous floras of the Iberian Peninsula: A synthesis with geological connotations. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2010. Vol. 162, № 3. P. 239–324.

Willard D. A., Phillips T. L., Lesnikowska A. D., DiMichele W. A. Paleoeecology of the Late Pennsylvanian-age Calhoun coal bed and implications for long-term dynamics of wetland ecosystems. *International Journal of Coal Geology*. 2007. Vol. 69. P. 21–54. <https://doi.org/10.1016/j.coal.2006.03.011>.

Wnuk C. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 1996. Vol. 90. P. 5–40. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00022-4](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00022-4).

Manuscript received March 3, 2023;
revision accepted May 12, 2023.

Інститут геологічних наук НАН України,
Київ, Україна