

## Ю.В. Мосейчик

Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., д. 7, Геологический институт РАН,  
лаборатория палеофлористики

# Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна

Из визейских отложений Подмосковного угольного бассейна впервые описываются новые таксоны плауновидных: *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. и дисперсные стробилы *Lepidostrobos ignatievii* sp. nov., возможно принадлежавшие тем же растениям; *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. и принадлежавшие им стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.; *Wittbergia zaleskii* gen. et sp. nov. и *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov. Описываются также ранее неизвестные или только отмечавшиеся в Подмосковном бассейне виды *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst и *L. veltheimii* Sternberg. Обсуждается экология, форма роста и географическое распространение этих растений.

## Введение

Изучение плауновидных раннекаменноугольной флоры Подмосковного бассейна началось с середины XIX в., прежде всего, трудами Э.И. Эйхвальда [1841, 1854; Eichwald, 1840, 1860]. Правда, еще в 1840 г. А.И. Оливьери указал из нижнекаменноугольных отложений р. Прикша в Новгородской губернии остатки вида *Lepidodendron neffediewi*, так и оставшегося неописанным.

Эйхвальд [1854; Eichwald, 1860] описал из угленосных отложений Новгородской, Калужской и Тульской губерний, относившихся в то время к "нижнему ярусу горного известняка"<sup>1</sup>, остатки *Lepidodendron olivieri* Eichwald, *Sagenaria obovata* Sternberg, *S. excentrica* Eichwald, *Sigillaria elliptica* Brongniart и *Sigillaria interrupta* Eichwald.

Последующее изучение остатков *Lepidodendron olivieri* показало, что их отнесение к этому роду неправомерно. В настоящее время они помещены в род *Eskdalia* Kidston. Подробная история изучения, а также описание вида *Eskdalia olivieri* (Eichwald) Mosseichik и принадлежавших тем же плауновидным дисперсных стробил *Bodeostrobos bennholdii* (Bode) Mosseichik и *Tulastrobus pusillus*

Mosseichik приведены в другой работе автора [Мосейчик, 20026].

Остатки других четырех видов, описанных Эйхвальдом, повторно не найдены, а местонахождение оригиналов Эйхвальда неизвестно. Кроме того, остатки, отнесенные к роду *Sagenaria* Brongniart (название является младшим синонимом *Lepidodendron*), судя по изображениям в протологе, представляют собой сильно декортицированные оси плауновидных, настоящая родовая принадлежность которых остается неясной.

В 1860 г. И.Б. Ауэрбах и Г.А. Траутшольд [Auerbach, Trautschold, 1860] описали из тех же отложений еще два вида рода *Lepidodendron* – *L. tenerimum* Auerbach et Trautschold и *L. undatum* Auerbach et Trautschold, которые, как выяснилось впоследствии, оказались младшими синонимами *L. olivieri* [Мосейчик, 20026].

Геологи Г.Д. Романовский [1854] и Н.П. Барбот де Марни [Barbeaut de Magny, 1853] отметили в угленосных отложениях Тульской и Калужской губерний остатки *L. elegans* Brongniart, не сопроводив эти указания какими-либо описаниями и изображениями. Вследствие этого в настоящее время невозможно установить, какие именно растительные остатки они имели в виду.

В 1872 г. тот же Барбот де Марни привел изображение пиритизированной оси, найденной в отложениях "каменноугольной почвы" в Рязанской губернии и определенной как *Halonina pulchella*

<sup>1</sup> В настоящее время эти отложения относятся к бобринскому и тульскому горизонтам визейского яруса Региональной стратиграфической шкалы.

Lesquegeux. Судя по рисунку, этот остаток принадлежит лепидофиту, неопределимому до вида.

В начале XX столетия М.Д. Залесский [1905] описал из визейских отложений р. Мста в районе г. Боровичи Новгородской области остатки нескольких плауновидных. По его мнению, они принадлежали декортицированным осям древовидных форм, которые можно разделить на две группы: одну – с лепидодендроидным, другую – с сигилляриоидным филлотаксисом. Переизучение оригиналов Залесского, хранящихся в Геологическом институте РАН, показало, что оси с сигилляриоидным листорасположением следует выделить в новый род и вид *Wittbergia zaleskii* gen. et sp. nov. (см. ниже).

В середине 40-х годов, будучи интернированным фашистским оккупантами в Берлин, Залесский [Zallesky, 1944] опубликовал описание нескольких растительных остатков из нижнего карбона р. Мда Новгородской области. Среди них был описан новый вид *Lepidodendron moskovense* Zallesky. К сожалению, типовой материал Залесского утерян, а описание и изображение в протологе не позволяют судить о самостоятельности этого вида.

В опубликованной посмертно статье, посвященной карбону Подмосковского бассейна, Залесский [Zallesky, 1948] упоминает остатки *Lepidodendron veltheimii* Sternberg, происходящие из тульского горизонта. Последние были переданы ему геологами для определения и упоминаются в ряде геологических работ [Швецов, 1932; Добров, Константинович, 1936; Экскурсия..., 1937]. Эти образцы с определениями Залесского сохранились в ГГМ им. В.И. Вернадского. Повторное их изучение выявило необходимость выделения указанных остатков *Lepidodendron* в новый вид *L. shvetzovii* sp. nov. (см. ниже). На тех же образцах были обнаружены стробилы, в том числе, в прикреплении к побегам *L. shvetzovii*, которые были выделены в новый вид *Flemingites russiensis* sp. nov. (см. ниже).

Перечисленные лепидодендроидные формы не исчерпывают родового разнообразия раннекаменноугольных плауновидных Подмосковского бассейна. В настоящей работе описываются остатки нового вида рода *Sublepidophloios* Sterzel – *S. sulphureus* sp. nov., фрагмент дисперсного стробила *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., вероятно, принадлежавшего тем же растениям, а также внешне сходная с *Lepidodendropsis* Lutz лигульная форма, отнесенная к новому роду и виду *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

\* \* \*

Ниже при описании растительных остатков используется система надродовых таксонов, принятая в руководстве С.В. Мейена [1987б].

Для коры плауновидных применяется терминология, используемая в работе С.В. Мейена [1990]. В описании стробилов используются термины, представляющие собой русские эквиваленты соответствующих обозначений, принятых в сводной работе

Ш. Брэк-Хейнс и Б. Томаса [Brack-Hanes, Thomas, 1983] по лепидостробоидным фруктификациям.

Для описания спор применяются термины, принятые в руководстве Г.О.У. Кремпа [1967]. Морфология гулы мегаспор описывается с использованием терминологии, предложенной С.А. Дыбовой-Яхович с соавторами [Dybová-Jachovicz et al., 1982].

Растительные остатки изучались под световым и сканирующим электронным микроскопом "Stereoscan 600". Угlistые фитолеймы мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце.

Для объемной мацерации углей использовалась смесь Шульце с последующим выщелачиванием гуминовых веществ в водном растворе аммиака по методике, описанной Р. Крейзелем [1932].

Рисунки выполнялись с помощью окуляра с сеткой.

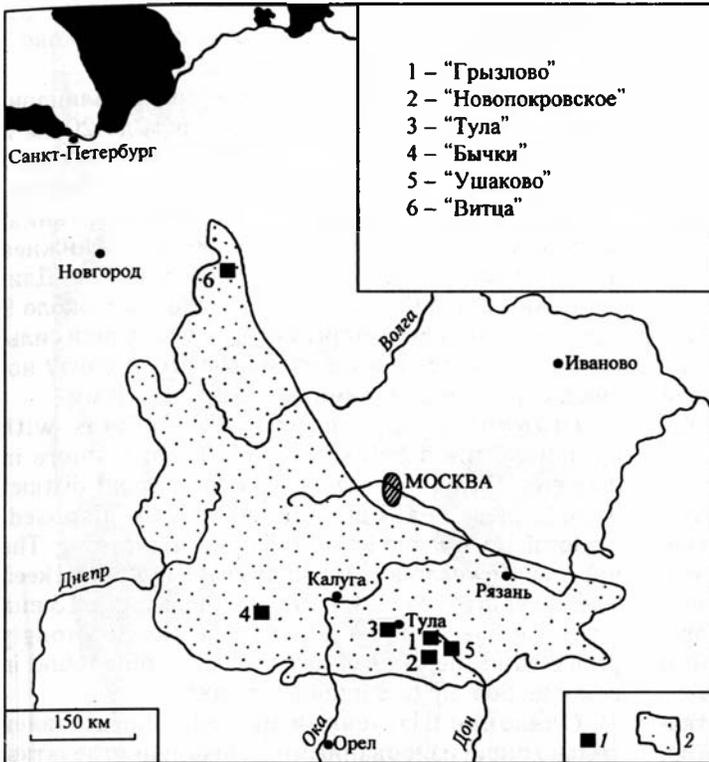
Оригиналы к настоящей статье хранятся в Москве в Геологическом институте РАН (коллекции №№ 343, 4860, 4865), а также в ГГМ им. В.И. Вернадского (коллекции №№ П<sub>2</sub>-39, П<sub>2</sub>-46).

## Новый вид *Sublepidophloios* из визейских отложений южного крыла Подмосковского бассейна

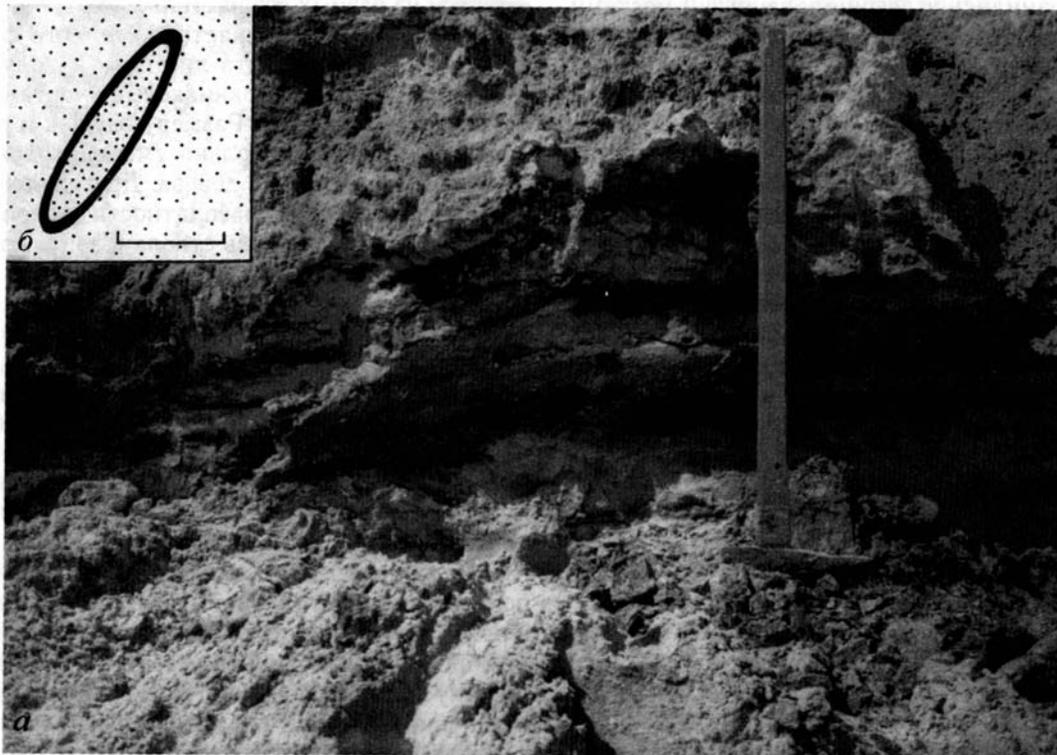
В 2002 г. во время полевых работ автором был обследован один из карьеров Ушаковского угольного месторождения, расположенный у д. Ушаково, в 15 км к северо-востоку от г. Богородицк Тульской области (рис. 1, "Ушаково").

Еще несколько лет назад в этом карьере добывался бурый уголь. В настоящее время угленосная часть разреза, принадлежащая бобриковскому горизонту, затоплена. Непосредственно над ней залегает толща тульского возраста мощностью около 17 м. Она начинается мощной пачкой желто-белых аллювиальных песков, которая сменяется отложениями, формировавшимися в условиях аллювиально-дельтовой равнины, подвергавшейся пульсирующей морской ингрессии. Последние представлены глинистыми и карбонатными осадками мелкого моря с обильной фауной, которые чередуются с речными песчано-глинистыми фациями с косою однонаправленной слоистостью.

В этих речных фациях было найдено аллохтонное скопление растительных остатков, одинаково ориентированных своими длинными осями: часть ствола *Sublepidophloios*, менее крупная, округлая в сечении и полностью замещенная пиритом ось неизвестного растения, фрагмент дисперсного стробила плауновидного и несколько более мелких неопределимых растительных остатков (рис. 2, а). Менее крупные остатки были плотно прижаты к стволу *Sublepidophloios*, который, по-видимому, послужил преградой, за которой они скопились во



**Рис. 1.** Географическое положение местонахождений раннекаменноугольных плауновидных Подмосковского бассейна  
1 – местонахождения; 2 – Подмосковский угольный бассейн, границы которого даны по В.С. Яблокову [1967]



**Рис. 2.** *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov.  
а – фрагмент ствола в стенке Ушаковского карьера (рядом со стволом для масштаба помещен геологический молоток); б – схема поперечного сечения этого фрагмента ствола, показывающая его положение относительно плоскости наслоения вмещающих пород; длина линейки – 10 см

время переноса и погребения осадком, образовав небольшой завал.

Фрагмент ствола *Sublepidophloios* достигал не менее 3,5 м в длину и около 20 см в поперечнике. Он был сильно уплощен и, по-видимому, в таком состоянии снесен текучими водами с поверхности почвы. В пользу этого предположения говорит тот факт, что плоскость, в которой деформирован ствол, была ориентирована под углом около 45° по отношению к поверхностям наложения вмещающей породы (рис. 2, б).

Подобное сохранение стволов в уплощенном состоянии, по-видимому, вообще характерно для ископаемых древесных плауновидных Евразийской палеофлористической области [Wagner et al., 2002]. Сердцевина и внутренняя часть толстой коры, составлявшие основную массу их маноксилических стволов, по-видимому, быстро сгнивали, в результате чего остатки упавших стволов, лежа на почве, приобретали уплощенную форму. В отличие от этого, у пикнооксилических стволов семенных растений устойчивый к разложению цилиндр вторичной древесины способствовал сохранению в ископаемом состоянии их прижизненной трехмерной формы.

Полость, оставшаяся на месте истлевших тканей внутренней части ствола *Sublepidophloios*, была заполнена рыхлым песчаником. По периферии ствола сохранились углефицированные и местами пиритизированные остатки наружной коры с листовыми подушками. Строение последних позволило выделить описываемые остатки в новый вид рода *Sublepidophloios* – *S. sulphureus*.

Нельзя исключить, что найденный среди других остатков дисперсный стробил, описываемый ниже как *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., принадлежал *Sublepidophloios sulphureus*. В пользу такого предположения говорят как критерий экстраполяции (ранее установленной прижизненной связи подобных осевых органов и фруктификаций; см.: [Мейен, 1992, с. 107]), так и их сонахождение в одном захоронении при отсутствии опровергающих данных о прижизненной связи с другими дисперсными органами.

## Систематика

### Класс Lycopodiopsida

### Порядок Isoetales

### Семейство Lepidocarpaceae

#### Род *Sublepidophloios* Sterzel, 1907

#### *Sublepidophloios sulphureus* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 1–4; рис. 3

**Название вида** – от *sulphureus* (лат.) – серый – дано, поскольку описываемые остатки плауновидного сложены сульфидом железа.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. № 4865/24F (табл. 1, фиг. 1; рис. 3); “Ушаково”; визейский ярус, тульский горизонт.

**Диагноз.** Древесные плауновидные с цилиндрическим основным стволом диаметром до 20 см и более. Филлотаксис лепидодендронный, без ясно выраженных ортостихов. Листовые подушки плотно расположенные, веретеновидного очертания, шириной до 8 и длиной до 30 мм. Верхнее и нижнее поля подушки разделены продольным килем. Длина нижнего поля около 13 мм, верхнего – около 9 мм. Место прикрепления листовой пластинки сильно выступающее в виде отгибающегося книзу носика, округлое в сечении, диаметром до 8 мм.

**Diagnosis.** Arborescent lepidophytes with cylindrical main trunk reached 20 cm or more in diameter. Phyllotaxis lepidodendroid without distinct ortostichies. Leaf cushions compactly disposed, fusiform, up to 8 mm broad and up to 30 mm long. The upper and lower area of a cushion bear longitudinal keel. The upper area reaches 9 mm and the lower – 13 mm long. The place of leaf lamina attachment strongly projected in the form of downturned spout, round in cross-section, up to 8 mm in diameter.

**Описание.** Изученный материал представлен сильно пиритизированными слепками и отпечатками наружной поверхности ствола *S. sulphureus*, взятыми из разных его частей.

Большая (верхняя) часть найденного фрагмента ствола была покрыта листовыми подушками, имеющими примерно одинаковые очертания, размеры и расположение. Размер подушек и расстояния между ними несколько уменьшаются по направлению к верхушке дерева. Других закономерных изменений размера и плотности расположения листовых подушек вдоль ствола (“зон роста”; см.: [Мейен, 1990, с. 79, 80]) не обнаружено.

В качестве голотипа выбран отпечаток коры с сохранившимися листовыми подушками (табл. 1, фиг. 1; рис. 3). Последние веретеновидные, с оттянутыми верхним и нижним углами; боковые углы закруглены. Длина подушек около 30 мм, ширина – порядка 8 мм. Нижнее и верхнее поля листовой подушки разделены не всегда ясно выраженным продольным килем. Длина нижнего поля около 13 мм, верхнего – около 9 мм.

Место прикрепления листовой пластинки располагается в центральной части подушки и имеет в поперечном сечении округлое очертание диаметром около 8 мм, т.е. занимает практически всю ширину листовой подушки. Поскольку поверхность отделения листовой пластинки находилось на некотором удалении от поверхности подушки, на отпечатке последней остается углубление глубиной 3–4 мм, соответствующее проксимальной части листовой пластинки. На слепках этому углублению соответствует выпуклость в форме отогнутого книзу короткого носика (табл. 1, фиг. 3). Из-за грубости породы, представленной крупными кристалла-

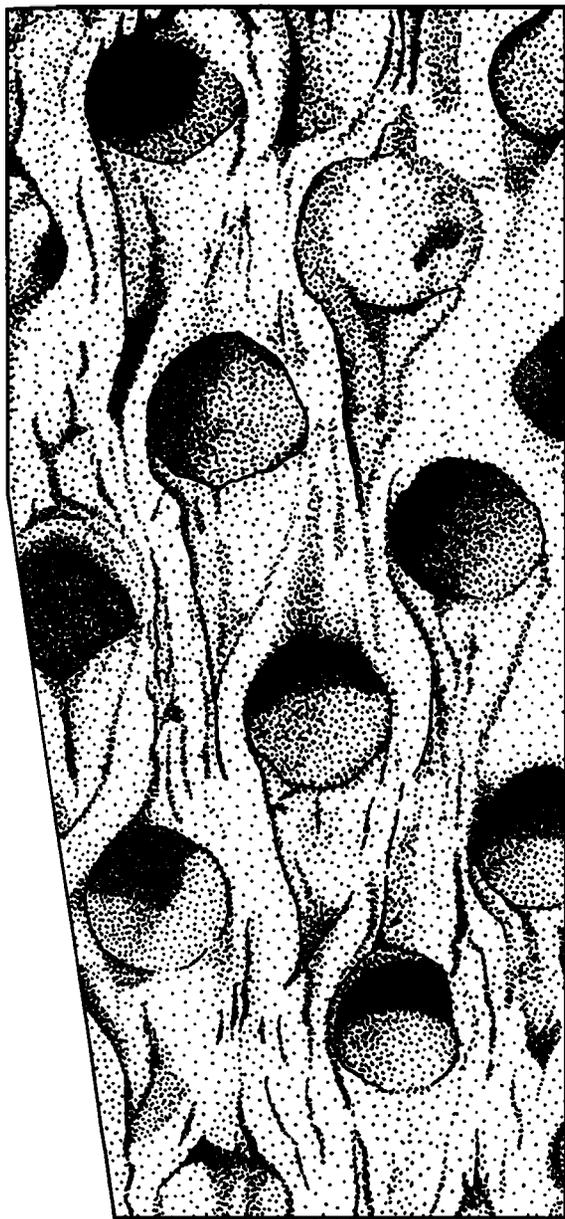


Рис. 3. Отпечаток коры *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov.

Голотип № 4865/24А; "Ушаково"; длина линейки – 5 мм

ми пирита, детали строения места отделения листовой пластинки и местоположение отверстия наружной лигульной ямки наблюдать не удалось.

Листовые подушки располагаются плотно по спирали, без ясно выраженных ортостихов.

Такое же строение имеет другой изученный образец поверхности коры с листовыми подушками (табл. 1, фиг. 2).

Поверхность ствола в его нижней части слегка декортицирована. Изученные отпечатки этой поверхности имеют строение, характерное для фор-

мального рода *Aspidaria* Presl, к которому относятся лепидодендроидные оси в форме отпечатков и фитолейм с утраченными наиболее поверхностными слоями коры (табл. 1, фиг. 4). У *Aspidaria* обычно видны очертания листовых подушек с местом выхода проводящего пучка, однако детали строения поверхности подушек уже не различимы. При этом становятся видны структуры, связанные с субэпидермальными тканями коры. У описываемого экземпляра они представлены тонкой продольной исчерченностью, вероятно, обусловленной удлиненной формой клеточных элементов гиподермы.

**Сравнение.** Веретеновидным очертанием листовых подушек и их лепидодендроидным расположением описываемый вид наиболее близок к *Sublepidophloios ventricosus* Hopping из нижнего намюра Великобритании. Отличия касаются размеров подушек: у *S. sulphureus* – 8х30 мм, а у *S. ventricosus* – 15х40 мм. Кроме того, для *S. ventricosus* характерны разделяющие соседние подушки скульптурированные полосы коры, отсутствующие у *S. sulphureus*. Основание листовой пластинки *S. ventricosus* имеет в поперечном сечении эллиптическое очертание, а у *S. sulphureus* это очертание округлое. Листовые подушки *S. ventricosus* имеют слабо заметный киль только на верхнем поле, тогда как у *S. sulphureus* и верхнее, и нижнее поля подушки разделены продольным килем.

**Замечания.** Род *Sublepidophloios* был установлен И.Т. Штерцелем [Sterzel, 1907, 1918] при изучении лепидофитов из кульма Южной Германии. Штерцель полагал, что представителей рода *Lepidophloios* Sternberg можно разделить на две группы: (1) с горизонтально вытянутыми листовыми подушками, у которых листовой рубец располагается в их нижней части, а наружная поверхность гладкая, и (2) с вертикально вытянутыми подушками и листовым рубцом, расположенным в верхней части подушки, при этом наружная поверхность подушки покрыта точечными углублениями. Первую группу он выделил в род *Eulepidophloios* Sterzel, а вторую – в род *Sublepidophloios* Sterzel.

Такая трактовка прижилась в палеоботанической литературе лишь отчасти, и тому есть объективные причины.

Во-первых, указанная Штерцелем в качестве диагностического признака *Sublepidophloios* точечная текстура поверхности листовых подушек, очевидно, представляет собой отражение клеточного строения эпидермы и, следовательно, определяется, в первую очередь, формой и степенью сохранности, а не биологическими особенностями растения.

Во-вторых, уже в 30-х годах прошедшего столетия появились данные о том, что вытянутость листовых подушек *Lepidophloios* зависит от размеров и возраста несущих ветвей. Так, Дж. Уолтон [Walton, 1935, с. 330, рис. 8] показал, что у представителей *L. scoticus* Kidston из нижнего карбона Шотландии вариация подушек от продольно- до попереч-

но-удлиненных может наблюдаться в пределах одной мелкой ветви (возможно, ножки стробила) на протяжении всего 5 см. Позднее Р. Круколл [Crookall, 1964, с. 316] установил, что на молодых ветвях этого вида располагались вертикально-удлиненные листовые подушки, а на более старых – в большей или меньшей степени поперечно-удлиненные. На этом основании и Уолтон, и Круколл считали предложенное Штерцелем деление рода *Lepidophloios* по форме подушек чисто формальным.

Иную позицию заняли У.Г. Чалонер и Э. Буро [Chaloner, Bougeau, 1967]. Формы с горизонтально вытянутыми подушками они, по традиции, отнесли к *Lepidophloios*, а родовое название *Sublepidophloios* сохранили за формами с вертикально вытянутыми подушками. При этом они, вслед за К.А. Хоппингом [Hopping, 1956], интерпретировали род *Sublepidophloios* как промежуточный между *Lepidodendron* и *Lepidophloios*. В интерпретации Чалонера и Буро, представители *Sublepidophloios* несут листовые подушки, форма которых характерна для *Lepidodendron*, но при этом место отделения листовой пластинки (листовой рубец) и лигульная ямка находятся у них на некотором расстоянии от поверхности подушки, как у *Lepidophloios*. Этой трактовки *Sublepidophloios* придерживается и автор настоящей статьи. Нахождение крупного фрагмента ствола с корой, строение которой отвечает диагнозу *Sublepidophloios*, свидетельствует о том, что по крайней мере для некоторых форм, относимых к этому роду, такое строение коры соответствовало дефинитивным стадиям развития растений и, следовательно, может рассматриваться в качестве диагностического признака.

Хотя на изученных экземплярах *S. sulphureus* не удалось наблюдать строение листового рубца и отверстие наружной лигульной ямки, лепидодендронидная форма листовых подушек и положение поверхности отделения листовой пластинки выше места ее прикрепления к подушке, позволяют предполагать, что описываемое растение относится к роду *Sublepidophloios*.

На основании предполагаемой близости к *Lepidodendron* и *Lepidophloios* род *Sublepidophloios*, а следовательно и *S. sulphureus*, относятся к семейству *Lepidosagraceae* порядка *Isoetales*. В это семейство С.В. Мейен [1987б] включал формы с надземной частью типа *Lepidodendron*, *Lepidophloios* и др., ризофорами типа *Stigmara* и стробилами, относящимися к родам *Lepidostrobus* Brongniart, *Lepidocarpon* Scott, *Achlamydocarpon* Schumacker-Lambry, *Flemingites* Carruthers, *Lepidocarpon* Abbot, *Lepidostrobopsis* Abbot и *Caudatocarpus* Brackhanes.

Если верно предположение, что описываемые ниже дисперсные стробилы *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov. принадлежали *S. sulphureus* – это также может свидетельствовать в пользу отнесения этих форм к семейству *Lepidosagraceae*.

## Род *Lepidostrobus* Brongniart, 1828

### *Lepidostrobus ignatievii* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 5, 6; рис. 4

**Название вида** – в честь геолога Д.А. Игнатьева.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. №4865/25 (табл. 1, фиг. 5, 6; рис. 4); “Ушаково”; визейский ярус, тульский горизонт.

**Диагноз.** Стробилы цилиндрической формы, длиной более 80 мм и диаметром до 15 мм. На оси фруктификации, имеющей диаметр около 1,5 мм, по спирали располагаются спорофиллы с хорошо выраженными щитком и пяткой. В основание спорофилла входит единственная средняя жилка, прослеживающаяся до его дистальной части. Длина ножки спорофилла около 7 мм. Терминальный щиток треугольной формы, с оттянутой верхушкой и килем на наружной стороне, длиной около 7 мм и шириной около 5 мм в наиболее широкой нижней части. Пятка треугольного очертания, длиной около 2 мм.

**Diagnosis.** Cylindrical strobili more than 80 mm long and up to 15 mm in diameter. Strobilus axis 1,5 mm broad bears spirally disposed sporophylls with distinct upturned lamina and downturned heel. Sporophyll pedicel about 7 mm long. A single vein comes into the sporophyll base and follows up to its distal part. Sporophyll lamina triangular, with attenuated apex, up to 7 mm long and about 5 mm wide in the broadest part, with a longitudinal keel on the external surface. Heel triangular, about 2 mm long.

**Описание.** Единственный изученный экземпляр (голотип) описываемого вида представлен фрагментом средней части стробила. Последний имеет цилиндрическую форму и достигает в длину около 80 мм (табл. 1, фиг. 5; рис. 4, а). Основание и верхняя часть стробила не сохранились. Диаметр фруктификации около 15 мм. Растительные ткани оси стробила и спорофиллов углефицированы, однако пространство между ними заполнено мелкокристаллическим пиритом, что не позволяет изучить строение спорангиев и содержавшихся в них спор.

При извлечении из вмещающей породы стробил раскололся на две части. Плоскость скола прошла перпендикулярно оси стробила, демонстрируя его внутреннее строение. На оси диаметром около 1,5 мм, почти под прямым углом к ней, по низкой спирали располагались спорофиллы. На плоскости скола можно наблюдать отходящие на разных уровнях от оси ножки семи спорофиллов (табл. 1, фиг. 6; рис. 4, в).

Ножка спорофилла длиной около 7 мм почти на всем своем протяжении имеет ширину около 1–1,5 мм и лишь в дистальной части резко расширяется до 5 мм. В основание спорофилла входит единственная средняя жилка, прослеживающаяся на всем протяжении его ножки. Последняя заканчивается щитком с пяткой.

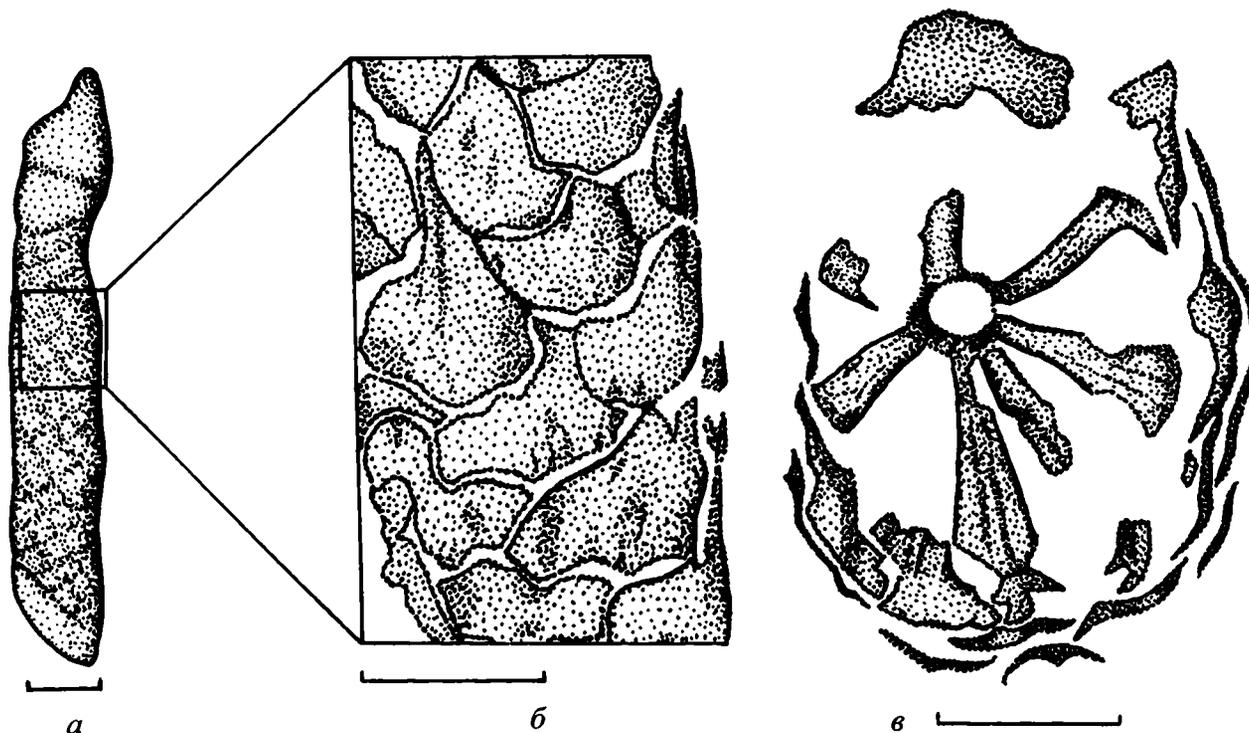


Рис. 4. *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., голотип № 4865/25; "Ушаково"

*a* – общий вид фрагмента стробила; *б* – участок его поверхности; видны налегающие друг на друга треугольные щитки спорофиллов с оттянутой дистальной частью; *в* – поперечный скол стробила; видны срез его оси (в центре) и фрагменты семи отходящих от нее на разных уровнях ножек спорофиллов; по периферии скола располагаются срезы налегающих друг на друга щитков спорофиллов; длина линейки – 5 мм

Щиток треугольной формы, длиной около 7 мм и шириной около 5 мм в наиболее широкой части, с оттянутой верхушкой (рис. 4, б). На абаксиальной поверхности щитка наблюдается продольный киль. Пятка треугольного очертания, длиной около 2 мм. Щитки спорофиллов образуют на поверхности фруктификации многослойную защитную "броню" (рис. 4, в).

**Сравнение.** По форме и размерам *L. ignatievii* наиболее близок к типовому виду *L. ornatus* Brongniart, отмечавшемуся в каменноугольных отложениях Европы и Северной Америки. Типовой материал последнего вида представлен крупными стробилами длиной свыше 140 мм. *L. ignatievii*, по всей видимости, имел не меньшие размеры, поскольку изученный 8-сантиметровый экземпляр представляет собой только среднюю часть фруктификации. Диаметр обеих фруктификаций также сопоставим: у *L. ornatus* он составляет около 20 мм, а у *L. ignatievii* – около 15 мм. При этом диаметр оси стробила *L. ornatus* – 6 мм, тогда как у *L. ignatievii* он почти в 3 раза меньше.

Длина ножек спорофиллов у обоих видов практически одинакова – около 7 мм, а сами спорофиллы располагаются перпендикулярно к оси фруктификации и заканчиваются терминальным щитком с пяткой. Строение дистальной части спорофиллов *L. ornatus* неизвестно, что не позволяет сравнить

его по этому признаку с *L. ignatievii*. В то же время, у *L. ornatus* известны спорангии длиной 8 мм, шириной 2 мм и высотой 3 мм, содержащие микроспоры типа *Lycospora granulata* Kosanke. У *L. ignatievii* спорангии и споры не сохранились.

**Замечания.** В составе рода *Lepidostrobus* описано несколько десятков видов стробилов со спорофиллами без боковых разрастаний ножки. В течение долгого времени в диагнозе рода не учитывалось строение спор. К нему относили как микроспороангии, так и биспороангии стробилы, а также стробилы с пустыми спорангиями или с неизвестным строением последних (см., напр.: [Chaloner, Boureau, 1967]). Постепенно становилось ясным, что разнообразие стробилов, включаемых в *Lepidostrobus*, соответствует нескольким естественным родам. Ш.Д. Брэк-Хейнс и Б.А. Томас [Brack-Hanes, Thomas, 1983] на основании переизучения типового материала различных видов лепидостробоидных фруктификаций попытались выделить эти роды, используя ранее введенные родовые названия. Так, обоеполые стробилы с микроспорами типа *Lycospora* Schopf, Wilson et Bentall и мегаспорами типа *Lagenicula* Bennie et Kidston они предложили относить к роду *Flemingites* Carruthers, что было поддержано многими палеоботаниками и вошло в учебную литературу (см., напр.: [Мейен, 1987]). Родовое название *Lepidostrobus* было предложено

закрепить за микростробилами, содержащими споры типа *Lycospora*, поскольку именно такое строение стробилов и микроспор оказалось у типового вида *Lepidostrobus* – *L. ornatus*.

Несмотря на очевидные достоинства, это таксономическое нововведение нельзя признать полностью удачным, поскольку большое число видов с неизвестным строением спор, описанных под родовым названием *Lepidostrobus*, оказались без родового названия.

С.В. Мейен [19876] предложил компромиссный вариант, состоящий в том, чтобы относить к *Lepidostrobus* не только указанные Брэк-Хейнс и Томасом микроспорангиатные стробилы, но и фруктификации лепидостробоидного облика с неизвестным строением спор. Следуя этому подходу, автор настоящей работы относит описываемый вид из Подмосковного бассейна к роду *Lepidostrobus*. В то же время, представляется логически более последовательным в дальнейшем ввести для лепидостробоидных фруктификаций с неизвестным строением спор отдельный род.

## Форма роста и экология *Sublepidophloios sulphureus*

Род *Sublepidophloios* является фактически одной из “секций” рода *Lepidophloios* Sternberg, для которой характерны вертикально вытянутые веретеновидные листовые подушки, располагающиеся как у *Lepidodendron*, и положение листового рубца на некотором удалении от основания листовой пластинки, как у типичных представителей *Lepidophloios*. Это позволяет сравнивать описываемые формы с более полно изученными европейскими и североамериканскими *Lepidophloios*, для которых достаточно надежно реконструированы форма роста, репродуктивная биология и экология.

Еще в начале XX столетия М.Д. Залесский пришел к выводу о том, что *Lepidophloios* были деревьями высотой 25–30 м, со стройным прямым стволом, который дихотомически разветвлялся на верхушке, давая ветви нескольких порядков, “образующих на нем крону, по-видимому, более редкую, чем у лепидодендронов” [Залесский, Чиркова, 1938, с. 116]. Залесский высказал также предположение (подтвердившееся позднее), что *Lepidophloios* были биспорангиатными растениями, у которых, стробилы могли образовываться как на концах терминальных побегов, так и на специализированных ветвях типа *Halonnia* Lindley et Hutton (там же, с. 118). На рис. 5, а воспроизведена реконструкция *Lepidophloios* из работы Залесского [Залесский, Чиркова, 1938], выполненная художником Р.К. Кохом и вошедшая в отечественную учебную литературу [Криштофович, 1957 и др.]. На ней не вполне удачно отображен характер ветвления, которое вышло, фактически, трехмерным моноподиальным,

в результате чего были искажены очертания кроны дерева.

В 1927 г. М. Гирмер [Hirmer, 1927] пришел к выводу, что крона *Lepidophloios* была устроена в основном так же, как у *Lepidodendron*, и образована многократными последовательными дихотомиями верхушки основного ствола. Отличия состояли в расположении стробилов. У *Lepidophloios* они располагались компактно в верхней части ствола, а также на специализированных боковых галониевых ветвях, формировавшихся при первых трех дихотомических делениях его верхушки (рис. 5, б).

Позднее Г.Н. Эндрюс и У.Г. Мерди [Andrews, Murdy, 1958] впервые детально реконструировали онтогенез описанного ими по образцам анатомической сохранности североамериканского вида *Lepidophloios pachidermatikos* Andrews et Murdy (младший синоним *Lepidophloios hallii* (Evers) DiMichele; см.: [DiMichele, 1979]). Они установили, что на ранних стадиях развития растение имело узкую протостелу, которая быстро расширялась к верхушке, имея форму опрокинутого конуса. Последнее, как показал еще Ф.О. Боуэр, характерно для всех сосудистых тайнобрачных растений.

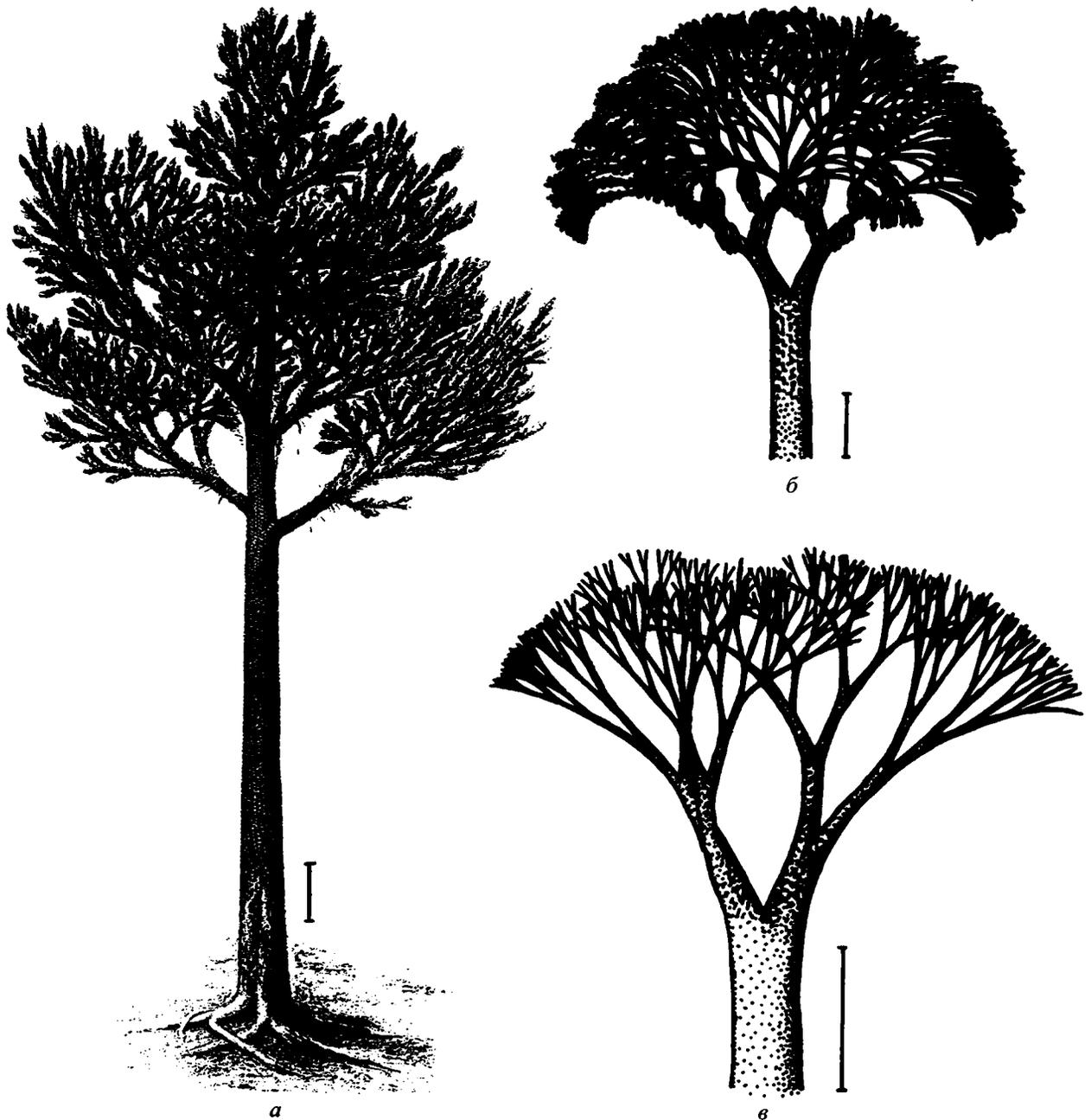
Ствол *L. pachidermatikos* быстро достигал диаметра, оставшегося в основном неизменным по мере роста дерева в высоту, которая могла быть значительной. При этом диаметр апикальной меристемы, по-видимому, варьировал у различных видов, как и большая или меньшая конусовидность ствола, определявшаяся количеством образовавшейся вторичной древесины и, особенно, перидермы.

Когда апикальная меристема начинала делиться, образуя крону, она продолжала формировать только первичную древесину до момента прекращения роста растения.

Предложенная Эндрюсом и Мерди реконструкция *Lepidophloios*, сохраняющая свое значение до настоящего времени, показана на рис. 6, б.

Форма роста, онтогенез, репродуктивная биология и экология североамериканских *Lepidophloios* наиболее детально реконструированы В. Димайклом и Т.Л. Филлипсом [DiMichele, 1979; DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992]. По их представлениям, на ранних стадиях развития *Lepidophloios* происходило интенсивное развитие ризофора типа *Stigmara* Brongniart, тогда как ствол был представлен коротким палкообразным выростом, покрытым листьями (рис. 6, а). Это позволяло растению “заякориться” в грунте до формирования его массивных надземных частей. При этом сам ризофор и аппендиксы отчасти выполняли функции, связанные с фотосинтезом в условиях укоренения на частично затопленном водой субстрате.

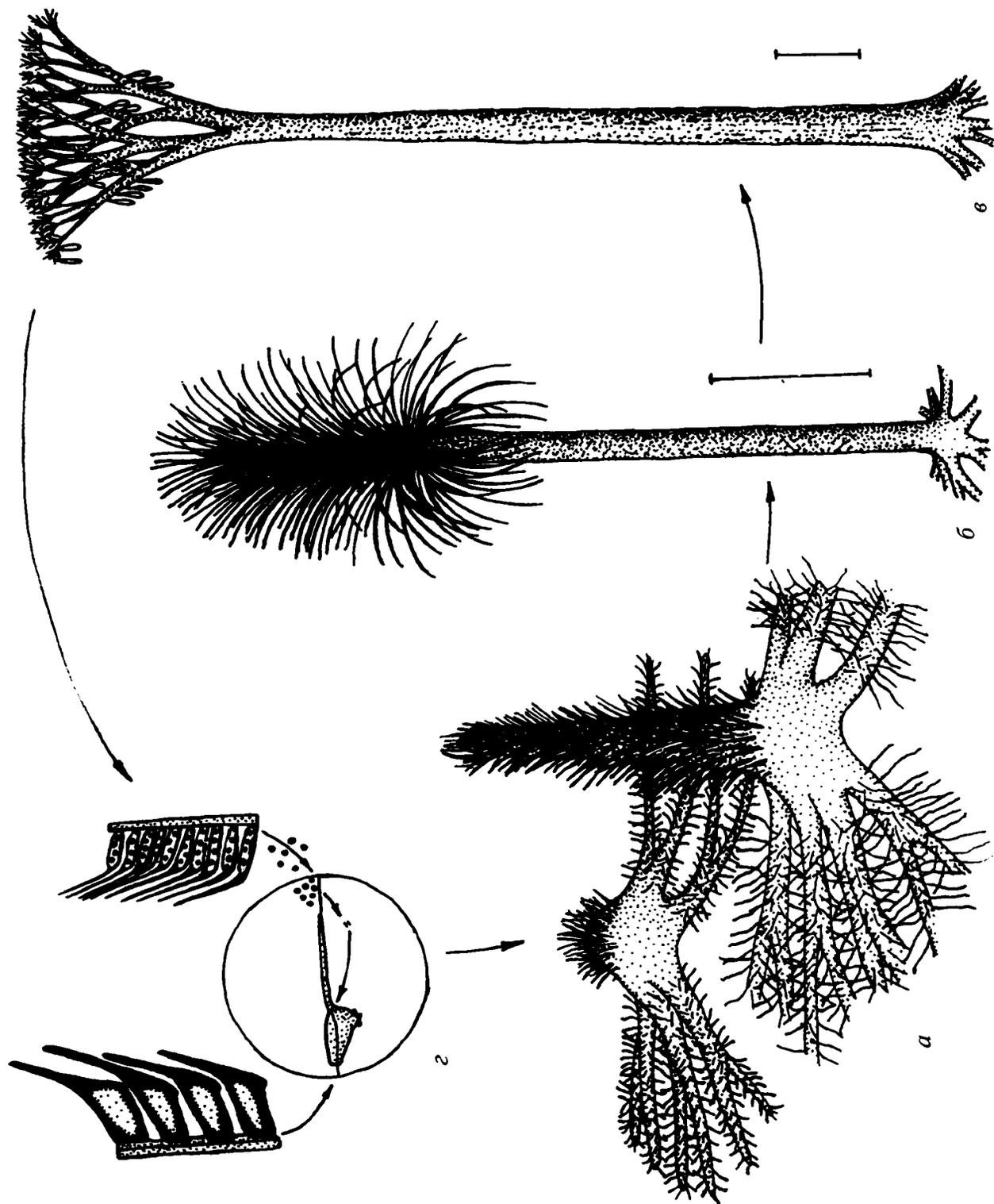
Наиболее полно реконструированный вид североамериканских *Lepidophloios* – *L. hallii* [Hirmer, 1927; Andrews, Murdy, 1958; DiMichele, 1979;



**Рис. 5.** Реконструкции формы кроны различных представителей *Lepidophloios* Sternberg  
*a* – крона *L. laricinus* Sternberg с моноподиальным ветвлением (по: [Залесский, Чиркова, 1938]); *б* – дихотомически ветвящаяся крона дерева типа *L. laricinus*; стробилы показаны расположенными в верхней части ствола на ветвях типа *Halonia*, образовывавшихся во время первых дихотомических ветвлений верхушки ствола; стробилы в верхней части ствола и на ветвях первой дихотомии удалены; на местах их расположения показаны рубцы (по: [Hirmer, 1927], с изменениями); *в* – крона *L. hallii* (Evers) DiMichele с трехмерным изотомическим ветвлением; листья, боковые ветви типа *Halonia* и стробилы не показаны, чтобы подчеркнуть общий характер ветвления (по: [DiMichele, 1979], с изменениями); длина линейки: *a* – 2 м; *б, в* – 1 м

DiMichele, Phillips, 1985] включал небольшие деревья, 10–15 м высотой, с компактной кроной, образованной изотомически ветвящимися побегами, лишенными вторичной древесины (рис. 6, *в*). Ветвление было трехмерным. Боковые ветви располагались друг над другом в два или четыре ряда.

Образование кроны происходило на поздних стадиях развития дерева и было связано с формированием стробил. *L. hallii* продуцировал мегастробилы типа *Lepidocarpon* и микростробилы *Lepidostrobis oldhamius* Williamson, которые располагались на коротких боковых ветвях типа



*Halonia* в один или два ряда. Галониевые ветви отходили от более крупных ветвей (свыше 30 мм в диаметре), находившихся в средней или верхней части кроны. Некоторые стробилы формировались на концах обычных ветвей.

По мнению Димайкла и Филлипса (там же), наиболее своеобразной чертой жизненного цикла *Lepidophloios* была монокарпность: стробилы образовывались один раз на терминальных стадиях развития дерева, которое вслед за этим прекращало рост и постепенно отмирало (рис. 6, в).

Семяподобные мегаспорофиллы с мегаспорангием, окруженным интегументоподобным разрастанием ножки и содержащим единственную крупную функциональную мегаспору, падали в воду, где происходило оплодотворение. При этом терминальная пластинка мегаспорофилла служила как в качестве "крылатки" при переносе воздушными потоками от материнского растения к воде, так и для поддержания плавучести при попадании в последнюю (рис. 6, з).

Североамериканские *Lepidophloios* произрастали в тропических углематеринских болотах позднего карбона. По-видимому, они легче других древесных плауновидных переносили условия затопления, образуя в соответствующих местах монодоминантные заросли, где вместе с ними росли лишь немногие другие растения. В качестве приспособления к избыточной обводненности дерева *Lepidophloios* обладали мощно развитыми ризофорами типа *Stigmara* с длинными аппендиксами. И в тех, и в других имелись обширные воздухоносные полости. Другим приспособлением была толстая, устойчивая к гниению кора. В то же время, диапазон экологического распространения некоторых видов *Lepidophloios*, по-видимому, выходил за пределы указанных стрессовых местообитаний и они могли произрастать в составе более разнообразных болотных сообществ.

\*\*\*

Опираясь на данные о форме роста и онтогенезе европейских и североамериканских *Lepidophloios*, можно попытаться хотя бы отчасти реконструировать облик и характер развития *S. sulphureus*.

Единообразное лепидодендроидное расположение листовых подушек на стволе *S. sulphureus* и их незначительно меняющиеся по направлению к кроне дерева форма и размеры позволяют предположить, что, как и у *Lepidophloios*, рост этих плауно-

видных происходил за счет деятельности обширной апикальной меристемы.

Плотное расположение подушек, незначительное изменение плотности их расположения по направлению к верхушке дерева, а также цилиндрическая форма ствола на довольно большом протяжении могут рассматриваться как признаки отсутствия или незначительности вторичного роста у *S. sulphureus*.

Невыраженность "зон роста" и других проявлений замедления или прерывания деятельности апикальной меристемы может свидетельствовать, с одной стороны, о быстроте первичного роста *S. sulphureus*, а с другой – об относительной стабильности климатических и других экологических условий в период этого роста.

На рис. 7 изображена предполагаемая реконструкция внешнего облика *S. sulphureus* до первого ветвления

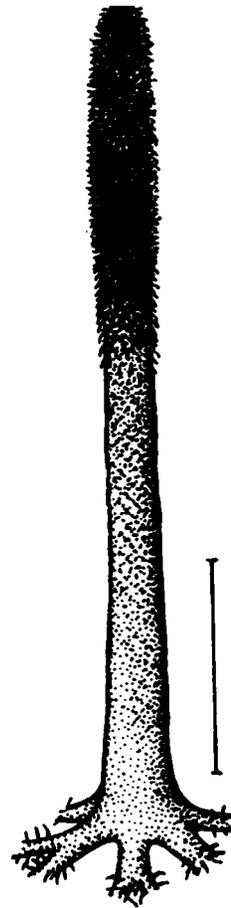


Рис. 7. Реконструкция *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. до первого ветвления ствола; длина линейки – 1 м

←

Рис. 6. Реконструкция жизненного цикла *Lepidophloios* (по: [Phillips, DiMichele, 1992], с изменениями)

а – гипотетическая ранняя стадия роста дерева, для которой характерно преимущественное развитие ризофора типа *Stigmara*; б – вид дерева до первой дихотомии ствола (по: [Andrews, Murdy, 1958], с изменениями); в – терминальная репродуктивная стадия развития дерева, на которой образовывались мега- и микростробилы (по: [DiMichele, Phillips, 1985], с изменениями); з – оплодотворение мегаспоры в водной среде: слева – участок мегаспорофилла типа *Lepidocarpon*, справа – часть микростробила типа *Lepidostrobus oldhamius*, в кружке – плавающий на поверхности воды мегаспорофилл и микроспоры; длина линейки – 1 м

ления ствола, если таковое имело место подобно европейским и североамериканским *Lepidophloios*. В отличие от *L. hallii*, листья *S. sulphureus*, по-видимому, были значительно более короткими.

Находка крупного фрагмента ствола *S. sulphureus* позволяет уточнить представление о высоте древесной лепидофитовой растительности визе Подмосковского бассейна. По всем имеющимся данным, она едва ли превышала 10–15 м, вопреки высказывавшимся умозрительным предположениям, что слагавшие ее деревья достигали 30–40-метровой высоты, подобно некоторым *Lepidodendron* из влажных тропических лесов позднего карбона Западной Европы и Северной Америки.

Судя по слабой отсортированности и невысокой фрагментированности остатков *S. sulphureus*, найденных в изученном захоронении, можно заключить, что они испытали незначительный перенос и, по-видимому, захоронились недалеко от места произрастания материнских растений. При этом характер вмещающих отложений указывает на осадочную обстановку низкой поймы с кластическим субстратом, где, возможно, и произрастали указанные плауновидные.

## Лепидодендроны подмосковского карбона

Значительная часть плауновидных раннего карбона Подмосковского бассейна относится к широко распространенному роду *Lepidodendron*, поэтому их изучение особенно важно для палеофитогеографических и стратиграфических сопоставлений.

Описываемые ниже остатки подмосковных лепидодендронов происходят из следующих местонахождений (см. рис. 1), которым для сокращения последующих ссылок присвоены условные названия:

1. “Грызлово”. Местонахождение расположено в Грызловском угольном карьере, в 3 км севернее пос. Грицовский Веневского района Тульской области, в разрабатываемом угольном пласте бобриковского горизонта. Разрез Грызловского карьера является типовым разрезом бобриковского горизонта [Путеводитель..., 1975; Нижний карбон..., 1993]. Материал, собранный автором, является автохтонным и представлен отпечатками и углещифрованными фитолеймами, среди которых определены лепидофиты *Eskdalia olivieri*, *Gryzlovia meyenii*, *Lepidodendron spetsbergense* и возможно принадлежавшие им ризофоры *Stigmara ficoides* (Sternberg) Brongniart.

2. “Новопокровское”. Местонахождение приурочено к отложениям тульского горизонта Новопокровского угольного карьера, расположенного в 3 км к западу от с. Новопокровское Богородицкого района Тульской области. Разрез этого карьера выбран в качестве неостратотипа тульского горизонта [Махлина, Жулитова, 1984]. Материал, со-

бранный здесь автором, включает аллохтонные остатки плауновидных: отпечатки *Eskdalia olivieri*, отпечаток фрагмента оси *Lepidodendron veltheimii* и ризофоры *Stigmara ficoides*, возможно принадлежавшие последним растениям. Здесь же найдены остатки растений с папоротниковидной лиственной типа *Adiantites antiquus* (Ettingshausen) Stur и др.

3. “Тула”. Местонахождение тульского возраста, располагавшееся в районе Московского вокзала г. Тула. До настоящего времени не сохранилось. Его описание приводится в Путеводителе к Подмосковской экскурсии 17-й сессии Международного геологического конгресса [Экскурсия..., 1937], а также в работе М.С. Швецова [1932]. Изученный материал был собран в 20-х годах прошедшего столетия М.С. Швецовым и представлен остатками облиственных осей, отнесенных к одному виду *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. Вместе с ними найдены остатки вайи предположительно птеридоспермов.

4. “Бычки”. Образцы из этого местонахождения, располагающегося на правом берегу р. Неручь у д. Бычки Барятинского района Калужской области, были собраны в 1920 г. С.А. Добровым в отложениях, относимых к тульскому горизонту. Описание этого разреза опубликовано С.А. Добровым и А.Е. Константинович [1936]. Среди растительных остатков найдены облиственные оси плауновидных, отнесенные к *L. shvetzovii* sp. nov., а также дисперсные стробилы, вероятно, тех же растений, отнесенные к новому виду *Flemingites russiensis* sp. nov. Были также обнаружены остатки осей и листьев птеридоспермов, а также побегов членистостебельных.

## Систематика

### Класс Lycopodiopsida

### Порядок Isoetales

### Семейство Lepidocarpaceae

#### Род *Lepidodendron* Sternberg, 1820

#### *Lepidodendron veltheimii* Sternberg, 1825

Табл 2, фиг. 1; рис. 8

Синонимике этого обширного сборного вида см. в работах: [Seward, 1910, с. 171–172; Jongmans, 1929, с. 331–341; Crookall, 1964, с. 298–300].

**Голотип** – Пражский национальный музей, экз. № E 1847; Германия, Магдебург; нижний карбон.

**Описание.** Экземпляр этого вида, на котором наиболее хорошо сохранилась структура поверхности коры, изображен на табл. 2, фиг. 1 и рис. 8. Он происходит из местонахождения “Новопокровское” и представлен фрагментом ветви длиной 8,5 см и шириной 5,5 см. Листовые подушки веретеновидные, с округлыми боковыми и заостренными верхним и нижним углами, несколько изогнутыми в про-



Рис. 8. Отпечаток коры *Lepidodendron veltheimii* Sternberg, экз. № 4865/97; "Новопокровское"; длина линейки – 5 мм

тивоположные стороны. Нижний угол подушек сильно оттянут в длинное, узкое, дугообразно изогнутое окончание. Ширина подушек около 4 мм, длина – около 14 мм. Оттянутый конец нижнего угла подушки может достигать в длину 10 мм. При этом в большинстве случаев он не соединяется с верхним углом нижерасположенной подушки.

В верхней части листовой подушки, чуть выше места наибольшей ее ширины, располагается листовая рубец овального очертания, поперечно вытянутый относительно длинной оси подушки. Ширина рубца около 3 мм, длина – порядка 2 мм.

Верхнее поле подушки имеет длину около 4 мм, нижнее – около 8 мм. На нижнем поле прослеживается начинающийся от листового рубца нерезко выраженный гладкий киль, не достигающий до нижнего края подушки. На отпечатках некоторых подушек над листовым рубцом виден мелкий сосочкообразный выступ, интерпретируемый как слепок наружной лигульной ямки (рис. 8).

Подлиственные парихны, а также рубчики воздухоносной и проводящей тканей на листовом рубце не наблюдаются.

Подушки располагаются по высокой спирали, без ясно выраженных ортостихов, и отделяются друг от друга полосами гладкой коры. Ширина такой полосы между соседними подушками в одной парастихе составляет около 2 мм.

**Замечания.** В протологе *L. veltheimii* [Sternberg, 1825, с. 43, табл. LIII, фиг. 3; Tentamen, с. XII] (упоминается как *L. Veltheimianum*) ботанический диагноз

этого вида отсутствует. "Мы полагаем, – писал Штернберг (там же, с. 43), – важным изобразить его, поскольку его отпечатки в сером песчанике принадлежат к наиболее древним из тех, которые мы знаем, и мы называем его *Lepidodendron Veltheimii*". При этом изображение единственного экземпляра (голотипа) также достаточно схематично.

Голотип *L. veltheimii* неоднократно переизучался, начиная с классической монографии Диониса Штура [Stur, 1877] по кульмской флоре Европы. По мнению Штура (там же, с. 376–377), этот экземпляр в работе Штернберга изображен неудовлетворительно. В действительности, он представляет собой "отпечаток внешней части наружной коры, с которого было удалено обугленное органическое вещество". На глубоко отпечатавшихся в породе листовых рубцах "едва заметны три точки". Листовые подушки отделены узкими полосками коры, покрытыми тонкой продольной штриховкой. Листовой рубец делит их на две неравные половины, причем в верхней, более рельефной, над рубцом "можно видеть след от прикрепления спорангия в виде открытого книзу маленького уголка". Нижняя половина подушек разделена продольным килем на две несимметричные половины.

Недавно опубликованные фотографии голотипа *L. veltheimii* [Thomas, 1970, табл. 30, фиг. 2; Kvaček, Straková, 1997, табл. 54, фиг. 4] позволяют проверить точность выводов Штура. На них видно, что он представлен отпечатком почти не декортицированной оси, несущей веретеновидные подушки, разделенные узкими полосками коры. Верхнее и нижнее поля подушек пересечены продольным килем, причем нижний киль гладкий, без поперечных насечек. Подлиственных парихн и отверстия лигульной ямки не наблюдается. Место прикрепления листовой пластинки на всех подушках сохранилось недостаточно хорошо, что может быть связано как с частичной декортикацией оси, так и с ее захоронением в облитившем состоянии. Как бы то ни было, детали строения листового рубца разглядеть не удастся.

Большое влияние на последующие работы оказала упоминавшаяся выше монография Д. Штура, содержащая детальное описание *L. veltheimii* [Stur, 1877, с. 375–389]. Фактически, Штур попытался реконструировать целое растение, начиная с мощного ствола диаметром до 1 м и более.

В составленный Штуром диагноз вошли многочисленные признаки разных частей и органов *L. veltheimii*. Для его молодых побегов Штур считал характерными небольшие (6–8 мм шириной) лепидодендронидного облика ромбические листовые подушки с поперечным гребнем от неопавших листьев. Более зрелые ветви были также покрыты такого же типа ромбическими и удлинненно-ромбическими подушками, которые после отделения листовой пластинки достигали ширины 8–10 мм и несли ромбовидного очертания листовую рубец с тремя рубчиками, лигульную ямку и, в некоторых случаях, под-

листовые парихны (последний признак не был включен в диагноз). Верхнее и нижнее поля подушек были разделены продольным килем, причем нижний киль в некоторых случаях мог нести поперечные складки. В ходе дальнейшего роста растения эти подушки достигали ширины 15 мм и более, но, при этом, многие признаки их внешнего строения в большей или меньшей степени стирались.

Штур подробно изучил листорасположение *L. veltheimii*. Выяснилось, что листовые подушки этого вида расположены по формуле 89/233 (или 8 право- и 13 левозакрученных контактных парастихов). Эти данные были введены Штуром в диагноз *L. veltheimii*.

Штур полагал, что некоторые молодые ветви *L. veltheimii* несли подушки типа *Lepidophloios* с субтреугольными, отгибающимися книзу основаниями листовых пластинок. В диагнозе было отмечено также наличие крупных ветвей с располагающимися двумя рядами “улодендроновыми” рубцами (*cicatrices bulborum*). По мнению Штура, листья *L. veltheimii* были мечевидными (*ensiformis*), короткими (12–15 мм в длину), опадающими, с единственной средней жилкой и расширенным ромбовидным основанием, на котором иногда наблюдаются три рубчика. Фруктификации типа *Lepidostrobus* располагались поодиночке на концах терминальных ветвей [Stur, 1877, табл. XXXVI, фиг. 9].

Как показали дальнейшие исследования, в предложенной Штуром интерпретации *L. veltheimii*, по видимому, оказались объединены остатки разных растений. В частности, из *L. veltheimii* были исключены побеги с подушками типа *Lepidophloios* [Crookall, 1964; и др.]. Р. Кидстон [Kidston, 1885; и др.], изучивший обширный материал из нижнего карбона Великобритании, пришел к выводу, что отличительным признаком *L. veltheimii* является также наличие подлистных парихн. Этот вывод был принят многими исследователями и вошел в некоторые сводки и учебники [Seward, 1910; Криштофович, 1957; Crookall, 1964; и др.].

Развитие представлений о диагностических признаках и объеме *L. veltheimii* шло двумя путями.

С одной стороны, продолжало развиваться предложенное Штуром понимание *L. veltheimii* как таксона, приближающегося по статусу к естественному (эвтаксона). В частности, А. Ч. Сьюорд [Seward, 1910, с. 174] указал, что ризофоры *L. veltheimii* “имели признаки *Stigmaria ficoides*”, отметив при этом, что еще Х. Б. Гейниц “предполагал, что подземными частями *Lepidodendron Veltheimianum* может быть *Stigmaria inaequalis* Goerrp.”.

В 70–90-х годах XIX столетия ветеран английской палеоботаники У. Уильямсон описал из нижнекаменноугольных отложений Великобритании анатомической сохранности облиственные побеги *Lepidodendron brevifolium* Williamson, а также их предполагаемые дисперсные гетероспоровые стро-

были типа *Lepidostrobus*. Позднее Р. Кидстон установил, что вид *L. brevifolium* представляет собой анатомической сохранности побеги *L. veltheimii* и, следовательно, эти названия являются синонимами [Scott, 1920, с. 163–164]. На этом основании Д. Г. Скотт [Scott, 1920] назвал описанные Уильямсоном анатомической сохранности стробилы *Lepidostrobus Veltheimianus*.

“Приближенная к естественной” трактовка *L. veltheimii* нашла отражение в известных сводках А. Ч. Сьюорда [Seward, 1910, с. 171–177] и М. Гирмера [Hirmer, 1927, с. 202].

С другой стороны, предлагалось ограничить объем *L. veltheimii* остатками вегетативных побегов, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм. Наиболее подробную характеристику такого рода предложил Р. Круколл [Crookall, 1964, с. 300].

В настоящее время остатки *L. veltheimii* известны из различных стран Европы, России, Шпицбергена, Северной Африки и Северной Америки [Chaloner, Boureau, 1967]. В то же время, за пределами Западной и Центральной Европы этот вид представлен только отпечатками коры. Связь с другими дисперсными органами (в том числе, анатомической сохранности), характерными для этих растений в Западной и Центральной Европе, не установлена. То же можно сказать об описываемых подмосковных представителях *L. veltheimii*. При этом даже в пределах Европы вид *L. veltheimii*, понимаемый как морфотип коры, вероятно, является сборным, на что обратил внимание еще В. Йонгманс [Jongmans, 1929].

В этой ситуации мы следуем формальному пониманию *L. veltheimii*, близкому к предложенному У. Чалонером и Э. Буро [Chaloner, Boureau, 1967, с. 551], и относим к этому виду фрагменты вегетативных побегов в форме отпечатков и фитолейм со сравнительно крупными ромбическими, веретеновидными листовыми подушками, которые могут достигать 20 мм длины и 7,5 мм ширины. Подушки располагаются по спирали, без ясно выраженных ортостихов, и обычно разделены относительно узкими, по сравнению с размерами самих подушек, полосками коры, часто несущими продольные складки и штриховку. Боковые углы подушек закругленные, а верхний и нижний сильно оттянуты и дугообразно изогнуты в противоположные стороны. У соседних расположенных друг над другом подушек они могут соединяться. Верхний и нижний кили выраженные. Нижний киль может нести более или менее развитые поперечные складки. Листовой рубец ромбического очертания, поперечно-вытянутый, с закругленными верхним и нижним углами, располагается в верхней части подушки над местом ее наибольшей ширины. Рубец может занимать от половины до двух третей ширины подушки в месте своего расположения и нести рубчики проводящего пучка и двух парихн. Характерно наличие наружной лигульной ямки. Могут наблюдать-

ся подлиственные парихны, а также “улодендроновые” рубцы от опавших ветвей.

Такая трактовка *L. veltheimii* не допускает прямого заключения о сходстве раннекаменноугольной флоры Подмосковского бассейна с одновозрастными флорами Европы по присутствию этого вида. Вполне вероятно, что речь идет об эндемичной подмосковной форме, обладавшей описанным широко распространенным строением коры.

***Lepidodendron spetsbergense* Nathorst, 1894**

Табл. 2, фиг. 2, 3; рис. 9

*Lepidodendron spetsbergense*: Nathorst, 1894, с. 37, табл. 7, фиг. 1–7, табл. 9, фиг. 3, табл. 10, фиг. 14, 15; Nathorst, 1914, с. 37, табл. 2, фиг. 1–9, табл. 3, фиг. 7, табл. 5, фиг. 11, табл. 13, фиг. 1а, табл. 14, фиг. 1; Jongmans, 1929, с. 306; Crookall, 1964, с. 274, рис. 88, табл. 72, фиг. 6, 7, табл. 73, фиг. 1; Chaloner, Boureau, 1967, с. 549.

*Lepidodendron* sp.: Мосейчик, 2001, с. 153.

*Lepidodendron* typ. *spetsbergense*: Мосейчик, 2002а, с. 134, фиг. 3.

**Лектотип** – Музей естественной истории, Стокгольм; экземпляр, изображенный А. Натгор-

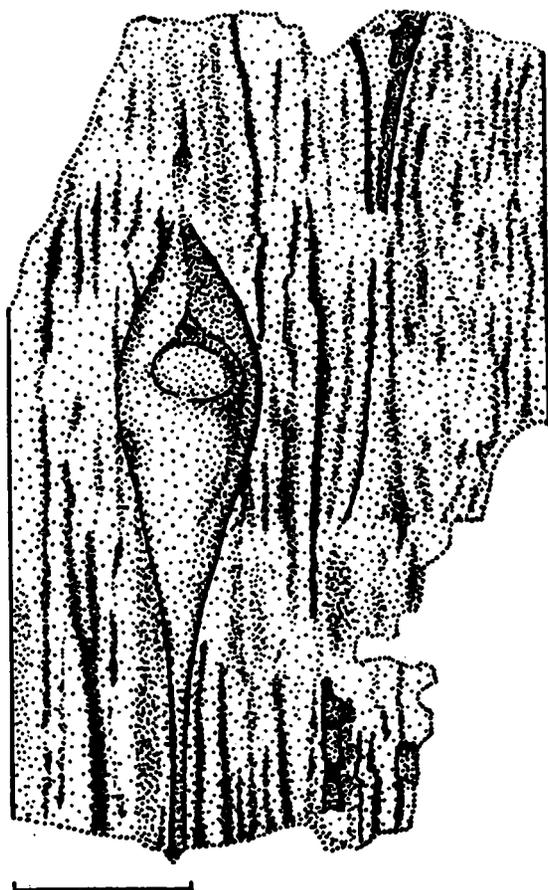
стом [Nathorst, 1914] на табл. 2, фиг. 1 (выбран Р. Круколлом [Crookall, 1964]); нижний карбон архипелага Шпицберген.

**Описание.** Описываемый материал происходит из местонахождения “Грызлово” и представлен отпечатками мелких фрагментов коры, на которых можно наблюдать лишь несколько подушек.

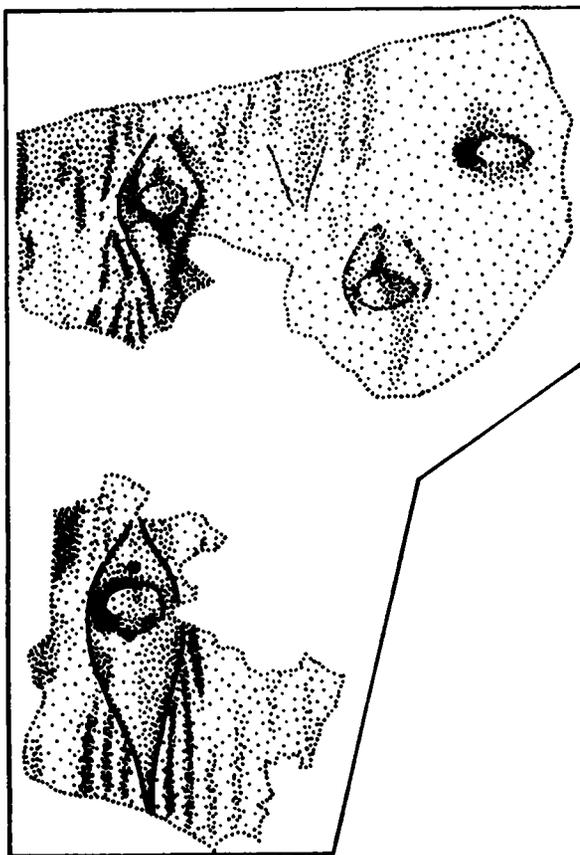
На экземпляре, изображенном на табл. 2, фиг. 2 и рис. 9, а, листовые подушки сильно уплощенные и имеют веретеновидное очертание. Нижний угол подушек суженный и оттянутый, верхний угол – около 50°, боковые углы – округлые.

Длина подушек до 18 мм, ширина – до 4 мм. Верхнее поле имеет длину около 3,5 мм, нижнее – около 13 мм. На нижнем поле, прямо под листовым рубцом иногда наблюдается небольшое вздутие, вытянутое вдоль подушки (рис. 9, а). На верхнем и нижнем полях некоторых подушек виден более или менее отчетливо выраженный киль.

Листовой рубец отчетливый, овального очертания, поперечно-вытянутый по отношению к длинной оси подушки. Он располагается в самой широкой ее части, занимая около половины ширины.



а



б

**Рис. 9.** Отпечатки коры *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst  
а – экз. № 4860/9А; б – экз. № 4860/4; “Грызлово”; длина линейки – 5 мм

Длина рубца – 1,5 мм, ширина – 2 мм. Рубчики проводящего пучка и парихн на рубце не наблюдаются. Непосредственно над листовым рубцом находится точечное углубление отверстия наружной лигульной ямки.

Подушки разделены полосами коры, несущей грубую продольную морщинистость. Ширина таких полос между соседними подушками в одном парастихе около 7 мм.

На другом экземпляре (табл. 2, фиг. 3; рис. 9, б), принадлежащем, по-видимому, более молодому побегу, при сходной общей морфологии подушки имеют несколько иные размеры. Их длина около 9 мм, ширина – порядка 2,5 мм. Ширина листового рубца составляет приблизительно 1,5 мм, длина – 1 мм. Верхнее поле подушки имеет длину 2 мм, нижнее – 6 мм. Ширина полос коры между подушками в одной парастихе составляет около 2,5 мм. При этом продольная морщинистость пространства между подушками выражена слабее, чем на экземпляре, изображенном на табл. 2, фиг. 2 и рис. 9, а.

Благодаря тому, что на описываемом экземпляре сохранилось несколько подушек, видно, что они располагаются по лепидодендроидному типу, без ясно выраженных ортостихов.

**Замечания.** По общему строению описываемые экземпляры вполне отвечают диагнозу *L. spetsbergense*, к которому относятся формы с уплощенными, веретеновидными листовыми подушками с закругленными боковыми и сильно оттянутыми, прямыми или слабо изогнутыми верхним и нижним углами. Последние не соединяют расположенные друг над другом подушки. Поверхность подушек гладкая, с более или менее развитыми верхним и нижнем киями. Листовой рубец поперечно-овальный, расположенный несколько выше центра подушки. Непосредственно над ним располагается отверстие наружной лигульной ямки. Подушки разделены полосами коры, несущей продольные складки.

У экземпляров из типовой выборки *L. spetsbergense* [Nathorst, 1894; Crookall, 1964] указывались рубчики проводящего пучка и парихн на листовом рубце, а также сильно вытянутые подлистные парихны, которые не наблюдаются у подмосковных форм.

Помимо Шпицбергена, *L. spetsbergense* известен из нижнекаменноугольных отложений Великобритании, где, однако, очень редок [Crookall, 1964]. При этом у британских форм подлистные парихны выражены не отчетливыми рубцами, а областями с точечной скульптурой (там же, с. 275).

Таким образом, в настоящей статье принимается несколько обобщенная трактовка *L. spetsbergense*. Вполне вероятно, что описываемые остатки принадлежат эндемичной подмосковной форме, которую в дальнейшем придется выделить в самостоятельный вид.

*Lepidodendron shvetzovii* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 2, фиг. 4–6; табл. 3, фиг. 1;  
табл. 4, фиг. 1; рис. 10

*Lepidodendron veltheimianum*: Швецов, 1932, с. 84; Экскурсия..., 1937, с. 43.

*Lepidodendron veltheimii*: Добров, Константинович, 1936, с. 30; Zalessky, 1948, с. 209; Орлова, 2002, с. 310.

**Название вида** – в честь геолога М.С. Швецова, впервые нашедшего его остатки.

**Голотип** – ГМ им. В.И. Вернадского, экз. № П<sub>2</sub>-14/46 (табл. 3, фиг. 1); “Бычки”; визейский ярус, тульский горизонт.

**Диагноз.** Оси дихотомически ветвящиеся, шириной 2–55 мм. Наиболее крупные из них могут нести округлые “улодендроновые” рубцы до 20 мм в диаметре. Филлотаксис лепидодендроидный с неясно выраженными ортостихами. Листовые подушки веретеновидные, до 8 мм шириной и 6 мм длиной, расположены компактно. Нижнее поле подушки занимает 3/4 ее длины и может нести киль. Листовые пластинки саблевидные, 3,5–15 мм в длину, с единственной средней жилкой, непадающие, отходящие от оси под острым углом. В месте отхождения листовой пластинки наблюдается ложный листовой рубец или дуговидная пазушная линия листовой пластинки. Выше этой линии расположено отверстие лигульной ямки. Подлистные парихны отсутствуют.

**Diagnosis.** Axes dichotomously branched, 2–55 mm wide. The more large axes may bear circular *Ulodendron*-scars up to 20 mm in diameter. Phyllotaxis lepidodendroid, with unclear orthostichies. Leaf cushions fusiform, with maximum dimensions 8 mm long and 6 mm wide, compactly disposed. The lower field of a cushion forms 3/4 of its length and may bear a keel. Leaf laminae acinaciform, 3,5–15 mm in length, with a single midvein, evergreen, departing from the bearing axis at acute angle. In the place of the leaf lamina departure a false leaf scar or an arched axillary line may be observed. Above the last line the opening of ligular pit is situated. Intrafoliar parichnos are absent.

**Описание.** Изученный материал представлен фрагментами ветвей различного порядка, имеющими сходное строение коры и происходящими в большинстве своем из одного монотопного захоронения, что позволяет рассматривать их как принадлежавшие одному виду растений.

Экземпляр, выбранный в качестве голотипа, представляет собой часть облиственной оси длиной около 130 мм, у которой наблюдаются пять последовательных изотомических ветвлений (табл. 3, фиг. 1). При каждом ветвлении ширина дочерних осей уменьшается почти вдвое, по сравнению с материнской. В самой нижней части ось имела, по-видимому, ширину около 40 мм. Концевые веточки достигают ширины всего 2 мм. Ветви слегка изогнутые. Листья короткие, игловидные, отходящие от оси под острым углом, несколько прижаты к ней и имеют длину до 3,5 мм. Строение листовых поду-

шек видно недостаточно из-за налегающих на них листовых пластинок. В то же время, очевидно, что они расположены компактно по лепидодендроидному типу, имеют веретеновидное очертание и достигают длины 3,5–4 мм и ширины 1–1,5 мм.

Строение листовых подушек лучше видно на других экземплярах.

На наиболее крупных осях, фрагмент одной из которых показан на табл. 2, фиг. 4 и рис. 10, а, подушки веретеновидные, почти ромбические, шириной около 6 мм и длиной около 8 мм. Боковые углы подушек закруглены, верхний и нижний углы, напротив, слегка заостренные. Листовые подушки располагаются плотно по высокой спирали, отчетливо выраженные ортостихи не наблюдаются. Примерно в 2 мм ниже верхнего угла подушки отходила листовая пластинка. Поскольку ось захоронилась в облитственном состоянии, на отпечатках подушек виден поперечный срез листовой пластинки, уходящей в пору. Он представляет собой дуговидно изогнутую кверху или субтреугольного очертания полосу (ложный листовый рубец), концы которой доходят до боковых углов подушки. Верхняя граница полосы соответствует пазухе листа (пазушная линия). В месте перегиба полоса расширяется до 0,5 мм и здесь, по-видимому, в листовую пластинку входила единственная средняя жилка.

На табл. 2, фиг. 6 и рис. 10, з показана сохранившаяся в дисперсном состоянии листовая подушка с прикрепленной к ней листовой пластинкой.

Строение подушки идентично строению подушек описанного выше экземпляра. Листовая пластинка сохранилась плохо, но на ней можно видеть след от единственной средней жилки. Подлиственные парихны отсутствуют.

У другого экземпляра дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой видно, что над пазушной линией располагалась наружная лигульная ямка, выраженная на отпечатке небольшим слепком (табл. 2, фиг. 6; рис. 10, б). Листовая подушка ромбического очертания, длиной 5 мм и шириной 3 мм. Листовая пластинка саблевидной формы, длиной 15 мм и шириной при основании 3 мм, отходящая от подушки в 1 мм от ее верхнего угла. Место ее прикрепления изогнуто в виде дуги, доходящей своими концами до боковых углов подушки. Вдоль всей листовой пластинки протягивается единственная средняя жилка.

У более молодых побегов листовые подушки сохраняют тот же план строения, но имеют несколько иные пропорции. Так, у экземпляра, изображенного на табл. 2, фиг. 5 и рис. 10, а, подушки удлиненно-веретеновидные, с заостренными верхним и нижним, и округлыми боковыми углами. При этом нижний угол сильно оттянут и изогнут по направлению к основанию спирали филлотаксиса. Длина подушек около 8 мм, ширина – около 2 мм. На нижнем поле подушки, занимающем 3/4 от ее длины, наблюдается слабо выраженный киль. На верхнем поле киль отсутствует. Границей верхнего и ниж-

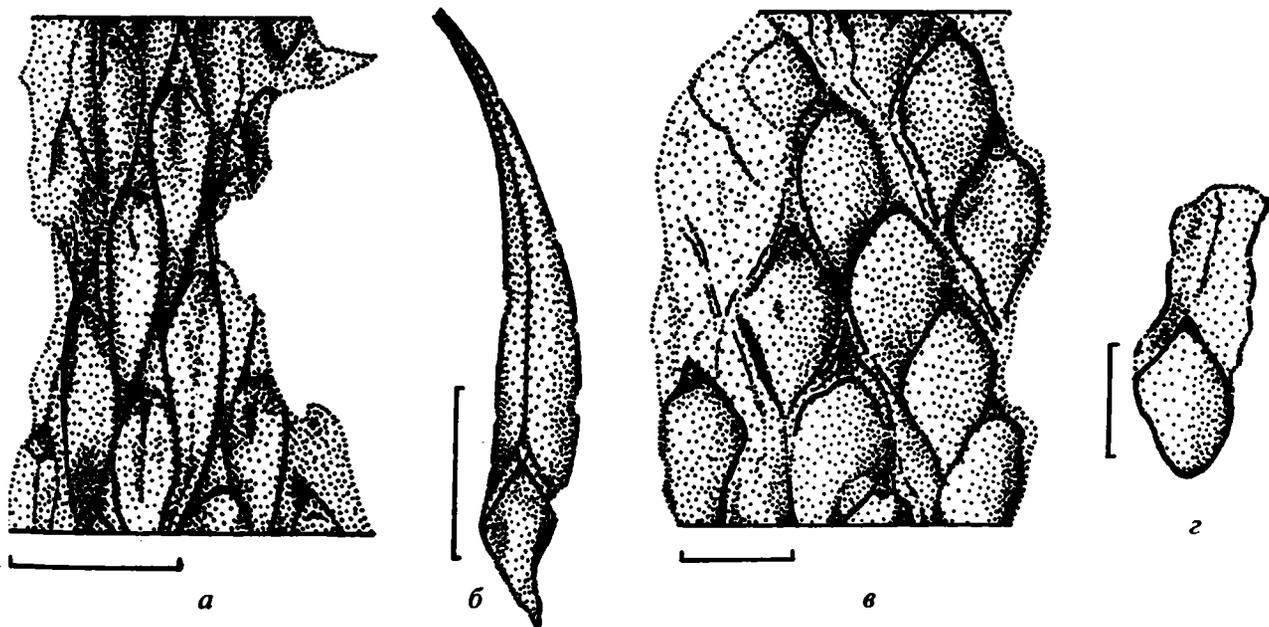


Рис. 10. *Lepidodendron shuetzovii* sp. nov.

а – экз. № П<sub>2</sub>-1/39-1, отпечаток коры молодой облиственной ветви; б – экз. № П<sub>2</sub>-10/46-1, отпечаток дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой; над пазушной линией виден треугольного очертания слепок наружной лигульной ямки; в – экз. № П<sub>2</sub>-9/46, отпечаток коры более старой облиственной оси; г – экз. № П<sub>2</sub>-10/46-2, отпечаток дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой. Местонахождение: а – “Тула”; б-г – “Бычки”; длина линейки – 5 мм

него полей является дуговидно изогнутая вверх пазушная линия листовой пластинки, уходящей в породу. Отверстие лигульной ямки и подлиственные парихны не наблюдаются. Подушки располагаются вплотную друг к другу по высокой спирали, не образуя ясно выраженных ортостихов.

Среди изученного материала имеются фрагменты очень тонких молодых побегов, очевидно, принадлежавших тому же виду. Они имеют длину до 70 мм и ширину до 2 мм. Эти побеги сплошь покрыты спирально расположенными узкими листьями длиной до 7 мм, что не позволяет наблюдать расположение и строение листовых подушек.

Для описываемого вида характерно наличие "улодендроновых" рубцов, возможно, оставленных отделившимися ветвями. На одном из крупных фрагментов осей, который имеет длину около 170 мм и ширину около 55 мм, виден такой рубец диаметром 20 мм (табл. 4, фиг. 1). На отпечатке он имеет выпуклую форму с небольшим углублением чуть выше центральной части ("пупка"). Листовые подушки на этом экземпляре сохранились плохо, но видно, что они расположены вплотную друг к другу без ясно выраженных ортостихов.

**Сравнение.** Описываемый вид наиболее близок к *L. simile* Kidston и *L. acutum* (Presl) Kidston, которые широко распространены в отложениях верхнего карбона Европы и Северной Америки и также захороняются в облиственном состоянии. По мнению Ф. Немеяца [Nemejc, 1947], эти виды различаются между собой формой и размерами листьев, имея одинаковое строение листовых подушек. Последние своими ромбическими очертаниями и размерами сходны с подушками на более крупных ветвях *L. shvetzovii*.

У всех трех видов листовая пластинка отходила от верхней части листовой подушки, однако, в отличие от *L. shvetzovii*, у *L. simile* и *L. acutum* на ложном листовом рубце наблюдаются три рубчика, принадлежащие проводящему пучку и листовым парихнам.

*L. shvetzovii* отличается также максимальной длиной листьев. Она достигает у него 15 мм, тогда как у *L. simile* – 20 мм, а у *L. acutum* – только 7 мм.

Поскольку описываемые формы ранее относили к *L. veltheimii*, привожу сравнение и с этим видом. К *L. veltheimii* относят оси, чаще всего захороняющиеся без листьев и имеющие отчетливый ромбический листовой рубец, тогда как у *L. shvetzovii* оси встречаются в облиственном состоянии и рубец никогда не наблюдается. Весьма вероятно, что описываемые подмосковные формы были не листопадными. Максимальные размеры подушек *L. veltheimii* (7,5x20 мм) почти вдвое крупнее, чем у *L. shvetzovii* (6x8 мм). Кроме того, у *L. veltheimii* подушки обычно отделены друг от друга более или менее широкими полосами коры, тогда как у *L. shvetzovii* они располагаются компактно.

**Замечания.** К *L. shvetzovii*, по всей видимости, принадлежали описываемые ниже стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.

### Под *Flemingites* Carruthers, 1865, emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

#### *Flemingites russiensis* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 3, фиг. 2–5, рис. 11

*Lepidostrobus ornatus*: Орлова, 2002, с. 311.

**Название вида** – от *russiensis* (лат.) – русский.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. № П<sub>2</sub>-7/46-1 (табл. 3, фиг. 3; рис. П1, в); "Бычский"; визейский ярус, тульский горизонт.

**Диагноз.** Стробилы цилиндрической формы, длиной около 50 мм и шириной 7–8 мм. Спорофиллы располагаются на оси стробила под прямым углом. Ножка спорофилла округлая в сечении, около 3 мм в длину, дистально переходящая в отгибающуюся книзу пятку и отгибающийся вверх щиток. Последний имеет в длину 3 мм, пятка – 0,8 мм. Мегаспорангии располагаются в нижней части стробила и содержат мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska. Апикальные спорофиллы несут микроспорангии с микроспорами типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers.

**Diagnosis.** Strobili cylindrical in form, about 50 mm long and 7–8 mm broad. Sporophylls depart from the strobilus axis at right angle. Sporophyll pedicel rounded in cross-section, about 3 mm long, extended distally to upturned lamina and downturned heel. Lamina is about 3 mm long, a heel – up to 0,8 mm long. Megasporangia are situated in the basal part of the strobilus and contain megasporangia of *Lagenicula brevispinosa* Karczewska type. The apical sporophylls bear microsporangia with microspores of *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers type.

**Описание.** Изученный материал представлен фрагментами компактных стробилов, имеющих цилиндрическую форму (табл. 3, фиг. 2, 3; рис. 11). Ни одна из фруктификаций не сохранилась полностью. Максимальная длина фрагментов составляет около 50 мм, максимальная ширина – 7–8 мм. Верхушка стробила ни в одном случае не сохранилась.

Экземпляр, выбранный нами в качестве голоти-па (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в), представлен фрагментом стробила, прикрепленным к верхушке облиственного вегетативного побега (возможно, терминальной ветви кроны). Последний имеет длину 65 мм. Листья длиной до 7 мм и шириной в основании около 1 мм, отходят от оси под острым углом. Диаметр оси побега около 2 мм. По внешней морфологии этот побег неотличим от встреченных с ним в одном захоронении дисперсных молодых побегов *L. shvetzovii*, что указывает на их вероятную принадлежность одному растению.

Верхушка фруктификации не сохранилась. Оставшийся фрагмент стробила имеет длину 16 мм и

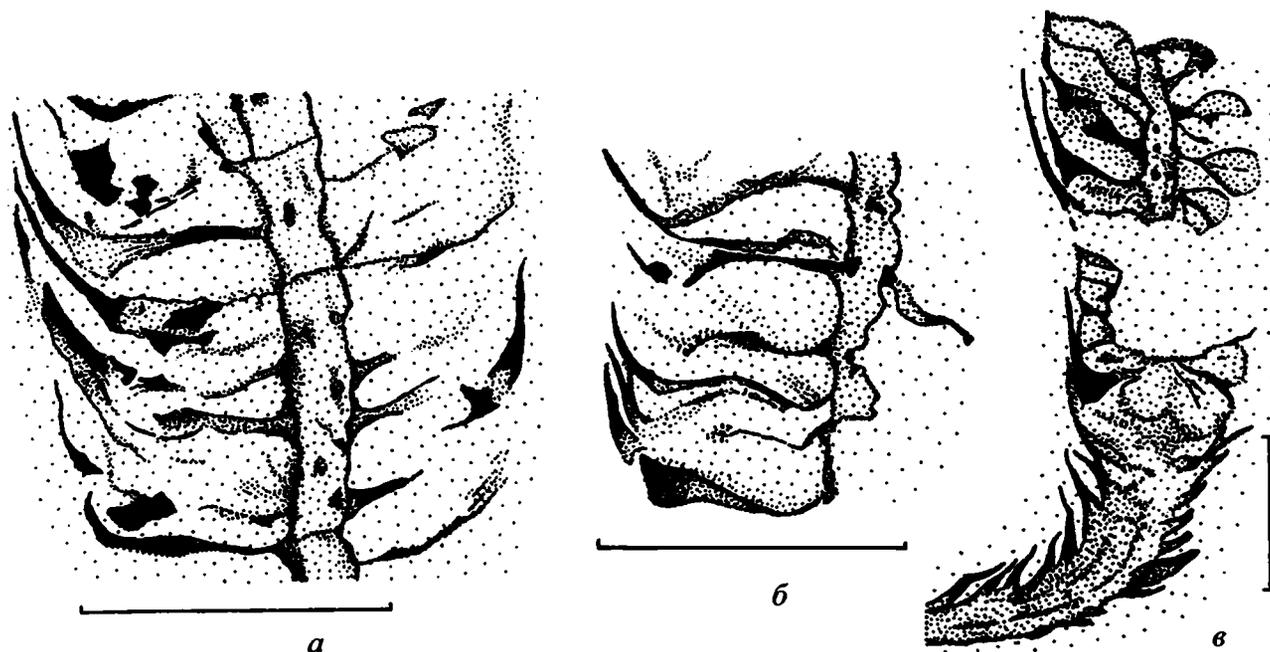


Рис. 11. *Flemingites russiensis* sp. nov.

*a* – экз. № II<sub>2</sub>-22/46-4, фрагмент средней части стробила; видны очертания спорофиллов в боковом положении; спорангии не сохранились; *б* – экз. № II<sub>2</sub>-22/46-1, фрагмент средней части стробила; видна часть оси фруктификации с отходящими от нее спорофиллами; спорангии не сохранились; *в* – голотип № II<sub>2</sub>-7/46-1; стробил в прикреплении к верхушке вегетативного побега *Lepidodendron shvetzovii*; в верхней части фруктификации видны спорофиллы с расширенной, обратно-яйцевидного очертания в плане дистальной частью ножки; спорангии не сохранились; на отпечатке оси в верхней части фруктификации видны основания уходящих в породу спорофиллов, расположенные в двух ясно выраженных ортостихах; эти же ортостихи прослеживаются и на вегетативном побеге, несущем стробил: “Бычки”; длина линейки – 5 мм

ширину 7 мм. Диаметр оси стробила – 1 мм. Основание стробила закрыто перемятыми спорофиллами и только в его верхней части последние хорошо сохранились. Основание ножки спорофилла, если смотреть на нее в плане, суженное, без выраженных латеральных разрастаний. Дистально ножка спорофилла быстро расширяется до 1,5 мм. Длина ножки 3 мм. Терминальный щиток имеет длину до 4,5 мм, пятка – до 0,5 мм. Стенки спорангиев не сохранились. На отпечатке оси стробила видны основания ножек уходящих в породу спорофиллов. В их расположении наблюдаются ясно выраженные ортостихи, по-видимому, продолжающиеся на конце несущей стробил оси. Таким образом, вегетативные листья и спорофиллы стробила, вероятно, располагались в одном филлотаксисе. Расстояния между соседними парастихами спорофиллов составляют около 1 мм.

Другие изученные стробилы имеют сходное строение. Экземпляр, изображенный на рис. 11, *a*, представлен фрагментом средней части стробила длиной 16 мм и шириной 8 мм. На оси диаметром около 1 мм спирально расположены отходящие от нее под прямым углом спорофиллы. Ножка спорофилла длиной около 3 мм постепенно дистально расширяется и заканчивается терминальной пластинкой с отогнутым вверх щитком длиной около

3 мм и отогнутой книзу пяткой длиной 0,5 мм. Щитки, налегая друг на друга, образовывали на поверхности стробила сплошную защитную “броню”. На отпечатке оси стробила видны округлого очертания, спирально расположенные основания уходящих в породу спорофиллов. Расстояние между соседними парастихами спорофиллов в среднем около 1 мм.

Аналогичное строение имеет экземпляр, изображенный на рис. 11, *б*, имеющий длину 28 мм и ширину 6 мм.

Почти у всех изученных стробиллов среди обрывков спорофиллов, расположенных ближе к основанию, без видимого порядка располагаются однотипные мегаспоры, количество которых в спорангии прямым наблюдением установить невозможно.

Извлеченные из нескольких стробиллов эти мегаспоры (табл. 3, фиг. 4) оказались принадлежавшими виду *Lagenicula brevispinosa* Karczewska [Dybová-Jachowicz et al., 1982]. При боковом сплющивании они грушевидной формы, длиной 500–550 мкм и шириной 350–400 мкм. Контактная арёя покрыта мелкими бугорками диаметром 3–5 мкм и ограничена четкими курвуатурами. Губы узкие, вытянутые, образующие слегка зауженную книзу гологулу. Высота губ 120–140 мкм, ширина – 200–220 мкм. Остальная поверхность мегаспоры

него полей является дуговидно изогнутая вверх пазушная линия листовой пластинки, уходящей в породу. Отверстие лигульной ямки и подлистовые парихны не наблюдаются. Подушки располагаются вплотную друг к другу по высокой спирали, не образуя ясно выраженных ортостихов.

Среди изученного материала имеются фрагменты очень тонких молодых побегов, очевидно, принадлежавших тому же виду. Они имеют длину до 70 мм и ширину до 2 мм. Эти побеги сплошь покрыты спирально расположенными узкими листьями длиной до 7 мм, что не позволяет наблюдать расположение и строение листовых подушек.

Для описываемого вида характерно наличие "улодендроновых" рубцов, возможно, оставленных отделившимися ветвями. На одном из крупных фрагментов осей, который имеет длину около 170 мм и ширину около 55 мм, виден такой рубец диаметром 20 мм (табл. 4, фиг. 1). На отпечатке он имеет выпуклую форму с небольшим углублением чуть выше центральной части ("пупка"). Листовые подушки на этом экземпляре сохранились плохо, но видно, что они расположены вплотную друг к другу без ясно выраженных ортостихов.

**Сравнение.** Описываемый вид наиболее близок к *L. simile* Kidston и *L. acutum* (Presl) Kidston, которые широко распространены в отложениях верхнего карбона Европы и Северной Америки и также захороняются в облиственном состоянии. По мнению Ф. Немеца [Nemejc, 1947], эти виды различаются между собой формой и размерами листьев, имея одинаковое строение листовых подушек. Последние своими ромбическими очертаниями и размерами сходны с подушками на более крупных ветвях *L. shvetzovii*.

У всех трех видов листовая пластинка отходила от верхней части листовой подушки, однако, в отличие от *L. shvetzovii*, у *L. simile* и *L. acutum* на ложном листовом рубце наблюдаются три рубчика, принадлежащие проводящему пучку и листовым парихнам.

*L. shvetzovii* отличается также максимальной длиной листьев. Она достигает у него 15 мм, тогда как у *L. simile* – 20 мм, а у *L. acutum* – только 7 мм.

Поскольку описываемые формы ранее относили к *L. velheimii*, привожу сравнение и с этим видом. К *L. velheimii* относят оси, чаще всего захороняющиеся без листьев и имеющие отчетливый ромбический листовой рубец, тогда как у *L. shvetzovii* оси встречаются в облиственном состоянии и рубец никогда не наблюдается. Весьма вероятно, что описываемые подмосковные формы были не листопадными. Максимальные размеры подушек *L. velheimii* (7,5x20 мм) почти вдвое крупнее, чем у *L. shvetzovii* (6x8 мм). Кроме того, у *L. velheimii* подушки обычно отделены друг от друга более или менее широкими полосами коры, тогда как у *L. shvetzovii* они располагаются компактно.

**Замечания.** К *L. shvetzovii*, по всей видимости, принадлежали описываемые ниже стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.

### Род *Flemingites* Carruthers, 1865, emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

#### *Flemingites russiensis* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 3, фиг. 2–5, рис. 11

*Lepidostrobus ornatus*: Орлова, 2002, с. 311.

**Название вида** – от *russiensis* (лат.) – русский.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. № П<sub>2</sub>-7/46-1 (табл. 3, фиг. 3; рис. П1, в); "Бычки"; визейский ярус, тульский горизонт.

**Диагноз.** Стробилы цилиндрической формы, длиной около 50 мм и шириной 7–8 мм. Спорофиллы располагаются на оси стробила под прямым углом. Ножка спорофилла округлая в сечении, около 3 мм в длину, дистально переходящая в отгибающуюся книзу пятку и отгибающийся вверх щиток. Последний имеет в длину 3 мм, пятка – 0,8 мм. Мегаспорангии располагаются в нижней части стробила и содержат мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska. Апикальные спорофиллы несут микроспорангии с микроспорами типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers.

**Diagnosis.** Strobili cylindrical in form, about 50 mm long and 7–8 mm broad. Sporophylls depart from the strobilus axis at right angle. Sporophyll pedicel rounded in cross-section, about 3 mm long, extended distally to upturned lamina and downturned heel. Lamina is about 3 mm long, a heel – up to 0,8 mm long. Megasporangia are situated in the basal part of the strobilus and contain megaspores of *Lagenicula brevispinosa* Karczewska type. The apical sporophylls bear microsporangia with microspores of *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers type.

**Описание.** Изученный материал представлен фрагментами компактных стробил, имеющих цилиндрическую форму (табл. 3, фиг. 2, 3; рис. 11). Ни одна из фруктификаций не сохранилась полностью. Максимальная длина фрагментов составляет около 50 мм, максимальная ширина – 7–8 мм. Верхушка стробила ни в одном случае не сохранилась.

Экземпляр, выбранный нами в качестве голотипа (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в), представлен фрагментом стробила, прикрепленным к верхушке облиственного вегетативного побега (возможно, терминальной ветви кроны). Последний имеет длину 65 мм. Листья длиной до 7 мм и шириной в основании около 1 мм, отходят от оси под острым углом. Диаметр оси побега около 2 мм. По внешней морфологии этот побег неотличим от встреченных с ним в одном захоронении дисперсных молодых побегов *L. shvetzovii*, что указывает на их вероятную принадлежность одному растению.

Верхушка фруктификации не сохранилась. Оставшийся фрагмент стробила имеет длину 16 мм и

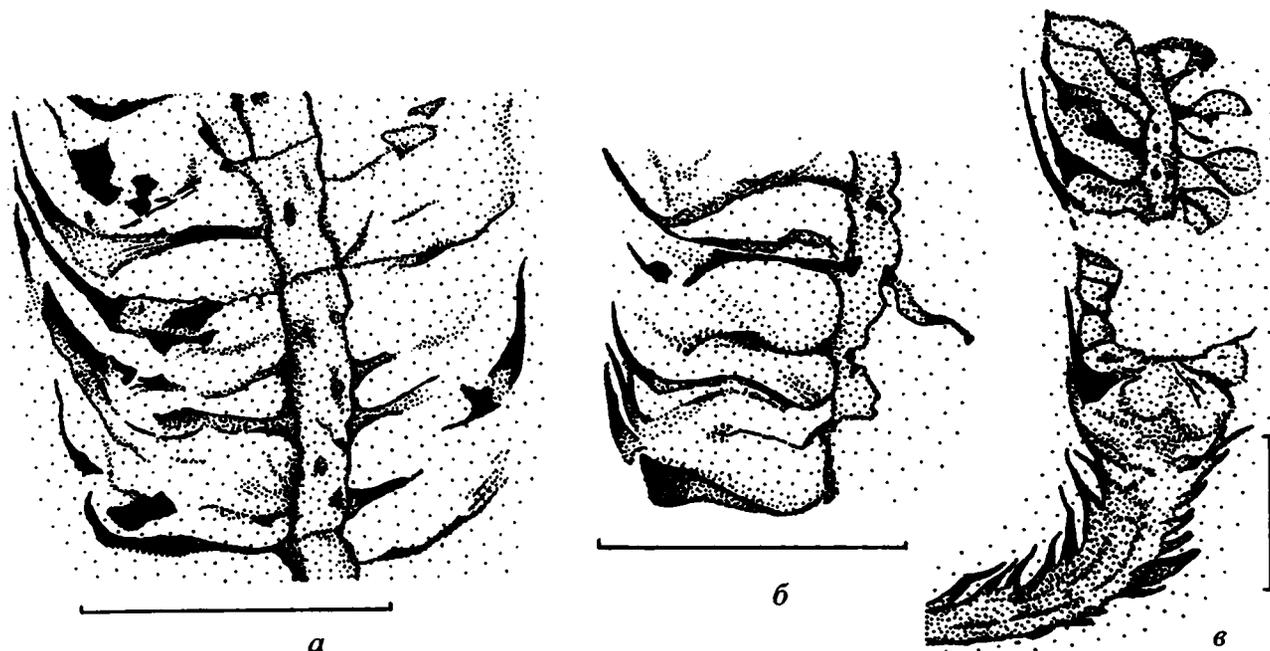


Рис. 11. *Flemingites russiensis* sp. nov.

*a* – экз. № II<sub>2</sub>-22/46-4, фрагмент средней части стробила; видны очертания спорофиллов в боковом положении; спорангии не сохранились; *б* – экз. № II<sub>2</sub>-22/46-1, фрагмент средней части стробила; видна часть оси фруктификации с отходящими от нее спорофиллами; спорангии не сохранились; *в* – голотип № II<sub>2</sub>-7/46-1; стробил в прикреплении к верхушке вегетативного побега *Lepidodendron shvetzovii*; в верхней части фруктификации видны спорофиллы с расширенной, обратно-яйцевидного очертания в плане дистальной частью ножки; спорангии не сохранились; на отпечатке оси в верхней части фруктификации видны основания уходящих в породу спорофиллов, расположенные в двух ясно выраженных ортостихах; эти же ортостихи прослеживаются и на вегетативном побеге, несущем стробил: “Бычки”; длина линейки – 5 мм

ширину 7 мм. Диаметр оси стробила – 1 мм. Основание стробила закрыто перемятыми спорофиллами и только в его верхней части последние хорошо сохранились. Основание ножки спорофилла, если смотреть на нее в плане, суженное, без выраженных латеральных разрастаний. Дистально ножка спорофилла быстро расширяется до 1,5 мм. Длина ножки 3 мм. Терминальный щиток имеет длину до 4,5 мм, пятка – до 0,5 мм. Стенки спорангиев не сохранились. На отпечатке оси стробила видны основания ножек уходящих в породу спорофиллов. В их расположении наблюдаются ясно выраженные ортостихи, по-видимому, продолжающиеся на конце несущей стробил оси. Таким образом, вегетативные листья и спорофиллы стробила, вероятно, располагались в одном филлотаксисе. Расстояние между соседними парастихами спорофиллов составляют около 1 мм.

Другие изученные стробилы имеют сходное строение. Экземпляр, изображенный на рис. 11, *a*, представлен фрагментом средней части стробила длиной 16 мм и шириной 8 мм. На оси диаметром около 1 мм спирально расположены отходящие от нее под прямым углом спорофиллы. Ножка спорофилла длиной около 3 мм постепенно дистально расширяется и заканчивается терминальной пластинкой с отогнутым вверх щитком длиной около

3 мм и отогнутой книзу пяткой длиной 0,5 мм. Щитки, налегая друг на друга, образовывали на поверхности стробила сплошную защитную “броню”. На отпечатке оси стробила видны округлого очертания, спирально расположенные основания уходящих в породу спорофиллов. Расстояние между соседними парастихами спорофиллов в среднем около 1 мм.

Аналогичное строение имеет экземпляр, изображенный на рис. 11, *б*, имеющий длину 28 мм и ширину 6 мм.

Почти у всех изученных стробиллов среди обрывков спорофиллов, расположенных ближе к основанию, без видимого порядка располагаются однотипные мегаспоры, количество которых в спорангии прямым наблюдением установить невозможно.

Извлеченные из нескольких стробиллов эти мегаспоры (табл. 3, фиг. 4) оказались принадлежавшими виду *Lagenicula brevispinosa* Karczewska [Dybová-Jachowicz et al., 1982]. При боковом сплющивании они грушевидной формы, длиной 500–550 мкм и шириной 350–400 мкм. Контактная арёя покрыта мелкими бугорками диаметром 3–5 мкм и ограничена четкими курвурами. Губы узкие, вытянутые, образующие слегка зауженную книзу гологулу. Высота губ 120–140 мкм, ширина – 200–220 мкм. Остальная поверхность мегаспоры

покрыта бугорками, сходными с таковыми на кон- тактной арее, а также длинными шиповидными выростами длиной 40–60 мкм.

У некоторых изученных экземпляров в апикаль- ной части фруктификации на абаксиальной сторо- не спорофиллов наблюдаются обрывки стенок спор- ангиев. При мацерации этих обрывков были вы- делены плотные скопления микроспор типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers [Somers, 1972], по-видимому, являющиеся остатками споро- вой массы.

Микроспоры трилетные с цингулюмом, диамет- ром около 22–28 мкм (табл. 3, фиг. 5). Цвет микро- спор желтоватый. В полярном положении они име- ют округло-треугольное очертание, в экваториаль- ном – линзовидное. Тетрадный рубец выражен не- отчетливо, лучи рубца протягиваются до экватора. Дистальная поверхность экзины зерен с веррукат- ной скульптурой. Проксимальная поверхность, как правило, гладкая.

Исходя из вышеописанного распределения спор, можно заключить, что мегаспорангии располагали- сь в нижней части стробила, а микроспорангии – в верхней. При этом длина базальной части стро- била с мегаспорофиллами у изученных экземпляров не превышает 13 мм; апикальная часть стро- била с микроспорофиллами могла достигать длины не менее 35 мм.

Заметных морфологических различий между микро- и мегаспорофиллами не наблюдается.

**Сравнение.** Описываемый вид наиболее близок к *F. scottii* (Jongmans) Brack-Hanes et Thomas из верхнего карбона Шотландии [Brack-Hanes, Thomas, 1983]. Отличия заключаются в строении спор. В ча- стности, микроспоры *F. scottii*, также относящиеся к роду *Lycospora*, имеют средний диаметр 20 мкм, тогда как у микроспор *F. russiensis* он несколько больше и составляет около 22–28 мкм. Мегаспоры *F. scottii* относятся к виду *Lagenicula subpilosa* (Ibrahim) Potonie et Kremp [Chaloner, Boureau, 1967; Dybová-Jachowicz et al., 1982], а мегаспоры *F. russiensis* – к *Lagenicula brevispinosa*. У последней поверхность контакта покрыта бугорками, а у *L. subpilosa* – шипами или конусами. На дистальной поверхности споры *L. subpilosa* покрыты длинными тонкими цилиндрическими выростами, а у *L. brevispinosa* дистальная поверхность с мелкими бугорками и коническими длинными выростами.

**Замечания.** У Каррутерса [Carruthers, 1865] описал под названием *Flemingites* лепидостробо- идного облика фруктификации, несущие, в отличие от *Lepidostrobus* Brongniart, два ряда округлых спор- ангиев на каждом спорофилле. Эта интерпретация оказалась ошибочной: не пользуясь микроскопом, Каррутерс принял за спорангии крупные мегаспо- ры, располагавшиеся по две в каждом мегаспоран- гии, стенки которых были разрушены. В результа- те, родовое название *Flemingites* долгое время не использовалось, а лепидостробоидные фруктифи-

кации, содержащие мегаспоры, относили к роду *Lepidostrobus*.

Лишь в середине XX столетия У.Г. Чалонер [Chaloner, 1953] переизучил материал Каррутерса по типовому виду *Flemingites* – *F. gracilis* Carruthers. Он извлек из спорангиев его голотипа мегаспоры, которые оказались идентичными мегас- порам из стробилов *Lepidostrobus dubius* Binney [Binney, 1871]. Это дало ему основание считать *F. gracilis* старшим синонимом *L. dubius*. В то же вре- мя, поскольку последний вид является биспоран- гиатным, Чалонер предположил, что таковыми яв- ляются и описанные Каррутерсом стробилы *F. gracilis*.

Позднее Ш.Д. Брек-Хейнс и Б.А. Томас [Brack- Hanes, Thomas, 1983] произвели ревизию рода *Lepidostrobus* и отделили микроспорангиатные стробилы от биспорангиатных. Для первых было удержано родовое название *Lepidostrobus*, а для биспорангиатных фруктификаций они реанимиро- вали род *Flemingites* с типовым видом *F. gracilis*. Предложенная Томасом и Брэк-Хейнс трактовка рода *Flemingites* принята и в настоящей работе.

О.А. Орлова [2002] отнесла описываемые строби- лы из коллекции С.А. Доброва к виду *Lepidostrobus ornatus*, но, поскольку последний вид включает толь- ко микроспорангиатные стробилы, эта идентифика- ция является ошибочной.

## Форма роста и экология подмосковных *Lepidodendron*

Судя по размерности остатков и реконструкци- ям аналогичных западноевропейских и североамер- иканских форм, все описанные виды подмосков- ных лепидодендронов были деревьями, высота ко- торых, по всей видимости, не превышала 5–10 м.

Для *L. shvetzovii* можно восстановить облик кроны. Изученные остатки ветвей показывают, что вершина ствола многократно дихотомировала, об- разуя компактную (судя по быстрому уменьшению диаметра дихотомизирующих ветвей) обратно-кони- ческую крону. Большинство ветвлений было изо- томическим. На концах терминальных ветвей рас- полагались обоеполые стробилы. Находка фрагмен- та более крупной ветви с “улодендроновым руб- цом”, интерпретируемым как след от отделившей- ся боковой ветви следующего порядка, свидетель- ствует о некоторой анизотомии и, возможно, даже наличии элементов моноподиальности в ветвлении на более ранних стадиях формирования кроны.

Цилиндрическая форма ветвей, а также плотное расположение на них листовых подушек и слабое из- менение очертания и размеров последних вдоль вет- ви определенного порядка, показывают, что рост кро- ны был быстрым и, скорее всего, только первичным. Наличие терминальных стробилов позволяет предпо- ложить, что, подобно некоторым североамерикан-

ским лепидодендроновым деревьям [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], *L. shvetzovii* являлись относительно короткоживущими монокарпиками с детерминированным ростом.

\* \* \*

В начале визе территория южного крыла Подмосковского бассейна представляла собой аллювиально-дельтовую равнину, окруженную небольшими возвышенностями. Здесь на поймах палеорек формировались как торфяные, так и кластические болота, связанные с обширным привносом обломочного материала [Масленников, 1981; Игнатьев, Мосейчик, 2002]. При этом в антракофильных растительных сообществах доминировали плауновидные *Eskdalia olivieri* (Eichwald) Mosseichik и *Gryzlovia meyenii* sp. nov. [Мосейчик, 2002б], а также некоторые виды *Lepidodendron*.

Одной из таких антракофильных форм являлся, по-видимому, *Lepidodendron spetsbergense*. Их остатки найдены в кровле угольного пласта вместе с крупными, уплощенными фрагментами коры с разрушенным наружным слоем, возможно, принадлежавшими тем же растениям. Такая приуроченность автохтонных остатков позволяет предположить, что *L. spetsbergense* поселялись в торфяных болотах на терминальных стадиях болотной сукцессии, когда поверхность торфяника оказывалась частично над зеркалом воды [Мосейчик, 2002а]. Последнее приводило к интенсификации процессов аэробного разрушения растительных остатков, что объясняет редкость находок недостаточно стойких к ним наружных слоев коры *L. spetsbergense*.

В то же время, по-видимому, не все подмосковные лепидодендроны были ограничены в своем экологическом распространении торфяными и кластическими болотами. В частности, описанные выше отпечатки ветвей *L. veltheimii* и *L. shvetzovii*, как и стробилы *F. russiensis*, приурочены к терригенным глинистым осадкам с тонкой волнистой субгоризонтальной слоистостью, которые формировались, предположительно, на заливных участках центральной поймы. Слабая отсортированность и невысокая фрагментированность этих остатков свидетельствуют о том, что перед захоронением они испытали лишь незначительный перенос. В углях, которые также формировались в условиях поймы [Масленников, 1981; Мосейчик, 2002а], подобные ветви и стробилы не обнаружены. Сказанное позволяет предполагать, что указанные виды *Lepidodendron* произрастали на незаболоченных участках поймы с терригенным субстратом. Наличие в одном захоронении с ними остатков растений с папоротниковидной листвой типа *Cardiopteridium* Nathorst, *Adiantites* Goepfert, *Rhodea* Presl и *Eusphenopteris* Simson-Scharold, не встречающихся в углях и характерных для так называемой антракофобной (не связанной с низменными заболоченными участками) растительной ассоциации раннекаменноугольной

флоры Подмосковского бассейна [Мосейчик, 2002а], косвенно подтверждает это предположение.

Т.Л. Филлипс и У.А. Димайкл [Phillips, DiMichele, 1992] отмечают почти полное отсутствие лепидодендронов среди основных углематеринских растений позднекаменноугольных болот Западной Европы и Северной Америки. По их реконструкции, лепидодендроны доминировали в растительных сообществах кластических болот, где образовывали монодоминантные заросли, а также на терминальных стадиях сукцессии растительности торфяных болот. Полученные нами данные показывают, что подобная экологическая и фитоценотическая приуроченность лепидодендронов, вероятно, была характерна и для некоторых раннекаменноугольных экосистем Евразийской палеофлористической области, в том числе, Подмосковского бассейна.

## Эндемичные роды плауновидных из визе Подмосковского бассейна

Раннекаменноугольные плауновидные Подмосковского бассейна представлены в основном эндемичными формами, таксономический ранг которых может достигать уровня рода. При этом принадлежность этих родов естественным семействам и порядкам плауновидных остается пока неизвестной. Для определения их приблизительного положения в системе, а также для информационно-поисковых целей удобно воспользоваться введенным С.В. Мейеном [1978, 1987а] понятием "сателлитный род". Сателлитными называются роды, которые относятся к определенному семейству или более высокому надродовому таксону условно, без формального включения, на основании весьма неполного набора диагностических признаков.

Ниже описываются два таких рода, которые мы рассматриваем сателлитными по отношению к порядку изоетовых (Isoetales) в понимании С.В. Мейена [1987б]. Основанием для сближения с изоетовыми послужило наличие такого признака, как постоянный стебель.

Представители рода *Gryzlovia* gen. nov. найдены на южном крыле бассейна в автохтонном захоронении в местонахождении "Грызлово" (см. предыдущий раздел).

Среди плауновидных, описанных М.Д. Залеским [1905], нами выявлены своеобразные формы, отнесенные к новому роду *Wittbergia* gen. nov. Местонахождение этих остатков находится на северо-западном крыле Подмосковского бассейна на левом берегу р. Мста у порога "Витца", в 6 км выше по течению реки от г. Боровичи Новгородской области (далее – "Витца"; рис. 1). Они были собраны коллекционером Ф.А. Витбергом из прослоя крупнозернистого песчаника вероятно аллювиального

генезиса и имеют аллохтонный характер. Кроме плауновидных, в том же местонахождении найдены остатки птеридоспермов и членистостебельных. Возраст флороносных отложений определяется как визейский (михайловский горизонт?).

## Систематика

### Класс Lycopodiopsida

#### Сателлитные роды порядка Isoetales

#### Род *Wittbergia* Mosseichik, gen. nov.

*Knorria*: Залесский, 1905, с. 322, 323, фиг. 8, 9 а–е.

*Sigillaria*: Залесский, 1905, с. 326–329, фиг. 12–17.

**Название вида** – в честь коллекционера Ф.А. Витберга, нашедшего остатки этих плауновидных.

**Типовой вид** – *Wittbergia zaleskii*, sp. nov., нижний карбон, виле Подмосковного бассейна.

**Диагноз.** Оси древесных плауновидных с сигилляриодным расположением листовых подушек. Подушки отчетливо выраженные, продольно вытянутые, шестиугольного очертания. В их верхней части располагается место отхождения листовой пластинки, на котором наблюдаются следы проводящего пучка и тяжелой воздухоносной ткани. Лигулярная ямка отсутствует. Соседние вертикальные ряды подушек разделены узкими полосами коры.

**Diagnosis.** Axes of arborescent lycopsids with sigillarioid phyllotaxis. Leaf cushions prominent, elongated, hexagonal in outlines, with a place of leaf lamina attachment at their upper edge. This place bears traces of foliar aerenchyma strands and that of a vascular bundle. Ligular pit absent. Adjacent vertical rows of the leaf cushions divided by narrow cortex bands.

**Сравнение.** Расположением листьев в отчетливых ортостихах, а также наличием следов проводящего пучка и воздухоносной ткани *Wittbergia* напоминает *Sigillaria* Brongniart. Однако у представителей последнего рода листовые подушки сильно редуцированы, т.е. листовой рубец занимает практически всю их площадь. Редукция зачастую доходит до такой степени, что подушки сливаются, образуя вертикальные ребра, на которых располагаются листовые рубцы. Напротив, у *Wittbergia* имеются отчетливые крупные листовые подушки, а были ли у них листовые рубцы – достоверно неизвестно. Кроме того, у *Sigillaria* имеется лигулярная ямка, отсутствующая у *Wittbergia*.

От *Archaeosigillaria* Kidston, у которого шестиугольные ложные листовые рубцы располагаются непосредственно на коре, новый род отличается наличием листовых подушек. В то же время, у *Archaeosigillaria*, как и у *Wittbergia*, отсутствует наружная лигулярная ямка.

**Замечания.** Описываемые формы очень близки к *Lepidosigillaria quadrata* Danze-Corsin и *L. intermedia* Lejal [Lejal, 1968] из нижнего карбона Восточной Сахары. Для первого из этих видов характерны шестиугольные подушки, в верхней части которых располагается листовая рубец(?) с рубчиком проводящего пучка, но следы листовых парихн и лигулярная ямка достоверно неизвестны. Подушки располагаются вертикальными рядами, которые разделены зигзагообразными полосами коры.

*L. intermedia* несет подушки от шестиугольных до субромбических, в верхней части которых располагается листовая рубец. Рубчики проводящего пучка и листовых парихн, а также наружная лигулярная ямка не отмечены. Подушки также расположены в вертикальных рядах, т.е. по сигилляриоидному типу.

В то же время, оба указанных вида, на наш взгляд, нельзя достоверно отнести к роду *Lepidosigillaria* Kraeusel et Weyland, поскольку объем последнего недостаточно ясен [Kraeusel, Weyland, 1949]. Типовым видом этого рода является *L. whitei* Kraeusel et Weyland, а его голотипом – широко известное “дерево Уайта”. Это сохранившийся почти целиком ствол лепидофита длиной более 3 м, который, по описанию Д. Уайта [White, 1907], в основании несет углубления, сходные с рубцами от аппендиксов *Stigmara*; выше в сигилляриоидном порядке располагаются листовые подушки, расположение которых к верхушке ствола становится лепидодендроидным. Листовые подушки от шестиугольной до ромбической формы, с листовыми рубцами, расположенными в их верхней части и несущими рубчики проводящего пучка и двух листовых парихн; над рубцом располагается лигулярная ямка. Все эти признаки введены в диагноз рода *Lepidosigillaria*.

Очевидно, что при таком подходе “дерево Уайта” становится первым и едва ли не единственным достоверным представителем рода *Lepidosigillaria*, поскольку обнаружение новых остатков, сравнимых с ним по полноте набора диагностических признаков, весьма маловероятно, а за пределами типовой местности “дерева Уайта”, особенно в удаленных регионах, нет никаких гарантий, что фрагментарные остатки, демонстрирующие лишь небольшую часть указанных признаков, принадлежали растениям, которые обладали полным их набором. В частности, те же *L. quadrata* и *L. intermedia* не несут большей части диагностических признаков *Lepidosigillaria*.

#### *Wittbergia zaleskii* Mosseichik, sp. nov.

Табл. 4, фиг. 2–4; табл. 5, фиг. 1; рис. 12

*Knorria princeps*?: Залесский, 1905, с. 321, фиг. 5.

*Knorria imbricata*: Залесский, 1905, с. 321, фиг. 6 А, В.

*Knorria* sp.: Залесский, 1905, с. 322, 323, фиг. 8, 9 а–е.

*Sigillaria* sp.: Залесский, 1905, с. 326–329, фиг. 12–17.

**Название вида** – в честь палеоботаника М.Д. Залесского.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. № 343/122 (табл. 4, фиг. 2; рис. 12, а, б); “Витца”; нижний карбон, визейский ярус.

**Диагноз.** Дихотомически ветвящиеся оси шириной до 35 мм и более. Листовые подушки размером до 7x13 мм. Место прикрепления листовой пластинки (листовой рубец?) ромбического очертания, шириной до 3,5 мм и длиной до 3 мм. В верхнем углу места отхождения листовой пластинки располагаются слепки полостей, образовавшиеся на месте проводящего пучка и двух листовых парихн. Соседние ряды подушек разделены узкими полосами коры с тонкой поперечной исчерченностью.

**Diagnosis.** Axes dichotomously branched, up to 35 mm large or more. Leaf cushions up to 7x13 mm. The place of leaf lamina attachment (leaf scar?) rhombical in outlines, up to 3,5 mm in width and 3 mm in length. At the upper edge of this place traces of a vascular bundle and two foliar parichnos are disposed. The adjacent leaf cushion vertical rows divided by narrow cortex bands, covered by fine transversal striation.

**Описание.** Изученный нами материал, ранее описанный М.Д. Залесским [1905], представлен отпечатками и слепками осей разного порядка, на поверхности которых в некоторых случаях сохранилась фитолейма коры. Эти остатки демонстрируют различные стадии декортикации от почти недекортицированного голотипа *Wittbergia zaleskii* до фрагментов, имеющих сохранность типа *Knorria*.

В своей работе Залесский описал и изобразил 17 экземпляров этих осей, часть которых отнес к *Lepidodendreae* или *Bothrodendreae* (там же, фиг. 2–11), а другую – к *Sigillariae* (там же, фиг. 12–17). Точнее, он разделил их на две группы, представленные декортикациями лепидодендроидного (*Aspidiaria*, *Knorria*, *Aspidiopsis*) и сигилляриоидного (*Syringodendron*) облика. Все экземпляры, изображенные Залесским (кроме представленного в его работе на фиг. 17, который был, по-видимому, утрачен), были перензучены нами.

Оказалось, что среди этого материала, действительно, имеются оси с лепидодендроидным и сигилляриоидным филлотаксисом. К лепидодендроидным формам можно отнести только экземпляры, изображенные Залесским (там же) на фиг. 2, 7 и 11 (экз. № 343/184, 343/140, 343/138), на которых отсутствуют ортостихи, характерные для сигиллярий.

Экземпляры, изображенные там же на фиг. 3 и 4 (экз. № 343/178, 343/148), декортицированы настолько глубоко, что установить характер филлотаксиса невозможно. Напротив, экземпляры, изображенные Залесским на фиг. 5, 6 (А, В), 8, 9 (а, б, с, d, e), 10, 12–17 (экз. № 343/182, 343/176, 343/177, 343/129, 343/128, 343/145, 343/185, 343/137, 343/181, 343/122, 343/173), характеризуются четким сигилляриоидным листорасположением. Поскольку эти экземпляры собраны в одном захоронении и обладают сходным строением, можно предположить, что они принадлежали одному виду.

На фиг. 15 в работе Залесского изображен отпечаток фрагмента оси длиной 12 см и шириной 3,5 см, по его мнению, сильно декортицированной. Этот экземпляр показан на табл. 4, фиг. 2 и рис. 12, а, б. В действительности, эта ось совсем не лишена коры и несет отчетливо выраженные шестиугольного очертания листовые подушки с ромбической формы местом отхождения листовой пластинки, расположенным в верхней части подушки. Подушки вертикально удлиненные, длиной около 13 мм и шириной порядка 7 мм.

Место прикрепления листовой пластинки имеет ширину около 3 мм и длину приблизительно 3,5 мм. В верхнем его углу видны три сосочковидных слепка. Два из них, парные, имеющие в плане бобовидное очертание, мы интерпретируем как слепки углублений, образовавшихся на месте листовых парихн. Находящийся между ними округлого очертания слепок, по-видимому, образовался в месте отхождения листового следа. На некоторых подушках в нижней части места отхождения листовой пластинки наблюдается еще один уплощенный слепок углубления, происхождение которого непонятно. Образовывался ли у описываемых растений листовой рубец, окончательно не ясно. Следы парихн и проводящего пучка на разных подушках демонстрируют достаточно высокую повторяемость, что характерно для листового рубца. В то же время, форма и размеры этих следов сильно варьируют, что может быть связано с неравномерным разрушением в процессе захоронения поверхности как настоящего, так и ложного листового рубца. Поэтому в настоящей работе более осторожно говорится о месте прикрепления листовой пластинки.

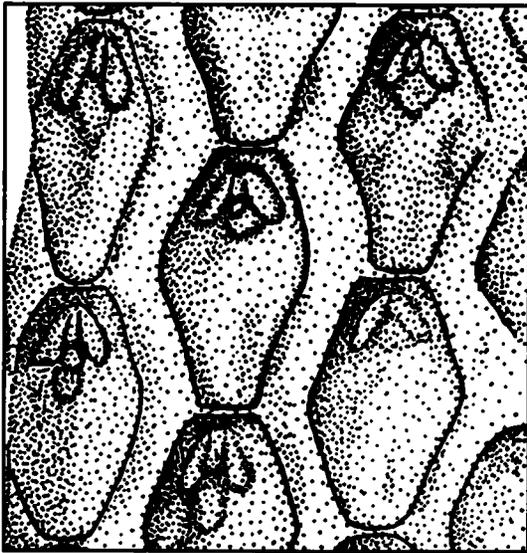
Лигульная ямка не наблюдается.

На рис. 12, в показана реконструкция листовой подушки *W. zaleskii* после отделения листовой пластинки.

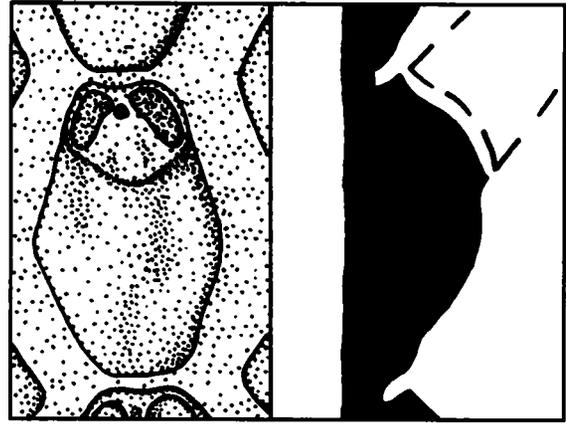
Листовые подушки расположены отчетливыми вертикальными рядами; соседние подушки в ряду почти соприкасаются друг с другом. Рядом расположенные вертикальные ряды подушек отделены друг от друга полосами коры шириной около 2 мм, несущими слабую поперечную морщинистость.

Описанный экземпляр, как лучше всего сохранившийся, выбран нами в качестве голотипа типового вида *W. zaleskii*.

К тому же виду, по всей видимости, относятся и другие перечисленные выше декортицированные оси с сигилляриоидным филлотаксисом. Они представлены формами сохранности, относимыми к формальным родам *Knorria Sternberg* и *Bergeria Presl*. При этом на слепках осей типа *Bergeria* угадываются очертания шестиугольных листовых подушек, на которых видно округлое углубление от проводящего пучка (табл. 4, фиг. 4). У осей с сохранностью типа *Knorria* наблюдаются только удлиненные бугорки на месте листовых подушек (табл. 4, фиг. 3). Наиболее крупные отпечатки та-



a



б



б

**Рис. 12.** *Wittbergia zalesskii* gen et sp. nov.  
а, б – голотип № 343/122, участки отпечатка поверхности коры; в верхней части шестиугольных листовых подушек видно место прикрепления листовой пластинки (листовый рубец?) со следом проводящего пучка (в центре) и двумя следами листовых парихн (по бокам); “Витца”; в – реконструкция строения листовой подушки после отделения листовой пластинки; длина линейки – 5 мм

ких сильно декортицированных осей достигают ширины 55 мм.

На одном из экземпляров осей, лишенном наружных слоев коры, можно видеть характер ветвления (табл. 4, фиг. 3): ось диаметром 25 мм единожды изотомически ветвится. Дочерние оси имеют диаметр около 22 мм. На другом образце мелкая (терминальная?) ось диаметром 6 мм изотомически делится на две оси диаметром 5 мм (табл. 5, фиг. 1).

#### Род *Gryzlovia* Mosseichik, gen. nov.

*Lepidodendropsis*: Мосейчик, 2001, с. 153; 2002, с. 134.

**Название рода** – от Грызловского карьера, где были найдены остатки этих плауновидных.

**Типовой вид** – *Gryzlovia meyenii* sp. nov., нижний карбон, виле Подмосковского бассейна.

**Диагноз.** Оси плауновидных толщиной до 25 мм, на которых горизонтальными рядами (мутовчато) располагались листья. Листовые подушки округлые, удлиненные. У верхнего края листовой подушки располагается ложный листовый рубец. Лигульная ямка располагается непосредственно над ложным листовым рубцом, в пазухе листа. Крылья и пятка отсутствуют.

**Diagnosis.** Lycopside axes up to 25 mm in width, with leaves arranged in distinct horizontal rows (whorls). Leaf cushions rounded in outlines, elongated, with a false leaf scar at their upper edge. Ligular pit is situated slightly above the false leaf scar in the leaf axil. Lateral wings and a heel absent.

**Сравнение.** Мутовчатое расположение листовых подушек и непадающие листья, наблюдаемые у *Gryzlovia*, характерны для нескольких родов мелкоподушечных лепидофитов, иногда объединяемых в порядок *Protolepidodendrales* [Chaloner, Boureau, 1967]. Сюда относятся позднедевонские *Colpodexylon* Banks и *Eleuterophyllum* Stur, а также раннекаменноугольный *Lepidodendropsis* Lutz. В то же время, ни у одного из этих таксонов не отмечалась лигульная ямка, что позволяет ввести новый род для описываемых остатков.

***Gryzlovia meyenii* Mosseichik, sp. nov.**

Табл. 5, фиг. 2–5; табл. 6, 7; рис. 13

*Lepidodendropsis* sp.: Мосейчик, 2001, с. 153; 2002, с. 134, фиг. 1.

**Название вида** – в честь палеоботаника С.В. Мейена.

**Голотип** – Геологический институт РАН, экз. № 4860/16 (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а); “Грызлово”; нижний карбон, визейский ярус, бобриковский горизонт.

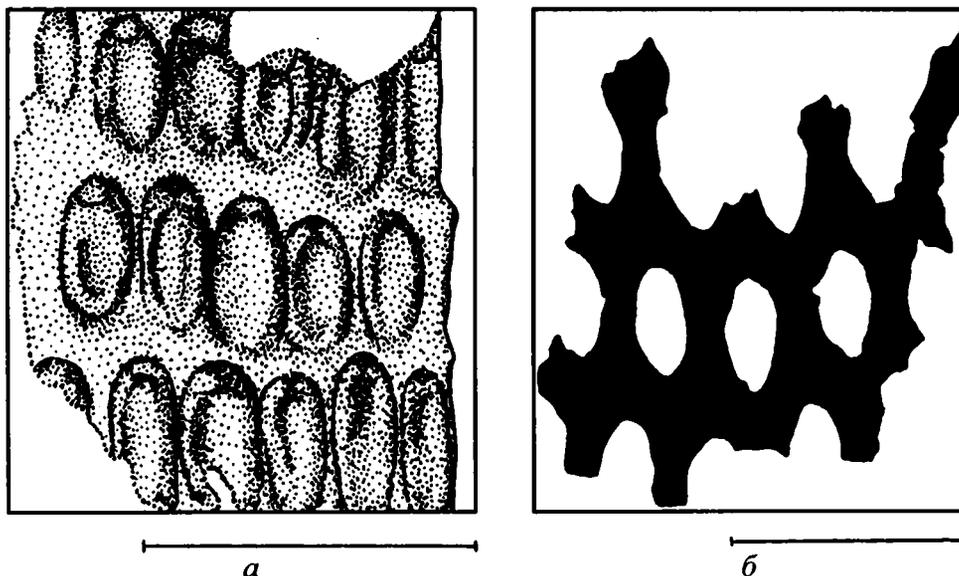
**Диагноз.** Оси шириной до 25 мм. Листовые подушки овальные, до 2,5 мм в длину и до 1,2 мм в ширину. Верхний край листовых подушек отчетливо выраженный, слегка отгибающийся книзу, на дистальном краю которого располагается ложный листовый рубец. Нижний край листовых подушек неотчетливый. Лигульная ямка трубкообразная, около 0,3 мм в длину. Кутикула эпидермы центральной части подушки под ложным листовым рубцом тонкая, с аномоцитными устьицами, замыкающие клетки которых имеют в длину порядка 0,06 мм и

ширину около 0,015 мм; по краям подушки располагаются клетки диаметром 0,03–0,04 мм с множественными сосочковидными папиллами на периклинальных стенках. Эпидерма межподушечного пространства покрыта толстой кутикулой и состоит из полигональных, удлинённых клеток со средними размерами 0,08 x 0,02 мм.

**Diagnosis.** Axes up to 25 mm in width. Leaf cushions oval in outlines, up to 2,5 mm in length and up to 1,2 mm in width. Their upper edge distinct, slightly curved downwards, with a false leaf scar at its distal margin. Lower edge of the leaf cushions indistinct. Ligular pit tubular, about 0,3 mm in length. Cuticle of the leaf cushion central part below the false leaf scar thin, with anomocytic stomata with guard-cells average size 0,06 mm in length and 0,015 mm in width. Along lateral margins of the leaf cushions the epidermal cells 0,03–0,04 mm in diameter, with multiple nipple-like papillae on their periclinal walls are disposed. The stem cuticle between leaf cushions thick and consists of polygonal, elongated cells of average size 0,08 x 0,02 mm.

**Описание.** Экземпляр, выбранный в качестве голотипа (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а), представлен фитолеймой фрагмента молодой ветви длиной 16 мм и шириной 6 мм, покрытой листовыми подушками. Последние расположены компактно, в отчетливо выраженных мутовках. Расстояние между соседними мутовками около 0,1 мм. Межподушечное пространство гладкое.

Листовые подушки вертикально вытянутого, овального очертания, длиной около 2 мм и шириной порядка 1 мм. Верхний край листовых подушек отчетливо выраженный, слегка отгибающийся книзу.



**Рис. 13.** *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

а – голотип № 4860/16, фитолейма оси с отделившимися листовыми пластинками; б – экз. № 4860/221, фрагмент кутикулы, снятой с фитолеймы оси; видны отверстия в кутикуле, образовавшиеся вследствие разрушения кутикулярного покрытия листовых подушек в процессе захоронения; “Грызлово”; длина линейки – 5 мм

На его приподнятом над поверхностью подушки крае располагается ложный листовый рубец, размеры и очертания которого несколько варьируют от подушки к подушке (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а).

Центральная часть подушек вогнутая, но с сохранившейся эпидермой. Исследование под СЭМ показало, что в этой части подушек сконцентрированы аномоцитные устьица, с поверхностными или слегка погруженными замыкающими клетками и вертикально ориентированными устьичными щелями (табл. 6, фиг. 2, 5, 6). Замыкающие клетки длиной до 0,06 мм и шириной порядка 0,015 мм. Клетки окружающего устьица эпидермиса полигонального очертания, удлинённые или более или менее изометричные, с изогнутыми центриклинальными стенками, диаметром 0,04–0,06 мм.

Скопление устьиц может указывать на разрастание под ними листовой аэренхимы, соответствующее подлистному парихнуму *Lepidodendron* и “подлистному пузырю” некоторых ангарских каменноугольных лепидофитов [Мейен, 1990].

Вокруг вогнутого центрального участка с устьицами, на приподнятых краях подушки наблюдается скопление клеток округлой, ромбической, бочонковидной, восьмиугольной формы, диаметром 0,03–0,04 мм (табл. 6, фиг. 2–4), несущих на периклиналиных стенках небольшие сосочковидные папиллы (от 3 до 9 на каждой клетке). Иногда эти клетки образуют небольшие сплошные участки или короткие ряды. В других случаях их окружают обычные эпидермальные клетки, подобные тем, которые окружают устьица.

Стеблевая кутикула между подушек сплошная, сложенная полигональными удлинёнными (реже более или менее изометричными) клетками с изогнутыми центриклинальными стенками. Размер этих клеток составляет порядка 0,08х0,02 мм (табл. 5, фиг. 5).

У голотипа удалось получить путем мацерации как более тонкую кутикулу листовых подушек, так и более толстую кутикулу побега. На ней в световом микроскопе видно описанное выше кутикулярно-эпидермальное строение (табл. 7, фиг. 3).

Остальные изученные экземпляры представлены отпечатками более крупных неветвящихся побегов длиной до 15 см и шириной до 2,5 см (табл. 5, фиг. 3, 4; табл. 6, фиг. 1). Размеры листовых подушек варьируют у различных экземпляров от 0,9х1,8 мм до 1,2х2,5 мм. Подушки в мутовках отстоят друг от друга на 0,1–1,5 мм. Расстояние между соседними мутовками может изменяться от 0,1 до 3 мм.

На некоторых из этих образцов сохранилась фитолейма (табл. 6, фиг. 1), при мацерации которой выделяются фрагменты толстой стеблевой кутикулы с многочисленными отверстиями на месте листовых подушек, кутикулярное покрытие которых не сохраняется (рис. 13, б). Изучение этих кутикул показывает, что они сложены вертикально

удлинёнными полигональными клетками, имеющими средние размеры 0,02х0,05 мм. На периклиналиных стенках некоторых из этих клеток наблюдаются единичные крупные папиллы.

Аналогичные стеблевые кутикулы, очевидно принадлежавшие крупным побегам тех же растений, были выделены при объемной мацерации углей бобриковского возраста. На некоторых из этих кутикул (табл. 7, фиг. 1, 2) с верхнего края отверстий на месте листовых подушек свешиваются кутикулярные трубки, выполнявшие лигульные ямки. Длина трубок до 0,3 мм, ширина до 0,06 мм.

Фрагменты этих трубок выделяются и при мацерации фитолеймы листовых подушек *Gryzlovia meyenii* (табл. 7, фиг. 4).

## Обсуждение

Судя по размерам осей и листовых подушек, *Wittbergia zaleskii* были небольшими древесными растениями с основным стволом, заканчивавшимся кроной из дихотомически ветвившихся боковых веток. Говорить об экологии этих форм трудно, поскольку изученные остатки происходят из аллохтонного захоронения аллювиального генезиса. Последнее может свидетельствовать о том, что виттбергии произрастали по берегам рек с достаточно активной динамикой. В осадках озерных водоемов северо-западного крыла Подмосковного бассейна они пока не известны.

Остатки *Gryzlovia meyenii* происходят из автотонных или гипавтотонных фитоориктоценозов в углях бобриковского возраста, где они встречаются наряду с остатками *Eskdalia olivieri*. При этом *G. meyenii* встречается значительно реже *E. olivieri*, что говорит об их подчиненном положении в антракофильных сообществах, где доминировали последние формы [Мосейчик, 2002б].

Экоморфология *G. meyenii* и *E. olivieri* во многом сходна, что, по-видимому, связано с адаптацией к жизни в близких по условиям болотных местобитаниях. Это были небольшие, по-видимому, травянистые растения со средним диаметром осей 2–3 см, простыми или редко ветвившимися (ветвящиеся оси *G. meyenii* не известны). Судя по небольшим размерам, примерно одинаковой величины и характеру расположения листовых подушек, отсутствию “зон роста” и сплошной толстой стеблевой кутикуле, вторичный рост отсутствовал. Оба растения имели мелкие листья, редко сохраняющиеся в ископаемом состоянии, глубоко погруженную лигулу и толстую стеблевую кутикулу без устьиц. Устьица *G. meyenii*, как и у *E. olivieri* [Wilson, 1931], концентрировались на листьях и листовых подушках. Перечисленные ксероморфные признаки являются характерными для болотных растений, живущих в условиях “физиологической сухости”, обусловленной сероводородным заражением субстрата (об этом свидетельствует обилие пирита в

углях), а также высокого содержания в нем гуминовых веществ, недостаточной обеспеченности минеральными солями и т.д.

Поскольку остатки *G. meyenii* обычно приурочены к подошве угольных пластов, можно предположить, что они, как и *E. olivieri*, были растениями ранних стадий болотной сукцессии на поймах палеорек. На более поздних стадиях им на смену приходили более крупные древесные формы, вроде *Lepidodendron spetsbergense* (см. выше, а также: [Мосейчик, 2002a]).

В углях тульского возраста остатки *G. meyenii* уже не встречаются, хотя сообщества с доминированием *E. olivieri* продолжали существовать. Вымирание этих форм может быть связано с их конкурентным вытеснением из болотных местообитаний более активным видом *E. olivieri*.

## Благодарности

Автор признателен М.В. Дуранте, И.А. Игнатьеву, О.П. Ярошенко (все – Геологический институт РАН, Москва) и Д.А. Игнатьеву (ФГУНПП “Аэрогеология”, Москва) за ценные советы и замечания по ее содержанию работы, а также Н.В. Горьковой, проводившей съемку на СЭМ. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект №03-05-64331).

## Литература

- Барбот де Марни Н.П.* Геологические исследования, произведенные в 1870 г. в Рязанской и некоторых других губерниях // Зап. Импер. СПб. минер. о-ва. 1872. 2 сер. Ч. 7. С. 175–203.
- Добров С.А., Константинович А.Э.* Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 44, восточная половина. М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. 106 с. (Тр. Моск. геол. треста; Вып. 20).
- Залесский М.Д.* Растительные остатки из нижнекаменноугольных отложений бассейна Мсты // Зап. Импер. СПб. минер. о-ва. 1905. 2 сер. Ч. 42, вып. 1/2. С. 315–342.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.* Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1938. 170 с. (Тр. ЦНИГРИ; Вып. 98).
- Игнатьев Д.А., Мосейчик Ю.В.* Особенности развития визейской флоры Подмосковского бассейна на фоне основных геологических событий // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 136–140.
- Крейзель Р.* Методы палеоботанического исследования: Руководство для изучения ископаемых растений и образованных ими горных пород. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 144 с.
- Кремь Г.О.У.* Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. 411 с.
- Криштофович А.Н.* Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Махлина М.Х., Жулитова В.Е.* О детальном расчленении тульского горизонта в страторегии // Изв. вузов. Геология и разведка. 1984. № 12. С. 3–11.
- Масленников В.П.* Закономерности изменения состава и строения угленосной толщи южного крыла Подмосковского бассейна: Автореф. дис... канд. геол.-минер. наук. М.: МГУ, 1981. 16 с.
- Мейен С.В.* Систематика, филогения и экология проптеридофитов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 84, № 4. С. 72–84.
- Мейен С.В.* Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге “Основы палеоботаники”. М.: Недра, 1987). М.: ВИНТИ, 1987а. 202 с. (Деп. в ВИНТИ 25.11.1987, № 8673-В-87).
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987б. 404 с.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. С. 76–124.
- Мейен С.В.* Систематика голосеменных и их филогения: ответ на комментарии Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 105–120.
- Мосейчик Ю.В.* Ранневизейская флора Подмосковского бассейна // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2001. С. 150–157.
- Мосейчик Ю.В.* Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковского бассейна // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002а. С. 133–136.
- Мосейчик Ю.В.* *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковского бассейна (морфология, экология, географическое и стратиграфическое распространение) // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002б. С. 193–217.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бышева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. М.: Наука, 1993. 222 с.
- Оливьери А.И.* Геогностическое обозрение Новгородской губернии с присовокуплением замечаний о разведке прикишинского бурого угля // Горн. журн. 1840. Ч. 2, кн. 6. С. 309–355.
- Орлова О.А.* Растительные остатки тульского возраста (ранний карбон) из коллекции С.А. Доброва в Геологическом музее им. В.И. Вернадского // Современные вопросы геологии. М.: Научный мир, 2002. С. 309–312.
- Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна / Т.Н. Бельская, Е.А. Иванова, Р.А. Ильховский, В.П. Масленников, М.Х. Махлина, Е.В. Михайлова, А.И. Осипова, Е.А. Рейтлингер, Е.М. Шик, С.М. Шик, В.С. Яблоков. М.: Наука, 1975. 176 с.

- Романовский Г.Д. Исследование нижнего яруса южной части Подмосковского каменноугольного образования // Горн. журн. 1854. Ч. 3, кн. 9. С. 305–351.
- Швецов М.С. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 58, северо-западная часть листа. Л.: ГОНТИ НКТП СССР, 1932. 184 с. (Тр. Всесоюз. геол.-развед. объедин. НКТП СССР; Вып. 83).
- Эйхвальд Э.И. Об ископаемых остатках животных и растений, заключенных в древнем красном песчанике и горном известняке, весьма развитых в Новгородской губернии // Горн. журн. 1841. Ч. 1, кн. 1. С. 27–53.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Ч. 1: Древний период. СПб.: Типография Я. Ионсона, 1854. 245 с.
- Экскурсия по Подмосковному каменноугольному бассейну // М.С. Швецов, В.С. Яблоков, Е.А. Иванова, А.Э. Ульмер. М.: ОНТИ НКТП СССР, 1937. 54 с.
- Яблоков В.С. История изучения каменноугольных отложений и углей Подмосковского бассейна (1722–1966 гг.). М.: Наука, 1967. 260 с.
- Andrews H.N., Murdy W.H. *Lepidophloios* and ontogeny in arborescent lycopods // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. P. 552–560.
- Auerbach J.B., Trautschold H.A. Ueber die Kohle von Central-Russland // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou. 1860. T. 13 (19). S. 3–58.
- Barbeaut de Marny N.P. Geognostische Bemerkungen auf einer im Gouvernement Tula // Verhandl. Russ. Mineralog. Gesellschaft. 1853. S. 376–406.
- Binney E.W. *Lepidostrobus* and some allied cones // E.W. Binney. Observations on the structure of fossil plants found in the Carboniferous strata. Pt. 2. L.: Palaeontographical Society, 1871. P. 33–62. (Palaeontographical Society Monograph; Vol. 28).
- Brack-Hanes S.D., Thomas B.A. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86, № 1/2. P. 125–133.
- Carruthers W. On an undescribed cone from the Carboniferous beds of Airdrie, Lanarkshire // Geol. Mag. 1865. № 2. P. 433–440.
- Chaloner W.G. On the Megaspores of four species of *Lepidostrobus* // Ann. Bot. 1953. № 17. P. 264–273.
- Chaloner W.G., Boureau E. Lycophyta // E. Boureau (ed.). Traité de paléobotanique. T. 2. Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1967. P. 436–845.
- Crookall R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain (Second section) // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontology. 1964. Vol. 4, pt. 3. P. 217–354.
- DiMichele W.A. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios* // Palaeontographica. Abt. B. 1979. Bd. 171, Lfg. 1–3. S. 57–77.
- DiMichele W.A., Phillips T.L. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1985. № 4. P. 1–26.
- Dybová-Jachowicz S., Jachowicz A., Karczewska J., Lachkar G., Loboziak S., Piérart P., Turnau E., Žoldani Z. Révision des mégaspores a gula du Carbonifère. Première partie. Warszawa: Wydawnictwa Geologiczne, 1982. 50 p. (Prace Inst. Geol.; 107).
- Eichwald E.I. Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodischen Gouvernement // Bull. Sci. Acad. Imp. Scien. St.-Petersb. 1840. T. 7, № 6/7. P. 78–91.
- Eichwald E.I. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Vol. 1. Périod ancienne. Stuttgart: Schweitzerbart, 1860. 1657 p.
- Hirmer M. Handbuch der Palaeobotanik. Bd. 1: Thallophyta–Bryophyta–Pteridophyta. Muenchen; Berlin: Verlag von R. Oldenbourg, 1927. 708 S.
- Hopping C.A. A note on the leaf cushions of a species of Palaeozoic arborescent lycopod ("*Sublepidophloios ventricosus*" sp. nov.) // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1956. Sec. B. Vol. 66. Pt. 1, № 1. P. 1–9.
- Jongmans W. Lycopodiales 2 // Fossilium Catalogus 2. Plantae 15. Berlin, 1929. 526 p.
- Kidston R. On the Relationship of *Ulodendron* Lindley and Hutton to *Lepidodendron* Sternberg; *Bothrodendron* Lindley and Hutton; *Sigillaria* Brongniart; and *Rhytidodendron* Boulay // Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 5. 1885. № 16. P. 123–139, 162–179, 239–260.
- Kraeusel R., Weyland H. Pflanzenreste aus dem Devon. XIV. *Gilboaphyton* und die ProtolépidoPHYTES // Senck. Leth. 1949. № 30. S. 129–152.
- Kvaček J., Straková M. Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. Prague, 1997. 201 p.
- Lejal A. Études des Lépidosigillariaceae du Djado (Sahara Oriental) // Palaeontographica. Abt. B. 1968. Bd. 121, Lfgs. 4–6. S. 142–158.
- Nathorst A.G. Zur palaeozoischen Flora der arktischen Zone // Zur fossilen Flora der Polarländer. Teil 1. Stockholm: Norstedt & Soner, 1894. 80 S.
- Nathorst A.G. Nachtraege zur palaeozoischen Flora Spitzbergens // Zur fossilen Flora der Polarländer. Teil 4. Stockholm: Norstedt & Soener, 1914. 116 S.
- Nemejc F. The *Lepidodendraceae* of the coaldistricts of Central Bohemia // Acta Musei Nationalis Pragae. 1947. Vol. 3, B, № 2. S. 45–87.
- Phillips T.L., DiMichele W.A. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopoids in Late Carboniferous swamp of Euramerica // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. № 79. P. 560–588.
- Scott D.H. Studies in Fossil Botany. 3 ed. Vol. 1: Pteridophyta. L.: A. & C. Black, Ltd., 1920. 434 p.
- Seward A.C. Fossil plants: A text-book for students of botany and geology. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1910. 624 p.
- Somers Y. Révision du genre *Lycopospora* Schopf, Wilson et Bentall // Microfossiles organiques du Paleozoique 5. Spores. Paris: Editions du CNRS, 1972. 110 p.
- Sterzel J.T. Die Karbon- und Rotliegendflora im Grossherzogtum Baden // Mitt. Grossherz. Bad. Geol. Landesanst. 1907. Bd. 5, Hft. 2. S. 347–892.
- Sterzel J.T. Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz // Abh. mathem.-phys. Klasse Koenigl. Saechsischen Gesell. Wiss. 1918. Bd. 35, № 5. S. 205–315.
- Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd. 1. Heft 4. Regensburg: Verlag von Christof Ernst Brenk's Wittwe, 1825. 48 S.
- Stur D.R.J. Beitrage zur Kenntniss der Flora der Vorwelt. Bd. 1: Die Culm-Flora. Heft 1: Die Culm-Flora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. Wien: Druck von J.C. Fischer & Comp., 1877. S. 107–472. (Kgl.-k. geol. Reichanst; Abh. 8).
- Thomas B.A. Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species // Palaeontology. 1970. № 13. S. 145–173.

- Wagner R.H., Diez J.B., Calvo-Murillo R. Verdina (Spain): life and death of Carboniferous forest community / 6<sup>th</sup> European Paleobotany-Palinology Conference. August 29 – September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. Athens: Gramma, 2002. P. 249–251.
- Walton J. Scottish Lower Carboniferous plants: the fossil hollow trees of Arran and their branches (*Lepidophloios wunchianus* Carruthers) // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1935. Vol. 58, pt. 2. P. 313–337.
- White D. A remarkable fossil tree trunk from the middle devonic of New-York State Museum // Bull. Geol. 1907. № 107 (17). P. 327–340.
- Wilson J. Some new facts about the structure of the cuticles in the Russian paper-coal and their bearing on the systematic position of some fossil Lycopodiales // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1931. Vol. 51. P. 104–114.
- Zalessky M.D. Ueber einen neuen Vertreter der Gattung *Archaeopteris* Dawson von dem Fluss Mda, einem Nebenfluss der Msta, aus der nordwestlichen Flanke des Moskauer Steinkohlenbeckens // N. J. Min. Geol. Palaeontol. Monatsh. 1944. Abt. B. Hft. 7/9. S. 177–240.
- Zalessky M.D. Das Karbon des Moskauer Beckens // N. J. Min. Geol. Palaeontol. Jahrg. 1948. Abt. B. S. 195–224.

Yulia V. Mosseichik

## Early Carboniferous lycopods of the Moscow coal Basin

New lycopsid taxa from Viséan deposits of the Moscow coal basin are for the first time described: *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. and dispersal strobili *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., probably belonged to the same plants; *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. and its fructifications *Flemingites russiensis* sp. nov.; *Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov. and *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov. Two other species previously unknown or only pointed out from the Moscow basin – *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst and *L. veltheimii* Sternberg – are also described. Ecology, growth form and geographical distribution of these plants are discussed.

### Объяснения к фототаблицам

#### Таблица 1

##### *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov.

- Фиг. 1. Отпечаток коры с листовыми подушками, голотип № 4865/24А (x1).
- Фиг. 2. То же, экз. № 4865/24С (x1).
- Фиг. 3. Слепок коры с листовыми подушками, экз. № 4865/24В (x1).
- Фиг. 4. Фрагмент декортицированной оси с сохранившимися очертаниями листовых подушек (форма сохранности типа *Aspidiaria*), экз. № 4865/24Е (x1,2).

##### *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov.

- Фиг. 5. Фрагмент средней части стробила, голотип № 4865/25 (x1,2).
- Фиг. 6. То же, поперечный скол; видны ось фруктификации (в центре) и отходящие от нее ножки спорофиллов (x3,8).
- Все остатки из местонахождения “Ушаково”.

#### Таблица 2

##### *Lepidodendron veltheimii* Sternberg

- Фиг. 1. Отпечаток поверхности коры с листовыми подушками, экз. № 4865/97 (x3); “Новопокровское”.

##### *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst

- Фиг. 2. Отпечаток поверхности коры с листовыми подушками, экз. № 4860/9А (x3); “Грызлово”.
- Фиг. 3. То же, экз. № 4860/4 (x3); “Грызлово”.

##### *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.

- Фиг. 4. Отпечаток коры облиственной оси с крупными листовыми подушками, экз. № II<sub>2</sub>-9/46 (x1); “Бычки”.
- Фиг. 5. То же, более молодая ветвь, экз. № II<sub>2</sub>-1/39-1 (x3); “Тула”.
- Фиг. 6. Отпечатки дисперсных листьев с сохранившимся основанием (листовой подушкой), экз. № II<sub>2</sub>-10/46-1 (сверху) и № II<sub>2</sub>-10/46-2 (снизу) (x3); “Бычки”.

### Таблица 3

#### *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.

**Фиг. 1.** Отпечаток облиственной оси с пятью последовательными равными дихотомиями (изотомиями), голотип № П<sub>2</sub>-14/46 (x1).

#### *Flemingites russiensis* sp. nov.

**Фиг. 2.** Фрагменты пяти дисперсных стробилов, экз. № П<sub>2</sub>-22/46-1, № П<sub>2</sub>-22/46-2, № П<sub>2</sub>-22/46-3, № П<sub>2</sub>-22/46-4, № П<sub>2</sub>-14/46-6 (x2,1).

**Фиг. 3.** Фрагмент нижней части стробила, сохранившегося в прикреплении к концу терминальной облиственной ветви *Lepidodendron shvetzovii*, голотип № П<sub>2</sub>-7/46-1 (x3).

**Фиг. 4.** Мегаспора типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska, извлеченная из остатков мегаспорофиллов экз. № П<sub>2</sub>-22/46-2 (x90).

**Фиг. 5.** Споровая масса из микроспор типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers, извлеченная из остатков микроспорангиев экз. № П<sub>2</sub>-22/46-3 (x900).

Все остатки из местонахождения "Бычки".

### Таблица 4

#### *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.

**Фиг. 1.** Отпечаток оси с "улодендроновым" рубцом, экз. № П<sub>2</sub>-1/39-2 (x1); "Тула".

#### *Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov.

**Фиг. 2.** Отпечаток коры с листовыми подушками, голотип № 343/122 (x2); "Витца".

**Фиг. 3.** Фрагмент изотомически ветвящейся декортицированной оси (форма сохранности типа *Knorria Sternberg*), экз. № 343/176 (x1); "Витца".

**Фиг. 4.** Декортицированная ось (форма сохранности типа *Bergeria Presl*), экз. № 343/182 (x1,2); "Витца".

### Таблица 5

#### *Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov.

**Фиг. 1.** Изотомически ветвящаяся декортицированная концевая ветвь, экз. № 343/129 (x2); "Витца".

#### *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

**Фиг. 2.** Фитолейма оси с мутовчато расположенными листовыми подушками, голотип № 4860/16 (x10); "Грызлово".

**Фиг. 3.** Отпечаток оси, экз. № 4860/192 (x1); "Грызлово".

**Фиг. 4.** То же (x 5).

**Фиг. 5.** Ложный листовый рубец под СЭМ; над рубцом видны изометричные клетки межподушечного пространства; голотип № 4860/16 (x140); "Грызлово".

### Таблица 6

#### *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

**Фиг. 1.** Фитолейма оси с сохранившейся стеблевой кутикулой, экз. № 4860/221 (x2).

**Фиг. 2.** Участок поверхности края листовой подушки ниже листового рубца под СЭМ; видны многочисленные устьица в центральной части подушки (справа) и окружающие их по краям подушки клетки с сосочковидными папиллами (слева), голотип № 4860/16 (x140).

**Фиг. 3.** Ряд клеток с папиллами под СЭМ, то же (x500).

**Фиг. 4.** Две клетки с частично разрушенными папиллами под СЭМ, то же (x1400).

**Фиг. 5.** Аномоцитные устьица под СЭМ; видна в целом продольная ориентировка устьичных щелей; то же (x350).

**Фиг. 6.** Два устьица под СЭМ; видны слегка погруженные бобовидного очертания замыкающие клетки; то же (x700).

Все остатки из местонахождения "Грызлово".

### Таблица 7

#### *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

**Фиг. 1.** Фрагмент кутикулы с прорывом на месте листовой подушки, экз. № 4860/55-5 (x30).

**Фиг. 2.** Верхняя часть того же прорыва в кутикуле; видна кутикулярная трубка, выполнявшая лигульную ямку, которая располагалась над листовой подушкой (x100).

**Фиг. 3.** Фрагмент кутикулы листовой подушки, несущей клетки с папиллами; дырки в периклинальных стенках клеток образовались на месте разрушенных папилл; голотип № 4860/16 (x200).

**Фиг. 4.** Дисперсная кутикулярная трубка, выполнявшая лигульную ямку; то же (x200).

Все остатки из местонахождения "Грызлово".

Таблица 1

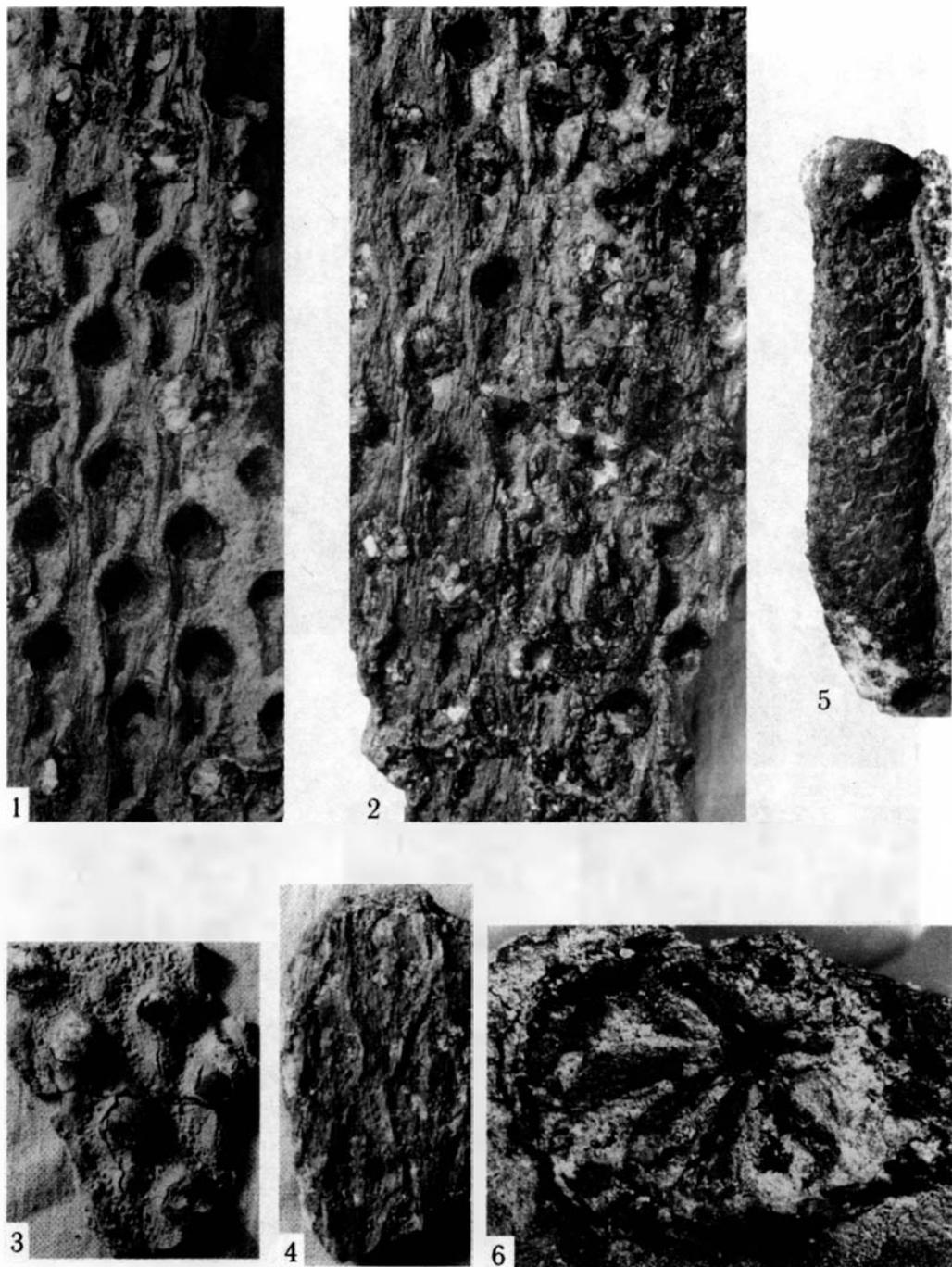


Таблица 2

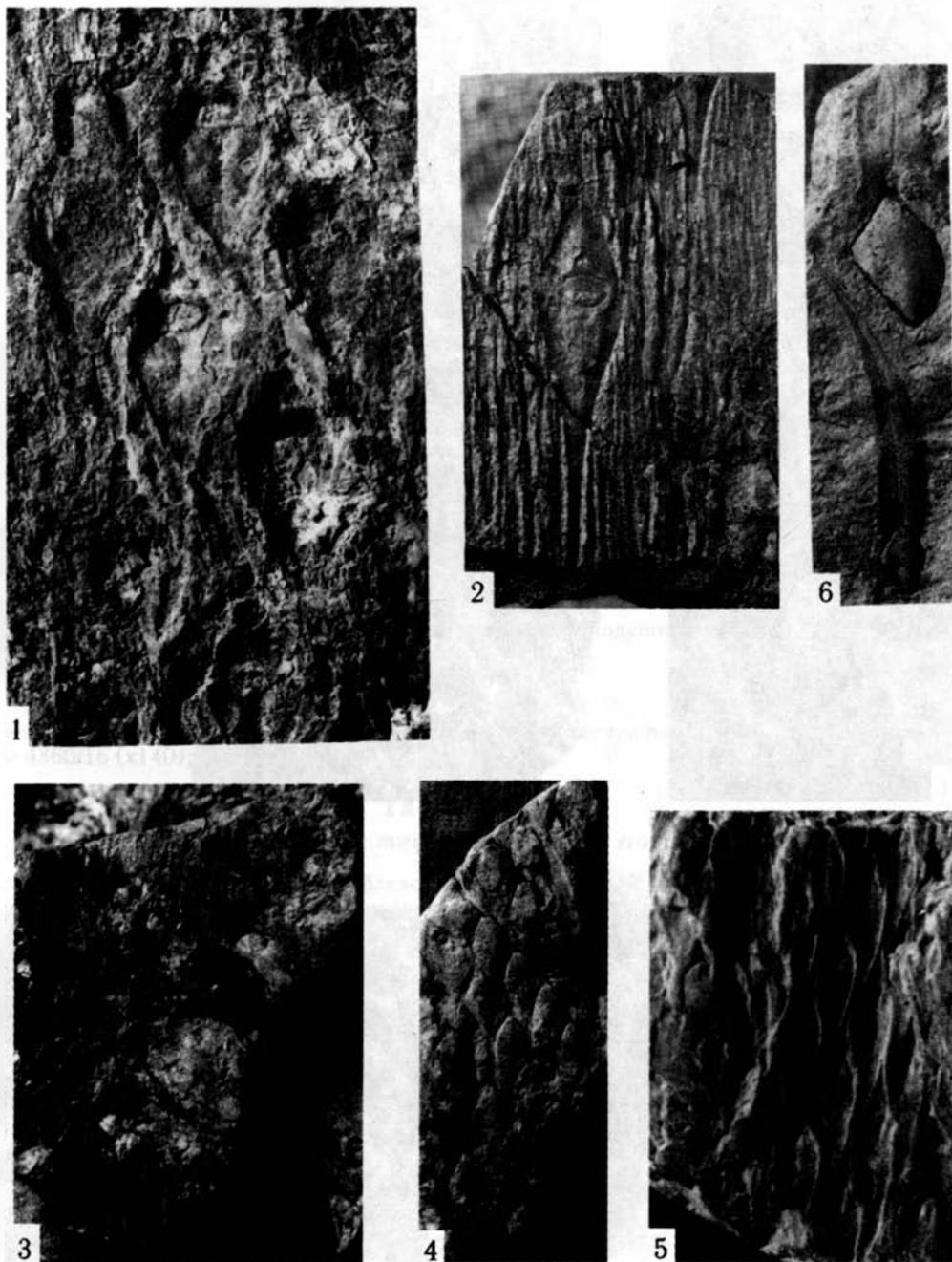


Таблица 3

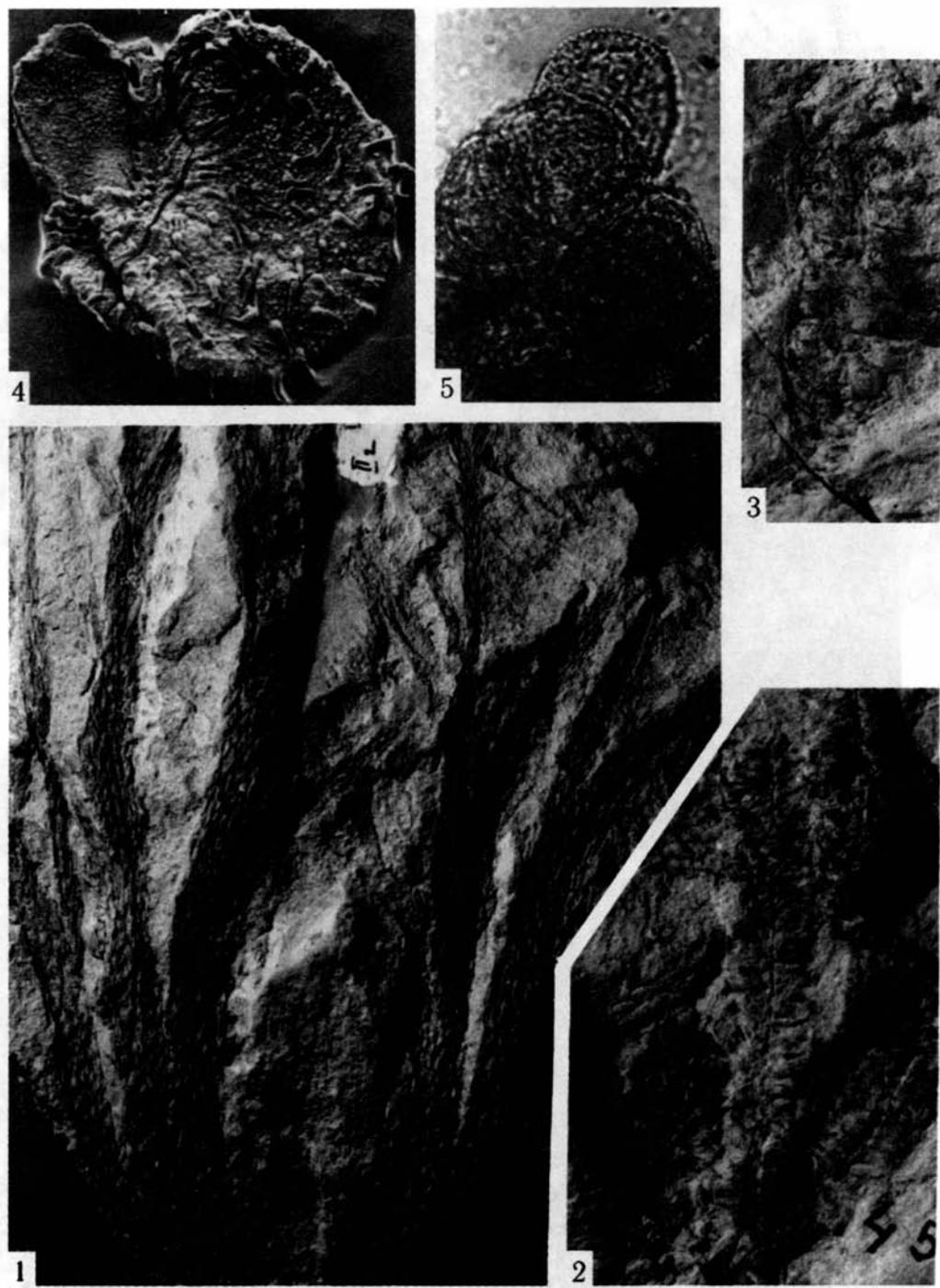


Таблица 4



Таблица 5

