

Ю.В. Мосейчик¹, Д.А. Игнатъев², И.А. Игнатъев¹

¹Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., д. 7, Геологический институт РАН,
лаборатория палеофлористики

²Россия, 117873, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 23а, ФГУНПП “Аэрогеология”

О природе растительности “стигмариевых” известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна

Даются обзор и анализ гипотез о природе растительности, давшей начало горизонтам инситных ризофоров типа *Stigmaria Brongniart*, которые нередко встречаются в известняках нижнего карбона Подмосковского бассейна (так называемые “стигмариевые” известняки). По всей видимости, материнская растительность этих горизонтов, состоявшая из одного или немногих видов древесных плауновидных типа *Lepidodendron Sternberg*, формировалась путем пионерного заселения прибрежных участков морского дна, обнажавшихся во время регрессивных фаз эвстатических колебаний моря.

Введение

В известняках нижнего карбона Подмосковского бассейна нередко находят горизонты с остатками инситных ризофоров рода *Stigmaria*, принадлежавших древесным плауновидным. Эти известняки получили название “стигмариевых”.

По-видимому, самые ранние упоминания о них можно найти в работах создателя первой стратиграфической схемы русского карбона – Г.П. Гельмерсена [1841]. Проводя геологические изыскания в центральных районах России, он обнаружил в устье р.Комолы, на левом берегу р.Оки известковые пласты “нижнего яруса горного известняка” с “...множеством стволов и отпечатков *Stigmaria ficoides*”. По словам Гельмерсена, “здесь не видно пластов угля, обстоятельство замечательное и доказывающее, что растения сего периода не всегда превращались в угольное вещество” (там же, с. 183).

Позднее другой известный исследователь подмосковского карбона, – Г.Д. Романовский [1854], также отметил присутствие стигмарий “иногда в огромных размерах” в каменноугольных известняках южной части Подмосковского бассейна. Анализируя стратиграфическое распространение стигмарий, Романовский пришел к выводу о том, что

“*Stigmaria ficoides* не может определять отдельного члена в нижнем горном известняке, потому что встречается редко, кроме того, отпечатки ее сопутствуются раковинами то из верхнего отделения известняка, то из нижнего” (там же, с. 306).

Позднее еще один основоположник геологии Подмосковского бассейна – А.О. Струве [Struve, 1886], составляя геологическую карту Европейской России, все же попытался использовать “стигмариевые” известняки для стратиграфических корреляций. Несмотря на указания предыдущих исследователей о том, что стигмарию встречают во всем “нижнем горном известняке”, он выделил в его нижнем ярусе в качестве нижнего горизонта “стигмариевые слои”. Благодаря авторитету Струве, предложенная им стратиграфическая схема подмосковского карбона долгое время использовалась геологами, порождая неверные заключения о возрасте отложений. Только в 1911 г. К.И. Лисицын вскрыл ошибку Струве и “стигмариевые” известняки утратили прежнее стратиграфическое значение.

“Мангровая” гипотеза М.С. Швецова. В 20-х годах прошедшего столетия “стигмариевые” известняки привлекли внимание основоположника современного стратиграфического деления русского нижнего карбона М.С. Швецова [1922, 1932,

1938], который подробно изучил их на южном крыле Подмосквовного бассейна. Швецов установил, что они приурочены к отложениям алексинского и михайловского горизонтов визейского яруса, а также нанес на карту их распространение для каждого из указанных стратонтов².

Швецов справедливо полагал, что захоронения стигмарий являются автохтонными, заметив, что в подавляющем большинстве случаев аппендиксы отходят от ответвлений ризофоров под прямым углом, а это возможно только при захоронении в прижизненном положении. Он описал ряд своих наблюдений, при которых аппендиксы огибали или стелились по поверхности остатков коралловых построек и раковин, а иногда и проникали внутрь последних, что также свидетельствовало о росте стигмарий в мягком известковом илу [Швецов, 1922, с. 230].

Швецов впервые установил, что верхняя поверхность "стигмариновых" слоев несет следы осушения и может быть сильно эродирована. Иногда на эту поверхность налегает тонкий углисто-сажистый прослой. Подобные явления, по его мнению, можно видеть "...в современных морях в тропическом климате, например, на известняковых побережьях Флориды, Багамских островов" (Швецов, 1938, с. 77). В визейских отложениях Подмосквовного бассейна такие осушения фиксируются неоднократно. По представлениям Швецова (там же, с. 98), "страна была так уплощена, разницы в высотах так ничтожны, глубина моря так незначительна, что ничтожного понижения уровня воды бывало достаточно для осушения обширных пространств. ...Несколько раз неглубокое море сменялось почти континентальными условиями, дававшими возможность развиваться стигмариновой флоре, снова исчезающей с углублением дна".

Опираясь на результаты картирования "стигмариновых" известняков, Швецов пришел к выводу о том, что они распространены широкой полосой среди морских осадков. В прибрежной части моря, непосредственно примыкавшей к древней суше, накапливались терригенно-карбонатные отложения. В открытом море за полосой "стигмариновых" известняков происходило формирование чисто морских, известковых осадков. Швецов предположил, что полоса "стигмариновых" известняков представляла собой покрытые пышной растительностью удаленные от суши отмели, которые препятствовали выносу терригенного материала в открытое море. При этом он допускал, что сами растения могли стоять в морской воде.

Наконец, в 1932 г. М.С. Швецов впервые выдвинул предположение, что растительность, произрастающая на этих удаленных от суши отмелях,

могла быть сходной с современными манграми. По его мнению, обогащенные органическим веществом "черные известняки", иногда располагающиеся в верхних частях стигмариновых горизонтов, можно сравнить с черным илом (см. ниже), в который погружены корни современных мангр.

* * *

"Мангровая" гипотеза Швецова получила признание со стороны нескольких авторитетных палеонтологов.

В 1969 г. вышел в свет "Атлас литолого-палеогеографических карт СССР", в котором были помещены подробные (с указанием фациальных типов осадков) карты для алексинского, михайловского и веневского горизонтов нижнего карбона, составленные А.И. Осиповой и Т.Н. Бельской. На них была показана, в том числе, "растительность мангрового типа", протягивавшаяся полосой вдоль края вторгшегося на территорию Подмосквовного бассейна морского языка, а также распространенная отдельными мелкими "пятнами" среди известняков, формировавшихся на большем удалении от береговой линии.

Таким образом, предположение М.С. Швецова [1938] о существовании полосы удаленных от морского берега отмелей, покрытых зарослями деревьев, которые дали начало стигмариновым горизонтам в известняках, не получило подтверждения, хотя сама "мангровая" гипотеза была принята на более обширном фактическом основании.

Примерно в это же время идею о существовании мангровых зарослей в визейское время в Подмосквовном бассейне поддержал крупнейший отечественный палеоботаник палеозоя С.В. Мейен, который неоднократно обращался к ней в своих работах, в том числе, научно-популярных [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1981, 2001]. По его представлениям, в подмосквовном карбоне "особенно широко распространены в прибрежных фациях стигмариновые почвы, свидетельствующие о былом существовании здесь мангровых зарослей" [Вахрамеев и др., 1970, с. 67]. При этом "...стигмарии особенно характерны для плауновидных, населявших приливно-отливную зону морских побережий. Эта зона сейчас занята в тропических странах мангровыми зарослями" [Мейен, 1981, с. 38].

Мейен рассматривал ризофоры типа *Stigmara* в качестве фитоиндикатора тропического палеоклимата и одного из важных палеогеоботанических признаков экваториальной Еврамерийской палеофлористической области позднего палеозоя (рис. 1).

Благодаря авторитету Мейена, растительность стигмариновых известняков визе Подмосквовного бассейна стала считаться древнейшим сообществом мангрового типа в истории Земли.

В 1970 г., во время научной командировки в Индию, Мейен специально обследовал с целью сравнения с палеозойскими растительными сообществом

² Сейчас установлено, что первые "стигмариновые" известняки появляются в верхах тульского и встречаются вплоть до веневского горизонта.



Рис. 1. Распространение ризофоров типа *Stigmaria* в основных фитохориях визейского века на территории Евразии (местонахождения показаны точками)

Е – Еврамерийская область, А – Ангарская область, К – Казахстанская провинция (по: [Мейен, 1981], с изменениями)

ществами мангровые заросли в дельте Ганга. Он обратил внимание на следующие их особенности³:

“1. Очень небольшое количество таксонов растений. По всей дельте Ганга в манграх не более 15 видов. Но в большом количестве встречается 6–8 видов. Остальные редко.

2. Несмотря на то, что роды (представленные преимущественно одним видом) относятся к разным семействам, облик целой группы их удивительно сходен. На первый взгляд все они на одно лицо. Это явно – влияние условий, но оно имело результатом крайнее упрощение морфологии листьев.

3. Сами деревья даже нельзя назвать деревьями. Это кустарники меньше человеческого роста – по пояс, по грудь, редко в рост человека. Больших деревьев вовсе нет.

4. Самые низкие места занимает трава *Oryza coarctata*. У нее жесткие листья с пильчатым краем.

5. Корни очень сильно развиты, иногда на половину высоты всего растения. Горизонтальные корни очень длинные. Вниз идут от них корни, вверх – пневматофоры.

6. Встречаются в большом количестве конкрециеподобные выбросы из нор каких-то животных (крабов?). В ископаемом состоянии их бы описали как конкреции.

7. Все растения явно суккулентные (кроме, может быть, пальмы). Есть колючие – *Acanthus*. Как пустынные растения.

8. Пальма *Phoenix maritima* с диморфными листьями.

³ Цитируется по дневниковым записям, хранящимся в научном архиве С.В. Мейена.

9. Углеобразования явно нет, хотя осадок очень обогащен органикой.

...

11. Видел ассоциацию: опавшие листья – живая трава – морские раковины. ...”.

По мнению Мейена (там же), увиденное им в дельте Ганга было бы “интересно сравнить с ситуацией в Подмоскowie⁴, где стигмарии довольно крупные, а стволы – не крупнее. Может быть каменноугольные и мезозойские лепидофиты и другие жители мангров были такой же мелочью?” [ср.: Игнатъев, Мосейчик, 2002].

Гипотеза “перемещения лесной полосы” Р.Ф. Геккера. В 1980 г. основатель отечественной палеоэкологии Р.Ф. Геккер опубликовал результаты своих исследований “стигмариевых” известняков северо-западного крыла Подмоскownого бассейна⁵. Он подробно изучил многочисленные захоронения и пришел к выводу, что остатки стигмарий здесь в большинстве своем автохтонные и приурочены к береговой линии древней суши.

Геккер обратил внимание на то, что в расположении стигмарий нет ярусности (последовательных генераций ризофоров), в слоях с ними полностью отсутствуют пни деревьев (представлены только погруженные в осадок боковые ответвления ризофоров), причем стигмарии и их аппендиксы нередко пронизывают слой известняка почти на всю его толщину. Эти и другие наблюдения позволили ему прийти к выводу, что “...корневые образования деревьев

⁴ Имеется в виду Подмоскownый бассейн.

⁵ М.С. Швецов считал стигмарии в известняках западного крыла Подмоскownого бассейна аллохтонными и не рассматривал в своих исследованиях.

проникали в известково-илистый слой после его отложения на всю мощность” [Геккер, 1980, с. 65].

По представлениям Геккера (там же, с. 60–63), “лесами были окаймлены низкие болотистые морские берега. Лесная полоса перемещалась в зависимости от наступания и отступления моря. В периоды трансгрессий вместе с надвигавшейся в глубь суши береговой линией леса отступали и, наоборот, они наступали на недавнее дно моря при его обмелении и уходе в периоды регрессий. В регрессивные моменты леса завладевали морскими участками в последние моменты отложения на них карбонатных или других осадков или же непосредственно после их отложения. Уходившее море не успевало разрушить корневые образования деревьев. Поэтому они хорошо сохранились на месте их произрастания, и большинство остатков автохтонных стигмарий приурочено к верхней части (более мощных) известняковых пачек. В то же время, в трансгрессивные фазы леса могли появляться на морских осадках только в тех случаях, когда наступание моря временно прекращалось или сопровождалось непродолжительным отступанием. В случае непрерывного наступания моря на сушу леса на морских осадках расти не могли: они могли только отступать вместе с берегом. По этой причине так редки находки стигмарий в основании известковых пачек”.

* * *

Авторами [Игнатъев, Мосейчик, 2002; Мосейчик, 2003; Мосейчик и др., 2002] была высказана мысль о том, что растительность “стигмариновых” известняков не может рассматриваться как близкий аналог современных мангр (ср. ниже). Предполагалось, что она представляет собой особый тип галофитной растительности с доминированием древесных плауновидных типа *Lepidodendron*, начавший формироваться в позднеульское время на берегах палеорек в связи с началом морской ингрессии. Окончательно этот тип сложился в алексинское время на береговой полосе морского языка, вторгшегося на территорию Подмосковского бассейна.

* * *

Целью настоящей статьи является анализ вопроса о природе растительности “стигмариновых” известняков, в частности, о ее аналогии с современными манграми.

Критерии распознавания древних мангр и “мангровая гипотеза” М.С. Швецова

Современная палеоботаника и историческая география растений показывают, что типы растительных сообществ и их таксоны (синтаксоны), подобно таксонам организмов, по-видимому, явля-

ются неповторимыми – формирующимися лишь однажды, хотя, возможно, и политопно. Они эволюционируют, причем эта эволюция часто имеет “сетчатый характер” [Миркин, 1985; Миркин и др., 2001; Уиттекер, 1980; и др.]. В то же время, среди растительных сообществ широко развиты параллелизмы, обусловленные взаимозаменяемостью видов и повторением в разных условиях определенных индикаторных групп видов [Миркин, Наумова, 1998]. При этом фитоценозы образуют “гомологические ряды” параллельной изменчивости [Соломеш, 1995].

С этой точки зрения, понятие “мангры” (или мангровы) приложимо лишь к современным мангровым зарослям и их ископаемым остаткам. На это указывал еще в 70-х годах прошедшего столетия Т.М.Гаррис, писавший, что слово мангры “должно пониматься во вполне определенном, ограниченном значении, а в палеоботанике главным образом применяться к ископаемым *Rhizophora*” [Гаррис, 2002, с. 56]⁶.

Наиболее последовательно этот подход был реализован французскими исследователями Ж.-К. Плазия, Ж.-К. Кенигером и Ф. Бальцером, которые попытались проследить историю развития современных мангр [Plaziat, Koeniguer, 1982; Plaziat et al., 1983]. При этом они опирались на совокупность критериев, как палеонтологических (нахождение ископаемых плодов, листьев, древесин и пыльцы современных мангровых родов и семейств растений, остатков характерных для мангр моллюсков и др.), так и палеопедологических (связанных с мангровыми почвами).

Всякое иное употребление понятия “мангры” является аналогией. Последняя, чтобы иметь научное значение и способствовать пониманию природы древней растительности, должна относиться к важным признакам, определяющим структурно-функциональное своеобразие современных мангр. Эти признаки касаются, прежде всего, экологии мангровых растений. Как отмечает П. Ричардс [1961], слово мангры применяется, прежде всего, для обозначения экологической группы видов, обитающих в приливно-отливной полосе. Это вечнозеленые деревья и кустарники из нескольких не являющихся близкородственными семейств, тяготеющие в своем распространении к одинаковым ме-

⁶ Разнообразие современных мангр начало формироваться, по-видимому, с раннего эоцена. По данным Я. Муллера [Muller, 1964], древнейшая пыльца мангровых родов *Nyssa* и *Brownlowia* найдена в нижнеэоценовых отложениях о-ва Борнео (ныне – о. Калимантан). Пыльца *Rhizophora* появляется лишь с раннего олигоцена. Р. Лаханпал [Lakhanpal, 1974] описал пыльцу *Rhizophora*, *Sonneratia* и *Nyssa* из эоценовых отложений Индии. В среднем эоцене Австралии Д. Черчилл [Churchill, 1973] обнаружил пыльцу *Nyssa*, *Avicennia*, растений типа *Rhizophora* и, возможно, *Sonneratia*. Подробнее об историческом развитии современных мангр см.: [Ахметьев, 1990; Plaziat, Koeniguer, 1982; Plaziat et al., 1983].

стообитаниям и имеющие сходный облик (сходные морфофизиологические адаптации – наличие пневматофоров, вивипария и др.). По оценке Ричардса (там же, с. 324), “мангрова является, может быть, наиболее замечательным примером растений с эфармонической конвергенцией, или сходством между неродственными видами, произрастающими в одинаковых условиях среды”.

Современным манграм посвящено большое число обзорно-аналитических работ [Бородин и др., 1982; Вальтер, 1968; Герлах, 1988; Одум, 1975; Растительный мир..., 1982; Ричардс, 1961; Lugo, Snedaker, 1974; Plaziat et al., 1983; Snedaker, 1978; и др.]. Опираясь на них, можно сформулировать совокупность критериев, которым должна удовлетворять древняя растительность, чтобы ее аналогия с нынешними манграми была достаточно полной и содержательной. К числу таких критериев относятся:

1) произрастание в тропическом и субтропическом климате (современные мангры не переносят заморозков)⁷;

2) в стабильных (в историческом и геологическом масштабе времени) условиях растущего намытого, отмелого морского берега, защищенного барями, коралловыми рифами, прибрежными островами и т.п., снижающими ударное воздействие морских волн (на всех открытых морских берегах с сильным прибоем мангры не поселяются [Вальтер, 1968; Каплин и др., 1991];

3) в условиях периодического затопления морем, прежде всего, приливами, влияющими на формирование характерной, более или менее параллельной береговой линии горизонтальной поясоности мангр с доминированием в каждом поясе одного или немногих видов растений (рис. 2);

4) в стрессовых условиях избыточного засоления и сероводородного заражения грунта, связанных с формированием характерных сульфидных почв и торфов;

5) по уровню организации (высшие птеридофиты, голосеменные или покрытосеменные), жизнен-

ной форме и адаптивным приспособлениям (дыхательные корни, суккулентные листья с развитой водоносной тканью, приспособления для солевыведения и соленакопления, вивипария и др.) ископаемые растения должны приближаться к тем, которые образуют современные мангры;

6) низкое видовое разнообразие, связанное с произрастанием в указанных стрессовых условиях.

Растительность “стигмариевых” известняков отвечает лишь некоторым из этих критериев, ни один из которых, при этом, не специфичен для мангр.

Прежде всего, это произрастание на плоском морском берегу в условиях сезонно-влажного тропического климата, на что указывают геологические данные [Игнатъев, Мосейчик, 2002; Нижний карбон..., 1993; Осипова, Бельская, 1965, 1967; Швецов, 1938; и др.], палеогеографические и палинастические реконструкции [Атлас..., 1969; Городницкий и др., 1978; Rowley et al., 1985; Scotese, 1986; и др.], результаты компьютерного моделирования палеоклиматов [Otto-Bliesner et al., 1984] и палеонтологические данные [Геккер, 1980; Мосейчик, 2001, 2002; Hecker, Osipova, 1970; Falcon-Lang, 1999; Kelly et al., 1990; Lemoigne, 1988; Raymond et al., 1990; Ziegler et al., 1981; и др.].

Невысокое видовое разнообразие растительности “стигмариевых” известняков, подтверждаемое близким морфологическим сходством остатков стигмариевых ризофоров в пределах одного горизонта, характерно не только для современных мангр, но и для других типов тропических приморских сообществ. В качестве примера можно привести редколесья с доминированием *Malaleuca leucadendra*, произрастающие в Юго-Восточной Азии на территориях, хотя и вышедших из-под непосредственного воздействия приливной полосы, но, в то же время, испытывающих сильное влияние связанных с морем засоленных грунтовых вод [Чертов, 1985].

В отличие от современных мангр, растительность “стигмариевых” известняков формировалась в нестабильных (в геологическом масштабе времени) условиях пульсирующей морской трансгрессии [Нижний карбон..., 1993; Швецов, 1938]. В силу мелководности эпиконтинентального морского бас-

⁷ Некоторые современные мангры выходят за пределы субтропиков, произрастая на островах с мягким океаническим климатом. На севере мангры доходят до 32° с.ш. (Бермудские о-ва), а на юге – даже до 44° ю.ш. (о-в Чатам). В то же время, эти внутритропические сообщества неспособны переносить холодных зим, засоления и длительного затопления [Вальтер, 1968]. В одинаковых климатических условиях разнообразие мангр определяется механическим составом почвы, приливным режимом и соленостью вод. Например, в Малайзии различные сочетания этих факторов обуславливают существование до девяти типов мангровых лесов [Чертов, 1985].



Рис. 2. Горизонтальная зональность растительности в прибрежных

сейна, заметных приливов и отливов, а также ударного воздействия волн на береговую растительность, вероятно, не было. Как отмечал еще М.С. Швецов [1938], рельеф морского дна был лишен значительных превышений, и потому даже незначительные эвстатические колебания могли приводить к временному осушению достаточно обширных участков по побережью материка и островной суши, на которых и поселялась растительность “стигмариевых” известняков.

Характерной чертой мангровых биоценозов являются гидроморфные иловатые, засоленные глеевые суглинистые почвы (Thionic Fluvisols, по классификации ФАО) [Глазовская, 1973; Лобова, Хабаров, 1983; Фридланд, 1964; Чертов, 1985; и др.]. В.М. Фридланд [1964, с. 181] определяет их как “переходное образование от морского дна к почве”. Описанный им почвенный профиль под зарослями *Rhizophora* на побережье Северного Вьетнама демонстрирует “типичную картину прибрежных устьевых отложений с резкой сменой механического состава, с прослоями береговой ракушки. Избыточное увлажнение и органическое вещество вместе обуславливают развитие процессов оглеения” (там же, с. 182). Результатом ежедневного затопления морскими водами является сульфатно-хлоридно-натриевое засоление почвы, причем сульфатный ион удерживается ею более прочно, чем ион хлора.

Как субстрат для поселения растений мангровые почвы нередко являются зыбкими. Уже поблизости от поверхности почвы кислород отсутствует и скапливается ядовитый сероводород. В этих условиях длинные стержневые корни оказываются непригодными и мангровые растения развивают обнажающиеся при отливах неглубоко погруженные ходульные корни (*Rhizophora*) или плоские поверхностные (*Bruguiera*, *Sonneratia* и др.) корневые системы, исполняющие, в том числе, и дыхательную функцию (рис. 3). В местах периодического отложения намывного ила рост корней идет параллельно с его накоплением [Герлах, 1988].

В анаэробных или редуцентных условиях образуются мангровый торф или органическая “грязь” (так называемые “воночие черные илы”, англ. “mucks”), содержащие менее 10 % кластических

примесей. Основными источниками органического вещества являются листовая опад⁸, древесина стволов и крупных ветвей, а также отмирание корневых систем под поверхностью субстрата. В аэробном верхнем слое почвы эта мортмасса быстро разлагается за счет окисления и деятельности микроорганизмов, реминерализуется и поступает во внутренний биологический круговорот веществ. Напротив, в более глубоких, анаэробных почвенных слоях активного разложения не происходит. Отмершие корни не отделяются от стволов, а разрушению подвергаются только их менее стойкие поверхностные ткани. Реминерализация отмершей органики и включение ее продуктов в биологический круговорот также имеют место, но в гораздо меньшем объеме. Главное отличие мангровых торфов от “грязи” состоит, прежде всего, в степени разложённости корневых остатков. В “черных воночьих илах” это разложение идет значительно дальше, до полной бесструктурности корневых остатков [Snedaker, 1978].

Как отмечает В.М. Фридланд [1964, с. 181], большую роль в формировании мангровых почв играют крабы и креветки, “в огромных количествах живущие в полосе мангров. ... Крабы роют норки, вынося на поверхность почву с глубины 10–30 см и обогащая органическим веществом более глубокие горизонты. В отдельных массивах мангровых солончаков насчитывалось до 100–120 норок крабов на один квадратный метр”. Вообще, мангры являются местообитанием многочисленных животных, в том числе, рыб (подробнее см.: [Герлах, 1988]).

Подобные почвы, торфа и грязевые образования в известняках с горизонтами *Stigmara* не отмечены. Описанные М.С. Швецовым [1922, с. 229] обогащенные органикой “черные известняки” с корнями растений встречаются редко и едва ли могут быть отождествлены с мангровыми “черными илами”. Мы не можем подтвердить наблюдение Швецова о том, что обычно в стигмариевых слоях “корешки стигмарий (там, где они имеются) бывают погружены в плотный чисто-черный известняк тончайшей структуры с раковистым изломом” (там же). В большинстве случаев стигмариевые горизонты находятся в белых известняках, нередко разрушенных по поверхности и со следами развития карстовых процессов



манграх Восточной Африки (по: [Герлах, 1988], с изменениями)

⁸ Под листовым опадом понимается органическое вещество опадающих частей деревьев и кустарников (листья, цветки, плоды, семена, чешуи, мелкие веточки и др.), за исключением древесины отмерших стволов и крупных ветвей [Родин, Базилиевич, 1965].

(сильного разрушения и карстования может и не наблюдаться). Более того, изображенные Швецовым (там же, рис. 2; воспроизведено на рис. 4 в настоящей работе) корневые остатки в “черных известняках”, представляют собой моноподиально ветвящиеся стержневые образования, уходящие вертикально вниз, что не характерно для корней мангровых растений⁹. То же следует отметить и для описанных Р.Ф. Геккером [1980] горизонтов с вертикально или косо ориентированными инситными *Stigmara* (рис. 5). Предположение Геккера (там же, с. 63) о том, что “возможно ... вертикальные и косые стигмарии слоя “а₄”¹⁰ образовывали над его поверхностью колена¹¹ и дальше тянулись в горизонтальном направлении”, не подтверждено фактическим материалом: остатки стигмарий с характерными колечатыми изгибами не известны.

Сингенетичные ризофорам остатки морской и наземной фауны в стигмариевых горизонтах также не наблюдаются.

Судя по имеющимся данным, относящимся, правда, к весьма фрагментарным участкам стигмариевых горизонтов, взаимное расположение ризофоров не указывает на существование какой-либо горизонтальной поясности в размещении растений. В плане ризофоры располагаются беспорядочно, местами налегая друг на друга и образуя местами достаточно густую сеть, промежутки которой пронизаны аппендиксами. Сами ризофоры прямые или изогнутые. Длина отдельных их фрагментов может достигать 3 м и более (рис. 6).

Стигмарии и их аппендиксы, содержащие аэренхиму с воздухоносными полостями, по-видимому,

⁹ Изучение описанных М.С. Швецовым сохранившихся выходов “черных известняков” в окрестностях г. Алексина (Московская область) показало, что образования, принятые им за корневые остатки, очевидно, не имеют отношения к стигмариям. Скорее всего, они представляют собой следы жизнедеятельности неизвестных роющих животных. В то же время, поверхность белого известняка, подстилающего “черный”, изъедена карстовыми рытвинами и мелкими полостями (так называемый кавернозный известняк), заполненными обогащенной органикой темной известковой массой, давшей начало “черному известняку”. По всей видимости, наличие “черных известняков” указывает на то, что стигмариевая отмель существовала достаточно продолжительное время. В случаях заполнения этими известняками каверн в подстилающих морских осадках их можно интерпретировать как вполне “континентальные” отложения, синхронные самому стигмариевому горизонту. Вероятно, это перемещенный карбонатный материал, поскольку другого в тех условиях не было. Раковистый излом у описанных М.С. Швецовым [1922] “черных известняков”, по-видимому, обусловлен вторичными процессами.

¹⁰ Речь идет стигмариевом горизонте в известняке “а₄”, обнажающемся в разрезах по р. Мста и ее притоку – р. Каменка.

¹¹ Наличие таких “колен” могло бы рассматриваться как конвергентное сходство с “коленчатыми” корнями некоторых современных мангровых растений.

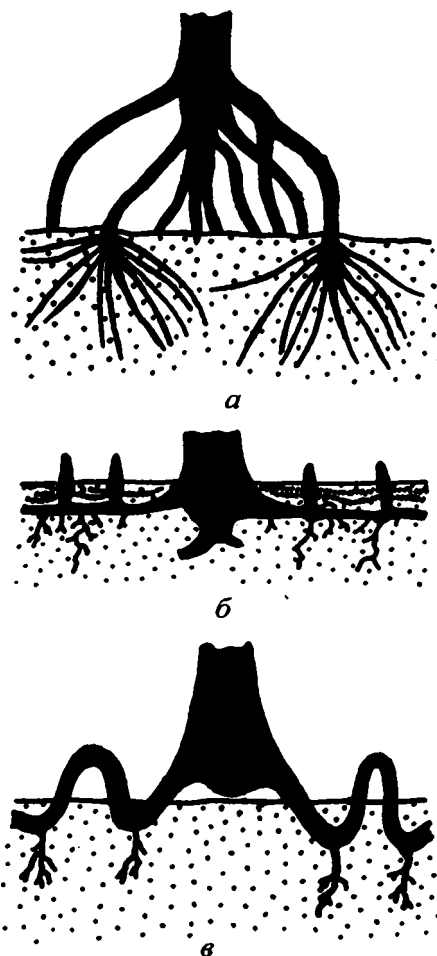


Рис. 3. Характерные типы корневых систем некоторых мангровых деревьев

а – ходульные корни *Rhizophora*; б – наземные дыхательные корни *Sonneratia*; в – колеччатые корни *Bruguiera*, также исполняющие дыхательную функцию (по: [Герлах, 1988], с изменениями)

выполняли дыхательные функции, однако подобные адаптации широко распространены не только у мангровых, но и у других растений, произрастающих в условиях дефицита кислорода в почве, в том числе, – у растений пресноводных болот [Уильямс, Барбер, 1964; Duddington, 1974]. При этом в карбонатных почвах кислородная недостаточность может вызываться не условиями затопления, а иными сезонными химическими процессами [Олсен, 1964].

Современные мангры характеризуются сложной сукцессионной динамикой, при которой развитие растительности в одном поясе подготавливает условия для ее роста в другом. Сукцессионный ряд заканчивается формированием климаксовой ассоциации тропического леса, свойственной внутренней части страны и не переносящей затопления солеными водами [Бородин и др., 1982; Ричардс, 1961]. В отличие от этого, растительность “стигмариевых” известняков, по-видимому, представляла собой единственную генерацию деревь-

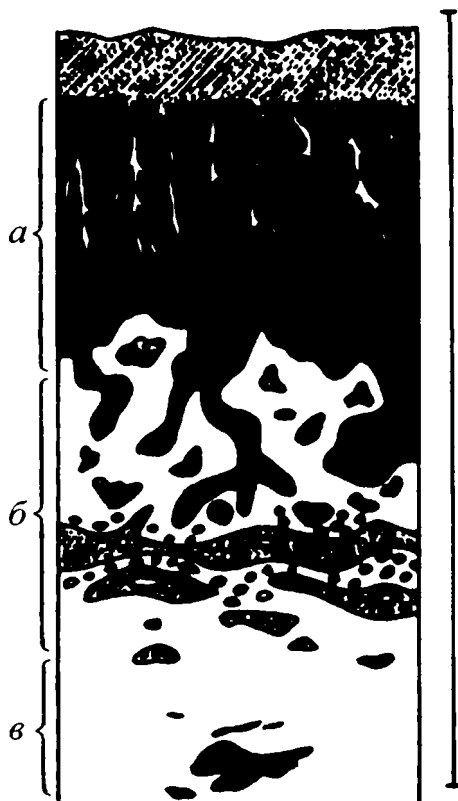
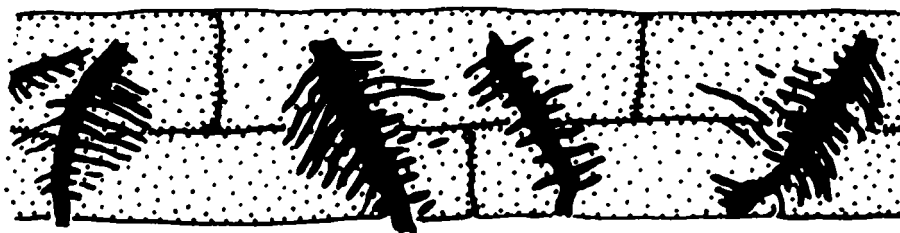
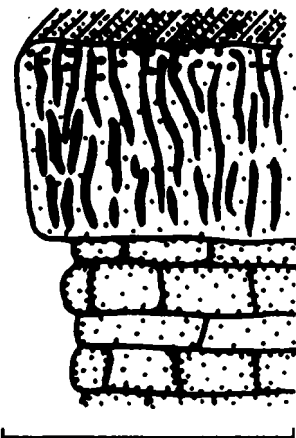


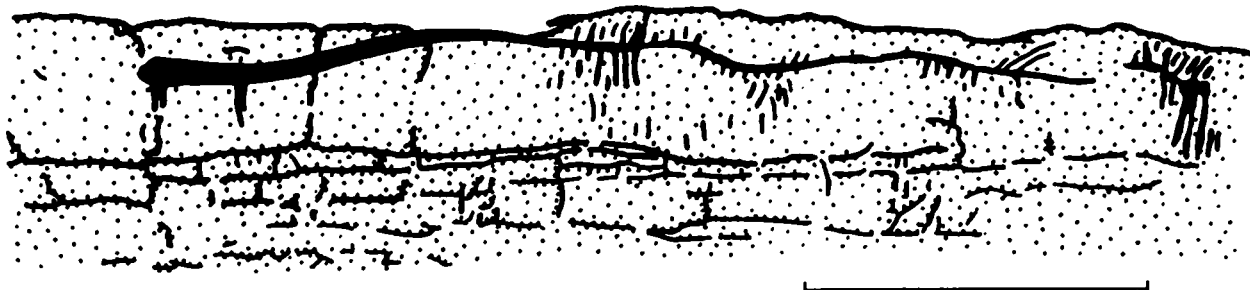
Рис. 4. Корневые остатки в "черных известняках" южного крыла Подмосковского бассейна
 а – плотный черный известняк с раковистым изломом и предположительно корнями растений; б – квернозный белый зернистый известняк с линзами струйчатого строения черного плотного известняка и многочисленной морской фауны; в – белый зернистый известняк; длина линейки – 2 м (по: [Швецов, 1922], с изменениями)



а



б



в

Рис. 5. Типы инситных стигмариевых горизонтов, выделенные Р.Ф. Геккером в визейских известняках северо-западного крыла Подмосковского бассейна

а – с вертикально и косо ориентированными ризофорами; *б* – с одними аппендиксами стигмарий; *в* – с горизонтально стелющимися ризофорами; длина линейки – 1 м (по: [Геккер, 1980], с изменениями)

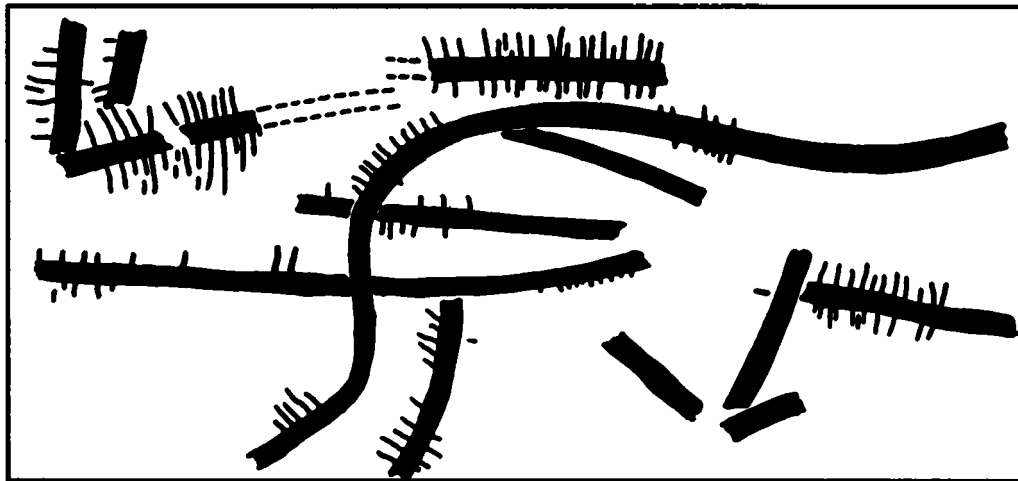


Рис. 6. Участок горизонта инситных *Stigmara* с горизонтально ориентированными ризофорами (вид в плане) из визейских отложений северо-западного крыла Подмосковного бассейна; длина линейки – 1 м (по: [Геккер, 1980], с изменениями)

ев, которая не подвергалась дальнейшим сукцессионным изменениям [Геккер, 1980]. Сукцессия (если таковая могла иметь место) обычно прерывалась новым эвстатическим затоплением морскими водами.

Наконец, в биогеографическом аспекте современные мангры (мангровый тип растительности, “мангровая формация” А.Ф.В. Шимпера) представляют собой широко распространенный на значительных площадях интразональный биом [Воронов и др., 2002], тогда как растительность “стигмариевых” известняков, по-видимому, не выходит за пределы Подмосковного бассейна и обязана своим формированием особенностям развития региональных палеогеографических условий и растительного покрова.

Гипотеза пионерного заселения

Гипотеза “перемещения лесной полосы” также едва ли адекватно объясняет происходившие процессы растительной динамики. Прежде всего, нет никаких свидетельств существования такой береговой полосы леса. В частности, в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна отсутствуют характерные региональные типы лесных палеопочв, вроде стигмариевых “кучерявчиков” из карбона Донбасса [Феофилова, 1975]. Если бы такая полоса существовала, она должна была бы обладать достаточно высокой биологической продуктивностью, что отразилось бы на количестве и флористическом богатстве захоронений в прибрежных обстановках осадконакопления, которые, в действительности, являются относительно редкими и слабо насыщенными растительны-

ми остатками. Кроме того, процесс наступления и отступления лесной полосы, очевидно, оставил бы следы в виде более сложно устроенных, в том числе, “расщепляющихся”, горизонтов тех же стигмарий, включающих несколько генераций деревьев, а также корневые остатки других растений. Существование лесной полосы привело бы к образованию под ней более развитых известковых палеопочв, чем это наблюдается в подмосковных разрезах (см. ниже).

Поскольку большинство стигмариевых горизонтов, по всей видимости, представляют собой одну локальную генерацию деревьев, которая выростала на кратковременно осушавшихся во время регрессивных фаз эвстатических колебаний береговых отмелей, то можно предположить, что речь идет о пионерном заселении территорий.

По всей вероятности, вслед за осушением на обнажившихся участках дна начиналась эрозионная активность и снос обогащенных органикой осадков с близлежащей более возвышенной суши, что, вместе с эоловыми процессами, способствовало распространению диаспор древесных плауновидных. Последние, судя по размерам спорофиллов и мегаспор, были очень мелкими¹². Главным условием их прорастания являлись подпитываемые атмосферными осадками пресноводные лужи, а также пресные грунтовые воды, содержащиеся в самых верхних слоях известкового грунта. Источником диаспор, по-видимому, служила произраставшая на кластических субстратах рипарийная растительность с доминированием древесных плауновидных типа *Lepidodendron*, начавшая формироваться в конце тульского времени [Игнатъев, Мосейчик, 2002].

¹² См. статью Ю.В. Мосейчик “Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна” в настоящем издании.

Судя по редким находкам снесенных стволов в известняках, формировавшихся в более глубоких частях морского бассейна, растительность “стигмариновых” известняков была представлена зарослями одного или немногих видов *Lepidodendron*. По-видимому, она представляла собой генетические (т.е. связанные отношения панмиксии – обмена генами) локальные¹³ ценопопуляции, размер которых определялся размером контура соответствующего однородного биотопа и мог измеряться сотнями квадратных метров. В масштабах геологического времени такие ценопопуляции, сформировавшиеся во время регрессивной фазы одного и того же эвстатического колебания, могут рассматриваться как одновозрастные.

Плотность популяций растительности “стигмариновых” известняков, судя по количеству и расстоянию между соседними ризофорами, была невысокой, что, по всей видимости, было обусловлено относительно неблагоприятными условиями (сопротивлением) среды.

С точки зрения возрастного состава, рассматриваемые популяции изначально принадлежали к *инвазионному* типу (были составлены одними молодыми растениями), а затем, с течением времени, переходили к *регрессивной* фазе, представленной примерно одновозрастными сенильными (старыми) особями.

Вслед за Т. Филлипсом и У. Димайклом [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], можно предположить, что в онтогенезе древесных плауновидных растительности “стигмариновых” известняков особую роль играла “стигмариновая” стадия, во время которой преимущественно развивался ризофор, частично исполнявший функции, связанные с фотосинтезом, а надземная часть растения была представлена коротким облиственным неразветвленным выростом (рис. 7). И лишь на дефинитивных стадиях быстро развивался ствол с кроной, несшей органы размножения¹⁴.

В качестве аналогов растительности “стигмариновых” известняков можно рассматривать некоторые палеозойские фитоценозы с доминированием древесных плауновидных, формировавшиеся на различных нарушаемых кластических биотопах. Одно из таких сообществ из раннего стейфа северо-востока Испании было недавно реконструировано Р. Вагнером и его сотрудниками [Wagner et al., 2002]. Оно возникло в результате заселения древесными плауновидными *Sigillaria Brongniart* и редкими голосеменными растениями (предположительно кордаитами) берегового песчаного бара, подвергавшегося затоплению морскими водами и размывам вследствие формирования новых русел активно растущей дельты впадавшей поблизости палеореки. После колони-

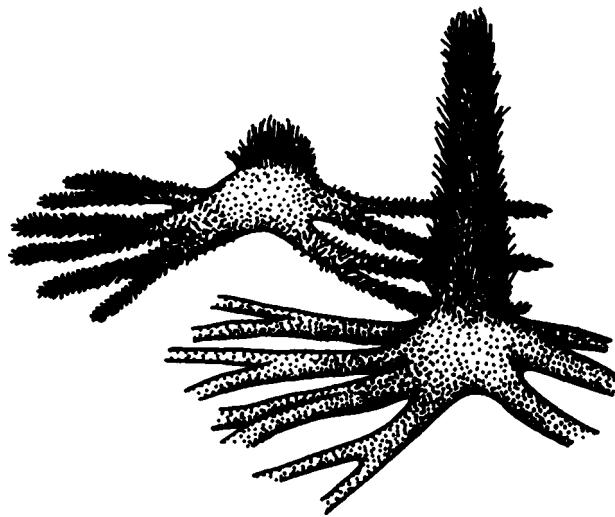


Рис. 7. “Стигмариновая” стадия онтогенеза древесных плауновидных карбона: сильно развитый ризофор с коротким выростом на месте будущего ствола (по: [DiMichele, Phillips, 1985], с изменениями)

зации сигилляриями “первой волны”, которые не образовывали сомкнутого полога и располагались более или менее равномерно на расстоянии 2,5–3 м друг от друга, выросло второе и, как оказалось, последнее поколение этих деревьев, поскольку лес погиб в результате катастрофического затопления морскими водами и более не возобновлялся.

Растительность “стигмариновых” известняков, по-видимому, произрастала на разном расстоянии от береговой линии, и, по крайней мере частично, – в зоне влияния связанных с морем засоленных грунтовых вод. Именно с последним экологическим фактором, возможно, связано образование двух выделенных Р.Ф. Геккером [1980] типов стигмариновых горизонтов – с горизонтальной или, напротив, вертикальной и косо ориентировкой ризофоров в известняке. Горизонтальные *Stigmaria* могли образовываться на более близких к морю участках, в условиях высокого уровня стояния засоленных грунтовых вод, непригодных для поглощения растениями. Зеркало этих вод как бы “подпирало” стигмариновый горизонт. Вертикальные и косо ориентированные ризофоры развивались на более удаленных от моря биотопах в отсутствие прямого влияния засоленных грунтовых вод¹⁵.

Характерной особенностью связанных со стигмариновыми горизонтами известковых палеопочв является слабое развитие или отсутствие гумусо-

¹⁵ Третий выделяемый Р.Ф. Геккером [1980] тип – только аппендиксы, пронизывающие известняковые слои, по-видимому, является разновидностью первого типа (горизонтальные стигмарины), образовывавшимся в тех случаях, когда поверхность стигмариновых горизонтов подвергалась поверхностному размыву, уничтожавшему остатки несущих ризофоров.

¹³ Произрастающие в пределах однородного биотопа.

¹⁴ Подробнее см. статью Ю.В. Мосейчик “Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна” в настоящем издании.

вого горизонта (А) и, в частности, поверхностного скопления растительных остатков (“лесной подстилки”, А₀). Последнее обстоятельство может быть связано как с невысокой биологической продуктивностью растительности “стигмариновых” известняков, так и с высокими скоростями реминерализации мертвой органики (см. ниже).

С точки зрения классификации почв, палеопочвы большинства стигмариновых горизонтов приближаются к категории так называемых “рендзин” (rendzine, rendzina). Ж. Лозье и К. Матье [1998] определяют рендзину как интразональную кальциеморфную почву с профилем типа АС, формирующуюся на карбонатном субстрате и включающую обогащенный карбонатами и органикой, характеризующийся высокой биологической активностью горизонт А₁, который имеет темный цвет и комковатую структуру. Природная растительность рендзин обычно представлена кустарниками. Рендзины не имеют признаков гидроморфизма в верхних 50 см профиля, а также повышенного содержания солей. Помимо слабого развития гумусового горизонта, палеопочвы “стигмариновых” известняков отличаются от типичных рендзин наличием некоторых признаков, характерных для других почвенных типов. В частности, могут наблюдаться трещины усыхания с поверхности, а также следы чередования гидроморфных и более сухих условий, связанного с климатической сезонностью.

Само развитие древесных плауновидных на таких бедных органикой известковых грунтах, по-видимому, было связано с очень быстрым круговоротом биогенных солей. Отмершая масса надземных частей растений и принесенная с более высоких участков суши органика быстро разлагались и минерализовывались. Уплощенные корневые системы ризофоров типа *Stigmaria* с многочисленными ризоидами образовывали близ поверхности почвы фильтр, поглощавший питательные вещества. Быстрому разложению органики, по-видимому, способствовал теплый и влажный климат с непродолжительным сухим сезоном¹⁶. Подобная высокая интенсивность биологического круговорота вообще характерна для тропической зоны, по сравнению с умеренными широтами [Родин, Базилиевич, 1965].

Труднее, на первый взгляд, объяснить еще одну характерную особенность стигмариновых горизонтов – отсутствие самих пней деревьев, обычно представленных боковыми ответвлениями ризофоров с отходящими от них аппендиксами. Вероятнее всего, это связано как с быстротой разложения этих надземных частей ствола, так и с особенностями сукцессии растительности “стигмариновых” известняков. С точки зрения классификации сукцессий [Миркин и др., 2001], сукцессии лепидодендроновых зарослей “стигмариновых” известняков, очевид-

но, являлись *первичными* по происхождению (начинались на прежде ненаселенных растительностью субстратах) и *быстрыми* (протекающими в течение десятилетий) по масштабу времени. По степени постоянства процесса они, скорее всего, относились к категории *прерывающихся*.

Последнее обстоятельство могло быть связано не только с внешними нарушениями биотопов, но и с биологическими особенностями самих растений. Подобно лепидодендроновым деревьям верхнего карбона (пенсильвания) США [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], древесные плауновидные растительности “стигмариновых” известняков, вероятно, являлись монокарпиками с детерминированным ростом, т.е. размножались половым путем лишь раз в жизни, после чего дерево прекращало расти и постепенно отмирало.

Заростки современных плаунов реализуют жизненную стратегию эксплерентов¹⁷ только на ранних стадиях, а затем переходят к стратегии пациентов¹⁸. При этом, как отмечают Б.М. Миркин с соавторами [2001, с. 63], “плата за пациентную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно нескольких месяцев, папоротников – двух–четырёх лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий”. Если заростки древесных плауновидных “стигмариновой” растительности развивались столь же длительное время, как и заростки современных плаунов, то этот срок мог оказаться слишком большим для самовозобновления популяций этих растений в неблагоприятных и даже стрессовых условиях местообитаний на частично засоленных карбонатных грунтах морского побережья. Трансгрессивная фаза эвстатического колебания, эрозия и смыв, консолидация известкового субстрата по-видимому, легко прерывали естественный процесс самовозобновления. При этом отмершие надземные части пионерной генерации деревьев полностью гнивали.

По всей видимости, растительность “стигмариновых” известняков представляла собой своеобразный вымерший тип галофитной древесной растительности, представленной локальными зарослями одного или немногих видов многолетних монокарпиков с детерминированным ростом, формировавшихся путем пионерного заселения мягких известковых илов береговых отмелей, которые обнажались во время эвстатических колебаний моря.

Благодарности

Авторы признательны коллегам-палеоботаникам А.В. Гоманькову и М.В. Дуранте (оба – Геологический институт РАН, Москва) за ценные заме-

¹⁷ Т.е. не обладая высокой конкурентной мощностью, способные при этом быстро захватывать свободные территории.

¹⁸ Т.е. стратегия приспособления к неблагоприятным внешним условиям.

¹⁶ На последнее указывают кольца прироста в стволах и вайях проголосеменных растений, описываемые в готовящейся к печати статье Ю.В. Мосейчик.

чания при подготовке статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

- Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Т. 21. Л.: Госгеолтехиздат, 1969.
- Ахметьев М.А. Географическая дифференциация позднемиоценовых и кайнозойских флор Земного шара на фоне геологических событий. М.: ВИНТИ, 1990. 98 с. (Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия и палеонтология; Т. 14).
- Бородин А.М., Калуцкий К.К., Правдин Л.Ф. Тропические леса. М.: Лесная промышленность, 1982. 296 с.
- Вальтер Г. Растительность Земного шара. I: Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 551 с.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с. (Труды ГИН АН СССР, вып. 208).
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривоулицкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии. 4-е изд. М.: Изд-во МГУ – Изд-во "Высшая школа", 2002. 392 с.
- Гаррис Т.М. Из переписки с В.А.Вахрамеевым // 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. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 52–58.
- Геккер Р.Ф. Следы бесспорных и стигмаринов в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 89 с. (Труды ПИН АН СССР, Т. 178).
- Гельмерсен Г.П. Отчет о действиях геогностических разысканий, произведенных в 1841 году в губерниях Тверской, Московской, Тульской, Орловской и Калужской // Горн. журн. 1841. Ч. 4, кн. 12. С. 170–186.
- Герлах С.А. Мангры // Экологические очерки о природе и человеке. Под ред. Б. Гржимека. М.: Прогресс, 1988. С. 308–316.
- Глазовская М.А. Почвы мира. Т. 2: География почв. М.: Изд-во МГУ, 1973. 427 с.
- Городницкий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкции положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М.: Наука, 1978. 122 с.
- Игнатъев Д.А., Мосейчик Ю.В. Особенности развития визейской флоры Подмосковного 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. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 136–140.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Лисицын К.И. О последовательности слоев в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна и параллелизации английского и русского карбона // Ежегодн. по геол. и минералог. России. 1911. Т. 13, вып. 1/2. С. 17–21.
- Лобова Е.В., Хабаров А.В. Почвы. М.: Мысль, 1983. 303 с.
- Лозье Ж., Матье К. Толковый словарь по почвоведению. М.: Мир, 1998. 398 с.
- Мейен С.В. Следы трав индийских. М.: Мысль, 1981. 160 с.
- Мейен С.В. Листья на камне. М.: ГЕОС, 2001. 492 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Мосейчик Ю.В. Ранневизейская флора Подмосковного бассейна // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2001. С. 150–157.
- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковного 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. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 133–136.
- Мосейчик Ю.В. М.С. Швецов и палеоботаника карбона Подмосковного бассейна // Палеострат-2003. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Москва, 27 и 28 января 2003 г. Программа и тезисы докладов. Под ред. А.С. Алексеева. М., 2003. С. 18–19.
- Мосейчик Ю.В., Игнатъев Д.А., Игнатъев И.А. Палеоэкология растительных сообществ визе Подмосковного бассейна и ее значение для стратиграфии // Палеострат-2002. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Москва, 28 и 29 января 2002 г. Программа и тезисы докладов. Под ред. А.С. Алексеева. М., 2002. С. 17–18.
- 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.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Олсен К. Конкуренция между деревьями и травами за питательные вещества в известковой почве // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 184–196.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. О фациях и палеогеографии серпуховского времени в Подмосковном бассейне // Литология. полезные ископаемые. 1965. № 5. С. 4–17.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. Опыт литолого-палеоэкологического изучения визе-намюрских отложений Московской синеклизы // Литол. полезн. иск. 1967. № 5. С. 118–142.
- Растительный мир Земли. В 2 т. Т. 1. М.: Мир, 1982. 136 с.
- Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во Иностран. лит., 1961. 448 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологического круговорота зольных элементов и азота в основных типах растительности. М., Л.: Наука, 1965. 253 с.
- Романовский Г.Д. Исследование нижнего яруса южной части Подмосковного каменноугольного образования // Горн. журн. 1854. Ч. 3, кн. 9. С. 305–351.
- Соломещ А.И. Гомологические ряды растительных сообществ: природа и значение для классификации // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56, № 4. С. 425–437.
- Уильямс В., Барбер Д. Функциональное значение азренхимы у растений // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 169–183.

- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Феофилова А.П.* Ископаемые почвы карбона и перми Донбасса. М.: Наука, 1975. 104 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 170).
- Фридланд В.М.* Почвы и коры выветривания влажных тропиков (на примере Северного Вьетнама). М.: Наука, 1964. 312 с.
- Чертов О.Г.* Экотопы дождевого тропического леса. Л.: Наука, 1985. 46 с.
- Швецов М.С.* К вопросу о стратиграфии нижнекаменноугольных отложений // Вестн. Моск. горн. акад. 1922. Т.1, № 2. С. 223–242.
- Швецов М.С.* Общая геологическая карта европейской части СССР. Л.5 8. Северо-западная часть листа. М.; Л.: ГОНТИ НКТП, 1932. 184 с. (Тр. Всесоюзн. геол.-развед. объедин. НКТП СССР, вып. 83).
- Швецов М.С.* История Московского каменноугольного бассейна в динантскую эпоху // Тр. МГРИ. 1938. Т. 12. С. 3–107.
- Churchill D.M.* The ecological significance of tropical mangroves in the early Tertiary floras of southern Australia // Geol. Soc. Austral. Spec. Publ. 1973. № 4. P. 79–86.
- 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.
- Duddington C.L.* Evolution and design in the Plant kingdom. N.Y.: Thomas Y. Crowell Co., 1974. 259 p.
- Falcon-Lang H.J.* The Early Carboniferous (Asbian–Brigantian) seasonal tropical climate of Northern Britain // Palaios. 1999. Vol. 14. P. 116–126.
- Hecker R.F., Osipova A.I.* Regularities in distribution and changes of fauna in Visean and Early Namurian epicontinental seas on the Russian Platform / Compte rendu VI Congr. Intern. Stratigraph. et Geol. Carbonifere. Sheffield, 1967. Vol. 3. Maastricht, 1970. P. 913–922.
- Kelley P.H., Raymond A., Lutken C.B.* Carboniferous brachiopod migration and latitudinal diversity: a new palaeoclimatic method / W.C. McKerrow, C.R. Scotese (eds.). Palaeozoic palaeogeography and biogeography // Geol. Soc. Memoir. 1990. № 12. P. 325–332.
- Lakhanpal R.N.* Physical conditions of the Indian Tertiary in the light of palaeobotanical evidence // Aspects and Appraisal of Indian palaeobotany. Lucknow: Birbal Sahni Institute of palaeobotany, 1974. P. 516–524.
- Lemoigne Y.* La flore fossile aux cours des temps géologiques // Geobios. 1988. № 1 (num. spec.). P. 1–384.
- Lugo A.E., Snedaker S.C.* The ecology of mangroves // Ann. Rev. Ecol. and System., Palo Alto, Calif. 1974. Vol. 5. P. 39–64.
- Muller J.* A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation in Borneo // L.M.Cranwell (ed.). Ancient Pacific floras. Honolulu: University of Hawaii Press, 1964. P. 33–42.
- Otto-Bliesner B.L., Becker E., Becker N.* Atlas of Phanerozoic Paleoclimate simulated by Global Climate Model // CESH Technical Report. 1984. № 1 (November). P. 89–95.
- Phillips T.L., DiMichele W.A.* Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamp of Euramerica // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. № 79. P. 560–588.
- Plaziat J.-C., Koeniguer J.-C.* L'histoire géologique de la mangrove: criteres de paléomangroves, ancienneté de ce biome et de modalités de sa diffusion // Mem. Geol. de l'Univ. de Dijon. 1982. Vol. 7. P. 235–247.
- Plaziat J.-C., Koeniguer J.-C., Baltzer F.* Des mangroves actuelles aux mangroves anciennes // Bull. Soc. geol. France. 1983. 7 Ser. T. 25, № 4. P. 499–504.
- Raymond A., Kelley P.H., Lutken C.B.* Dead by degrees: articulate brachiopods, paleoclimate and Mid-Carboniferous Extinction Event // Palaios. 1990. Vol. 5. P. 111–123.
- Raymond A., Phillips T.L.* Evidence for an Upper Carboniferous mangrove community // H.J.Teas (ed.). Tasks for vegetation science. Vol. 8. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1983. P. 19–30.
- Rowley D.B., Raymond A., Parrish J.T., Lottes A.L., Scotese C.R., Ziegler A.M.* Carboniferous paleogeographic, phytogeographic and paleoclimatic reconstructions // Int. J. Coal Geol. 1985. Vol. 5. P. 7–42.
- Scotese C.R.* Phanerozoic reconstructions: a new look at the assembly of Asia // Univ. of Texas Inst. for Geoph. Techn. Rep. 1986. № 66.
- Snedaker S.C.* Mangroves: their value and perpetuation // Nature and resources. 1978. Vol. 14, №3. P. 6–13.
- Struve A.O.* Über die Schichtenfolge in den Carbonblagerungen im Südlichen theil des Moskauer Kohlenbeckens // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 7. 1886. T. 34, № 6. P. 1–108.
- Wagner R.H., Diez J.B., Calvo-Murillo R.* Verdona (Spain): life and death of Carboniferous forest community // 6th European Paleobotany-Palinology Conference. August 29 – September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. Athens: Gamma, 2002. P. 249–251.
- Ziegler A.M., Bambach R.K., Parrish J.T., Barrett S.F., Gierlowski E.H., Parker W.C., Raymond A., Sepkoski J.J., Jr.* Palaeozoic biogeography and climatology // K.J.Niklas (ed.). Palaeobotany. Palaeoecology and evolution. Vol. 2. N.Y.: Praeger Press, 1981. P. 231–266.

Yulia V. Mosseichik, Dimitry A. Ignatiev, Igor A. Ignatiev

On the nature of the “*Stigmaria*-limestones” of the Moscow coal basin Lower Carboniferous

The hypotheses on the nature of vegetation, which left horizons of *Stigmaria* Brongniart type *in situ* rhizophores in the Lower Carboniferous limestones of the Moscow coal basin, are reviewed and analyzed. Most probably, this vegetation consisted of one or several species of *Lepidodendron* Sternberg and was formed through the pioneer occupation of the coastal parts of the sea bottom, bared during regressive phases of sea eustatic oscillations.