

# Визейские плауновидные Подмосковного бассейна: новые виды и надродовая принадлежность

Ю.В. Мосейчик<sup>1</sup>, И.А. Игнатьев<sup>2</sup>

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7  
<sup>1</sup>mosseichik@mail.ru, <sup>2</sup>ignatiewia@ginras.ru

Обсуждается систематическое положение визейских плауновидных Подмосковного угольного бассейна. Показано, что большая часть этих растений может быть отнесена к порядку Lepidocarpales, а именно к семействам Lepidocarpaceae, Flemingitaceae и Bodeostrobaceae fam. nov. Последнее семейство выделяется впервые для эндемичных подмосковных плауновидных с осьми *Porodendron*, *Gryzlovia* и стробилами *Bodeostrobus*, *Tulastrobus*.

Дано монографическое описание новых видов указанных плауновидных: *Sublepidodendron nelidovense* sp. nov., *S. puchkoviorum* sp. nov., *Ulodendron ulianovii* sp. nov., *Ulodendron moskovense* (Zalessky) comb. nov. Приведен уточненный диагноз рода *Porodendron* Zalessky.

## Введение

Со дня выхода последней обобщающей работы по визейским плауновидным Подмосковного угольного бассейна [Мосейчик, 2009] прошло 8 лет. Все это время не прекращались сборы ископаемых растений в каменноугольных отложениях бассейна, в том числе появились новые материалы, потребовавшие пересмотра систематического состава и стратиграфического распространения плауновидных визе. В частности, речь идет об открытии в Тверской области – на так называемом «западном крыле» Подмосковного бассейна – ранее не известной флоры бобриковской свиты, в которой были обнаружены новые виды лепидофитов, описываемые ниже.

Кроме того, в упомянутой выше работе было уделено мало внимания надродовой систематике плауновидных Подмосковного бассейна, которые были распределены по устаревшей в некоторых пунктах системе С.В. Мейена [1987].

В то же время, за последние 30 лет получены новые данные о морфологии, анатомии, приживленных связях дисперсных органов, географическом и стратиграфическом распространении лепидофитов карбона, требующие внесения корректиров в предложенную С.В. Мейеном классификацию этой группы растений.

В настоящей работе мы подробно остановимся на классификации (по современным данным) визейских плауновидных Подмосковного бассейна.

## Краткая характеристика изученности визейских плауновидных Подмосковного бассейна

Визейские флоры так называемых «южного» и «северо-западного» крыльев Подмосковного бассейна известны уже более 180 лет и имеют столь же длинную историю изучения (см. [Мосейчик, 2009]). На этих территориях в континентальных угленосных отложениях и карбонатных породах, формировавшихся в условиях прибрежного мелководья, обнаружено около 50 видов ископаемых растений (см. [Мосейчик, 2014а]).

Во флоре южного крыла (примерно территории Калужской, Тульской и Рязанской обл.) определены следующие виды лепидофитов:

*Lepidodendron veltheimioides* Mosseichik,  
*L. spetsbergense* Nathorst,  
*Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik,  
*S. puchkoviorum* Mosseichik, sp. nov.,  
*Ulodendron ulianovii* Mosseichik, sp. nov.,  
*U. moskovense* (Zalessky) Mosseichik, comb. nov.,  
*Sublepidophloios sulphureus* Mosseichik,  
*S. suvoroviensis* Mosseichik,  
*Lepidostrobus ignatievii* Mosseichik,  
*Lepidostrobus* sp. 1,  
*Lepidostrobus* sp. 2,  
*Flemingites russiensis* Mosseichik,

*Lepidocarpon eichwaldii* Mosseichik,  
*Stigmaria ficoides* (Sternberg) Ad. Brongniart,  
*S. stellata* Eichwald,  
*Gryzlovia meyenii* Mosseichik,  
*Porodendron olivieri* (Eichwald) Hirmer,  
*Bodeostrobus bennholdii* (Bode) Mosseichik,  
*Tulastrobus pusillus* Mosseichik.

На северо-западном крыле (примерно территория Новгородской обл.) плауновидные представлены следующими видами:

*Lepidodendron* sp.,  
*Ogneuporia seleznevae* Mosseichik,  
*Flemingites russiensis*,  
*Stigmaria ficoides*,  
*S. stellata*,  
*Wittbergia zalesskii* Mosseichik,  
*Novgorodendron conophorum* Gordenko, O. Orlova et S. Snigirevsky.

Западное крыло (примерно территории Тверской и Смоленской обл.) в палеоботаническом отношении до сих пор оставалось белым пятном на карте Подмосковного бассейна. В немногочисленных публикациях, посвященных нижнекаменноугольным отложениям этого региона, очень редко можно встретить упоминания об ископаемых растениях.

Например, Р.Ф. Геккер [1938] кратко описывает находки ризофоров плауновидных в известняках, вскрытых карьером в г. Андреаполь Калининской (ныне – Тверской) области. В другом случае, А.С. Корженевская [1941, с. 12] в работе по угленосности Осташковского и Селижаровского районов той же области упоминает об остатках наземной флоры в угленосной толще, которые «представлены в виде отпечатков и обуг-

ленных остатков лепидодендронов, хвоиц, папоротников и многочисленных стигмариев и ризоидов болотной растительности». К сожалению, эти находки так и не стали предметом изучения для палеоботаников.

Недавно авторами были осуществлены специальные работы по сбору растительных остатков на отвалах шахт Нелидовского угольного месторождения, расположенного в Тверской области, в результате чего была собрана довольно представительная коллекция ранневизейских растений. Остатки в большинстве своем принадлежат плауновидным, среди которых определены:

*Stigmaria ficoides*,  
*Sublepidodendron nelidovense* Mosseichik, sp. nov.,  
*Ulodendron ulianovii*,  
*Porodendron olivieri*.

\* \* \*

Описание большинства из вышеперечисленных видов лепидофитов Подмосковного бассейна дано в работах [Мосейчик, 2002, 2003, 2004, 2009, 2012; Горденко и др., 2006]. В настоящей статье описываются только остатки плауновидных, принадлежащие новым видам и одному ранее известному виду, чьи диагностические признаки нуждались в ревизии. В частности, на новом материале с западного крыла бассейна впервые установлен вид *Sublepidodendron nelidovense*.

Для остатков, ранее определявшихся нами как «*Sublepidodendron* ex gr. *robertii* (Nathorst) Chaloner» и «*Lepidophloios* sp.», установлены два новых вида – соответственно *Sublepidodendron puchkoviorum* и *Ulodendron ulianovii*.

Для вида *Lepidodendron moskovense* Zalessky дан исправленный диагноз и введена новая комбинация – *Ulodendron moskovense*.

## Материал и местонахождения

Материал, послуживший основой для описания новых видов лепидофитов и введение одной новой комбинации, происходит из местонахождений визейского возраста, расположенных на южном и западном крыльях Подмосковного бассейна.

### Южное крыло бассейна

Подробное описание местонахождений южного крыла опубликовано в монографии [Мосейчик, 2009], ниже приведены лишь краткие сведения о них. Названия местонахождений и нумерация слоев дана по тому же изданию. Сборы проводились авторами совместно с Д.А. Игнатьевым. Материал (кроме одной находки из Коптево) хранится в Геологическом

институте РАН (далее – ГИН РАН).

*Овраг Зеркальный*. Естественное обнажение, расположенное на правом берегу оврага, впадающего в р. Ранова, в 4 км выше по течению от д. Мураёвня Милославского района Рязанской области. В 2002 году в глинах бобриковской свиты (сл. 3) найдены остатки *Ulodendron moskovense*.

*Новопокровский карьер*. Давно неразрабатываемый карьер, расположенный в 3 км к западу от с. Новопокровское близ г. Богородицк Тульской области. В 2001 году в глинах нижней части тульской свиты (сл. 10) были обнаружены остатки *Ulodendron moskovense*.

*Степановский карьер*. Заброшенный карьер, расположенный в 10 км к северо-западу от г. Бол-

городицк Тульской области. В осыпи, вероятно, из верхней части тульской свиты (сл. 4) собраны фрагменты песчаников с отпечатками *Ulodendron ulianovii*.

**Суворов-2.** Неразрабатываемый карьер, расположенный в 4 км к югу от г. Суворов Тульской области. В 2003 году в песчаниках нижней части тульской свиты (сл. 8) были собраны остатки *Ulodendron ulianovii*.

**Коптево (Георгиевский карьер).** Действующий песчаный карьер в 10 км к западу от г. Тула, вскрывающий песчаники нижней части тульской свиты. В 2015 году тульские школьники Данила, Александр и Никита Пучковы в этом карьере обнаружили отпечаток *Sublepidodendron puchkoviorum*, который ныне хранится в Тульском областном краеведческом музее (далее – ТОКМ).

Кроме того, для более полной характеристики новых таксонов использовались описания и изображения остатков растений южного крыла Подмосковного бассейна из работ предшественников. Они происходят из следующих местонахождений.

**Калуга.** Остаток, который относится к новому виду *Sublepidodendron puchkoviorum*, был обнаружен А.Е. Фаренколем в середине XIX века в г. Калуга. Где сейчас находится этот образец, неизвестно. Он изображен в работе И.Б. Ауэрбаха и Г.А. Траутшольда [Auerbach, Trautschold, 1860], которые отнесли эту находку к породам, сопровождающим угленосные отложения. Можно предположить, что имеются в виду известняки верхнего визе.

**Новогуровский карьер.** Это действующий известняковый карьер, расположенный у северной окраины пос. Новогуровский, находящегося в 14 км к востоку от г. Алексин Тульской области. В осыпи из пород венёвской свиты (сл. 16–21 по описанию Т.Н. Бельской [Путеводитель..., 1975]) обнаружен фрагмент известняка с отпечатком *Sublepidodendron puchkoviorum*. Этот остаток описан О.А. Орловой [2001], но, кем и когда он был найден, ею не указано. В настоящее время он хранится на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета (далее – МГУ).

**Малёвка и Чулково.** Три образца с отпечатками *Ulodendron moskovense* изображены в работах М.Д. Залесского [1915; Zalessky, 1944]. Один из них найден в районе современного пос. Малёвка, который находится в 27 км к юго-востоку от г. Богородицк Тульской области, два других – на левом берегу р. Вёрда близ современного пос. Чулково, расположенного в 6 км к югу от г. Скопин Рязанской области. Вероятно, эти находки



Рис. 1. Местонахождения ископаемых растений в окрестностях г. Нелидово: А – терриконы шахты № 4; Б – террикон шахты № 7

относятся к угленосным отложениям нижнего визе. Место хранения этого материала неизвестно.

### Западное крыло бассейна

Остатки визейских растений западного крыла бассейна были собраны авторами в 2014 и 2015 годах на отвалах шахт ныне не разрабатываемого Нелидовского угольного месторождения, расположенного в окрестностях г. Нелидово Тверской области. Добыча бурого угля здесь проводилась в период с 1950 по 1996 годы. В настоящее время все шахты законсервированы, но сохранились терриконы.

Нами были обследованы отвалы шахт № 4 и № 7, которые перестали эксплуатироваться соответственно в 1996 и 1990 годах. Два террикона шахты № 4 расположены в 2 км к северу от Нелидово, террикон шахты № 7 – в 6 км к северо-северо-западу от того же города (рис. 1). Породы здесь представлены бурым углем (в том числе листоватым), аргиллитами, алевролитами, глинами и песчаниками. Соответствующие местонахождения ниже обозначены как *Nelyidovo-4* и *Nelyidovo-7*.

Согласно данным, приводимым в сводке «Геология месторождений угля...» [1962], на Нелидовском месторождении разрабатывался пласт II (по общебассейновой классификации), который относится к бобриковской свите нижнего визе. Угольный пласт имеет переменную мощность – от 1,1 до 7,4 м – и состоит из 3–5 пачек, разделенных тонкими прослойями углистых глин. Пласт подстилается и перекрывается песчано-глинистыми породами бобриковской свиты. Следовательно, с высокой долей вероятности мы можем утверждать, что горные породы, слагающие терриконы Нелидовского месторождения, и

соответственно обнаруженные в них остатки растений относятся к бобриковской свите. Остатки в большинстве своем принадлежат плауновидным: в аргиллитах и алевролитах местонахождения Нелидово-4 встречены отпечатки и слеп-

ки ризофоров *Stigmaria ficoides*, осей *Sublepidodendron nelidovense* и *Ulodendron ulianovii*. В углах обоих местонахождений обнаружены фитолеймы ризофоров *Stigmaria ficoides*, осей *Ulodendron ulianovii* и *Porodendron olivieri*.

## Методика изучения

Отпечатки, фитолеймы и препараты кутикул изучались под световыми микроскопами МБС-10 и Ergaval. Рисунки были выполнены при помощи окуляра с сеткой. Фотосъемка проводилась цифровыми камерами Nikon Coolpix 5700 и Sony NEX-5N.

Для извлечения дисперсных кутикул из листовых углей использовалась методика объемной макерации, которая кратко заключается в следующем. Фрагмент угля с размерами около  $5 \times 5 \times 1$  см целиком помещался в смесь Шульце (концентрированная азотная кислота с

добавлением кристаллов бертолетовой соли) на 1,5–2 часа. Остаток промывался в дистиллированной воде. Затем он помещался в сильно разбавленный (<10%) водный раствор аммиака до полного удаления продуктов окисления (не более чем на 30 мин.). Затем макерат снова промывался через мелкое сито в дистиллированной воде.

В результате такой макерации выделялись сотни фрагментов кутикул, наиболее хорошо сохранившиеся из них заключались в постоянные препараты на основе глицерин-желатины.

## Описание растений

### Род *Sublepidodendron* Hirmer 1927, emend. Mosseichik 2009

**Типовой вид – *Sublepidodendron mirabile* (Nat-  
horst) Hirmer; нижний карбон Шпицбергена.**

**Диагноз.** Оси плауновидных с неопадающими листьями. Филлотаксис лепидодендроидный. Листовые подушки вертикально вытянутые, от веретеновидного до ромбического очертания. На отпечатках осей в верхней части листовых подушек наблюдаются пазушная линия или ложный листовой рубец. У некоторых форм над ложным листовым рубцом может наблюдаться слепок лигульной ямки. На подушках могут присутствовать верхний и (или) нижний киль.

**Замечания.** Вероятно, старшим таксономическим синонимом *Sublepidodendron* является род *Bergeria* Presl, установленный в 1838 году [Sternberg, 1838], поскольку, как недавно показали К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер [Alvarez-Vazquez, Wagner, 2014], голотип типового вида *Bergeria acuta* Presl демонстрирует признаки, которые перечислены выше в диагнозе *Sublepidodendron*.

Однако, на наш взгляд, в данном случае лучше не следовать чисто формально правилу приоритета и не переносить виды, описанные в составе *Sublepidodendron*, в род *Bergeria* по следующей причине. Долгое время считалось, что типовой материал *Bergeria* представлен декортицированной осью плауновидного, и поэтому уже более ста лет под названием *Bergeria* понимают одну из стадий декортиказии осей лепидофитов типа *Lepidodendron* Sternberg. Этот взгляд вошел во многие руководства и сводки по палеоботанике позднего па-

леозоя (см. [Potonié H., 1905, 1921; Hirmer, 1927; Новик, 1952; Криштофович, 1957; Борсук и др., 1963; Gothan, Weyland, 1964; Chaloner, 1967; Remy W., Remy R., 1977; Lemoigne, 1988; Михайлова, Бондаренко, 1997, 2006]) и фактически является общепринятым. Под родовым названием *Sublepidodendron* описано немало видов, в том числе, вошедших в стратиграфические схемы. Поэтому, чтобы не входить в противоречие со сложившейся традицией и не порождать вредной номенклатурной нестабильности, для обсуждаемых лепидофитов в настоящей работе оставлено наименование *Sublepidodendron*.

### *Sublepidodendron nelidovense* Mosseichik, sp. nov.

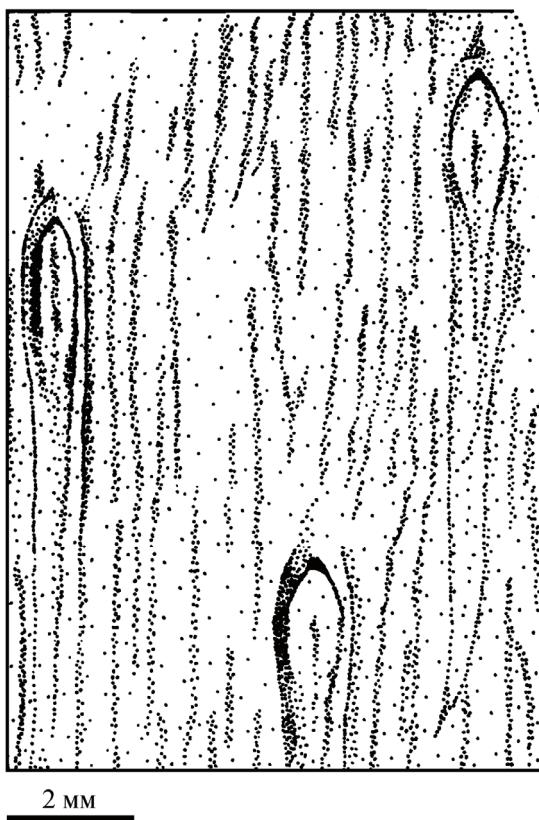
Табл. I, фиг. 1–4; рис. 2

**Название вида от г. Нелидово.**

**Голотип** – ГИН РАН, экз. № 4860/667 (табл. I, фиг. 1, 2; рис. 2); Тверская обл., Нелидово; визейский ярус, бобриковская свита.

**Holotype** – Geological Institute of RAS, specimen № 4860/667 (pl. I, figs 1, 2; text-fig. 2); Tver Region, Nelidovo; Viséan, Bobrikovskaya (Bobriki) Suite.

**Диагноз.** Оси шириной, по меньшей мере, до 6 см. Листорасположение лепидодендроидное, без отчетливых ортостихов. Листовые подушки веретеновидные, ~1 мм шириной, 8–11 мм длиной. Ложный листовой рубец в форме перевернутой буквы V, расположен вблизи верхнего края листовой подушки. От рубца вниз отходит короткий киль. Поверхность листовых подушек



**Рис. 2.** *Sublepidodendron nelidovense*, sp. nov., фрагмент отпечатка коры, голотип № 4860/667; Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита, визейский ярус

гладкая. Междуподушечное пространство несет тонкую продольную штриховку. Расстояние между соседними листовыми подушками в одной парастихе 2,5–5,5 мм.

**Diagnosis.** Stems at least up to 6 cm wide. Phylotaxis lepidodendroid, without evident orthostichies. Leaf cushions fusiform, ~1 mm wide, 8–11 mm long. False leaf scar A-shaped, situated near upper edge of leaf cushion. Short keel extends downward from false leaf scar. Leaf cushion surface smooth. Area between cushions fine longitudinal ribbed. Distance between adjacent cushions in the same parastichy 2.5–5.5 mm.

**Описание.** Материал представлен отпечатками и слепками 6 неветвящихся осей. Наиболее тонкие из них имеют ширину 13–14 мм (табл. I, фиг. 3, 4). Самые крупные отпечатки достигают 60 мм в ширину (табл. I, фиг. 1), хотя очевидно, что они представляют только часть оси и ее настоящая ширина была больше.

Листовые подушки слабо возвышаются над поверхностью коры, поэтому их края плохо различимы на отпечатках (табл. I, фиг. 2). Подушки веретеновидные, почти симметричные. Их ширина ~1 мм, длина 8–11 мм. Боковые углы поду-

шек сильно сглажены, верхний и нижний – притуплены. Нижний угол иногда слегка загнут в сторону.

В верхней части листовой подушки присутствует отчетливый ложный листовой рубец, напоминающий перевернутую букву V. В месте своего перегиба ложный листовой рубец имеет расширение, которое, возможно, соответствует месту прохождения проводящего пучка. Концы рубца не сливаются с краями листовой подушки, как у большинства видов *Sublepidodendron*, а переходят в слабо выраженные гребни (или борозды на отпечатке), которые идут вниз вдоль краев листовой подушки и постепенно выполаживаются.

Поверхность листовой подушки гладкая. От ложного листового рубца вниз идет еле заметный короткий киль. В верхнем поле подушки киля нет. Верхнее поле значительно короче нижнего, и его длина не превышает 1 мм.

Признаков наличия лигульной ямки нет.

В расположении листовых подушек не наблюдается отчетливых ортостих. Расстояние между соседними подушками в одной парастихе варьирует от 2,5 до 5,5 мм в прямой зависимости от ширины оси. Междуподушечное пространство несет тонкую продольную штриховку.

**Сравнение.** Новый вид демонстрирует сходство с видами *Sublepidodendron*, описанными А.Г. Натгорстом [Nathorst, 1920] из нижнего карбона Шпицбергена. По размеру листовых подушек и широкому межподушечному пространству более всего он сходен с остатками, рассматривавшимися Натгорстом как два разных вида – *S. mirabile* (Nathorst) Hirmer и *S. fallax* (Nathorst) Hirmer, но которые, возможно, принадлежали к одному естественному виду. В отличие от *S. nelidovense* верхние и нижние углы листовых подушек этих видов имеют длинные узкие зигзагообразные окончания, которые могут сливаться с окончаниями выше и ниже лежащих подушек. Кроме того междуподушечное пространство у *S. mirabile* и *S. fallax* орнаментировано косонаправленными бороздами, тогда как у *S. nelidovense* оно несет продольные борозды.

**Местонахождение.** Нелидово-4 (бобриковская свита).

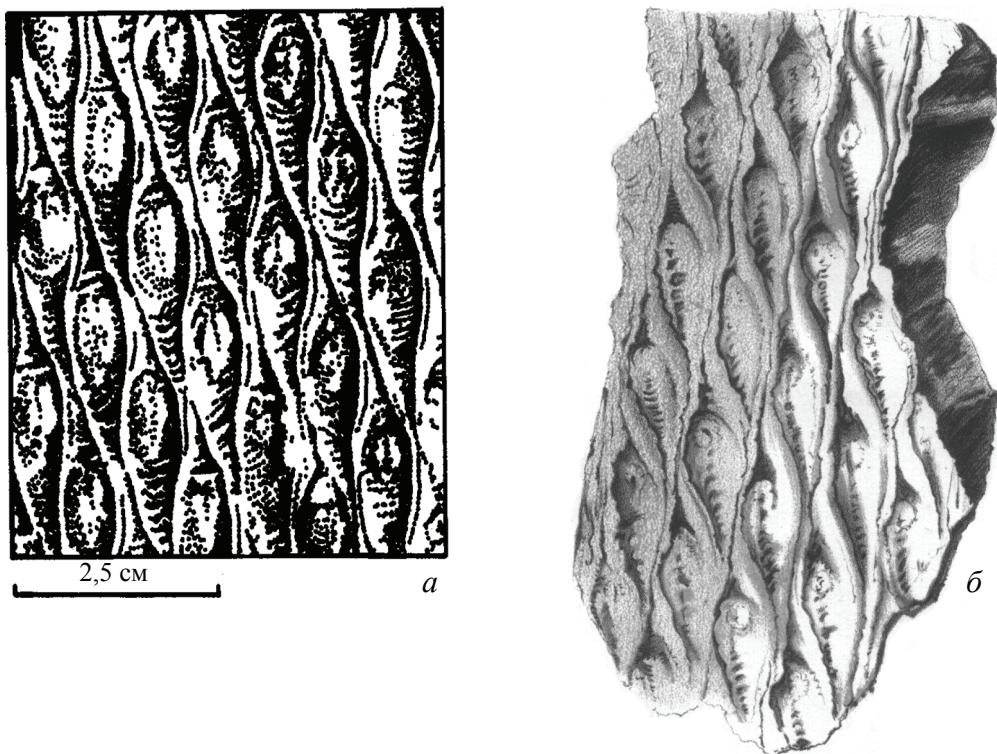
#### *Sublepidodendron puchkoviorum* Mosseichik, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–3; рис. 3

*Sagenaria rugosa*: Auerbach, Trautschold, 1860, p. 41, tab. III, fig. 6.

*Lepidodendron aculeatum*: Орлова, 2001, с. 139–140, рис. 11, табл. II, фиг. 1, 2.

*Sublepidodendron ex gr. robertii*: Мосейчик, 2009, с. 147.



**Рис. 3.** *Sublepidodendron puchkoviorum*, sp. nov.; визейский ярус: *а* – экз. № МГУ-288/03, фрагмент слепка поверхности оси; Новогуровский карьер (Тульская обл.), венёвская свита; *б* – отпечаток поверхности оси, рисунок из статьи [Auerbach, Trautschold, 1860], увеличение неизвестно; Калуга, предположительно, верхний визе

**Название вида** в честь семейства Пучковых, которые нашли экземпляр, выбранный в качестве голотипа.

**Голотип** – ТОКМ, экз. № ВХ 1054 (табл. II, фиг. 1–3); Тульская обл., Коптево; визейский ярус, тульская свита.

**Holotype** – Tula Regional Museum, specimen № ВХ 1054 (pl. II, figs 1–3); Tula Region, Koptevo; Viséan, Tulskaya (Tula) Suite.

**Диагноз.** Оси шириной до 25 см. Листорасположение лепидодендроидное, без отчетливых ортостихий. Листовые подушки веретеновидные, длиной 15–31 мм и шириной 6–8 мм. Выше середины листовой подушки находится дугообразная пазушная линия, в своей центральной части несущая слепок лигульной ямки. Ниже пазушной линии может наблюдаться субромбическая дополнительная листовая подушка. В нижней части листовой подушки находится неотчетливый киль, который пересекается многочисленными поперечными морщинами. Расстояние между соседними листовыми подушками в одной парастиче ~1 мм.

**Diagnosis.** Stems up to 25 cm wide. Phyllotaxis lepidodendroid, without evident orthostochies. Leaf cushions fusiform, 15–31 mm long, 6–8 mm wide.

Axillary line arched, situated in upper part of leaf cushion, with mould of ligule pit. Subrhombic supplementary leaf cushion can be observed under axillary line. Indistinct keel with transversal furrows in lower part of leaf cushion. Distance between adjacent cushions in the same parastichy ~1 mm.

**Описание.** За всю историю изучения флоры Подмосковного бассейна найдено только три экземпляра представителей этого вида.

Один из них, который выбран в качестве голотипа, представлен отпечатком оси растения на песчанике (табл. II, фиг. 1, 3). Отпечаток достигает 5 см в ширину и 15 см в длину. Он демонстрирует веретеновидные листовые подушки, 15–16 мм длиной и 6–7 мм шириной. Боковые углы подушек округленные, верхний и нижний – заостренны и слегка загнуты в противоположные стороны. В верхней части подушки наблюдается дугообразная пазушная линия от неопавшей листовой пластинки. Непосредственно от центральной части пазушной линии вниз отходит небольшой сосочковидный слепок (табл. II, фиг. 2), который, по всей видимости, является заполнением лигульной ямки. Из-за грубости вмещающей породы пазушная линия и слепок лигульной ямки видны отчетливо не на всех подушках.

Нижняя часть листовой подушки несет слабо выраженный киль, пересеченный многочисленными поперечными морщинами. Верхнее поле листовой подушки очень маленькое (в длину не более 2 мм) и не демонстрирует отчетливых скульптурных элементов.

Подушки расположены в лепидодендроидном порядке с одной ровной и одной ступенчатой пастихами, поэтому ортостихи не выражены. Расстояния между соседними подушками в одной пастихе ~1 мм.

Другой экземпляр, описан и изображен в работе О.А. Орловой [2001]. Он представлен отпечатком и слепком крупного фрагмента ствола на известняке. Этот фрагмент достигает 92 см в длину и 24,5 см в ширину. Листовые подушки более крупные и несколько более вытянутые, чем у голотипа (рис. 3а). Их средние размеры 31×8 мм. В остальном их строение идентично строению подушек голотипа.

Орлова [2001] усмотрела на подушках этого экземпляра присутствие подлистовых парихн и ромбического листового рубца, что дало ей повод отнести это растение к *Lepidodendron aculeatum* Sternberg. Действительно, на некоторых листовых подушках как этого экземпляра, так и голотипа, ниже пазушной линии наблюдается неотчетливая субромбическая площадка, которая варьирует по форме и видна не на всех листовых подушках. Сверху эта площадка ограничена пазушной линией, снизу – V-образным гребнем. Скорее всего, это образование представляет собой то, что принято называть «дополнительной листовой подушкой» [Мейен, 1990а] и нередко наблюдается у лепидофитов с неопадающими листьями. Природа этой структуры не совсем ясна.

Что касается наличия подлистовых парихн, то они не наблюдаются ни на одном из упомянутых экземпляров, и неясно, что Орлова принимала за эти структуры.

Третий известный экземпляр описываемого вида изображен в работе И.Б. Ауэрбаха и Г.А. Траутшольда [Auerbach, Trautschold, 1860] под названием *Sagenaria rugosa* Presl, которое считается синонимом того же *Lepidodendron aculeatum* [Thomas, 1970]. Этот экземпляр представлен отпечатком небольшого фрагмента оси, по всей видимости, на известняке (рис. 3б). Увеличение рисунка не указано, поэтому о размерах листовых подушек можно только догадываться. Однако по своим пропорциям они приближаются к листовым подушкам ствола, описанного О.А. Орловой, и демонстрируют те же признаки, что и у обоих упомянутых выше экземпляров.

**Сравнение.** Новый вид наиболее близок к *Bergeria dilatata* (Lindley et Hutton) Alvarez-Vazquez et Wagner, известному из среднего карбона Европы и Северной Америки [Alvarez-Vazquez, Wagner, 2014]. Их различия заключаются в следующем. Во-первых, листовые подушки *Sublepidodendron puchkoviorum* крупнее, чем подушки *B. dilatata*, длина которых не превышает 15 мм, а ширина – 4 мм. Во-вторых, поперечные морщины на нижнем поле листовых подушек у *B. dilatata*, встречаются редко, тогда как для *S. puchkoviorum* это характерный признак.

Ранее [Мосейчик, 2009] описываемый вид сближался с *Sublepidodendron robertii* Nathorst из нижнего карбона Шпицбергена [Nathorst, 1914] по характерным для обоих видов поперечным морщинам в нижней части листовой подушки. Однако листовые подушки *S. robertii* значительно мельче: их ширина ~1 мм, а длина 8–10 мм; кроме того, верхнее поле подушки у *S. robertii* несет поперечные морщины, что не наблюдается у *S. puchkoviorum*.

**Местонахождения.** Коптево (тульская свита), Калуга (верхний визе?), Новогуровский карьер (венёвская свита).

#### Род *Ulodendron* Lindley et Hutton 1831

**Типовой вид** – *Ulodendron majus* Lindley et Hutton; вестфал (средний карбон) Великобритания.

**Диагноз.** Оси плауновидных, несущие спирально расположенные неопадающие листья. Листовые подушки ромбические, как правило, поперечно вытянутые. Листовая пластинка располагается у верхнего края листовой подушки. При отделении листовой пластинки может наблюдаться ложный листовой рубец неправильной формы. Лигульная ямка находится в пазухе листа или чуть выше на листовой пластинке. Крупные древовидные формы несут округлые рубцы от опавших боковых ветвей.

#### *Ulodendron moskovense* (Zalesky 1944)

**Mosseichik, comb. nov.**

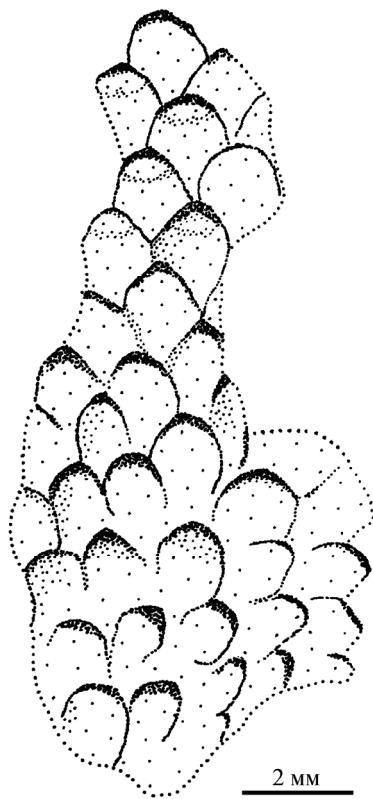
Табл. IV, фиг. 1–8; рис. 4

*Lepidodendron olivieri*: Залесский, 1915, табл. I, фиг. 3, 3а, 3а'; табл. II, фиг. 6, 6а, 7, 7а.

*Lepidodendron moskovense*: Zalesky, 1944, S. 186, Abb. 1.

cf. *Lepidodendron moskovense*: Мосейчик, 2014а, табл. XXII, фиг. 5–8.

**Голотип** – экземпляр, изображенный в работе М.Д. Залесского [Zalesky, 1944, Abb. 1] (табл. IV, фиг. 1, 2; см. также [Залесский, 1915, табл. II,



**Рис. 4.** *Ulodendron moskovense* (Zalessky) comb. nov., отпечаток ветвящейся оси, экз. № 4865/285-1; Овраг Зеркальный (Рязанская обл.); бобриковская свита, визе́йский ярус

фиг. 7, 7a]); Рязанская обл., Чулково<sup>1</sup>; нижний визе.

**Holotype** – the specimen represented in [Zalessky, 1944, fig. 1] (pl. IV, figs 1, 2); Riazan Region, Chulkovo; lower Viséan.

**Измененный диагноз.** Оси шириной 5–9 мм. Филлотаксис лепидодендроидный, с более или менее отчетливыми ортостихами. Листовые подушки плотно расположенные, субромбические, изометричные или слегка продольно вытянутые. Их ширина 1–1,5 мм, длина 1,5–2 мм. Верхний край листовой подушки совпадает с пазушной линией. Под пазушной линией может наблюдаться субромбическая дополнительная листовая подушка.

**Emended diagnosis.** Stems 5–9 mm wide. Phylloaxis lepidodendroid, with more or less evident orthostichies. Leaf cushions closely spaced, subrhombic, isometric or slightly longitudinally elongated, 1.5–2 mm long, 1–1.5 mm wide. Upper edge of leaf

cushion coincides with axillary line. Subrhombic supplementary leaf cushion can be observed under axillary line.

**Описание.** М.Д. Залесский [Zalessky, 1944] отнес к этому виду единственный отпечаток фрагмента оси из местонахождения Чулково, который первоначально он определял как *Lepidodendron olivieri* Eichwald [Залесский, 1915, табл. II, фиг. 7, 7a]. Кроме того, из изображенных в его работах лепидофитов к *Ulodendron moskovense* могут быть отнесены отпечатки осей из местонахождений Малёвка и Чулково, показанные в работе [Залесский, 1915] на табл. I, фиг. 3, 3а, 3а' и на табл. II, фиг. 6, 6а. На последних двух фигурах, возможно, изображен противоотпечаток голотипа. Фотоизображения голотипа и других экземпляров из сборов Залесского воспроизведены в настоящей работе на табл. IV, фиг. 1–4.

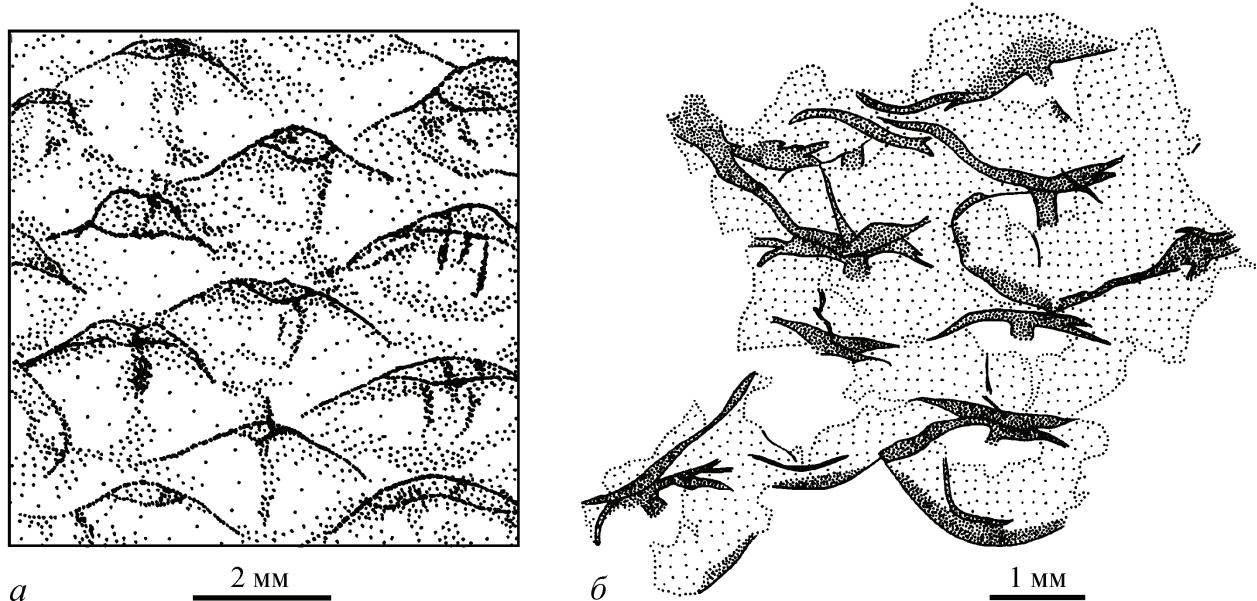
Собранный нами материал представлен отпечатками и слепками четырех фрагментов осей (табл. IV, фиг. 5–8). На основании изучения этого материала и фотографий из работ Залесского можно составить следующее описание *U. moskovense*.

Это небольшие растения с осями шириной 5–9 мм, ветвящиеся, предположительно, дихотомически. Залесский [Zalessky, 1944] писал, что голотип представлен ветвящейся осью, но из-за плохой сохранности на снимке видна только одна ветвь (табл. IV, фиг. 1, 2). В нашем материале есть одна ветвящаяся ось (табл. IV, фиг. 5, 6; рис. 4), однако ее сохранность не позволяет точно установить тип ветвления. Изображение еще одной ветвящейся оси этого вида было опубликовано Залесским в 1915 году (воспроизведено здесь на табл. IV, фиг. 4).

Филлотаксис непостоянен: углы наклона правой и левой парастих варьируют, даже в пределах одной оси можно найти участки с отчетливыми ортостихами и без них. Поскольку листовые подушки расположены плотно друг к другу, это непостоянство приводит к вариациям в форме листовых подушек. Одни из них практически ромбические, другие имеют округленный верхний угол и заостренный нижний, очертания третьих приближаются к шестиугольнику. Но в целом их форма может быть охарактеризована как *субромбическая*. При этом они изометричны или слегка вытянуты вдоль оси растения. Ширина листовых подушек 1–1,5 мм, длина 1,5–2 мм.

В некоторых случаях, у верхнего края листовой подушки может наблюдаться дополнительная листовая подушка ромбического очертания, которую Залесский принимал за листовой рубец. Ее ширина не превышает 1,2 мм, а длина – 0,6 мм.

<sup>1</sup> В протологе в качестве местонахождения голотипа указан правый берег р. Мда у д. Потафьево (Новгородская обл.), однако это указание ошибочно (подробнее см. [Мосейчик, 2009]).



**Рис. 5.** *Ulodendron ulianovii*, sp. nov.; Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита, визейский ярус: *а* – фрагмент слепка поверхности оси, голотип № 4860/617; *б* – дисперсная стеблевая кутикула, экз. № 4860/606-12-1

Пазушная линия совпадает с верхним краем листовой подушки. Признаков присутствия лигульной ямки нет. В нижней части листовой подушки иногда наблюдается киль.

**Местонахождения.** Малёвка, Чулково (нижний визе); Овраг Зеркальный (бобриковская свита); Новопокровский карьер (тульская свита).

#### *Ulodendron ulianovii* Mosseichik, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4–6; табл. III, фиг. 1–6; рис. 5

*Lepidophloios* sp.: Мосейчик, 2009, с. 114, табл. VI, фиг. 3, 4.

**Название вида** в честь В.Б. Ульянова, оказавшего неоценимую помощь при сборе типового материала.

**Голотип** – ГИН РАН, экз. № 4860/617 (табл. II, фиг. 4; рис. 5а); Тверская обл., Нелидово; визейский ярус, бобриковская свита.

**Holotype** – Geological Institute of RAS, specimen № 4860/617 (pl. II, fig. 4; text-fig. 5a); Tver Region, Nelidovo; Viséan, Bobrikovskaya (Bobriki) Suite.

**Диагноз.** Оси плауновидных шириной до 25 мм. Филлотаксис лепидодендроидный, с более или менее отчетливыми ортостихиями. Листовые подушки плотно расположенные, субромбические, поперечно вытянутые. Их ширина 2–7 мм, длина 0,7–2 мм. У верхнего края листовой подушки может наблюдаться ложный листовой рубец неправильной формы. Лигульная ямка расположена в пазухе листа. Устьица на листовых подушках отсутствуют.

**Diagnosis.** Stems up to 25 mm wide. Phyllotaxis lepidodendroid, with more or less evident orthostichies. Leaf cushions closely spaced, subrhombic, transversally elongated, 0.7–2 mm long, 2–7 mm wide. Irregular-shaped false leaf scar can be observed at upper edge of leaf cushion. Ligule pit in leaf axil. Stomata on leaf cushions absent.

**Описание.** Собранный нами материал представлен 3 отпечатками и 1 слепком поверхности коры, последний из которых выбран в качестве голотипа (табл. II, фиг. 4–6; табл. III, фиг. 1; рис. 5а). Кроме того, при объемной макерации листовых углей Нелидовского месторождения были выделены многочисленные дисперсные кутикулы, которые, по нашему мнению, также принадлежат описываемому виду. Заделаны в препараты и изучены более 20 фрагментов таких кутикул (табл. III, фиг. 2–6; рис. 5б).

Наиболее хорошо морфология *U. ulianovii* представлена у голотипа, который является слепком фрагмента оси, выполненным тонкой глинистой породой (табл. II, фиг. 1; рис. 5а). На этом экземпляре листовые подушки расположены в лепидодендроидном филлотаксисе с отчетливыми ортостихиями. Листорасположение плотное. Листовые подушки субромбические, поперечно вытянутые, с заостренными боковыми углами и округлыми верхним и нижним углами. Ширина листовых подушек ~3,5 мм, длина ~2 мм. Нижний край подушки выложен, верхний – приподнят над поверхностью оси. На верхнем краю находится ложный листовой рубец, форма и размер которого сильно варьируют: он может

быть овальным, ромбическим или представлять в виде узкой полоски. От ложного листового рубца вниз идет широкий киль.

Другие оси, сохранившиеся в виде отпечатков на песчаниках, в большинстве случаев демонстрируют листовые подушки таких же очертаний и такое же листорасположение. При этом нижний край подушек более четко очерчен, чем у голотипа. Длина листовых подушек постоянная ~2 мм, а ширина меняется от 2,5 до 7 мм. Ложный листовой рубец неправильной формы виден только на некоторых подушках (табл. II, фиг. 5, 6). Его отсутствие может быть обусловлено как крупнозернистостью вмещающего песчаника, не позволяющей видеть многие тонкие детали, так и возможным захоронением оси в облиственном состоянии. Киль также виден редко.

При отсутствии ложного листового рубца практически невозможно определить, какой край подушки является верхним, а какой – нижним. В связи с этим остаток, изображенный на табл. III, фиг. 1, ориентирован условно.

Как и у вышеописанного *Ulodendron moskovense*, у некоторых экземпляров наблюдается частичное нарушение филлотаксиса (табл. II, фиг. 5; табл. III, фиг. 1). При этом углы наклона правой и левой парастих становятся неодинаковыми, а это приводит к тому, что верхний и нижний углы листовых подушек становятся не округлыми, а приостренными.

При мацерации углей выделены довольно крупные фрагменты стеблевых кутикул, каждый из которых демонстрирует покрытие нескольких листовых подушек. Границы листовых подушек на кутикулах отмечены крупными поперечными складками, повторяющими форму подушек (табл. III, фиг. 2–4, 6; рис. 5б). Ширина этих складок и, соответственно, высота, на которую подушки возвышались над поверхностью коры, 0,1–0,3 мм. Судя по складкам, верхний и нижний углы подушек были округлые, а боковые – заостренные, ширина подушек составляла 2–4 мм, а длина 0,7–1,3 мм.

В подавляющем большинстве случаев в верхней части кутикул листовых подушек наблюдается прорыв, соответствующий ложному листовому рубцу. Изредка такого прорыва нет, и мож-

но видеть кутикулу основания листовой пластинки (табл. III, фиг. 2–4).

Клетки эпидермы листовой подушки полигональные, изометричные, диаметром 20–50 мкм, покрыты довольно толстой кутикулой. У верхнего края подушки, где ее эпидерма постепенно переходит в эпидерму абаксиальной стороны листовой пластинки, кутикула становится тоньше, ее клетки продольно удлиняются, и самые длинные из них достигают 130 мкм в длину при ширине 20–40 мкм. Устьица отсутствуют.

На одном из наиболее хорошо сохранившихся фрагментов видны эпидермальные клетки нижней части абаксиальной стороны листовой пластинки. Многие из них на периклинальных стенах несут мелкие точечные папиллы числом от 3 до 10, которые расположены кольцом вдоль радиальных стенок (табл. III, фиг. 5).

У верхнего края листовых подушек, в пазухе листа наблюдаются кутикулярные трубы, очевидно, являющиеся выстилкой лигульных ямок. Их диаметр 0,2–0,3 мм. Наиболее полно сохранившиеся из них достигают в длину 0,8 мм (табл. III, фиг. 7). Клетки эпидермиса лигульных ямок продольно удлиненные, шириной 20–25 мкм, длиной 50–85 мкм

Все изученные экземпляры представляют лишь фрагменты участков коры, поэтому по ним судить о настоящей ширине осей нельзя. Самые крупные из них достигают в ширину 25 мм.

**Сравнение.** От типового вида *Ulodendron majus* Lindley et Hutton (в понимании Б.А. Томаса [Thomas, 1967]), распространенного в карбоне Европы, *U. ulianovii* отличается отсутствием устьиц на эпидерме подушек и более мелкими размерами подушек (у *U. majus* подушки могут достигать 8 мм в ширину и 5 мм в длину). Кроме того, у *U. ulianovii* лигульная ямка находится в пазухе листа, а у *U. majus* она расположена чуть выше, на адаксиальной стороне листовой пластинки.

От *Ulodendron moskovense* новый вид отличается более крупными размерами листовых подушек и их поперечно вытянутыми очертаниями.

**Местонахождения.** Нелидово-4, Нелидово-7 (бобриковская свита); Степановский карьер, Суворов-2 (тульская свита).

## О роде *Porodendron Zalessky*

Представители *Porodendron* из Подмосковного бассейна, ранее включались в состав рода *Eskalia* Kidston [Мосейчик, 2002, 2009], однако в настоящее время представляется более целесообразным выделить их в самостоятельный род. История установления рода *Porodendron* подробно изложена в вышеупомянутых работах, там

же обсуждаются интерпретации этого таксона, предлагавшиеся разными авторами. Поэтому ниже освещены лишь некоторые принципиальные моменты.

Основой для выделения рода *Porodendron* послужили остатки плауновидных из нижнекаменноугольных отложений Шпицбергена, которые

были отождествлены А.Г. Натгорстом [Natherst, 1894] с видом *Lepidodendron tenerrimum* Auerbach et Trautschold, описанным из листоватых углей Тульской губернии [Auerbach, Trautschold, 1860].

М.Д. Залесский [1909], который был хорошо знаком с материалами по *L. tenerrimum* из Подмосковного бассейна, согласился с мнением норвежского коллеги о тождестве российских и шпицбергенских остатков и поддержал его идею о выделении их в новый род. При этом автором *Porodendron* считается не Натгорст, а Залесский, который первым соблюл необходимые формальности для введения нового рода.

Позднее, однако, Залесский [1915] пересмотрел свою точку зрения и вернул растения из Подмосковного бассейна обратно в род *Lepidodendron* Sternberg. При этом он полагал, что шпицбергенские растения из сборов Натгорста следует оставить в составе *Porodendron*, но выделить их в самостоятельный вид.

Несмотря на это, родовое название *Porodendron* все-таки закрепилось за лепидофиитами из Подмосковного бассейна (см. [Hirmer, 1927; Bode, 1929; Новик, 1952; Борсук и др., 1963; Chaloner, 1967]). При этом практически каждый автор, касавшийся этого рода, предлагал для него свою интерпретацию.

В конце концов, Б.А. Томас [Thomas, 1968] предложил отождествить *Porodendron* и британский род *Eskdalia*, основываясь только на сходстве кутикул, выделяющихся при мацерации осей типовых видов обоих родов. Затем Томас в соавторстве с С.В. Мейеном [Thomas, Meyen, 1984] включили в состав *Eskdalia* (=*Porodendron*) виды из нижнего карбона Восточной Сибири и изменили диагноз этого рода, включив в него признаки, первоначально не наблюдавшиеся ни у типового вида *Eskdalia minuta* Kidston, ни у подмосковных представителей *Porodendron*, а именно – наличие пятки и крыльев у листовых подушек.

Проведенное пятнадцать лет назад тщательное изучение вновь собранного богатого материала по подмосковным «породендронам» [Мосейчик, 2002, 2009] показало, что у их листовых подушек отсутствуют пятка и крылья. Тогда Ю.В. Мосейчик была вынуждена расширить диагноз рода *Eskdalia*, добавив, что к нему могут относиться растения с подушками без крыльев и пяток.

В настоящее время представляется более правильным исключить из *Eskdalia* формы без пяток и крыльев, возродив род *Porodendron*. При этом, поскольку типовым видом является *P. tenerrimum* с типовым местонахождением в Подмосковном бассейне, следует отвергнуть все интерпретации рода *Porodendron*, основанные на материале, не принадлежащем к этому виду или его

синонимам, или на материале, собранном за пределами типовой местности.

Дополнительным аргументом в пользу выделения особого рода для осей обсуждаемых подмосковных лепидофиитов является их ассоциация с весьма своеобразными фруктификациями, о чем будет сказано далее.

Уточненный диагноз *Porodendron*, основанный на ревизии типового вида *P. tenerrimum* (=*P. olivieri*), приведен ниже.

### Род *Porodendron* (Zalesky 1909) Mosseichik, emend. nov.

*Porodendron*: Залесский, 1909, с. 5–7; Hirmer, 1927, с. 307; Bode, 1929, с. 134; Новик, 1952, с. 201; Борсук и др., 1963, с. 467; Chaloner, 1967, с. 527.

*Eskdalia* (pars): Мосейчик, 2002, с. 201; 2009, с. 136.

**Типовой вид – *Porodendron tenerrimum* (Auerbach et Trautschold) Zalesky;** нижняя часть визейского яруса Подмосковного бассейна.

**Измененный диагноз.** Оси плауновидных, несущие широко расставленные округло-ovalные, субромбические или сердцевидные листовые подушки, располагающиеся в лепидодендроидном филлотаксисе, с ясно выраженным ортостихиями и горизонтальными рядами. Листовая пластинка отходила от верхней части подушки; при ее отделении мог образовываться ложный листовой рубец. Лигульная ямка располагается у верхнего края подушки (в пазухе листа). Парихны, а также крылья и пятка у листовых подушек, отсутствуют.

**Emended diagnosis.** Lycopod stems with distant round-oval, subrhombic or heart-shaped leaf cushions. Phyllotaxis lepidodendroid with evident orthostichies and horizontal rows. Leaf lamina situated at upper edge of leaf cushion; in case of its abscission false leaf scar observed. Ligule pit situated at upper edge of leaf cushion (in leaf axil). Leaf cushion without parichnos, wings and heel.

**Видовой состав.** Нами к *Porodendron* относится единственный вид – *Porodendron olivieri* (Eichwald) Hirmer, который рассматривается как старший таксономический синоним типового вида *P. tenerrimum* (подробнее см. [Мосейчик, 2002]). Он распространен в нижней части визейского яруса Подмосковного бассейна (бобриковская и нижняя часть тульской свиты).

**Замечания.** В предлагаемом понимании *Porodendron* очень близок к другому эндемичному для визе Подмосковного бассейна роду – *Gryzlovia* Mosseichik. Их основное различие заключается в том, что для *Gryzlovia* характерно плотное расположение листовых подушек с образованием псевдомутовок.

## Надродовая систематика визейских плауновидных Подмосковного бассейна

За основу при классификации подмосковных плауновидных взята система, предложенная Б.А. Томасом и Ш.Д. Брэк-Хэйнс [Thomas, Brack-Hanes, 1984], как наиболее адекватно и полно отражающая современные знания об ископаемых лепидофиах. Одним из достоинств системы Томаса и Брэк-Хэйнс, на наш взгляд, является то, что ее авторы пытаются следовать идеи С.В. Мейена [1990б, в; Meyen, 1971] об использовании при выделении семейств, прежде всего, данных по фруктификациям, что позволяет добиться большей естественности выделяемых надродовых таксонов. В соответствии с этим названия большинства семейств в системе Томаса и Брэк-Хэйнс образованы от названий фруктификаций. При этом, как допускает последняя версия Международного кодекса ботанической номенклатуры (Мельбурнский кодекс, 2011 г.)<sup>2</sup>, они не конфликтуют с названиями семейств, основанными на родах, включающих вегетативные части растений.

Большая часть плауновидных из визе Подмосковного бассейна может быть отнесена к порядку Lepidocarpales. Из семейств этого порядка, присутствующих в системе Томаса и Брэк-Хэйнс, в визе Подмосковного бассейна обнаружены представители Lepidocarpaceae и Flemingitaceae. Кроме того, нами установлена эндемичная для бассейна группа, которая выделяется в качестве нового семейства Bodeostrobaceae в рамках того же порядка.

Ниже дается характеристика порядка Lepidocarpales, а также перечисленных выше семейств, обсуждаются их взаимоотношения с семействами, выделявшимися ранее по вегетативным частям, и перечисляются включаемые в них виды из Подмосковного бассейна. Поскольку за последние 33 года, прошедшие со времени опубликования системы Томаса и Брэк-Хэйнс, получены новые данные о соотношении родов дисперсных фруктификаций и вегетативных осей, в описания семейств внесены некоторые корректизы.

### Порядок Lepidocarpales

Лигульные гетероспоровые плауновидные со спорангиями, расположенными на адаксиальной стороне спорофиллов. Спорофиллы собраны в терминальные или боковые стробили. Корневые органы представлены стигматиевидными ризофорами.

<sup>2</sup> См. электронную версию Кодекса на сайте Международной ассоциации по таксономии растений: [www.iapt-taxon.org/nomen/main.php](http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php).

Б.А. Томас и Ш.Д. Брэк-Хэйнс [Thomas, Brack-Hanes, 1984] отнесли к этому порядку семейства Cyclostigmaceae, Flemingitaceae, Lepidocarpaceae, Caudatocarpaceae, Sigillariostrobaceae, Pinakodendraceae, Cyclodendraceae, Sporangiostrobaceae, Spenceritaceae, Pleuromeiaceae. Однако в настоящее время все больше палеоботаников (см. [Taylor et al., 2009]) склоняются к отнесению последних трех семейств к другим порядкам (соответственно, Isoetales, Lycopodiales, Pleuromeiales), поскольку включаемые в них растения не имели стигматиевидных ризофоров и четко оформленных стробилов, а Spenceritaceae вообще оказались гомоспоровыми.

Мы считаем, что семейства Pinakodendraceae и Cyclodendraceae также следует исключить из состава Lepidocarpales, поскольку у их представителей отсутствуют стробили, а неспециализированные спорофиллы со спорангиями образуют fertильные зоны на несущих осях [Chaloner, 1967]. Кроме того, Cyclodendraceae объединяет пермские лепидофицы Гонданы, которые, уже по чисто фитогеографическим соображениям, не могут принадлежать евразийским лепидокарповым.

Очевидно, к Lepidocarpales следует отнести еще одно семейство, установленное позднее выхода в свет статьи Томаса и Брэк-Хэйнс, – Diaphorodendraceae, подробнее о котором сказано ниже.

### Семейство Lepidocarpaceae Hirmer 1927<sup>3</sup>

К семейству относятся древесные плауновидные с колоннообразным стволом, обильно ветвящимися дихотомически в верхней части. Центральный цилиндр осей представлен медуллированной протостелой. Кора трехслойная.

Листья расположены в лепидодендроидном филлотаксисе, дифференцированы на листовую подушку и опадающую листовую пластинку. Листовые подушки субромбические или веретеновидные, могут нести киль выше и ниже листового рубца. Листовой рубец овальный или субромбический, как правило, на нем хорошо видны рубчик проводящей ткани и два рубчика листовых парихн. У многих форм ниже рубца присутствуют два рубчика подлистовых парихн. Лигульная ямка расположена вблизи пазухи листовой пластинки или выше ее на листовой подуш-

<sup>3</sup> Характеристика составлена на основе данных, опубликованных в работах [Chaloner, 1967; Phillips, 1979; Brack-Hanes, Thomas, 1983; Bateman et al., 1992; Мосейчик, 2009].

ке. Листовой рубец может образовываться в основании листовой пластинки или несколько выше.

Отпечатки, фитолеймы и петрификации осей относят к родам *Lepidodendron* Sternberg, *Lepidophloios* Sternberg и *Sublepidophloios* Sterzel.

Подземные органы представлены ризофорами *Stigmaria* Ad. Brongniart.

Стробили терминальные, моноспорангиятные. Мужские фруктификации несут микроспорангии со спорами *Lycospora* Schopf, Willson et Bentall, а женские – мегаспорангии, каждый из которых содержит одну функционирующую «мегаспору-семя» типа *Cystosporites* Schopf и три abortивные мегаспоры. Фертильная мегаспора проксимальной частью направлена в сторону от оси стробила.

В строении спорофиллов отчетливо выделяются горизонтально отходящая от оси фруктификации ножка, несущая спорангий и дистально переходящая в вертикальный терминальный щиток; вниз от места перехода ножки в щиток отходит пятка. Ножка спорофилла может иметь в разной степени развитые латеральные разрастания. У микростробилов, относимых к роду *Lepidostrobus* Ad. Brongniart, латеральные разрастания развиты слабо, спорофилл уже спорангия. Мегастробили, как правило, несут ножки с латеральными разрастаниями, полностью облекающими спорангий – такие фруктификации выделяют в род *Lepidocarpon* Scott.

Вероятно, к этому же семейству можно отнести некоторые виды женских стробилов из рода *Achlamydocarpon* Schumacker-Lambray (*A. belgicum* Schumacker-Lambray, *A. takhtajani* (Snigirevskaya) Schumacker-Lambray из карбона Европы), очень близкие по строению к *Lepidocarpon*, но с почти не развитыми латеральными разрастаниями. Другие евразийские виды *Achlamydocarpon* – *A. varius* (Baxter) T. Taylor et Brack-Hanes, *A. bohdaniczii* (Bochenksi) Leisman et Phillips – имеют иное строение, и их вернее было бы выделять в самостоятельный род. В отличие от настоящих лепидокарповых, у этих видов единственная фертильная мегаспора проксимальной частью обращена в сторону оси стробила и в районе трехлучевой щели несет губчатую массу споропленина; при этом у спорофиллов существенно развиты латеральные разрастания, которые не облекают спорангий целиком. Микростробили, включаемые в *A. varius*, имеют аналогичное строение спорофиллов и несут не ликоспоры, а более крупные споры типа *Cappasporites* Urban [Leisman, Phillips, 1979].

Стробили *Achlamydocarpon varius* ассоциируют с осями *Diaphorodendron* DiMichele и *Syn-*

*chysidendron* DiMichele et Bateman, близкими по морфологии листовых подушек к роду *Lepidodendron*, но отличающимися от них по анатомическому строению (в частности, для них характерна сифоностелия), и потому эти растения было предложено выделять в самостоятельное семейство *Diaphorodendraceae* DiMichele et Bateman [1992], что, по нашему мнению, вполне обоснованно. В системе Томаса и Брэк-Хайнса эта группа рассматривались в рамках *Lepidocarpaceae*.

У. Димайкл и Р. Бейтмен [DiMichele, Bateman, 1992] отмечали, что для представителей родов *Diaphorodendron* и *Synchysidendron* характерно отсутствие подлистовых парихн. Это дало повод К. Альварес-Васкес и Р. Вагнеру [Alvarez-Vazquez, Wagner, 2014] по этому признаку исключить некоторые виды осей неанатомической сохранности из рода *Lepidodendron*, перенести их в *Diaphorodendron* и, соответственно, поместить в семейство *Diaphorodendraceae*. Однако наличие подлистовых парихн – признак неустойчивый внутри семейства *Lepidocarpaceae*: подлистовые парихны отсутствуют у таких представителей этого семейства, как *Lepidophloios* и *Sublepidophloios*, а в Подмосковном бассейне с лепидодендронами, не имеющими подлистовые парихны, ассоциируют стробили типа *Lepidocarpon*, а не *Achlamydocarpon varius*, как в семействе *Diaphorodendraceae*.

По вегетативным осям *Lepidodendron* уже давно было предложено выделять семейство *Lepidodendraceae* Endlicher [1836–1840], хотя в настоящее время очевидно, что не все виды, относимые к этому роду, имели женские фруктификации лепидокарпового типа. Сейчас можно утверждать, что такие стробили имели только евразийские лепидодендроны, и только их следует включать в *Lepidocarpaceae*. Что касается многочисленных видов осей типа *Lepidodendron* из позднего палеозоя Средней Азии и Китая, то во вмещающих их отложениях неизвестны достоверные остатки женских стробил лепидокарпового типа<sup>4</sup>, поэтому принадлежность азиатских лепидодендронов к *Lepidocarpaceae* не доказана. В карбоне Гондваны также известны

<sup>4</sup> Л.А. Гоганова обнаружила в нижне-среднекаменноугольных отложениях Экибастузского и Карагандинского бассейнов дисперсные мегаспорофиллы, которые она отнесла к *Lepidocarpon major* (Ad. Brongniart) Hemingway [Гоганова и др., 2002] и новому виду *L. saccatus* Goganova [Гоганова, 2003], однако их описание и изображение настолько неудовлетворительны, что не позволяют убедиться в правильности определений.

плауновидные, отнесенные к роду *Lepidodendron*, однако в большинстве своем соответствующие определения сомнительны (подробнее см. [Мосейчик, 2014б]).

По мужским стробилам *Lepidostrobus* также предлагалось выделять семейство – *Lepidostrobaceae* S. Meyen [1978; Мейен, 1990б]. В то же время, остатки стробилов *Lepidostrobus*, обнаруженные за пределами Европы, не сопровождаются женскими фруктификациями лепидокарпового типа. Иными словами, мужские фруктификации такого типа могли принадлежать другим группам лепидофитов.

Среди плауновидных Подмосковного бассейна к семейству *Lepidocarpaceae* могут быть отнесены следующие виды:

*Lepidodendron veltheimoides*,  
*L. spetsbergense*,  
*Sublepidophloios sulphureus*,  
*S. suvoroviensis*,  
*Lepidostrobus ignatievii*,  
*Lepidocarpon eichwaldii*,  
*Stigmaria ficoides*.

Из них удалось восстановить три ансамбль-вида [Мосейчик, 2014а]:

*Lepidodendron veltheimoides* - *Lepidocarpon eichwaldii* - *Cystosporites giganteus* - *Crassilagenicula simplex*,

*Lepidodendron spetsbergense* - *Stigmaria ficoides*,  
*Sublepidophloios sulphureus* - *Lepidostrobus ignatievii*.

### **Семейство *Flemingitaceae* Thomas et Brack-Hanes 1984<sup>5</sup>**

В семейство включаются плауновидные, для которых характерны терминальные фруктификации, относимые к роду *Flemingites* Carruthers, emend. Brack-Hanes et Thomas. Это стробили со спирально расположенными на неразветвленной оси спорофиллами, которые состоят из ножки и терминального щитка, у многих форм в месте перегиба спорофилла отмечается пятка. На адвокальной поверхности ножки располагается спорангий. Ножка может иметь небольшие латеральные разрастания, не обтекающие спорангий. Стробили биспорангиятные: в верхней части с микроспорангиями, содержащими споры типа *Lycospora*, а в нижней – с мегаспорангиями, за-

ключающими многочисленные гулевые мегаспоры типа *Lagenicula* Bennie et Kidston или *Lagenoisporites* R. Potonié et Kremp.

Центральные оси этих растений были колоннообразные или редко дихотомически ветвились. По анатомическому строению они очень близки к осям лепидокарповых. У крупных древовидных форм были системы опадающих боковых ветвей, от которых на основной оси оставались так называемые «улодендровые» рубцы.

Вегетативные оси несли листья, расположенные в лепидодендроидном филлотаксисе и состоящие из веретеновидной или субромбической листовой подушки и неопадающей листовой пластинки. У некоторых форм отмечены разрастания листовых подушек – крылья и пятка. По анатомическим данным, помимо проводящего пучка, в лист входили два тяжа воздухоносной ткани. Лигульная ямка располагалась в пазухе листовой пластинки или чуть выше – на самой листовой пластинке.

Отпечатки и фитолеймы осей относят к родам *Sublepidodendron* Hirmer, *Ulodendron* Lindley et Hutton и *Ogneuporia* Mosseichik. Оси анатомической сохранности описывают как род *Paralycopodites* E. Morey et P. Morey.

Подземные органы представлены ризофорами *Stigmaria*.

Вегетативные оси *Ulodendron* ранее было предложено выделять в самостоятельное семейство *Ulodendraceae* H. Potonié et Gothan [Potonié H., 1921]. В то же время оси типа *Ulodendron* не найдены в органической связи или хотя бы в тесной ассоциации со стробилами *Flemingites*. Включение этих осей в семейство *Flemingitaceae* основано только на их морфологическом сходстве с осами родов *Paralycopodites* и *Sublepidodendron*. Впрочем, известны остатки ветвей *Ulodendron* в органической связи со стробилами, которые описаны как род *Ulostrobus* Renier et Stockmans [Stockmans, Willière, 1953]. К сожалению, эти стробили детально не изучены.

На основе рода *Sublepidodendron* также предлагалось выделять самостоятельное семейство – *Sublepidodendraceae* Kräusel et Weyland [1949].

Напомним, что род *Sublepidodendron* был введен М. Гирмером [Hirmer, 1927] для осей мелкоподушечных плауновидных из турнейско-визейских отложений арх. Шпицберген не имеющих следов присутствия лигульной ямки. Судя по опубликованным фотографиям [Nathorst, 1920], морфологически листовые подушки этих растений очень близки к листовым подушкам молодых осей *Sublepidodendron shvetzovii* из визе Подмосковного бассейна, для которых показано присутствие лигулы и установлена их ассоциация со

<sup>5</sup> Характеристика составлена на основе данных, опубликованных в работах [Thomas, 1967; DiMichele, 1980; Brack-Hanes, Thomas, 1983; Thomas, Brack-Hanes, 1984; Bateman et al., 1992; Мосейчик, 2004, 2009, 2012].

стробилами *Flemingites russiensis* [Мосейчик, 2003, 2009]. Практически одновременное существование этих растений и палеофитогеографическая общность их местонахождений (все они принадлежали одной фитохории – Северо-Европейской провинции [Мосейчик, 2010]) позволяет предполагать, что шпицбергенские и подмосковные сублепидодендроны принадлежали одной естественной группе. При этом весьма вероятно, что у лепидофитов со Шпицбергена могла быть лигульная ямка, не сохранившаяся на отпечатках подушек вследствие ее расположения на листовой пластинке.

К сожалению, типовой материал рода [Natherst, 1920], на протяжении почти ста лет не подвергался серьезному пересмотру. Новых сборов тоже не было. Довольно вольная интерпретация опубликованных А.Г. Натгорстом данных привела к тому, что в настоящее время в род *Sublepidodendron* и, соответственно, в Sublepidodendraceae включают вегетативные побеги, принадлежавшие, на наш взгляд, различным естественным группам.

Так, китайские палеоботаники [Wang et al., 2003; Wang, Xu, 2005; Meng et al., 2016] отнесли к *Sublepidodendron* и позднедевонские безлигульные лепидофиты с двумя типами моноспорангийных стробилов, обнаруженные в Южном Китае, – *Sublepidodendron songziense* Chen и *S. grabauai* (Sze) Wang et Xu. У европейских сублепидодендронов стробилы с подобным строением не найдены, и более того – моноспорангийные стробилы с гулатными мегаспорами, аналогичные обнаруженным в Южном Китае, в европейском девоне и карбоне неизвестны вовсе. Все это позволяет предполагать, что южнокитайские сублепидодендроны принадлежат к особой эндемичной катазиатской группе лепидофитов.

Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1969, 2006] отнес к *Sublepidodendron* остатки осей лепидофитов из среднефаменских отложений Медвежьего острова – *Sublepidodendron heeri* (Natherst) Schweitzer [=*S. isachsenii* (Natherst) Schweitzer]. Эти плауновидные несут веретеновидные листовые подушки, в расположении которых наблюдаются четкие ортостихи – признак, не характерный для шпицбергенских сублепидодендронов. Кроме того, по описанию Швайцера, «место прикрепления листа», то есть листовой пластинки в нашей терминологии, «у своего верхнего края закруглено, у нижнего – остро сужено и занимает около половины подушки» [Schweitzer, 2006, с. 37]. Напротив, у шпицбергенских сублепидодендронов, с чем соглашаются все занимавшиеся ими исследователи, место прикрепления листовой пластинки имеет аркообразную форму. Та-

ким образом, *S. heeri* с Медвежьего острова и сублепидодендроны Шпицбергена имеют мало общего и их отнесение к одному роду, на наш взгляд, Швайцером достаточно не обосновано. К тому же нельзя забывать и о стратиграфической разобщенности этих находок. Органы размножения *S. heeri* неизвестны, но мы позволим себе предположить, что они принадлежат к какой-то группе позднедевонских плауновидных, более примитивной, чем Flemingitaceae, поскольку достоверные остатки *Flemingites* не найдены в отложениях древнее визейского яруса.

Среди плауновидных Подмосковного бассейна к семейству Flemingitaceae могут быть отнесены следующие виды:

*Flemingites russiensis*,  
*Sublepidodendron shvetzovii*,  
*S. nelidovense*,  
*S. puchkoviorum*,  
*Ogneuporia seleznevae*,  
*Ulodendron ulianovii*,  
*U. moskovense*,  
*Stigmaria stellata*.

Из них удалось восстановить два ансамбля-вида [Мосейчик, 2014а]:

*Sublepidodendron shvetzovii* - *Flemingites russiensis* - *Lycospora* - *Lagenicula brevispinosa* - *Stigmaria stellata*,

*Ogneuporia seleznevae* - *Flemingites russiensis* - *Lycospora* - *Lagenicula brevispinosa* - *Stigmaria stellata*.

**Семейство Bodeostrobaceae Mosseichik, fam. nov.<sup>6</sup>**

**Типовой род (Type genus)** – *Bodeostrobus* Mosseichik 2002.

**Диагноз.** Плауновидные с редко дихотомически ветвящимися осями и неопадающими листьями (роды *Porodendron* Zalessky и *Gryzlovia* Mosseichik). Филлотаксис лепидодендроидный с отчетливо выраженным ортостихиями. Листовые подушки от округленно-ромбической до овальной формы, без крыльев и пяток. Листовая пластинка располагалась у самого верхнего края подушки. Лицемарная ямка находилась в пазухе листовой пластинки. Стробилы терминальные, моноспорангийные, с листоподобными спорофиллами, не дифференцированными на ножку и терминальный щиток. Мегастробилы (род *Bodeostrobus* Mosseichik) несли спорангии, каждый

<sup>6</sup> Характеристика составлена на основе данных, опубликованных в работах [Мосейчик, 2002, 2003, 2009].

из которых содержал одну «мегаспору-семя» типа *Cystosporites* и три abortивные мегаспоры. Фертильная мегасpora проксимальной стороной обращена в сторону оси стробила. Микростробили (род *Tulastrobus* Mosseichik) несли спорангии с микроспорами типа *Lycospora*.

**Diagnosis.** Lycopods with rarely dichotomized axes and persistent leaves (genera *Porodendron* and *Gryzlovia*). Phyllotaxis lepidodendroid with evident orthostochies and horizontal rows. Leaf cushions from subrhombic to oval, without wings and heels. Leaf lamina disposed at upper edge of leaf cushion. Ligule pit in axil of leaf lamina. Strobili terminal, monosporangiate, with leaf-like sporophyls not differentiated into pedicel and distal lamina. Each sporangium of megastrobili (genus *Bodeostrobus*) bears one seed-megaspore of *Cystosporites* type and three aborted megaspores. Proximal part of fertile megaspore directed towards strobilus axis. Microstrobili (genus *Tulastrobus*) bear sporangia with microspores of *Lycospora* type.

**Замечания.** Оси, отвечающие диагнозу семейства, относят к эндемичным подмосковным родам *Porodendron* и *Gryzlovia*. Для последнего характерна псевдомутовчатость. Анатомическое строение осей и корневые образования бодеостробовых неизвестны.

В работах Р. Потонье [Potonié R., 1967, 1973] упоминается семейство Porodendraceae без указания автора, которым, возможно, является сам Роберт Потонье. Судя по объяснению в тексте [Potonié R., 1967, с. 45], к семейству относятся биспорангиятные стробили из рода *Porostrobus* Nathorst с мегаспорами *Setosisporites* Loose и микроспорами *Densosporites* Berry. Остатки типового вида этого рода – *P. zeilleri* Nathorst – происходят из нижнего карбона Шпицбергена и обнаружены в одном местонахождении с осьми, которые А.Г. Натгорст [Nathorst, 1914] отнес к подмосковному виду *Porodendron tenerrimum*. Это породило представление о возможной органической связи стробилов *Porostrobus* и осей

*Porodendron*. И хотя Потонье в вышеперечисленных публикациях не упоминает *Porodendron*, очевидно, что название «Porodendraceae» образовано именно от этого рода.

Отнесение шпицбергенских остатков к *Porodendron tenerrimum* еще у М.Д. Залесского [1915] вызывало сомнения, которые может разрешить только переизучение сборов Натгорста. К чему бы ни привела эта ревизия, уже сейчас очевидно, что Porodendraceae в понимании Р. Потонье представляет собой совсем иную группу, чем вводимое нами семейство Bodeostrobaceae, поскольку у плауновидных этих семейств существенно разнится строение репродуктивных органов.

Новое семейство отнесено к порядку Lepidocarpales, поскольку по строению микро- и мегаспор (*Lycospora* и *Cystosporites*, соответственно) оно очень близко к семейству Lepidocarpaceae.

Среди плауновидных Подмосковного бассейна к Bodeostrobaceae могут быть отнесены:

*Gryzlovia meyenii*,  
*Porodendron olivieri*,  
*Bodeostrobus bennholdii*,  
*Tulastrobus pusillus*.

Из них удалось реконструировать один ансамбль-вид [Мосейчик, 2014а]:

*Eskdalia olivieri* - *Bodeostrobus bennholdii* - *Cystosporites giganteus* - *Tulastrobus pusillus* - *Lycospora*.

\* \* \*

Остатки плауновидных северо-западного крыла Подмосковного бассейна, которые отнесены к эндемичным родам *Wittbergia* Mosseichik и *Novgorodendron* Gordenko, O. Orlova et S. Snigirevsky, пока не могут быть включены ни в одно из известных семейств как из-за их своеобразной морфологии, так и из-за отсутствия данных о фруктификациях и ризофорах этих растений.

## Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.Б. Ульянову за помощь при проведении полевых работ в Нелидовском районе Тверской области, а также ведущему специалисту естественно-исторического отдела ТОКМ А.Ф. Лакомову за многолетнюю всестороннюю поддержку наших исследований по изучению ископаемых растений Тульской области.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2016-0001 Геологического института РАН.

## Литература

Борсук М.О., Новик Е.О., Радченко Г.П., Ананьев А.Р., Владимирович В.П., Любер А.А., Сенкевич М.А., Шведов Н.А. Плауновидные // В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 415–472.

Геккер Р.Ф. К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской области // Мат-лы по региональной и прикладной геологии Лен-области и Карельской АССР. – Л.; М.: ГОНТИ НКТП СССР, 1938. – С. 3–15. (Ленингр. геол. трест. Сб. № 2).

Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 2. Подмосковный бассейн и другие месторождения угля центральных и восточных областей Европейской части РСФСР. – М.: Госгеолтехиздат, 1962. – 518 с.

Гоганова Л.А. Новый вид раннекаменноугольного растения из Центрального Казахстана // Изв. НАН РК. Сер. геол. – 2003. – № 4. – С. 83–85.

Гоганова Л.А., Лопатина А.И., Мамутова С.Б. Атлас каменноугольной флоры и фауны Экибастузского угольного бассейна. – Караганда, 2002. – 151 с.

Горденко Н.В., Орлова О.А., Снигиревский С.М. *Novgorodendron coprophorum* gen. et sp. nov. – новое плауновидное из нижнекаменноугольных отложений Московской синеклизы // Палеонтол. журн. – 2006. – № 2. – С. 96–103.

Залесский М.Д. Заметка о растительных остатках из каменноугольных отложений Мугоджарских гор // Изв. Геол. Ком. – 1909. – Т. 28. – № 1. – С. 1–11.

Залесский М.Д. О *Lepidodendron olivieri* Eichw. и *Lepidodendron tenerimum* A. & T. – Пгд: Геол. Ком., 1915. – 46 с. (Тр. Геол. Ком. Нов. сер. Вып. 125).

Корженевская А.С. Угленосность Осташковского и Селижаровского районов Калининской области. – Л.; М.: Гостоптехиздат, 1941. – 57 с. (Тр. Ленингр. геол. упр. Вып. 22).

Криштофович А.Н. Палеоботаника. 4-е изд. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.

Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 76–124.

Мейен С.В. Палеоботаническая таксономия и номенклатура: необходимость нового подхода // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 49–76.

Мейен С.В. *Phyllotheaca*-подобные растения верхнепалеозойской флоры Ангариды // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990в. – С. 17–49.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Ч. 1. – М.: Изд-во МГУ, 1997. – 448 с.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. – М.: Изд-во МГУ, 2006. – 592 с.

Мосейчик Ю.В. *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковного бассейна (морфология, экология, географическое и стратиграфическое распространение) // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сб. памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всееволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 193–217.

Мосейчик Ю.В. Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна // М.В. Дурант, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сб. научн. тр. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 35–71.

Мосейчик Ю.В. *Ogneuporia seleznevae* gen. et sp. nov. – древесное плауновидное из верхнего визе Подмосковного бассейна // М.В. Дурант, И.А. Игнатьев (ред.). Растительный мир в пространстве и времени: Сб. научн. работ, посвященных 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 126–141.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна. Т. I. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 187 с.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные фитохории Северной Евразии: структура, система, эволюция // *Lethaea rossica*. – 2010. – Т. 2. – С. 1–27.

Мосейчик Ю.В. Стробили *Flemingites* (Cartuthers) Brack-Hanes et Thomas в позднем визе Подмосковного бассейна // *Lethaea rossica*. – 2012. – Т. 6. – С. 23–31.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна. Т. II. Членистостебельные, папоротники, голосеменные. – М.: ГЕОС, 2014а. – 72 с.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные флоры Гондваны: состав, эволюция и географическое разнообразие // *Lethaea rossica*. – 2014б. – Т. 9. – С. 1–20.

Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 468 с. (Палеонтология СССР. Нов. сер. Т. 1).

Орлова О.А. Визейская флора Московской синеклизы: дисс. ... канд. геол.-минер. наук. – М., 2001. – 200 с.

Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковного 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.

Alvarez-Vazquez C., Wagner R.H. Lycopsida from the lower Westphalian (Middle Pennsylvanian) of the Maritime Provinces, Canada // Atlantic Geology. – 2014. – Vol. 50. – P. 167–232.

- Auerbach I.B., Trautschold H.A.* Über die Kohlen von Central-Russland // Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou. – 1860. – T. 13 (19). – Liv. 1. – S. 3–58.
- Bateman R.M., DiMichele W.A., Willard D.A.* Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1992. – Vol. 79. – P. 500–559.
- Bode H.* Zur Kenntnis der Gattung *Porodendron* Nathorst (non Zalessky) // Palaeontographica. – 1929. – Bd 72. – S. 125–139.
- 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.
- Chaloner W.G.* Lycophyta // E. Boureau (ed.). Traité de paléobotanique. T. 2. – Paris: Masson et Cie, 1967. – P. 436–845.
- DiMichele W.* *Paralycopodites* Morey & Morey, from the Carboniferous of Euramerica – A reassessment of generic affinities and evolution of «*Lepidodendron*» *brevifolium* Williamson // Amer. J. Bot. – 1980. – Vol. 67 (10). – P. 1466–1476.
- DiMichele W.A., Bateman R.M.* Diaphorodendraceae, fam. nov. (Lycopidae: carboniferous): Systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov // Amer. J. Bot. – 1992. – Vol. 79. – P. 605–617.
- Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturalis disposita. – Vienna, 1836–1840. – 1483 p.
- Gothan W., Weyland H.* Lehrbuch der Paläobotanik. – Berlin: Akademie-Verlag, 1964. – 594 S.
- Hirmer M.* Handbuch der Paläobotanik. Bd 1: Thallophyta–Bryophyta–Pteridophyta. – Muenchen; Berlin: Verlag von R. Oldenbourg, 1927. – 708 S.
- Kräusel R., Weyland H.* Pflanzenreste aus dem Devon. XIV. *Gilboiphyton* und die Protolepidophytale // Senckenbergiana. – 1949. – Bd 30. – S. 129–152.
- Leisman G.A., Phillips T.L.* Megasporangiate and microsporangiate cones of *Achlamydocarpon varius* from the Middle Pennsylvanian // Palaeontographica B. – 1979. – Bd 168. – S. 100–128.
- Lemoigne Y.* La flore fossile aux cours des temps géologiques. Pt. 3 // Geobios. – 1988. – № 1 (num. spec. 10). – P. 161–384.
- Meng M.-C., Liu L., Wang D.-M., Yao J.-X.* Growth architecture and microsporangiate strobilus of *Sublepidodendron grabauai* (Lycopidae) from the Late Devonian of South China // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2016. – Vol. 224. – P. 83–93.
- Meyen S.V.* *Phyllotheaca*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica B. – 1971. – Bd 133. – Lief. 1/3. – S. 1–33.
- Meyen S.V.* An attempt of a radical improvement of suprageneric taxonomy of fossil plants // Phytia. – 1978. – Vol. 1. – P. 76–86.
- Nathorst A.G.* Zur palaeozoischen Flora der arktischen Zone // Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. – 1894. – Bd 26. – № 4. – S. 1–80.
- Nathorst A.G.* Nachträge zur paläozoischen Flora Spitzbergens. – Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1914. – 116 S.
- Nathorst A.G.* Zur fossilen Flora der Polarländer. T. 2. Lief. 1. Zur Kulmflora Spitzbergens. – Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1920. – 45 S.
- Phillips T.L.* Reproduction of heterosporous arborescent lycopods in the Mississippian–Pennsylvanian of Euramerica // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1979. – Vol. 27. – P. 239–289.
- Potonié H.* Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen-Reste der palaeozoischen und mesozoischen Formationen. Lief. III. – Berlin: Königlichen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie, 1905. – S. 41–60.
- Potonié H.* Lehrbuch der Paläobotanik. 2 Aufl., umgearb. W. Gothan. – Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1921. – 538 S.
- Potonié R.* Versuch der Einordnung der fossilen Sporeae dispersae in das phylogenetische System der Pflanzenfamilien. Teil I. Thallophyta bis Gnetales // Forschungsber. Nordrh.-Westfalen. – 1967. – № 1761. – S. 1–310.
- Potonié R.* Phylogenetische Sporologie. Wandel der Sporenform der Höheren Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte // Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. – 1973. – Bd 22. – S. 1–142.
- Remy W., Remy R.* Die Floren des Erdaltertums. – Essen: Verlag Glückauf GmbH, 1977. – 468 S.
- Schweitzer H.-J.* Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 2. Lycopodiinae // Palaeontographica B. – 1969. – Bd 126. – S. 101–137.
- Schweitzer H.-J.* Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht // Palaeontographica B. – 2006. – Bd 274. – S. 1–185.
- Sternberg K.M.* Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd II. H. 7/8. – Prag: Gotlieb Hässe Söhne, 1838. – S. 81–220.
- Stockmans F., Willière Y.* Végétaux Namuriens de la Belgique. Texte. – Bruxelles, 1953. – XI+382 p. (Assoc. Étude Paléont. Stratigraph. Houillères. Public. № 13).
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. 2 ed. – N.Y.: Acad. Press, 2009. – XXII+1230 pp.
- Thomas B.A.* *Ulodendron*: Lindley et Hutton and its cuticle // Annals of Botany. N. S. – 1967. – Vol. 31. – № 124. – P. 775–782.
- Thomas B.A.* A revision of the Carboniferous lycopod genus *Eskdalia* Kidston // Palaeontology. – 1968. – Vol. 11. – Pt. 3. – P. 439–444.
- Thomas B.A.* Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species // Palaeontology. – 1970. – Vol. 13. – Pt. 1. – P. 145–173.
- Thomas B.A., Brack-Hanes S.D.* A new approach to family groupings in the lycophtyes // Taxon. – 1984. – Vol. 33 (2). – P. 247–255.
- Thomas B.A., Meyen S.V.* A reappraisal of the Lower Carboniferous lepidophyte *Eskdalia* Kidston // Palaeontology. – 1984. – Vol. 27. – Pt. 4. – P. 707–718.
- Wang Q., Hao S.-G., Wang D.-M., Wang Y., Denk T.* A Late Devonian arborescent lycopid *Sublepidodendron*

*songziense* Chen emend. (Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949) from China, with a revision of the genus *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927 // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2003. – Vol. 127. – P. 269–305.

Wang Y., Xu H.H. *Sublepidodendron grabaui* comb. nov., a lycopsid from the Upper Devonian of China // Bot-

anical Journal of the Linnean Society. – 2005. – Vol. 149. – P. 299–311.

Zalessky M.D. Über 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. Pal. Monatsh. Abt. B. – 1944. – H. 7/9. – S. 177–240.

## Объяснения к фототаблицам

### Таблица I

Фиг. 1–4. *Sublepidodendron nelidovense*, sp. nov., отпечатки осей; Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита, визейский ярус: 1 – голотип № 4860/667; 2 – то же, увеличенный фрагмент; 3 – экз. № 4860/671; 4 – экз. № 4860/604.

### Таблица II

Фиг. 1–3. *Sublepidodendron puchkoviorum*, sp. nov., голотип № BX 1054, отпечаток оси; Коптево (Тульская обл.), тульская свита, визейский ярус: 1 – общий вид; 2 – отдельная листовая подушка, виден слепок лигульной ямки; 3 – голотип, снятый с освещением снизу, чтобы лучше была видна скульптура нижней части листовых подушек.

Фиг. 4–6. *Ulodendron ulianovii* Mosseichik, sp. nov.; визейский ярус: 4 – слепок оси, голотип № 4860/617; Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита; 5 – отпечаток оси, экз. № 4865/57; Степановский карьер, тульская свита; 6 – отпечаток оси, экз. № 4865/436; Суворов-2 (Тульская обл.), тульская свита.

### Таблица III

Фиг. 1–7. *Ulodendron ulianovii* Mosseichik, sp. nov.; визейский ярус: 1 – отпечаток оси, экз. № 4865/56; Степановский карьер (Тульская обл.), тульская свита; 2 – дисперсная стеблевая кутикула, экз. № 4860/606-8-1;

Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита; 3 – то же, экз. № 4860/644-3-1; Нелидово-7 (Тверская обл.), бобриковская свита; 4 – то же, экз. № 4860/606-1-1; Нелидово-4 (Тверская обл.), бобриковская свита; 5 – тот же экз., фрагмент кутикулы основания листовой пластинки, видны клетки с папиллами; 6 – дисперсная стеблевая кутикула, экз. № 4860/606-12-1; то же местонахождение; 7 – фрагмент дисперсной стеблевой кутикулы, видна кутикулярная трубка, выстилавшая лигульную ямку, экз. № 4860/606-11-1; то же местонахождение.

### Таблица IV

Фиг. 1–8. *Ulodendron moskovense* (Zalessky) comb. nov.; визейский ярус: 1 – фотография голотипа из [Zalessky, 1944, Abb. 1]; Чулково (Рязанская обл.); 2 – фотография того же экземпляра из [Залесский, 1915, табл. II, фиг. 7a]; 3 – фотография предполагаемого противоотпечатка голотипа из [Залесский, 1915, табл. II, фиг. 6a]; то же местонахождение; 4 – фотография ветвящейся оси из [Залесский, 1915, табл. I, фиг. 3a]; Малёвка (Тульская обл.); 5 – слепок оси, экз. № 4865/281-1; Овраг Зеркальный (Рязанская обл.), бобриковская свита; 6 – отпечаток той же оси, экз. № 4865/285-1; 7 – тот же экз., увеличенный фрагмент; 8 – слепок (?) оси, экз. № 4865/122-1; Новопокровский карьер (Тульская обл.), тульская свита.

## Viséan lycopods from the Moscow Basin: New species and suprageneric affiliation

Yu.V. Mosseichik, I.A. Ignatiev

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

Systematic position of the Moscow Coal Basin Viséan lycopods is discussed. The most part of these plants can refer to the order Lepidocarpales, namely families Lepidocarpaceae, Flemingitaceae, and Bodeostrobaceae fam. nov. The latter is established for endemic Moscow lycopods with stems *Porodendron*, *Gryzlovia* and strobili *Bodeostrobus*, *Tulastrobus*.

Monographic descriptions of species *Sublepidodendron nelidovense* sp. nov., *S. puchkoviorum* sp. nov., *Ulodendron ulianovii* sp. nov., *Ulodendron moskovense* (Zalessky) comb. nov. and an emended diagnosis of genus *Porodendron* Zalessky are presented.



