

Лепидодендроны из визейских отложений Подмосковного бассейна

Ю.В. Мосейчик

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер. 7
mosseichik@mail.ru

Проведена ревизия видов осей плауновидных рода *Lepidodendron* Sternberg из визейских отложений Подмосковного угольного бассейна. Показано, что в настоящее время к этому роду могут быть отнесены только три вида из Подмосковного бассейна: *Lepidodendron demkinae* sp. nov., *L. veltheimoides* Mosseichik и *L. cf. veltheimii* Sternberg. Приведено описание этих видов. При этом существенно расширен объем и уточнены диагностические признаки *L. veltheimoides*. Показано, что у *L. demkinae* и *L. veltheimoides* отверстие лигульной ямки располагалось на особом возвышении – лигульном бугорке.

Поскольку в ассоциации с *L. veltheimoides* был обнаружен стробил *Lepidocarpon eichwaldii* Mosseichik, предполагается, что этот вид осей, так же как морфологически близкий к нему *L. demkinae*, следует относить к семейству Lepidocarpaceae порядка Lepidocarpaceales. Обсуждается экология и жизненный цикл лепидокарповых плауновидных. По всей видимости, в начале визейского времени растения с осями *L. veltheimoides* доминировали на терминальных стадиях сукцессии стоячих торфяных пойменных болот южного крыла Подмосковного бассейна, а позднее вошли в состав сообществ минеральных болот той же территории. *L. demkinae* произрастал в условиях заболоченных озер на северо-западном крыле бассейна.

Введение

За почти двухвековую историю изучения визейской флоры Подмосковного бассейна в ее составе указывалось около 20 видов плауновидных, отнесенных к роду *Lepidodendron* Sternberg. Среди них были как уже известные европейские таксоны, так и виды, эндемичные для Подмосковного бассейна. Однако за двести лет, прошедшие со времени установления *Lepidodendron* [Sternberg, 1820], были сделаны значительные успехи в понимании морфологии листовых подушек ископаемых лепидофитов, которые привели к существенному изменению границ рода и многих видов внутри него. Это привело к тому, что бо́льшая часть упомянутых подмосковных плауновидных была отнесена к другим родам и эндемичным для Подмосковного бассейна видам (см. таблицу).

В настоящее время род *Lepidodendron* – это морфологический форм-род для осей плауновидных с веретенновидными и ромбическими листовыми подушками, расположенными в лепидодендроидном филлотаксисе. В центральной части подушки или несколько выше располагается листовая рубец, который может нести рубчик проводящей ткани и два рубчика листовых па-

рихн. Над рубцом обычно видно отверстие лигульной ямки. Ниже листового рубца могут наблюдаться подлистовые парихны. Верхнее и нижнее поля подушки могут нести киль и поперечные морщины.

Кроме более или менее часто встречающихся и хорошо изученных форм, перечисленных в таблице, в визейских отложениях Подмосковного бассейна были обнаружены недостаточно исследованные оси лепидофитов, которые, тем не менее, отнесены к различным видам *Lepidodendron*: *L. obovatum* Sternberg, *L. tenuistriatum* (Eichwald) Schimper [Эйхвальд, 1854; Schimper, 1870], *L. acuminatum* (Göppert) Stur, *L. culmianum* Fischer, *L. veltheimii* Sternberg, *L. volkmannianum* Sternberg [Орлова, 2001; Orlova et al., 2015]. Принадлежность этих остатков к роду *Lepidodendron* в нынешнем понимании сомнительна, в первую очередь, по причине отсутствия у них отчетливо выраженных листовых рубцов. Для уточнения систематического положения этих форм необходим пересмотр исходного материала.

Пока же к *Lepidodendron* могут быть уверенно отнесены только три вида лепидофитов из Подмосковного бассейна. У всех этих видов листо-

Список видов лепидофитов из визе Подмосковского бассейна, ранее относившихся к *Lepidodendron*, а ныне перенесенных в другие роды (по [Мосейчик, 2009; Мосейчик, Игнатьев, 2017])

Виды <i>Lepidodendron</i> , определявшиеся ранее	Современная родовая и видовая принадлежность	Распространение
<i>L. veltheimianum</i> Sternberg, <i>L. veltheimii</i> Sternberg, <i>L. cf. lycopodioides</i> Sternberg, <i>L. shvetzovii</i> Mosseichik, <i>L. nerutshiensis</i> O. Orlova	<i>Sublepidodendron shvetzovii</i> (Mosseichik) Mosseichik	Тулеская свита южного крыла бассейна
<i>L. olivieri</i> Eichwald, <i>L. tenerimum</i> Auerbach et Trautschold, <i>L. undatum</i> Auerbach et Trautschold, <i>L. obovatum</i> Sternberg, ? <i>L. elegans</i> Ad. Brongniart	<i>Porodendron olivieri</i> (Eichwald) Hirmer	Бобриковская и тульская свиты западного и южного крыльев бассейна
<i>L. aculeatum</i> Sternberg	<i>Sublepidodendron puchkoviorum</i> Mosseichik	Тулеская – венёвская свиты южного крыла бассейна
<i>L. olivieri</i> Eichwald, <i>L. moskovense</i> Zalessky	<i>Ulodendron moskovense</i> (Zalessky) Mosseichik	Бобриковская и тульская свиты южного крыла бассейна

вые подушки имеют веретеновидную форму и несут отчетливый листовой рубец и лигульную ямку над ним, то есть они обладают всеми диагностическими признаками рода. У двух из этих видов (*L. demkinae* sp. nov. и *L. veltheimoides* Mosseichik) установлена одна характерная особенность: лигульная ямка у них располагалась на небольшом возвышении, названном *лигульным бугорком* [Мосейчик, 2009], – признак, ранее не отмечавшийся у лепидофитов.

Остаток *L. demkinae* обнаружен лишь недавно и описывается в настоящей работе впервые.

Вид *L. veltheimoides* выделен 11 лет назад [Мосейчик, 2009]. Тогда к нему были отнесены только две оси. Однако применение методов мотопных выборок и маркеров [Мейен, 2009] позволило пересмотреть границы вида. Во-первых,

оказалось, что к нему следует отнести все остатки из Подмосковского бассейна, которые ранее определялись как *L. spetsbergense* Nathorst или *L. typ. spetsbergense* [Мосейчик, 2002, 2003, 2009], а также некоторые оси, ошибочно отнесенные к *Sublepidophloios sulphureus* Mosseichik [Мосейчик, 2009].

Во-вторых, из состава *L. veltheimoides* исключена одна ось, которая не несет лигульного бугорка, а лигульные ямки у нее, по всей видимости, были расположены непосредственно в пазухе листовой пластинки. В настоящей работе она рассматривается как *L. cf. veltheimii* Sternberg.

Детальному описанию упомянутых видов *Lepidodendron* из Подмосковского бассейна и посвящена настоящая работа.

Местонахождения, материал и методика изучения

Описываемые ниже остатки лепидодендронов происходят из отложений бобриковского и тульского горизонтов визейского яруса Подмосковского угольного бассейна и собраны при участии автора в 7 карьерах, разрезы которых графически представлены на рис. 1. Подробные описания местонахождений, за исключением Щёкинского карьера, даны в монографии [Мосейчик, 2009].

Малиновецкий карьер сухарных глин находится в 29 км к северо-западу от г. Боровичи Новгородской области. Здесь в 2019 году в линзе бурых углей A_2 тихвинской свиты тульского горизонта найден остаток *Lepidodendron demkinae*.

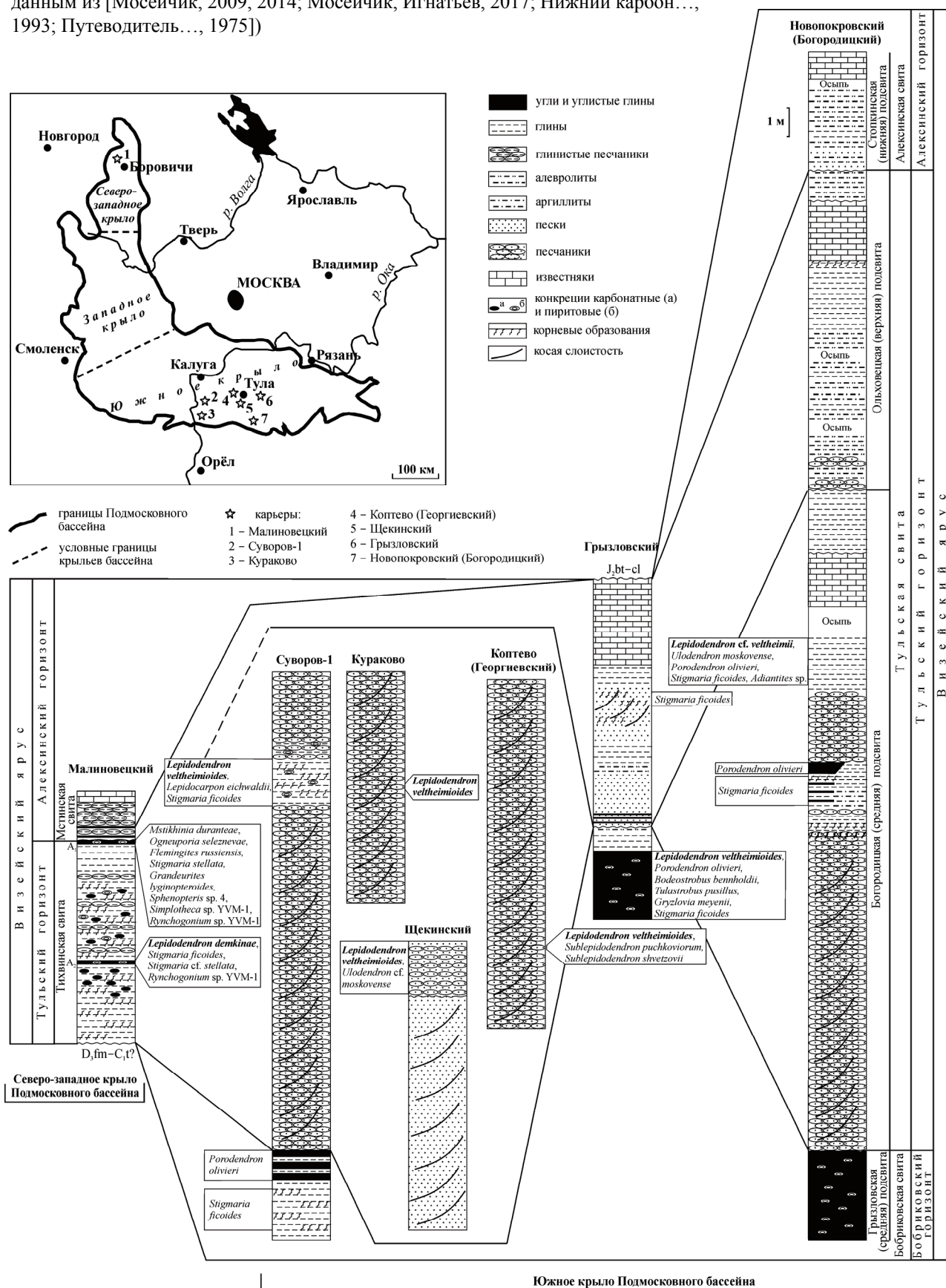
Суворов-1 – ныне заброшенный карьер, в котором ранее добывали сухарные глины, распо-

ложен в 7 км к юго-западу от г. Суворов Тульской области. В 2003 году, во время работы карьера, в глинах богородицкой подсвиты тульской свиты одноименного горизонта были найдены остатки *Lepidodendron veltheimoides* и стробилов *Lepidocarpon eichwaldii* Mosseichik.

Кураково – небольшой песчаный карьер, который находится в 3,5 км от г. Белёв Тульской области, восточнее д. Кураково. В 2006 году в песчаниках богородицкой подсвиты тульской свиты были найдены остатки *L. veltheimoides*.

Коптево (Георгиевский карьер) – небольшая песчаная выемка на краю холма, расположенная в 10 км западнее г. Тула, в 1,5 км у юго-востоку от д. Коптево. Здесь в 2019 году в

Рис. 1. Схема сопоставления разрезов визейского яруса Подмосковного бассейна, содержащих остатки представителей рода *Lepidodendron* Sternberg (составлено по данным из [Мосейчик, 2009, 2014; Мосейчик, Игнатьев, 2017; Нижний карбон..., 1993; Путеводитель..., 1975])



песчаниках богородицкой подсвиты тульской свиты собраны оси *L. veltheimoides*.

Грызловский карьер – ныне неразрабатываемый угольный карьер в 3,5 км севернее пос. Грицовский Венёвского района Тульской области. В 1999–2001 годах, когда карьер еще работал, в углях грызловской подсвиты бобриковской свиты одноименного горизонта были найдены остатки *L. veltheimoides*. Карьер является типовым разрезом грызловской подсвиты.

Новопокровский (Богородицкий) карьер – давно заброшенный буроугольный карьер, расположен в 3 км к западу от западной окраины с. Новопокровское Богородицкого района Тульской области. Когда еще карьер разрабатывался, его разрез был предложен в качестве неостратотипа тульского горизонта и стратотипа богородицкой подсвиты тульской свиты [Нижний карбон..., 1993]. В 2001 году, уже после закрытия карьера из глин богородицкой подсвиты были собраны остатки *Lepidodendron cf. veltheimii*.

Щёкинский карьер, разрабатывающий пески, расположен в 1 км к северо-западу от северной окраины д. Крутовка, которая находится в 3 км к западу-юго-западу от г. Щёкино Тульской области. В 2014 году здесь снизу вверх вскрывались следующие отложения богородицкой подсвиты тульской свиты:

1. Светло-желтые пески с косой слоистостью. Видимая мощность 8 м.

2. Рыжие пески и песчаники с косо-волнистой слоистостью, залегающие с размывом на ниже-

лежащем слое. Содержат сильно ожелезненные прослои с многочисленными, преимущественно декортицированными остатками стволов лепидодитов, среди которых определены *Lepidodendron veltheimoides* и *Ulodendron cf. moskovense* (Zalessky) Mosseichik. Видимая мощность 2 м.

* * *

Изученный материал представлен отпечатками осей и фитолеймами. Для вскрытия отпечатков использовался метод препарирования при помощи стальных иголок и молотка.

Остатки изучались под микроскопом МБС-10. Для изготовления рисунков использовался окуляр с сеткой. Фотографирование осуществлялось при помощи фотоаппаратов Nikon Coolpix 5700 и Sony NEX-5N.

Угlistые фитолеймы были также изучены под СЭМ CamScan MV 2300. Очень хорошо сохранившаяся фитолейма *Lepidodendron demkinae* перед этим исследованием была помещена на 1 час в плавиковую кислоту для удаления глинистых частиц с ее поверхности. Остальные фитолеймы изучались без предварительной химической обработки.

Основной материал хранится в Геологическом институте РАН (ГИН РАН) под коллекционными номерами 4860 и 4865. Отдельные образцы происходят из коллекций Центра краеведения, туризма и экскурсий (г. Тула) и Белёвского районного художественно-краеведческого музея им. П.В. Жуковского (г. Белёв, Тульская обл.).

Систематическое описание

В работе принята система семейств и порядков плауновидных, предложенная Б.А. Томасом и Ш.Д. Брэк-Хейнс [Thomas, Brack-Hanes, 1984], с коррективами по [Мосейчик, Игнатьев, 2017]. Таксоны рангом выше порядка даны по С.В. Мейену [1987].

Отдел Pteridophyta Класс Lycopodiopsida Порядок Lepidocarpaceae Семейство Lepidocarpaceae Hirmer 1927

Lepidodendron veltheimoides Mosseichik 2009, emend. nov.

Табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1–6;
табл. IV, фиг. 12, 13; рис. 2

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

Lepidodendron spetsbergense: Мосейчик, 2003, с. 49–50, табл. 2, фиг. 2, 3, рис. 9; 2009, с. 109–110, табл. IV, фиг. 1, 2, рис. 51.

Lepidodendron veltheimoides (pars): Мосейчик, 2009, с. 108–109, табл. III, фиг. 1–3, рис. 49.

Sublepidophloios sulphureus (pars): Мосейчик, 2009, с. 115–116, табл. VII, фиг. 4.

Голотип – экз. № 4865/462, ГИН РАН (табл. I, фиг. 3; табл. II, фиг. 5, 6; табл. IV, фиг. 12, 13; рис. 2a); Тульская обл., местонахождение Суворов-1; нижний карбон, визейский ярус, тульская свита, богородицкая подсвита.

Holotype – spec. № 4865/462, Geological Institute of RAS (pl. I, fig. 3; pl. II, figs 5, 6; pl. IV, figs 12, 13; text-fig. 2a); Tula Region, Suworov-1 Quarry; Lower Carboniferous, Viséan, Tulsкая Formation, Bogoroditskaya Member.

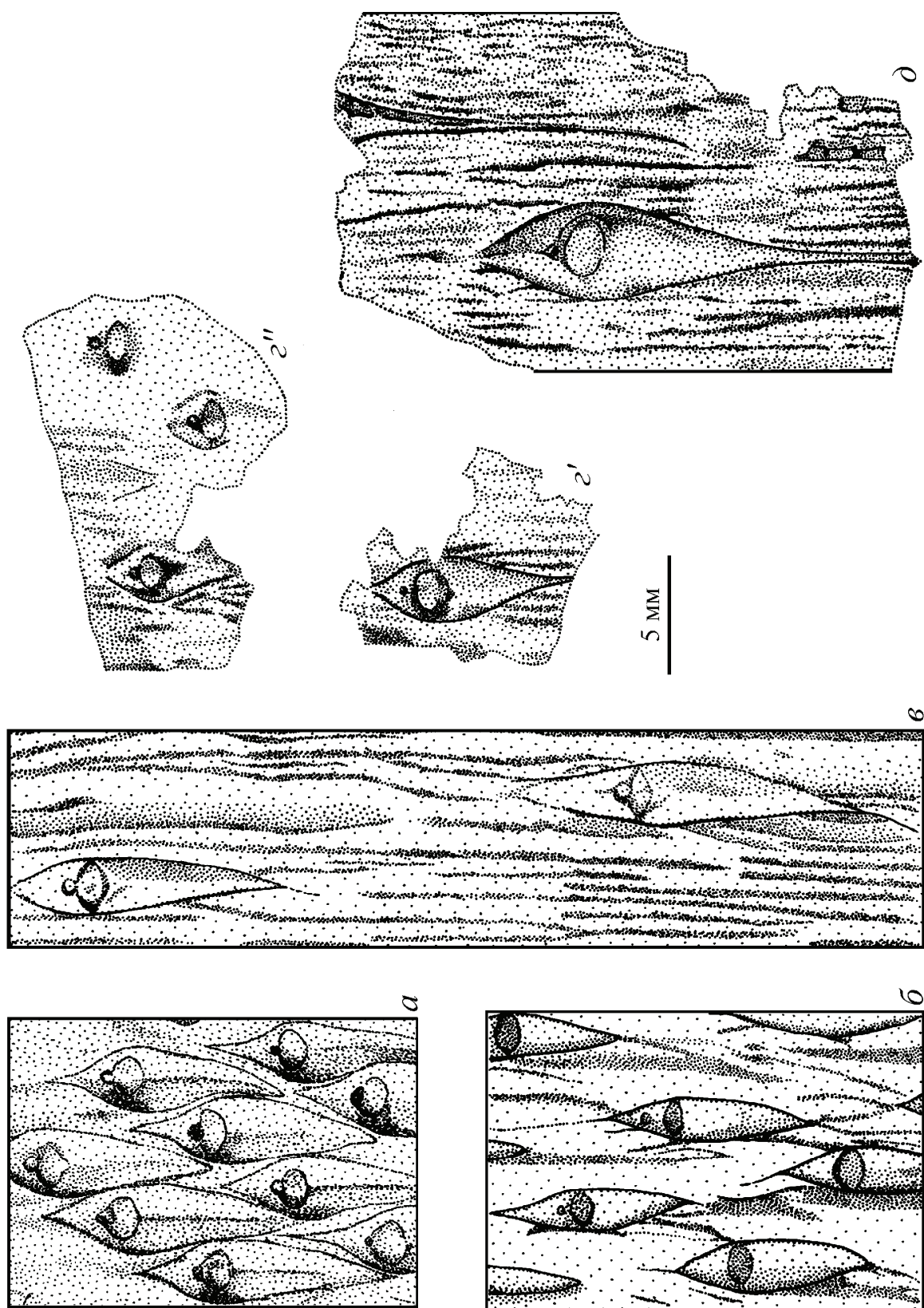


Рис. 2. Отпечатки осей *Lepidodendron veltheimii* Mosseichik: а – голотип № 4865/462, местонахождение Суворов-1, тульская свита, богородицкая подсвита; б – экз. № 4865/751В, местонахождение Конгеево, тульская свита, богородицкая подсвита; в – экз. № 4860/39А, Грызловский карьер, бобринковская свита, грызловская подсвита; г, г' – фрагменты одной и той же оси в естественном положении относительно друг друга, экз. № 4860/4-2, там же; д – экз. № 4860/9А, там же

Уточненный диагноз. Оси шириной до 80 мм, с веретеновидными листовыми подушками, которые достигают 9–23 мм в длину и 2–4 мм в ширину. Подушки располагаются плотно или на расстоянии 2–8 мм друг от друга, в лепидодендроидном филлотаксисе, без ясно выраженных ортостих. Межподушечное пространство несет продольные морщины. В верхнем и нижнем поле подушки может быть киль. Листовой рубец овальный, шириной 1,5–2,5 мм, длиной 1–1,8 мм, располагается выше середины листовой подушки. Рубчик проводящего пучка и парихны отсутствуют. Почти непосредственно над листовым рубцом находится лигульный бугорок диаметром 0,5–0,7 мм.

Emended diagnosis. Axes up to 80 mm wide, with fusiform leaf cushions 9–23 mm long and 2–4 mm wide. Leaf cushions arranged densely or at a distance of 2–8 mm from each other. Area between cushions longitudinally wrinkled. Phyllotaxis lepidodendroid without clear orthostichies. Lower and upper fields of cushion can bear keels. Leaf scar oval, 1–1.8 mm long and 1.5–2.5 mm wide, located above the middle of leaf cushion. Bundle-scar and parichnos absent. Ligular knob 0.5–0.7 mm in diameter, disposed directly above the leaf scar.

Описание. Материал представлен слепками и отпечатками осей, на части которых сохранились фрагменты углистой фитолеймы. Наиболее крупные оси достигают в диаметре 80 мм (табл. I, фиг. 2). Ветвление неизвестно. Листовые подушки расположены в лепидодендроидном филлотаксисе без отчетливых ортостих.

Листовые подушки сильно варьируют по форме и размерам, так что первоначально они относились к разным видам (см. синонимику). Однако изучение монотопной выборки из глинистых прослоев в верхней части угольного пласта Грызловского карьера показало, что можно построить переходный ряд, соединяющий оси с различными по очертаниям и размерам листовыми подушками (табл. II, фиг. 1–3; рис. 2в–д). В этот морфологический ряд укладываются и оси, обнаруженные в других захоронениях.

Общими признаками всех этих осей являются следующие: их подушки веретеновидные, практически симметричные относительно их вертикальной оси, со слегка изогнутым влево (на отпечатке) нижним углом; боковые углы подушки округлые, верхний и нижний – заостренные; чуть выше места наибольшей ширины подушки располагается поперечно вытянутый листовой рубец овального очертания; на отпечатках почти непо-

средственно над листовым рубцом наблюдается округлое в поперечном сечении вдавление диаметром до 0,7 мм, которое мы рассматриваем как остаток лигульного бугорка; подлистные парихны, а также рубчики воздухоносной и проводящей тканей на листовом рубце не наблюдаются; концы близлежащих подушек никогда не соединяются между собой.

Вариации касаются не только очертаний листовых подушек, но и величины расстояний между ними. Последнее может быть связано с возрастом ветви: расстояние между подушками может увеличиваться при вторичном утолщении стебля. Опишем эти вариации.

У голотипа, который представляет собой отпечаток, вероятно, молодой ветви шириной 18 мм (табл. I, фиг. 3), листовые подушки (табл. II, фиг. 5; рис. 2а) расположены довольно плотно, соприкасаясь друг с другом в районе боковых углов. Они слегка выпуклые, достигают в длину ~12 мм, в ширину ~2,5 мм. Ширина их листового рубца ~2 мм, длина ~1 мм. Верхнее поле подушки имеет длину ~3 мм, нижнее ~7 мм. На нижнем поле подушки прослеживается начинающийся от листового рубца гладкий киль, не доходящий до нижнего края подушки.

Другие изученные экземпляры несут расставленные подушки (табл. I, фиг. 1, 2, 4; табл. II, фиг. 1–4; рис. 2б–д). Ширина полос коры между соседними подушками в одной парастихе у разных экземпляров изменяется от 2 до 8 мм. Поверхность коры между подушек несет в разной степени выраженные продольные морщины. Длина листовых подушек варьирует от 9 до 23 мм, ширина – от 2 до 4 мм. Листовой рубец может быть в ширину 1,5–2,5 мм, в длину 1–1,8 мм.

Верхний и нижний углы подушки могут быть притуплены или незначительно оттянуты. У одного экземпляра наблюдались крупные листовые подушки с зауженным нижним полем, переходящим в длинное узкое окончание (табл. II, фиг. 2; рис. 2д).

Листовые подушки могут быть слегка выпуклыми, как у голотипа, или уплощенными, практически не выдаваясь над поверхностью коры (табл. II, фиг. 1; рис. 2з). Бывает, что края листовой подушки приподняты над поверхностью коры, тогда как средняя часть подушки, напротив, вдавлена (соответственно, на отпечатке края вдавлены, а средняя часть – выпуклая; табл. I, фиг. 4; табл. II, фиг. 2; рис. 2д). В последнем случае нижний край листового рубца обычно вдавлен чуть сильнее, чем верхний. У одного та-

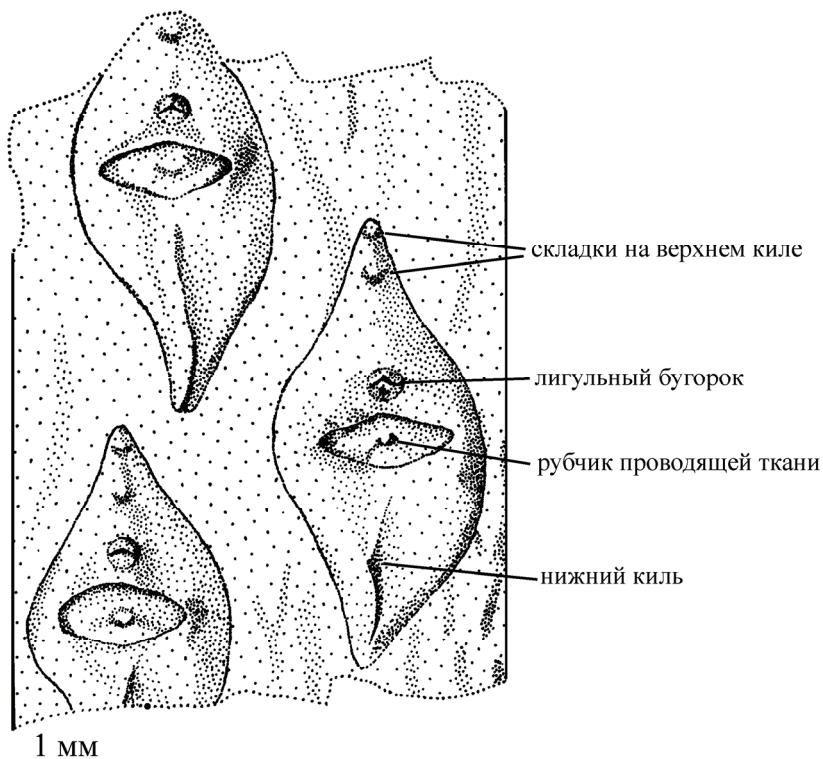


Рис. 3. Фрагмент фитолеймы *Lepidodendron demkinae* sp. nov., голотип № 4860/703; Малиновецкий карьер, тихвинская свита

кого экземпляра на верхнем и нижнем полях подушки видны слабо выраженные кили, причем они также вдавлены (табл. II, фиг. 2; рис. 2д).

У многих форм поверхность листового рубца вместе с лигульным бугорком заметно выдается над поверхностью листовой подушки (табл. II, фиг. 1, 4, 5; рис. 2а, б, г).

На многих подушках голотипа сохранились углистые фитолеймы лигульных бугорков, которые были изучены по СЭМ (табл. IV, фиг. 12, 13). Судя по этим фитолеймам, бугорок имел форму, близкую к конусу с закругленной вершиной. Диаметр лигульного бугорка 0,5–0,7 мм, его высота 0,6–0,8 мм.

На вершине бугорков наблюдается щелевидное углубление, которое, вероятно представляет собой отверстие лигульной ямки. Длина этой щели до 0,3 мм, что вполне согласуется с известными размерами лигульных ямок у других родов подмосковных лепидофитов. В частности, у видов *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, *Porodendron olivieri* (Eichwald) Zalessky, *Gryzlovia meyenii* Mosseichik, у которых известны трубчатые кутикулярные выстилки лигульных ямок, диаметр этих трубок достигает 0,1–0,3 мм [Мосейчик, 2009].

В средней части оси голотипа, где видны следы начальных стадий декорткации – трещиноватость поверхности коры, лигульные бугорки не

сохранились и их бывшее присутствие намечено лишь неглубоким круглым контуром на отпечатке (табл. II, фиг. 6). Вероятно, из-за декорткации часто отсутствуют отпечатки лигульных бугорков на подушках осей, происходящих из аллювиальных песчаников богородицкой подсвиты (табл. I, фиг. 1, 2, 4; табл. II, фиг. 4; рис. 2б).

Замечания. При первом описании, помимо голотипа, к *L. veltheimoides* была отнесена еще одна ось. Однако это отнесение следует признать ошибочным, поскольку листовые подушки упомянутой оси не несут лигульного бугорка. Ниже эта ось описана как *L. cf. veltheimii* и там же подробно объясняются причины ее исключения из состава *L. veltheimoides*.

Местонахождения. Грызловская подсвита бобриковской свиты Грызловского карьера; богородицкая подсвита тульской свиты местонахождений Суворов-1, Кураково, Коптево и Щекинского карьера.

Lepidodendron demkinae sp. nov.

Табл. III, фиг. 3–6; табл. IV, фиг. 1–11; рис. 3

Название вида в честь Светланы Владимировны Демкиной – главного геолога Боровичского комбината огнеупоров.

Голотип – экз. ГИН РАН № 4860/703 (табл. III, фиг. 3–6; табл. IV, фиг. 1–11; рис. 3); Новго-

родская обл., Малиновецкий карьер; нижний карбон, визейский ярус, тихвинская свита.

Holotype – spec. № 4860/703, Geological Institute of RAS (pl. III, figs 3–6; pl. IV, figs 1–11; text-fig. 3); Novgorod Region, Malinovets Quarry; Lower Carboniferous, Viséan, Tikhvinskaya Formation.

Диагноз. Оси диаметром, по меньшей мере, до 20 мм. Листовые подушки веретеновидные, длиной ~4 мм, шириной ~2 мм. Листовой рубец овальный или округло-ромбический, шириной ~1,3 мм, длиной ~0,5 мм, расположен в средней части подушки. Рубец несет рубчик проводящего пучка. Парихны отсутствуют. Нижнее и верхнее поля подушки несут кили. Верхний киль пересекается двумя складками. Почти непосредственно над листовым рубцом находится лигульный бугорок диаметром ~0,35 мм. Подушки расположены в лепидодендроидном филлотаксисе, без отчетливых ортостих, на расстоянии 0,7–1 мм друг от друга. Межподушечное пространство гладкое.

Diagnosis. Stems at least up to 20 mm in diameter. Leaf cushions fusiform, ~4 mm long, ~2 mm wide. Leaf scar oval or diamond-shaped, ~1.3 mm wide, ~0.5 mm long, disposed in the middle of cushion, bears bundle-scar. Parichnos absent. Lower and upper fields of cushion with keels. Upper keel crossed by two grooves. Ligular knob ~0.35 mm in diameter, disposed directly above the leaf scar. Leaf cushions arranged in lepidodendroid phyllotaxis, without clear orthostichies, at a distance of 0.7–1 mm from each other. Area between cushions smooth.

Описание. Единственный экземпляр (голотип) представлен углистой фитолеймой наружных слоев коры небольшой оси диаметром ~20 мм (табл. III, фиг. 3). Причем фитолейма не сплющена и практически сохранила первоначальную форму. Внутренняя часть оси не сохранилась и соответствующая ей полость заполнена глиной.

Ось несет выдающиеся над ее поверхностью веретеновидные листовые подушки длиной ~4 мм, шириной ~2 мм (табл. III, фиг. 4–6; табл. IV, фиг. 1–3, 5, 6; рис. 3). Боковые углы подушек закругленные, верхний и нижний – оттянутые, притупленные, слегка изогнутые в противоположные стороны: на фитолейме нижний угол подушки отгибается влево, а верхний – вправо.

В средней части подушки находится поперечно вытянутый листовый рубец от овальной до округло-ромбической формы, шириной ~1,3 мм, длиной ~0,5 мм. В центральной части рубца ви-

ден рубчик проводящего пучка в виде небольшого сосочка диаметром ~0,1 мм (табл. IV, фиг. 4). Рубчиков листовых парихн нет.

Через все нижнее поле листовой подушки проходит киль, который наиболее резко выражен в нижней части поля. Подлистовые парихны отсутствуют.

На расстоянии ~0,15 мм от верхнего края листового рубца находится лигульный бугорок диаметром ~0,35 мм (табл. IV, фиг. 10). Точную высоту бугорка измерить не удалось, но она, вероятно, была не больше половины своего диаметра. Листовой бугорок несет арко- или Λ-образную щель длиной практически во всю ширину бугорка, которая, очевидно, является входом в лигульную ямку. Выше лигульного бугорка начинается слабо выраженный киль, который идет до верхнего угла подушки. Этот киль пересекается двумя дуговидными складками.

Подушки расположены в лепидодендроидном филлотаксисе, без отчетливых ортостих, на небольшом расстоянии друг от друга. Расстояние между соседними подушками в одной парастихе 0,7–1 мм. Межподушечное пространство гладкое.

Поверхность фитолеймы была изучена под СЭМ (табл. IV, фиг. 2–11). Это исследование также не выявило каких-либо признаков присутствия парихн. Хотя это и не значит, что тяжелой воздухоносной ткани, хотя бы внутри листовой пластинки, не было. Возможно, остатки внутрилистовой аэренхимы при данной форме сохранности вообще не удастся отличить от окружающих тканей листового рубца.

У подушек с наиболее хорошо сохранившейся поверхностью видны клетки эпидермиса. В частности, можно различить устьица, которые располагались довольно плотно как на нижнем (табл. IV, фиг. 6–8), так и на верхнем (табл. IV, фиг. 9) полях листовой подушки. Вероятно, устьиц не было только вокруг листового рубца и лигульного бугорка. Устьичные щели ориентированы параллельно боковым краям подушки. Диаметр устьиц 40–60 мкм. Замыкающие клетки погруженные.

Стенки клеток эпидермиса, окружающих устьица, очень плохо различимы, поэтому сказать что-либо о размерах и форме этих клеток затруднительно. Вероятно, они были значительно меньше устьиц.

Только на некоторых подушках у основания лигульных бугорков хорошо сохранились изометричные многоугольные клетки диаметром 20–30 мкм (табл. IV, фиг. 11).

Сравнение. По наличию лигульного бугорка и килей, веретеновидной форме листовых подушек, отсутствию подлистных парихн новый вид очень близок к *Lepidodendron veltheimoides*, однако есть и ряд отличий. Прежде всего, эти виды различаются пропорциями листовых подушек: у *L. demkinae* длина подушки больше ее ширины вдвое, а у *L. veltheimoides* – в 4–5 раз. Кроме того, у второго вида неизвестны поперечные морщины на верхнем киле. В прижизненном положении нижний угол листовых подушек *L. demkinae* был повернут влево, тогда как у *L. veltheimoides* – вправо.

При сравнении голотипов обоих видов, которые представлены молодыми ветвями практически одного диаметра, очевидно, что у *L. demkinae* подушки расставлены, а у *L. veltheimoides* расположены довольно плотно. Отмечаемое у других экземпляров *L. veltheimoides* расставленное положение подушек, вероятно, обязано вторичному утолщению несущей оси, тогда как у нового вида подушки, по всей видимости, не соприкасались между собой даже на ранних стадиях онтогенеза.

Местонахождение, как у голотипа.

? Семейство Lepidocarpaceae Hirmer 1927

Lepidodendron cf. *veltheimii* Sternberg 1825

Табл. III, фиг. 1, 2; рис. 4

Lepidodendron veltheimii: Мосейчик, 2003, с. 46–49, табл. 2, фиг. 1, рис. 8.

Lepidodendron veltheimoides (pars): Мосейчик, 2009, с. 108–109, табл. III, фиг. 4, рис. 50.

Описание. Единственный остаток представляет собой отпечаток фрагмента оси шириной 55 мм (табл. III, фиг. 1). Ось несет веретеновидные, слегка асимметричные листовые подушки, расположенные в лепидодендроидном филлотаксисе без отчетливых ортостих. Верхний угол подушек заостренный, боковые – округлые. Нижний угол имеет очень сильно оттянутое окончание, которое на отпечатке представлено волнообразно изогнутой бороздой (рис. 4). Хотя границы подушек сохранились плохо, видно, что эта борозда проходит между двумя подушками нижележащей левой парастихи и соединяется с верхним углом подушки следующей левой парастихи, хотя это соединение не всегда отчетливо. При этом оттянутые окончания соседних подушек одной правой парастихи в том месте, где они наиболее близко подходят друг к другу, могут на коротком расстоянии сливаться между собой.



5 мм

Рис. 4. Отпечаток оси *Lepidodendron* cf. *veltheimii* Sternberg, экз. № 4865/97; Новопокровский карьер, тульская свита, богородицкая подсвита

Ширина подушек ~4 мм, длина без оттянутого окончания 11–14 мм. Расстояние между соседними подушками в одной парастихе составляет 1,5–2 мм.

Листовой рубец поперечно вытянутый, овальной формы. Его ширина ~3 мм, высота ~2 мм. Каких-либо рубчиков на поверхности рубца не наблюдается.

Верхнее поле подушки имеет длину 3–4 мм, нижнее 6–8 мм. Через все нижнее поле проходит гладкий киль. На верхнем поле киля нет, но наблюдаются две полукруглые складки, которые оконтуривают округлую площадку, которая ранее была ошибочно принята за лигульный бугор.

рок [Мосейчик, 2009]. На наиболее хорошо сохранившихся подушках у верхнего края листового рубца видны обращенные вниз сосочковидные слепки, которые, очевидно, представляют собой слепки отверстий пазушных лигульных ямок (табл. III, фиг. 2).

На поверхности подушек наблюдается точечность (табл. III, фиг. 2), которая, по всей вероятности, отражает клеточное строение поверхности эпидермиса. Подлистовые парихны отсутствуют.

Сравнение. Первоначально этот остаток был отнесен к *L. veltheimii* [Мосейчик, 2003], затем был перенесен в состав *L. veltheimioides* на основании наличия у него лигульных бугорков [Мосейчик, 2009]. Однако, как отмечено выше, вывод о присутствии лигульных бугорков у описываемой оси оказался ошибочным, поэтому она не может быть отнесена к *L. veltheimioides*, и мы вынуждены вернуться к первоначальному определению.

В то же время есть ряд обстоятельств, затрудняющих уверенное отнесение этого остатка к *L. veltheimii*. С одной стороны, он очень похож на голотип этого вида, фотоизображения которого публиковались в [Thomas, 1970; Kvaček, Straková, 1997]: формой листовых подушек, скульптурой их поверхности, по сильно удлинённому окончанию их нижнего угла, характеру филлотаксиса. С другой стороны, подушки нашего экземпляра вдвое мельче и не несут киль на своем верхнем поле, имеющийся у голотипа. Сравнить наш остаток с

голотипом по характеру листовых рубцов нельзя, поскольку у голотипа рубцы и близлежащая поверхность подушек сохранились плохо.

Еще одно затрудняющее обстоятельство связано с тем, что из-за недостатков сохранности голотипа *L. veltheimii* объем этого вида разными авторами трактовался по-разному. Некоторые из них включали в диагноз вида листовые и подлистовые парихны (см. [Stur, 1877; Crookall, 1964; Chaloner, Boureau, 1967; Purkyňová, 1970]), которые не видны у голотипа. Другие, напротив, отрицали их наличие (см. [Thomas, 1970]). Всеми перечисленными авторами единодушно указывалось присутствие поперечных морщин на нижнем киле, которое, однако, не наблюдается у голотипа. Кроме того, у изображенных в этих работах лепидофитов под названием *L. veltheimii* сильно разнится «поведение» нижнего окончания листовой подушки: у некоторых экземпляров оно вовсе не оттянуто и не соединяется с верхним окончанием нижележащей подушки.

Все это наводит на мысль о том, что, скорее всего, этими авторами смешаны остатки нескольких видов, а потому диагностические признаки *L. veltheimii* нуждаются в уточнении. Поэтому, хотя описываемая ось и очень похожа на голотип *L. veltheimii*, мы определяем ее только с эпитетом *conformis*.

Местонахождение. Богородицкая подсвита тульской свиты Новопокровского (Богородицкого) карьера.

Обсуждение

Лигульный бугорок, обнаруженный у двух подмосковных видов лепидодендронов *L. demkinae* и *L. veltheimioides*, представляет собой довольно оригинальную структуру, ранее не отмечавшуюся не только у ископаемых, но и у современных плауновидных. Когда эта структура была впервые описана, предполагалось, что лигула могла располагаться на вершине бугорка [Мосейчик, 2009]. Теперь мы склоняемся к тому, что щель, обнаруженная на вершине многих лигульных бугорков, представляет собой отверстие лигульной ямки, а соответственно, сама лигула находилась на дне этой ямки. О глубине этой ямки по имеющимся материалам судить нельзя.

Утверждать, что лигульный бугорок был характерен только для подмосковных визейских плауновидных преждевременно, поскольку не показано, что у других видов *Lepidodendron* или других близких родов отсутствовал такой буго-

рок. Как правило, при описании отпечатков и слепков плауновидных исследователи уделяют крайне мало внимания месту прикрепления лигулы. Обычно пишут, что лигульная ямка располагалась на том или ином расстоянии от листового рубца, даже не описывая то, как выглядит след от отверстия этой ямки. Поэтому нельзя исключать, что некоторые другие, недостаточно изученные виды лепидодендронов могли иметь лигульный бугорок.

Принимая во внимание это обстоятельство, мы не стали выделять виды *L. demkinae* и *L. veltheimioides* в особый род.

К сожалению, наш материал не дает возможности изучить анатомическое строение упомянутых видов. Сейчас среди еврамерийских каменноугольных лепидофитов с внешней морфологией типа *Lepidodendron* по анатомии осей отчетливо выделяются две группы в ранге семейств:

лепидокарповые (*Lepidocarpaceae*, лепидодендроны в узком смысле) и диафородендроновые (*Diaphorodendraceae*) [DiMichele, Bateman, 1992]. Причем они отличаются не только анатомическим строением, но и характером репродуктивной сферы: у первых органы размножения представлены мегастробилами типа *Lepidocarpon* Scott, *Achlamydocarpon takhtajanii* (Snigirevskaya) Schumacker-Lambry и микростробилами *Lepidostrobus* Ad. Brongniart, а у вторых мега- и микростробилы устроены по типу *Achlamydocarpon varius* (Baxter) T. Taylor et Brack-Hanes (подробнее см. [Мосейчик, Игнатьев, 2017]). Оба семейства входят в порядок *Lepidocarpaceales*.

В связи с этим мы считаем возможным отнести к семейству *Lepidocarpaceae* по меньшей мере один подмосковный вид – *L. veltheimoides*, поскольку его голотип был обнаружен в ассоциации с мегастробилом *Lepidocarpon eichwaldii* [Мосейчик, 2009]. А так как *L. demkinae* очень близок по морфологии к *L. veltheimoides*, то и он, весьма вероятно, принадлежал тому же семейству.

L. cf. veltheimii, очевидно, тоже принадлежал к порядку *Lepidocarpaceales*, куда относятся все евразийские лепидодендроны, независимо от их анатомического строения и характера репродуктивной сферы. Однако определить, к какому из семейств этого порядка принадлежало это растение пока не представляется возможным.

Кроме *Lepidodendron sensu stricto*, *Lepidocarpon*, *Achlamydocarpon takhtajanii* и *Lepidostrobus* в *Lepidocarpaceae* включают роды для вегетативных осей *Lepidophloios* Sternberg, *Sublepidophloios* Sterzel и ризофоров *Stigmara* Ad. Brongniart.

До сих пор считалось, что женские фруктификации растений с осями *Lepidodendron sensu stricto* были устроены по типу стробил *Achlamydocarpon takhtajanii*, а мегастробилы типа *Lepidocarpon* принадлежали растениям с осями *Lepidophloios* [Phillips, 1979; Stewart, Rothwell, 1993; Taylor et al., 2009]. Материал из Подмосковского бассейна показывает возможность органической связи между осями *Lepidodendron* и стробилами *Lepidocarpon*, что еще раз подчеркивает высокую близость лепидофитов из групп *Lepidodendron sensu stricto* и *Lepidophloios* и возможность их отнесения к одному и тому же семейству.

Подземная сфера *L. demkinae* и *L. veltheimoides*, возможно, была представлена ризофорами *Stigmara ficoides* (Sternberg) Brongniart, в обилии

сопровождающими угольные пласты, в которых были обнаружены оси этих видов (см. рис. 1).

* * *

Помимо обсуждаемых видов *Lepidodendron* в визейских отложениях Подмосковского бассейна известны вегетативные оси другого рода из семейства *Lepidocarpaceae*: *Sublepidophloios sulphureus* и *S. suvoroviensis* Mosseichik [Мосейчик, 2009]. Первый из этих видов был найден в ассоциации со стробилом, описанным как *Lepidostrobus ignatievii* Mosseichik [Мосейчик, 2003], хотя строение его спор неизвестно.

Кроме того, в бассейне известны лепидофиты семейства *Flemingitaceae* из того же порядка *Lepidocarpaceales*: *Sublepidodendron shvetzovii* Mosseichik, *S. nelidovense* Mosseichik, *S. puchkovi-orum* Mosseichik, *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, *Ulodendron ulianovii* Mosseichik, *U. moskovense* (Zalessky) Mosseichik, *Flemingites russiensis* Mosseichik, *Stigmara stellata* Eichwald [Мосейчик, 2009; Мосейчик, Игнатьев, 2017].

Вероятно, представители порядка *Lepidocarpaceales* заселили территорию Подмосковского бассейна в начале визейского века, после отступления турнейского эпиконтинентального бассейна и формирования на его месте обширной аллювиальной низменности. Источником миграции, скорее всего, были заселенные растениями участки суши в западной части Восточно-Европейской платформы, наиболее близким из которых являлась территория Припятской впадины. В турнейско-визейской флоре этой впадины известны разнообразные *Lepidodendron* и *Lepidostrobus* [Радзивиц, 1989], которые, к сожалению, очень слабо изучены.

В визейское время на территории Подмосковского бассейна сложились две флористические общности, существенно различающиеся по видовому и родовому составу: *Южно-Московский* (южное крыло бассейна) и *Западно-Московский* (западное и северо-западное крылья бассейна) округа [Мосейчик, 2009]. Они были приурочены соответственно к восточной и западной системам палеорек, реконструируемым на территории бассейна [Яблоков, 1973]. Вероятно, водораздел между этими речными бассейнами, по крайней мере до середины тульского времени, препятствовал активному флористическому обмену между округами. Поскольку *L. demkinae* обнаружен на территории Западно-Московского округа, а *L. veltheimoides* обильно встречается только в Южно-Московском округе – это может быть еще

одним, фитогеографическим, аргументом для разделения этих видов.

Лепидокарповые и флемингитовые Подмосковного бассейна, известные в обоих палеофлористических округах, демонстрируют в целом те же экологические предпочтения, что и их родственники в западной части Евразийского континента в каменноугольное время [Phillips, Di-Michele, 1992]: они являются доминантами сообществ низинных торфяных и минеральных болот.

В частности, в бобриковское время древесные *L. veltheimoides* доминировали на терминальных стадиях сукцессии стоячих торфяных пойменных болот. Позднее, в тульское время, когда уже не было условий для формирования обширных торфяников, этот вид, по всей видимости, перешел в сообщества минеральных болот [Мосейчик, 2009].

Поскольку *L. demkinae* известен по единственной находке, говорить о его экологии затруднительно. В то же время, поскольку он был найден в угольной линзе, вероятно, озерного генезиса [Мосейчик и др., 2019] и, судя по степени сохранности, перенесен на незначительное расстояние от места произрастания, можно предположить, что это растение входило в состав прибрежных сообществ заболоченных озер.

Другие подмосковные лепидокарповые (*Sublepidophloios sulphureus* и *S. suvoroviensis*) из тульских отложений могли входить в сообщества минеральных болот [Мосейчик, 2009].

Флемингитовые Подмосковного бассейна составляли сообщества начальных стадий сукцессии торфяных болот (*Ogneuporia seleznevae*, *Ulodendron ulianovii* и, возможно, *U. moskovense*), а также входили в сообщества минеральных болот (*Sublepidodendron shvetzovii* Mosseichik, *S. puchkoviorum* и, возможно, *S. nelidovense* Mosseichik) [Мосейчик, 2004, 2009; Мосейчик, Игнатьев, 2017].

Во второй половине визейского века (начиная с середины тульского времени) в условиях пульсирующей морской трансгрессии возникает уникальный тип сообществ, неизвестный более нигде в мире, — так называемая «растительность стигмариевых известняков». Ее захоронения представлены многочисленными горизонтами инситных ризофоров *Stigmaria* в известняках мелководноморского генезиса. Эта растительность, вероятно, представляла собой сообщества древесных плауновидных, которые формировались путем пионерного заселения известковых

илов береговых отмелей (подробнее см. [Мосейчик и др., 2003]). Возможно, немаловажным фактором формирования таких сообществ на засоленных грунтах являлось то обстоятельство, что территория Подмосковного бассейна находилась на восточной окраине Евразийского континента, а, как известно, на восточных побережьях материков выпадает больше атмосферных осадков.

Среди остатков этой растительности обычно находят ризофоры двух видов — *Stigmaria stellata* и *S. ficoides*. Также известны крайне редкие находки стволов флемингитовых *Sublepidodendron puchkoviorum* [Мосейчик, Игнатьев, 2017].

Хотя в Подмосковном бассейне в ряде случаев отмечена ассоциация ризофоров *S. stellata* с осями флемингитовых *Ogneuporia seleznevae*, а ризофоры *S. ficoides* часто ассоциируют с остатками *Lepidodendron*, однозначно утверждать, что все растения с ризофорами первого вида принадлежали флемингитовым, а второго — к лепидокарповым, нельзя. Во-первых, подавляющее большинство известных захоронений ризофоров не сопровождается находками надземных побегов, не говоря уже о стробилах. Во-вторых, до сих пор неизвестны находки *S. stellata* в отложениях бобриковского горизонта, хотя оси флемингитового типа (*Sublepidodendron nelidovense*, *Ulodendron ulianovii*, *U. moskovense*) там есть. В-третьих, в визейских отложениях Подмосковного бассейна присутствуют виды стволов плауновидных (*Wittbergia zaleskii* Mosseichik, *Novgorodendron conophorum* Gordenko et al. и др.), систематическое положение которых неясно, но которые тоже могли обладать ризофорами стигмариевого типа.

Таким образом, только по присутствию *Stigmaria stellata* и *S. ficoides* в стигмариевых известняках нельзя утверждать, что соответствующая растительность состояла из представителей как лепидокарповых, так и флемингитовых. Лишь находки стволов *Sublepidodendron puchkoviorum* со значительной долей уверенности указывают на присутствие в «стигмариевой растительности» второго семейства.

* * *

На примере плауновидных из среднего — верхнего карбона Европы и Северной Америки предполагалось, что лепидокарповые более склонны к ненарушаемым местообитаниям, тогда как флемингитовые толерантны к нарушениям и часто выступают в качестве колонизаторов

незанятых участков суши [Phillips, DiMichele, 1992].

Согласно представлениям Т.Л. Филлипса и У.А. ДиМайкла, эти предпочтения были связаны с особенностями их репродуктивной биологии. Флемингитовые более успешно распространялись за счет того, что они были поликарпиками (т.е. одно дерево могло многократно производить фруктификации) и имели обоеполые стробилы. Обильное образование шишек приводило к тому, что зачастую они отделялись от дерева целиком вместе с заключенными в них микро- и мегаспорами. Близкое положение мужских и женских диаспор приводило к более успешному оплодотворению и, в результате, давало преимущество при освоении новых биотопов.

Лепидокарповые, напротив, были монокарпиками (т.е. давали фруктификации лишь раз – в конце жизни растения) и обладали моноспорангиатными стробилами. Оплодотворение в таком случае могло происходить только в условиях стоячего водоема. Так же только в ненарушаемом местообитании дерево могло достигнуть терминальной стадии жизненного цикла и сформировать стробилы. В таком местообитании лепидокарповые получали преимущество по сравнению с флемингитовыми за счет образования структур, напоминающих семезачатки голосеменных: у них в каждом мегаспорангии находилась единственная очень крупная фертильная спора («мегаспора-семя»), а спорангий облекался разросшимся спорофиллом. После созревания

спорофилл вместе с заключенной в спорангий мегаспорой отделялся от оси стробила – образовывался так называемый *аквакарп*. За счет крупного терминального щитка спорофилла аквакарп мог переноситься ветром от материнского дерева к берегу водоема, где у него было больше шансов укорениться после оплодотворения. То же устройство давало возможность аквакарпу долгое время держаться на поверхности воды. Не исключено, что наличие тройной оболочки и большого запаса питательных веществ внутри аквакарпа позволяло молодому спорофиту долго существовать на поверхности воды, не укореняясь.

Данные о лепидокарповых и флемингитовых Подмосковского бассейна не противоречат этой концепции.

В частности, флемингитовые *Sublepidodendron puchkoviorum*, обнаруженные в мелководноморских отложениях, могли входить в хронически пионерные сообщества «растительности стигмариновых известняков». Также можно утверждать, что представители того же семейства *Ogneuporia seleznevae* и *Ulodendron ulianovii* были пионерами в освоении биотопов торфяных болот, поскольку их многочисленные остатки обнаружены в нижней части угольных пластов. Напротив, сосредоточенность находок лепидокарповых *Lepidodendron veltheimoides* в верхней части угольных пластов говорит о том, что они доминировали на конечных стадиях сукцессии стоячего торфяного болота.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность С.В. Демкиной (Боровичский комбинат огнеупоров, г. Боровичи, Новгородская обл.), С.Л. Дорофеевой (Белёвский районный художественно-краеведческий музей им. П.В. Жуковского, г. Белёв, Тульская область), А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, г. Санкт-Петербург), Д.А. Игнатьеву (г. Москва), И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, г. Москва) и А.Ф. Лакомову (Тульский областной краеведческий музей, г. Тула) за помощь в организации

полевых работ и непосредственное участие в сборах описанных в статье растений, а также Н.В. Горьковой (Геологический институт РАН, г. Москва) за содействие при их изучении под СЭМ. Особая благодарность должна быть высказана Ю.Н. Кузнецову из Центра краеведения, туризма и экскурсий (г. Тула), который любезно предоставил возможность ознакомиться с палеоботаническими коллекциями Центра.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2019-0044 Геологического института РАН.

Литература

- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.
Мейен С.В. Теоретические основы палеоботанических исследований. – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.

- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковского бассейна // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сб. памяти члена-

корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 133–136.

Мосейчик Ю.В. Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатъев (ред.). Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 35–71.

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

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. I. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 186 с.

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

Мосейчик Ю.В., Гоманьков А.В., Игнатъев И.А. Путеводитель палеоботанической экскурсии по разрезам нижнего карбона северо-западного крыла Подмосковского бассейна (окрестности г. Боровичи, Новгородская обл.). – М.: ГЕОС, 2019. – 38 с.

Мосейчик Ю.В., Игнатъев Д.А., Игнатъев И.А. О природе растительности «стигмариевых» известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатъев (ред.). Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 72–84.

Мосейчик Ю.В., Игнатъев И.А. Визейские плауновидные Подмосковского бассейна: новые виды и надродовая принадлежность // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2017. – Т. 15. – С. 1–19.

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. Шук. – М.: Наука, 1993. – 222 с.

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

Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна / Т.Н. Бельская, Е.А. Иванова, Р.А. Ильховский, В.П. Масленников, М.Х. Махлина, Е.В. Михайлова, А.И. Осипова, Е.А. Рейтлингер, Е.М. Шук, С.М. Шук, В.С. Яблоков. – М.: Наука, 1975. – 176 с.

Радзивилл А.А. Раннекаменноугольная флора Припятской впадины и ее стратиграфическое значение: автореф. дисс. ... канд. геол.-минер. наук. – Киев, 1989. – 17 с.

Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формации России. – СПб.: Типогр. Я. Йонсона, 1854. – 245 с.

Яблоков В.С. Перерывы в морском осадконакоплении и палеореки (в рифее – палеозое Русской платформы). – М.: Наука, 1973. – 216 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 248).

Chaloner W.G., Boureau Ed. *Lycophyta* // Ed. Boureau (ed.). *Traité de paléobotanique*. Т. 2. – Paris: Masson et C^{ie}, 1967. – P. 436–845.

Crookall R. Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain (Second section) // *Mem. Geol. Surv. Great Brit. Palaeontol.* – 1964. – Vol. 4. – Pt 3. – P. 217–354.

DiMichele W.A., Bateman R.M. *Diaphorodendraceae*, fam. nov. (Lycopsida: Carboniferous): Systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov // *Amer. J. Bot.* – 1992. – Vol. 79. – P. 605–617.

Kvaček J., Straková M. Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. – Prague, 1997. – 201 p.

Orlova O.A., Mamontov D.A., Snigirevsky S.M. Late Visean (Mississippian) vegetation of the north-western part of Russia according to palaeobotanical and palynological data // *Hist. Biol.* – 2015. – Vol. 27. – Nos 3–4. – P. 325–344.

Phillips T.L. Reproduction of heterosporous arborescent lycopods in the Mississippian–Pennsylvanian of Euramerica // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1979. – Vol. 27. – P. 239–289.

Phillips T.L., DiMichele W.A. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopods in Late Carboniferous swamps of Euramerica // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1992. – № 79. – P. 560–588.

Purkyňová E. Die Unternamurflora des Beckens von Horní Slezsko (ČSSR) // *Paläont. Abh. B.* – 1970. – Bd 3. – H. 2. – S. 131–268.

Schimper W.P. *Traité de paléontologie ou la flore du monde primitif*. Т. 2. – Paris: J.B. Baillière et Fils, 1870. – 520 p.

Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd 1. H. 1. – Leipzig: Verlag von F. Fleischer, 1820. – 24 S.

Stewart W.N., Rothwell G.W. *Palaeobotany and the Evolution of Plants*. 2nd ed. – Cambridge: Univ. Press, 1993. – 521 p.

Stur D.R.J. Beiträge zur Kenntniss der Flora der Vorwelt. Bd 1: Die Culm-Flora. H. 2: Die Culm-Flora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. – Wien: Druck von J.C. Fischer & Comp., 1877. – S. 107–472 (Kgl.-k. geol. Reichsanst. Abh. Bd 8, H. 2).

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. 2nd ed. – N.Y.: Acad. Press, 2009. – XXII+1230 p.

Thomas B.A. Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species // *Palaeontology*. – 1970. – Vol. 13. – Pt 1. – S. 145–173.

Thomas B.A., Brack-Hanes S.D. A new approach to family groupings in the lycophytes // *Taxon*. – 1984. – Vol. 33 (2). – P. 247–255.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1–4. Отпечатки осей *Lepidodendron veltheimioides* Mosseichik, тульская свита, богородицкая подсвита: 1 – экз. из коллекции Центра краеведения, туризма и экскурсий (г. Тула), местонахождение Коптево; 2 – экз. № 4865/751А, там же; 3 – голотип № 4865/462, местонахождение Суворов-1; 4 – экз. из коллекции Белёвского районного художественно-краеведческого музея (г. Белёв), местонахождение Кураково.

Таблица II

Фиг. 1–6. Отпечатки осей *Lepidodendron veltheimioides* Mosseichik: 1 – экз. № 4860/4-2, Грызловский карьер, бобриковская свита, грызловская подсвита; 2 – экз. № 4860/9А, там же; 3 – экз. № 4860/39А, там же; 4 – экз. № 4865/751В, местонахождение Коптево, тульская свита, богородицкая подсвита; 5 – листовые подушки в верхней части голотипа № 4865/462, местонахождение Суворов-1, тульская свита, богородицкая подсвита; 6 – листовые подушки в средней части той же оси со следами декортикации.

Таблица III

Фиг. 1, 2. Отпечаток оси *Lepidodendron* cf. *veltheimii* Sternberg, экз. № 4865/97; Новопокровский карьер, тульская свита, богородицкая подсвита: 1 –

общий вид; 2 – листовые подушки со следами пазушных лигульных ямок при большем увеличении.

Фиг. 3–6. *Lepidodendron demkinae* sp. nov., голотип № 4860/703; Малиновецкий карьер, тихвинская свита: 3 – общий вид оси; 4 – фрагмент фитолеймы; 5, 6 – отдельные листовые подушки при большем увеличении.

Таблица IV

Фиг. 1–11. *Lepidodendron demkinae* sp. nov., голотип № 4860/703; Малиновецкий карьер, тихвинская свита: 1 – фрагмент фитолеймы (см. рис. 3); 2 – правая подушка того же фрагмента под СЭМ; 3 – нижняя подушка того же фрагмента под СЭМ; 4 – центральная часть листового рубца с рубчиком проводящей ткани на той же подушке; 5 – листовая подушка с другого фрагмента фитолеймы под СЭМ; 6 – нижнее поле другой листовой подушки с хорошо сохранившимися устьицами под СЭМ; 7, 8 – устьица там же при большем увеличении; 9 – правый край верхнего поля еще одной подушки с хорошо сохранившимися устьицами; 10 – лигульный бугорок на верхней листовой подушке фрагмента на фиг. 1 под СЭМ; 11 – клетки у основания того же бугорка.

Фиг. 12, 13. Фитолеймы лигульных бугорков *Lepidodendron veltheimioides* Mosseichik под СЭМ, голотип № 4865/462; местонахождение Суворов-1, тульская свита, богородицкая подсвита.

Lepidodendron species from the Viséan of the Moscow Basin

Yu. V. Mosseichik

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

Species of the lycopod stem genus *Lepidodendron* Sternberg from the Viséan of the Moscow Coal Basin are revised. It is shown that currently only three species from the Moscow Basin can be assigned to this genus: *Lepidodendron demkinae* sp. nov., *L. veltheimioides* Mosseichik and *L. cf. veltheimii* Sternberg. Their description is given. The volume and diagnostic features of *L. veltheimioides* are significantly expanded. It is shown that the ligular pit aperture of *L. demkinae* and *L. veltheimioides* was located on a special elevation – the ligular knob.

Since the cone *Lepidocarpon eichwaldii* Mosseichik was found in association with *L. veltheimioides*, it is assumed that this stem species, as well as the morphologically similar *L. demkinae*, should be assigned to the family Lepidocarpaceae of the order Lepidocarpaceales. The ecology and life-history of lepidocarpacean lycopods are discussed. Apparently, at the beginning of the Viséan, plants with the stems of *L. veltheimioides* dominated at the terminal succession stages of standing peat floodplain swamps of the southern flank of the Moscow Basin, and later became members of clastic swamp communities of the same territory. *L. demkinae* grew in the communities of swampy lake banks on the north-west flank of the basin.

