

Стробилы *Flemingites* (Carruthers) Brack-Hanes et Thomas в позднем визе Подмоскoвного бассейна

Ю.В. Мосейчик

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

На основании изучения нового материала отличной сохранности уточнен диагноз вида *Flemingites russiensis* Mosseichik из верхнего визе Подмоскoвного бассейна. Показано, что вид *Lepidostrobus putlinensis* Mosseichik является младшим синонимом *F. russiensis*. Стробилы типа *F. russiensis* могли принадлежать растениям с морфологически различными осями *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik и *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik. Поскольку *O. seleznevae* обнаружены только на северо-западном крыле Подмоскoвного бассейна, а *S. shvetzovii* – только на южном, предполагается, что оба вида произошли от общего предка, а морфологические отличия их побегов связаны с длительным развитием в условиях географической изоляции.

Введение

Для многих древовидных плауновидных позднего палеозоя, которые обычно объединяют в порядок *Lepidodendrales* [Stewart, Rothwell, 1993; Taylor T.N. et al., 2009] или семейство *Lepidocarpaceae* в понимании С.В. Мейена [1987], характерны фруктификации лепидостробоидной организации. Стробилы этого типа обладают следующими признаками: на неразветвленной оси по спирали располагаются спорофиллы, состоящие из стерильного терминального щитка и фертильной ножки; ножка узкая, без боковых разрастаний; вниз от терминального щитка отходит небольшая пятка. Каждый спорофилл несет на верхней стороне ножки единственный спорангий. При этом выделяются два типа стробилов: моноспорангиатные, несущие только микроспорангии, и биспорангиатные с микроспорангиями в верхней части стробила и мегаспорангиями в нижней. Мегаспорангиатные стробилы неизвестны.

Микроспоры трилетные, округлотреугольные в полярном положении, линзовидные в экваториальном положении, различно орнаментированные, с экваториальным диаметром 15–40 мкм, несут экваториальное утолщение (*цингулюм*) и не всегда присутствующую пленчатую оторочку (*зону*). Дисперсные микроспоры этого типа обычно относят к роду *Lycospora* Schopf, Wilson et Bentall (реже к некоторым другим родам) и часто объединяют под названием *ликоспоры* [Bek, Orpluštil, 2006].

Мегаспоры трилетные, округлые в полярном положении, грушевидные в экваториальном положении, с экваториальным диаметром 350–1250 мкм; губы щели разверзания постепенно возвышаются от концов щели к ее центру, образуя верхушечный выступ – *гологулу*. Дисперсные мегаспоры этого типа относят к родам *Lagenicula*

Bennie et Kidston и *Lagenoisporites* Dybová-Jachowicz et al.

Долгое время все дисперсные лепидостробоидные фруктификации относили к роду *Lepidostrobus* Ad.Brongniart. Ш.Д. Брек-Хейнс и Б.А. Томас [Brack-Hanes, Thomas, 1983] произвели ревизию этого рода и отделили микроспорангиатные стробилы от биспорангиатных. Для первых было удержано родовое название *Lepidostrobus*, а для биспорангиатных фруктификаций реанимирован забытый род *Flemingites* Carruthers, до того считавшийся синонимом *Lepidostrobus*¹ [Chaloner, 1967].

Несмотря на очевидные достоинства, это таксономическое решение нельзя признать безукоризненным, поскольку многочисленные виды с неизвестным строением спор, описанные под родовым названием *Lepidostrobus*, оказались без родового названия. С.В. Мейен [1987] предложил компромиссный вариант, состоявший в том, чтобы относить к *Lepidostrobus* не только указанные Ш.Д. Брек-Хейнс и Б.А. Томасом микроспорангиатные стробилы, но и фруктификации

¹ Первоначально под названием *Flemingites* У.Каррутерс [Carruthers, 1865] описал лепидостробоидные фруктификации, несущие на каждом спорофилле, в отличие от *Lepidostrobus*, два ряда округлых спорангиев. Эта интерпретация оказалась ошибочной: У.Каррутерс принял за спорангии крупные мегаспоры. У.Г. Чалонер [Chaloner, 1953] переизучил типовой вид *Flemingites gracilis* Carruthers и извлек из спорангиев его голотипа мегаспоры, которые оказались идентичными мегаспорам из стробилов *Lepidostrobus dubius* Binney. Это дало основание считать *F. gracilis* старшим синонимом *L. dubius*. В то же время, поскольку последний вид является биспорангиатным, У.Г. Чалонер предположил, что таковыми являются и стробилы *F. gracilis*.

лепидостробоидного облика с неизвестным строением спор.

М.Л. Эбботт [Abbott, 1963] ввел род *Lepidostrobopsis* Abbott для стробиллов, ширина ножек спорофиллов которых достигает ширины спорангиев, в отличие от *Lepidostrobos* и *Flemingites*, у которых ножка уже спорангия. При этом М.Л. Эбботт включил в состав своего рода микроспорангиатные стробиллы с ликоспорами и дисперсные мегаспорофиллы с единственной функционирующей мегаспорой, то есть существенно различные фруктификации, прижизненные связи которых неясны. Что касается микроспорангиатных фруктификаций, установить точную ширину ножек спорофиллов на материале, представленном отпечатками и фитолеймами, не всегда возможно и, как справедливо отметил У.Г. Чалонер [Chaloner, 1967], у многих видов *Lepidostrobos* она неизвестна и к тому же плохо продемонстрирована на типовом материале рода *Lepidostrobopsis*. В связи с этим от использования этого рода лучше воздержаться.

* * *

Впервые в верхневизейских отложениях южного крыла Подмосковного бассейна обополюе стробиллы рода *Flemingites* установлены при ревизии коллекции ископаемых растений, собранных в 1920 году С.А. Добровым [Мосейчик, 2003]. Остатки происходили из отложений верхней части тульского горизонта, обнажающихся на правом берегу р. Неручь у д. Бычки Калужской обл. [Добров, Константинович, 1936]. Стробиллы ассоциировали с остатками вегетативных осей *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik [Мосейчик, 2009].

Эти фруктификации имеют типичное лепидостробоидное строение и содержат в нижней части мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska, а в верхней – микроспоры типа *Lycospora*. Они были выделены в новый вид *Flemingites russiensis* Mosseichik [Мосейчик, 2003].

Позднее дисперсные мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* были обнаружены на северо-западном крыле Подмосковного бассейна в углях верхней части тульского горизонта Малиновец-

кого карьера, расположенного в Боровичском р-не Новгородской обл. [Мосейчик, 2004]. Мегаспоры ассоциировали с вегетативными осями плауновидных *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik.

В том же районе, выше по разрезу, в захоронении, расположенном на правом берегу р. Мста, в песчаниках михайловского горизонта верхнего визе были обнаружены остатки *Ogneuporia seleznevae*, с которыми тесно ассоциировали фруктификации лепидостробоидного строения, выделенные в новый вид *Lepidostrobos putlinensis* Mosseichik [Мосейчик, 2009]. При этом оси других плауновидных, которым могли бы принадлежать указанные стробиллы, в захоронении отсутствовали. Из спорангиев апикальной части одной из фруктификаций удалось извлечь микроспоры типа *Lycospora*.

Поводом для настоящей публикации послужила находка фрагмента фитолеймы лепидостробоидной фруктификации среди остатков *Ogneuporia seleznevae*, собранных в Малиновецком карьере. Этот остаток в верхней части стробила содержит спорангии с микроспорами, идентичными тем, которые были извлечены из стробиллов *Lepidostrobos putlinensis*, а в нижней – мегаспорангии с *Lagenicula brevispinosa*. Этот экземпляр, несомненно, принадлежит к *L. putlinensis* и показывает, что на самом деле эти фруктификации были биспорангиатными и их соответственно следует отнести к роду *Flemingites*.

Более того, изучение микроспор из *Flemingites russiensis* и *Lepidostrobos putlinensis* с помощью СЭМ показало идентичность их строения. Отмечавшиеся ранее различия в орнаментации микроспор этих видов (см. [Мосейчик, 2009]) были связаны с ошибками восприятия, возникающими при наблюдении спор в проходящем свете. Таким образом, *L. putlinensis* оказывается младшим синонимом *F. russiensis*.

Ниже приводится уточненный диагноз *Flemingites russiensis*, полная синонимика и описание старого и нового материала, а также обсуждаются возможные прижизненные связи указанных стробиллов с осями *Ogneuporia seleznevae* и *Sublepidodendron shvetzovii*.

Местонахождения

Стробиллы собраны в трех местонахождениях поздневизейского возраста и хранятся в Москве в Геологическом институте РАН (далее – ГИН РАН; колл. №4860, 4865) и Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского (далее – ГГМ им. В.И. Вернадского; колл. №II₂-46). Для сокращения дальнейших ссылок местонахождениям присвоены условные названия.

Южное крыло Подмосковного бассейна

БЫЧКИ. Обнажение располагалось на левом берегу р. Неручь у д. Бычки, в 12 км к юго-востоку от пос. Барятино Калужской обл. В настоящее время скрыто под оползнями. Описание разреза по состоянию на 1920 год опубликовано в работах С.А. Доброва и А.Е. Константинович

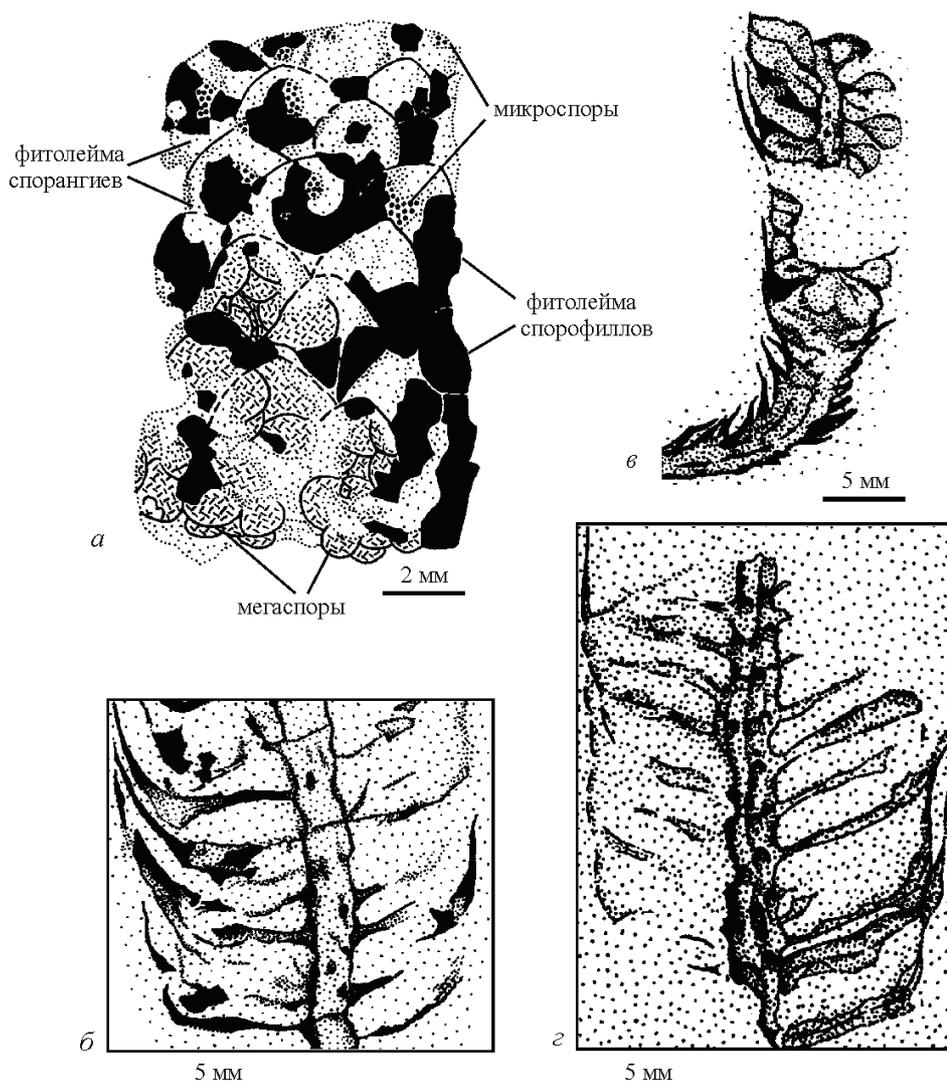


Рис. 1. *Flemingites russiensis* Mosseichik: а – экз. №4865/554-2, фрагмент стробила с частично сохранившимися фитолеймами микро- и мегаспорангиев; Малиновецкий карьер; б – экз. №II₂-22/46-4, отпечаток средней части стробила; Бычки; в – голотип №II₂-7/46-1; отпечаток частично сохранившегося стробила в прикреплении к верхушке вегетативного побега предположительно *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik; Бычки; г – экз. №4860/373-2; отпечаток средней части стробила; Путлино-3

[1936] и Ю.В. Мосейчик [2009]. Растительные остатки происходят из песчано-глинистых отложений верхней части тульского горизонта и представлены *Archaeocalamites* sp., *Sublepidodendron shvetzovii*, *Flemingites russiensis*, *Stigmara* sp., *Cardiopteridium dobrovii* Zalessky, *Sphenopteris* sp., *Rhodeopteridium* sp. [Мосейчик, 2003, 2009; Орлова, 2003].

Северо-западное крыло Подмосковского бассейна

МАЛИНОВЕЦКИЙ КАРЬЕР. Расположен в 6 км к западу от д. Окладнёво Боровичского р-на Новгородской обл. и в настоящее время разрабатывается ОАО «Боровичский комбинат огнеупоров». Описание разреза по состоянию на 2003 год

дано в работе [Мосейчик, 2009]. Тогда в карьере была вскрыта глинистая толща верхней части тихвинской свиты тульского горизонта с двумя прослоями угля. В верхнем прослое были собраны остатки *Ogneuporia seleznevae*, *Flemingites russiensis*, *Stigmara stellata*, *Grandeurites lyginopteroides* Mosseichik, *Simpliotheca* sp. YVM-1, *Rynchogonium* sp. YVM-1, *Mstikhinia* cf. *duranteae* Mosseichik, Ignatov et Ignatiev [Мосейчик, 2004, 2009, 2011].

ПУТЛИНО-3. Местонахождение расположено на правом берегу р. Мста, у северной оконечности д. Путлино Боровичского р-на Новгородской обл., и относится к михайловскому горизонту (верхи мстинской свиты и путлинская сви-

та) [Мосейчик, 2009]. Представлено многочисленными высыпками песчаников и глин с растительными остатками. Среди последних обнаружены *Archaeocalamites* sp., *Lepidodendron* sp., *Wittbergia zaleskii* Mosseichik, *Ogneuporia seleznevae*, *Flemingites russiensis*, *Stigmaria ficoides*

(Sternberg) Ad.Brongniart, *Lyginopteris* cf. *oldhamia* (Binney) H.Potonié, *Grandeurites lyginopteroides*, *Rynchogonium* sp. YVM-1, *Adiantites* sp., *Sphenopteridium* sp., *Rhodeopteridium* sp., *Sphenopteris* sp. [Мосейчик, 2004, 2009, 2011; Орлова, 2001; Орлова, Снигиревский, 2003, 2004].

Материал и методика изучения

Стробилы изучались под бинокулярным микроскопом МБС-10 и зарисовывались с помощью окуляра с сеткой.

Большая часть изученного материала представлена отпечатками фрагментов стробил на глинистых и песчаных породах с частично сохранившимися фитолеймами спорангиев и спорофиллов. Для извлечения инситу спор фрагменты фитолеймы спорангиев помещались на несколько часов в плавиковую кислоту (HF). После растворения заполнявшей спорангий породы извлеченные и промытые в дистиллированной воде мегаспоры помещались для хранения в камеры Франке, а массы микроспор и кутикулы оболочек спорангиев заделывались в постоянные препараты на основе глицерин-желатины.

После изучения под микроскопами МБС-10, Axiostar Plus и Ergoval споры исследовались под сканирующим электронным микроскопом Cam-Scan MV 2300. Для этого они фиксировались на

столиках микроскопа с помощью двустороннего скотча или лака для ногтей.

Один из фрагментов стробил, обнаруженный в углях Малиновецкого карьера, демонстрирует полностью сохранившиеся фитолеймы микро- и мегаспорангиев. Извлеченные из него споры также были исследованы под СЭМ. Фрагменты микроспоровой массы помещались на столик микроскопа без предварительной химической обработки. Мегаспоры были предварительно помещены в смесь Шульце ($\text{HNO}_3_{\text{конц}} + \text{KClO}_3$) на 1–2 ч. для окисления фрагментов углистой фитолеймы, сохранившейся на их поверхности. После промывки в дистиллированной воде они были обработаны 10%-ным водным раствором аммиака для удаления продуктов окисления и вновь промыты дистиллированной водой.

Фотосъемка производилась с помощью узкоплечного однообъективного зеркального фотоаппарата Practica Super TL и цифровых камер Nikon Coolpix 5700 и Canon Powershot 640.

Систематическое описание

Отдел Pteridophyta. Птеридофиты
Класс Lycopodiopsida. Плауновидные

Порядок Isoetales. Изостовые
Семейство Lepidocarpaceae Hirmer, 1927, sensu S.Meyen, 1987. Лепидокарповые²

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

***Flemingites russiensis* Mosseichik, 2003, emend. nov.**

Табл. 1, фиг. 1–7; табл. 2, фиг. 1–7;
табл. 3, фиг. 1–3; табл. 4, фиг. 3–6; рис. 1

Lepidostrobos ornatus: Орлова, 2001, с. 145, 146, табл. 4, фиг. 2–3; 2002, с. 311; 2003, с. 43, 44, рис. 2, фиг. 7.

Lepidostrobos veltheimianus: Орлова, 2001 (pars), с. 146, 147, табл. 4, фиг. 4, рис. 32; 2002 (pars), с. 311; 2003 (pars), с. 44, рис. 3.

Flemingites russiensis: Мосейчик, 2003, с. 52–54, табл. 3, фиг. 2–5, рис. 11; 2009, с. 126, 127, табл. 5, фиг. 5–8, рис. 53, 64.

Lepidostrobos sp.: Мосейчик, 2004, с. 132; табл. 2, фиг. 4; табл. 6, фиг. 1–3; рис. 4.

Lepidostrobos putlinensis: Мосейчик, 2009, с. 122–124; табл. 8, фиг. 7, 8; рис. 61.

Голотип – ГГМ им. В.И. Вернадского, экз. №П₂-7/46-1 (табл. 1, фиг. 4; рис. 1 в); Калужская обл., Бычки; визейский ярус, тульская свита.

Уточненный диагноз. Стробилы цилиндрической формы, длиной 28–50 мм и более, диаметром 7–12 мм. Ось стробила диаметром 1–2 мм. От нее по спирали, не образуя ясно выраженных ортостихов, почти под прямым углом отходят спорофиллы. Расстояние между соседними парастихами ~1 мм. Длина ножки спорофилла 3–5 мм. Терминальный щиток треугольного очертания, длиной 4–4,5 мм. Пятка заостренная, длиной 0,5–0,8 мм. В верхней части стробила располагаются спорангии с микроспорами типа *Lycospora*, в нижней – с мегаспорами типа *Lagenicula brevispinosa*.

Микроспоры округлотреугольного очертания, диаметром 18–31 мкм. Зона и цингулом выражены слабо, их суммарная ширина 1–1,5 мкм. Проксимальная поверхность спор гладкая. На дистальной поверхности густо расположены шипики длиной ~0,5 мкм и диаметром у основания ~0,5 мкм.

Мегаспоры с гологулой. Их длина вдоль полярной оси 500–1200 мкм, диаметр 350–900 мкм. Вы-

² В работе использована надродовая систематика, принятая в руководстве С.В. Мейена [1987].

сота губ 150–260 мкм, длина 200–260 мкм. Контактная арeя ограничена более или менее четкими дугoвидными курватурами и имеет радиус 160–400 мкм. Она покрыта бугорками диаметром 3–10 мкм с шиповидным выростом на вершине. Oстальная поверхность мегаспоры покрыта аналогичными бугорками, а также редкими шипами длиной 40–130 мкм и диаметром у основания 25–40 мкм.

Emended diagnosis. Cylindrical strobili, at least 28–50 mm long and 7–12 mm wide. Strobilus axis 1–2 mm wide. Sporophylls spirally disposed without distinct ortostichies. The distance between adjacent parastichies ~1 mm. Sporophyll pedicels more or less perpendicular to the cone axis, 3–5 mm long. Sporophyll laminae triangular in outlines, 4–4.5 mm long, with attenuated apex. Heels of sporophylls sharp, 0.5–0.8 mm long. Sporangia with microspores of *Lycospora* type dispose in the upper part of strobilus, sporangia with megaspores of *Lagenicula brevispinosa* type in its basal part.

Microspores subtriangular, 18–31 µm in diameter. Zona and cingulum indistinct. Their summary width 1–1.5 µm. Proximal surface laevigate. Spinules ~0.5 µm long and ~0.5 µm in basal diameter densely disposed on distal surface.

Megaspores with hologula, 500–1200 µm along the polar axis and 350–900 µm in diameter. Labra 150–260 µm high, 200–260 µm wide. Contact area 160–400 µm in radius, delimited by more and less distinct arched curvatures, covered by knobs 3–10 µm in diameter with spinules at their tops. The rest of megaspore surface covered by analogous knobs and sparse spines 40–130 µm long and 25–40 µm in basal diameter.

Описание. Стробилы компактные, цилиндрической формы, длиной 28–50 мм и более, диаметром 7–12 мм (табл. 1, фиг. 1–5). Диаметр оси стробила 1–2 мм. Ближе к верхушке стробилы сужаются. Сама верхушка заостренного очертания за счет схождения щитков спорофиллов (табл. 1, фиг. 3).

У изученных экземпляров длина сохранившейся базальной части стробиллов с мегаспорофиллами не превышает 13 мм; апикальная часть стробиллов с микроспорофиллами могла достигать в длину 35 мм. Заметных морфологических различий между микро- и мегаспорофиллами не наблюдается.

Голотип (табл. 1, фиг. 4; рис. 1 в) представляет собой фрагмент стробила, прикрепленного к верхушке облиственного вегетативного побега (вероятно, терминальной ветви кроны). Последний имеет длину 65 мм и покрыт филлоидами длиной до 7 мм и шириной у основания ~1 мм, отходящими от него под острым углом. Диаметр оси побега ~2 мм.

Спорофиллы располагаются по низкой спирали, без ясно выраженных ортостих, отходя от оси стробила под прямым углом или слегка отгибаясь к ее верхушке (табл. 1, фиг. 1–4, рис. 1 б, з). Расстояние между соседними парастихами спорофиллов составляет ~1 мм. На отпечатках осей стробиллов видны основания уходящих в породу спорофиллов. Они округлые, диаметром ~0,4 мм, то есть ширина ножки спорофилла у основания ~0,4 мм. Дистально ножка постепенно расширяется до 1,2–1,5 мм. При этом ее длина составляет 3–5 мм. Ширина терминального щитка у основания ~3 мм, то есть он значительно шире ножки спорофилла. Терминальные щитки в длину достигают 4–4,5 мм, пятки – 0,5–0,8 мм. Верхушка щитка удлинено остроконечная, пятка, по видимому, заостренная. В ножке спорофилла и терминальном щитке проходит единственный проводящий пучок.

Спoрангии хорошо сохранились только на одном экземпляре (табл. 1, фиг. 5–7; рис. 1 а). Из-за плотного налегания спорофиллов установить форму спорангиев невозможно, однако видно, что мега- и микроспорангии размеры имели одинаковые.

Извлеченные из спорангиев этого и других изученных экземпляров *микроспоры* трилетные, с экваториальным диаметром 18–31 мкм (табл. 2, фиг. 1–4; табл. 3, фиг. 1–3). В полярном положении они имеют округлотреугольное очертание, в экваториальном – линзовидное. Зона и цингулом выражены слабо. Их суммарная ширина 1–1,5 мкм. Тетрадный рубец выражен неотчетливо, лучи рубца протягиваются до экватора. Проксимальная поверхность спор гладкая. Как показало изучение под СЭМ, на дистальной поверхности густо расположены шипики длиной ~0,5 мкм и диаметром у основания ~0,5 мкм. В проходящем свете дистальная поверхность спор может выглядеть как точечная или зернистая (табл. 3, фиг. 1–3). При нахождении в дисперсном состоянии такие микроспоры относят к роду *Lycospora*.

Мегаспоры. Извлечение инситу мегаспор показало, что каждый мегаспорангий содержал их не менее двух тетрад. При боковом сплющивании мегаспоры грушевидной формы за счет развитой гологулы (табл. 4, фиг. 3–6). Размеры их сильно варьируют: длина мегаспор вдоль полярной оси 500–1200 мкм, диаметр 350–900 мкм. Губы узкие, вытянутые, высотой 150–260 мкм, длиной 200–260 мкм. Гологула может быть пережата у основания.

Контактная арeя может нести радиальные складки и быть ограничена более или менее четкими валикообразными дугoвидными курватурами. Арeя занимает ~2/3 экваториального

Отличительные особенности микроспор типа *Lycospora* из стробилов *Flemingites russiensis* Mosseichik и *Tulastrobus pusillus* Mosseichik из визейских отложений Подмосковского бассейна

Вид стробилов	Экваториальный диаметр, мкм	Суммарная ширина цингулюма и зоны, мкм	Проксимальная поверхность	Дистальная поверхность
<i>F. russiensis</i>	18–31	1–1,5	Гладкая	Мелкошиповатая
<i>T. pusillus</i>	28–38	5–5,7 мкм (цингулюм: 1,8–2,1; зона: 3,1–3,9)	Зернистая	Бородавчатая

диаметра мегаспоры, то есть ее радиус составляет 160–400 мкм. Она покрыта мелкими бугорками диаметром 3–10 мкм, несущими на вершине шиповидный вырост. Наибольшая частота расположения бугорков наблюдается у основания губ. Остальная поверхность мегаспоры покрыта бугорками, сходными с таковыми на контактной арее, а также редкими шипами длиной 40–130 мкм и диаметром у основания 25–40 мкм.

В проксимальной части одной из мегаспор обнаружены многочисленные микроспоры, аналогичные, тем, что извлечены из микроспорангиев (табл. 4, фиг. 5).

Описанные мегаспоры могут быть отнесены к виду *Lagenicula brevispinosa*. В дисперсном состоянии в Подмосковном бассейне они известны только в углях тихвинской свиты Малиновецкого карьера. За пределами бассейна мегаспоры этого вида описаны из серпуховско-башкирских отло-

жений Люблинского бассейна в Польше [Dybová-Jachowicz et al., 1982].

Сравнение. В визейское время в Подмосковном бассейне, помимо описываемых стробилов, ликоспоры продуцировались моноспорангиатными стробилами *Tulastrobus pusillus* Mosseichik [Мосейчик, 2002, 2009]. Споры этого вида (табл. 2, фиг. 5–7; табл. 3, фиг. 4, 5) существенно отличаются от микроспор *Flemingites russiensis*, однако в визейских палиноспектрах бассейна указывается только один вид рода *Lycospora* – *L. pusilla* (Ibrahim) Schopf, Wilson et Bental [Нижний карбон..., 1993]. В связи с этим приводим сравнительную характеристику инзитных микроспор из стробилов *F. russiensis* и *T. pusillus* (Таблица). Правильная идентификация этих спор может оказаться важной при палеоэкологических и стратиграфических исследованиях.

Материнские растения

Анализ случаев повторяющегося совместного нахождения (ассоциации) определенных дисперсных фруктификаций и вегетативных органов растений, особенно в автохтонных и гипавтохтонных захоронениях и при отсутствии в тех же захоронениях вегетативных частей других возможных обладателей этих фруктификаций, позволяет высказывать предположения об их вероятных прижизненных (органических) связях. При этом, согласно эмпирическому правилу Т.М. Гарриса, наличие в захоронении (особенно автохтонном или гипавтохтонном) дисперсных фруктификаций само по себе может служить указанием на присутствие в нем остатков вегетативных частей (листьев, побегов и др.) тех же материнских растений.

Такого рода анализ позволил предположить, что материнские растения, которым принадлежали дисперсные стробилы типа *Flemingites russiensis*, имели оси *Sublepidodendron shvetzovii* (табл. 3, фиг. 6–8; табл. 4, фиг. 1; рис. 2 в, з) и

Ogneuporia seleznevae (табл. 3, фиг. 9–11; табл. 4, фиг. 2; рис. 2 а, б) [Мосейчик, 2003, 2004, 2009]. В частности, на северо-западном крыле Подмосковного бассейна в Малиновецком карьере остаток такого стробила и многочисленные дисперсные мегаспоры найдены в автохтонном захоронении совместно с многочисленными фрагментами осей *O. seleznevae* при отсутствии осей других лепидофитов. Несколько стробилов *F. russiensis* обнаружено наряду с многочисленными побегами *O. seleznevae* в аллохтонном захоронении Путлино-3, в котором, правда, присутствуют редкие остатки других плауновидных.

На южном крыле бассейна *O. seleznevae* отсутствуют, а многочисленные стробилы типа *Flemingites russiensis* обнаружены в гипавтохтонном захоронении Бычки в ассоциации с осями *S. shvetzovii*, неизвестными на северо-западе бассейна. Остатков побегов других лепидофитов в этом захоронении нет. Более того, облиственный побег, в прикреплении к которому

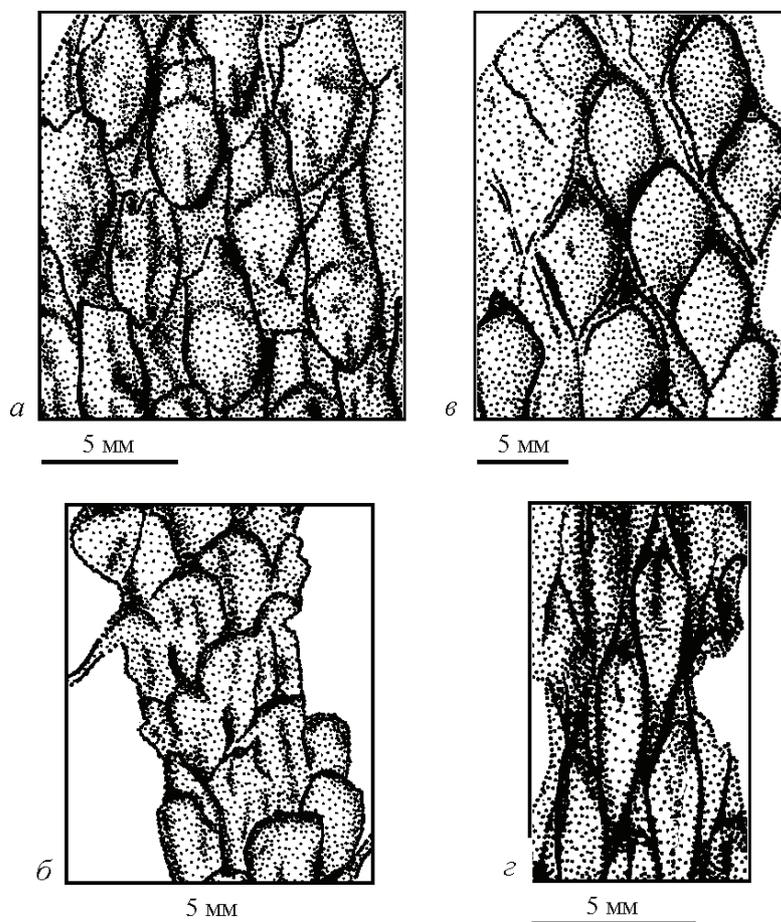


Рис. 2. Материнские растения, которым могли принадлежать дисперсные стробилы *Flemingites russiensis* Mosseichik: а, б – *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik (а – голотип №4865/490-1, фитолейма облиственной оси; от листовых пластинок сохранились только основания; Малиновецкий карьер; б – экз. №4860/412, отпечаток молодой облиственной оси; Путлино-3); в, г – *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik (в – экз. №II₂-9/46, слепок коры облиственной оси; Бычки; г – экз. №II₂-1/39-1, отпечаток коры молодой облиственной ветви; Тула)

сохранился один из стробил (табл. 1, фиг. 4), по-видимому, морфологически неотличим от молодых веточек *S. shvetzovii*.

Таким образом, один тип стробил (*F. russiensis*) мог принадлежать растениям с вегетативными осями, относимыми к разным видам (*O. seleznevae* и *S. shvetzovii*). При этом в поздневизейское время указанные виды были распространены в соседних палеофлористических округах (Западно-Московском и Южно-Московском), которые разделял географический барьер [Мосейчик, 2005, 2009].

Можно предположить, что оба материнских растения имели общего предка. Однако длительное развитие в условиях географической изоляции привело к изменениям морфологии побегов при сохранении организации стробил. Листовые подушки *O. seleznevae* отличаются от таковых *S. shvetzovii* наличием крыльев и пяток, а также редукцией верхнего поля. В остальном оба вида весьма сходны (табл. 3, ср. фиг. 6–8 и 9–11;

рис. 2, ср. а, б и в, г). Листовые подушки субромбического очертания, плотно расположенные. Филлотаксис лепидодендронидный, без ясно выраженных ортостихов. По мере роста подушек уменьшается отношение их длины к ширине. Листовые пластинки саблевидные, длиной до 15 мм. Листовой рубец ложный, дуговидный. Лигульная ямка располагается в пазухе листовой пластинки.

По всей вероятности, осям *O. seleznevae* принадлежали ризофоры *Stigmaria stellata*. На это указывает, в частности, наличие их многочисленных остатков в вышеупомянутом автохтонном захоронении в Малиновецком карьере. Приняв гипотезу о филогенетической связи плауновидных *O. seleznevae* и *S. shvetzovii*, можно предположить, что последние также имели ризофоры типа *S. stellata*, остатки которых в прижизненном положении часто встречаются в верхневизейских отложениях южного крыла Подмосковского бассейна.

Благодарности

Автор признательна И.А. Игнатьеву (ГИН РАН, Москва) и А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) за помощь на

разных стадиях подготовки статьи, а также Н.В. Горьковой и Г.Н. Александровой (обе – ГИН РАН, Москва) за техническую поддержку.

Литература

- Добров С.А., Константинович А.Э. Общая геологическая карта европейской части СССР. Л. 44. Восточная половина. – М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. – 106 с. (Тр. Моск. геол. треста. Вып. 20).
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.
- Мосейчик Ю.В. *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковского 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 Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 193–217.
- Мосейчик Ю.В. Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, 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 Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, 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. Визейская флора Подмосковского бассейна в картине фитогеографии этого века // Ю.Б. Гладенков, К.И. Кузнецова (ред.). Биосфера – экосистема – биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. – М.: Наука, 2005. – С. 133–154.
- Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. 1. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 187 с.
- Мосейчик Ю.В. Кордаитоподобные растения из нижнего карбона Восточно-Европейской платформы // *Lethaea rossica*. – 2011. – Т. 5. – С. 53–68.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бышева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. – М.: Наука. – 1993. – 222 с.
- Орлова О.А. Визейская флора Московской синеклизы. Дисс. ... канд. геол.-минер. наук. – М., 2001. – 200 с.
- Орлова О.А. Растительные остатки тульского возраста (ранний карбон) из коллекции С.А. Доброва в Геологическом музее им. В.И. Вернадского // Современные вопросы геологии. – М.: Научный мир, 2002. – С. 309–312.
- Орлова О.А. Визейские растения Калужской области // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 2003. – Т. 78. – Вып. 2. – С. 40–50.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М. Поздневизейские лигиноптеридофиты (Lyginopteridophyta) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская область). 1. Калампитиевые // Палеонтол. журн. – 2003. – №6. – С. 105–111.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М. Поздневизейские лигиноптеридофиты (Lyginopteridophyta) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская область). 2. Лигиноптеридиевые и медуллозовые // Палеонтол. журн. – 2004. – №4. – С. 104–109.
- Abbott M.L. Lycopod fructifications from the Upper Freeport (№7) coal in South-Eastern Ohio // *Palaeontographica B*. – 1963. – Bd 112. – S. 93–118.
- Bek J., Opluštil S. Six rare *Lepidostrobus* species from the Pennsylvanian of the Czech Republic and their bearing on the classification of lycosporae // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2006. – Vol. 139. – P. 211–226.
- Brack-Hanes S.D., Thomas B.A. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1983. – Vol. 86. – №1/2. – P. 125–133.
- Carruthers W. On an undescribed cone from the Carboniferous beds of Airdrie, Lanarkshire // *Geol. Mag.* – 1865. – Vol. 2. – №16. – P. 433–440.
- Chaloner W.G. On the megaspores of four species of *Lepidostrobus* // *Ann. Bot.* – 1953. – №17. – P. 264–273.
- Chaloner W.G. Lycophyta // *E. Boureau* (ed.). *Traité de paléobotanique*. Т. 2. – Paris: Masson et C^{ie}, 1967. – P. 436–845.
- Dybová-Jachowicz S., Jachowicz A., Karczewska J., Lachkar G., Loboziak S., Piérart P., Turnau E., Žoldani Z. Révision des mégaspores à gula du Carbonifère. Première partie. – Warszawa: Wydawnictwa Geologiczne, 1982. – 50 pp. (Prace Inst. Geol. 107).
- Stewart W.N., Rothwell G.W. *Palaeobotany and the Evolution of Plants*. 2nd ed. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. – 521 pp.
- 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 pp.

Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

Фиг. 1–7. *Flemingites russiensis* Mosseichik: 1 – экз. №4860/373-2; отпечаток нижней части стробила; Путлино-3; 2 – экз. №П₂-22/46-3 и П₂-22/46-4; отпечатки двух неполных стробилов; Бычки; 3 – экз. №4860/374-1; отпечаток стробила с сохранившейся верхушкой; Путлино-3; 4 – голотип №П₂-7/46-1; отпечаток ниж-

ней части стробила в прикреплении к облиственной ветви; Бычки; 5 – экз. №4865/554-2; фитолейма средней части стробила, терминальные щитки спорофиллов разрушены; Малиновецкий карьер; 6 – тот же экз.; микроспорангии, стрелками показана споровая масса, которая видна в местах разрушения стенок спорангиев; 7 – тот же экз.; мегаспорангии, видны только мегаспоры, поскольку стенки спорангиев разрушены.

Таблица 2

Фиг. 1–4. *Flemingites russiensis* Mosseichik: 1 – масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев экз. №4865/554-2 под СЭМ; Малиновецкий карьер; 2 – то же; 3 – преп. №22/46-2В, масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев экз. №II₂-22/46-2 под СЭМ; Бычки; 4 – то же, отдельная микроспора.

Фиг. 5–7. *Tulastrabus pusillus* Mosseichik: 5 – масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев экз. №4865/18А-2 под СЭМ; нижний визе, бобриковский горизонт; Тульская обл., 3 км к югу от г. Кимовск, Кимовский карьер, уч. №2; 6 – то же, одна из микроспор с дистальной стороны; 7 – то же, три микроспоры из одной тетрады.

Таблица 3

Фиг. 1–3. *Flemingites russiensis* Mosseichik: 1 – преп. №22/46-3; масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев экз. №II₂-22/46-3 в проходящем свете; Бычки; 2 – преп. №22/46-2В; масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев экз. №II₂-22/46-2 в проходящем свете; Бычки; 3 – преп. №4860/374-1А; кутикула спорангия и три микроспоры типа *Lycospora* из спорангиев экз. №4860/374-1 в проходящем свете; Путлино-3.

Фиг. 4, 5. *Tulastrabus pusillus* Mosseichik: 4 – преп. №4860/157А, масса микроспор типа *Lycospora* из спорангиев голотипа №4860/157 в проходящем свете; нижний визе, бобриковский горизонт, Тульская обл., Венёвский р-н, 2 км к северу от пос. Гри-

цовский, Грызловский карьер; 5 – то же, отдельная микроспора.

Фиг. 6–8. *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik: 6 – экз. №II₂-9/46, слепок оси с крупными листовыми подушками; Бычки; 7 – экз. №II₂-1/39-1, опечаток молодой оси; тульский горизонт, возле железнодорожного вокзала г. Тула; 8 – экз. №II₂-10/46-1 II₂-10/46-2, слепки дисперсных филлоидов; Бычки.

Фиг. 9–11. *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik: 9 – экз. №4860/427, слепок оси с крупными листовыми подушками; Путлино-3; 10 – экз. №4860/412, отпечаток молодой облиственной оси; Путлино-3; 11 – преп. №4865/480-5А, фрагмент кутикулы оси; Малиновецкий карьер.

Таблица 4

Фиг. 1. *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik, голотип №II₂-14/46, облиственная ось с 5 последовательными дихотомиями; Бычки.

Фиг. 2. *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik: 2 – экз. №4865/500, фитолейма молодой дихотомизирующей оси; Малиновецкий карьер.

Фиг. 3–6. *Flemingites russiensis* Mosseichik: 3 – мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* из спорангиев экз. №4865/554-2 под СЭМ; Малиновецкий карьер; 4 – то же, отдельная мегаспора (300 мкм); 5 – гула мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* из спорангиев экз. №II₂-22/46-7 с прилипшими микроспорами типа *Lycospora* под СЭМ; Бычки; 6 – мегаспора типа *Lagenicula brevispinosa* из спорангиев экз. №II₂-22/46-2 под СЭМ; Бычки.

Strobili *Flemingites* (Carruthers) Brack-Hanes et Thomas in the Late Viséan of the Moscow Basin

Yu. V. Mosseichik

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

Based on a new material of perfect preservation, the diagnosis of *Flemingites russiensis* Mosseichik from the upper Viséan of the Moscow Coal Basin is emended. It is shown, that the species *Lepidostrobus putlinensis* Mosseichik is a younger synonym of *F. russiensis*. Strobili of *F. russiensis* type could belong to plants with morphologically different stems *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik and *Sublepidodendron shvetzovii* (Mosseichik) Mosseichik. Since *O. seleznevae* is found only on the northwestern margin of the Moscow Basin and *S. shvetzovii* only on its southern margin, the both species are supposed to have originated from a common ancestor. The morphological distinctions of their stems are evidently due to the long-term evolution under geographical isolation.

