Библиотека журнала «Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал»

Выпуск 4

## Ю.В. Мосейчик

# Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна

Том II

Членистостебельные, папоротники, голосеменные

Ответственный редактор И.А. Игнатьев

> Москва ГЕОС 2014

УДК 561:551.735.1(470.3) ББК 26.323 М 48

#### Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна. Т. II. Членистостебельные, папоротники, голосеменные. – М.: ГЕОС, 2014. – 72 с. + 23 фототаблицы. ISBN 978-5-89118-669-9

Настоящий том завершает предпринятое автором монографическое исследование раннекаменноугольной флоры Подмосковного угольного бассейна. В него вошли систематическое описание членистостебельных, папоротников, голосеменных и близких к ним растений, результаты изучения их стратиграфического и географического распространения, а также слагавшихся ими растительных сообществ.

Для палеоботаников, стратиграфов, геологов, ботаников и широкого круга лиц, интересующихся эволюцией растительного мира и геологической историей Подмосковного бассейна.

Ответственный редактор И.А. Игнатьев

## Mosseichik Yu.V. Early Carboniferous flora of Moscow Coal Basin. Volume II. Sphenopsids, ferns, gymnosperms. – Moscow: GEOS, 2014. – 72 pp. + 23 il.

This volume accomplished Author's monograph on the Early Carboniferous (Mississippian) flora of the Moscow Coal Basin. It contains the systematic descripton of sphenopsids, ferns, gymnosperms and allied plants, as well as the results of study of their stratigraphical and geographical distribution, and that of the plant communities they lived in.

For palaeobotanists, stratigraphers, geologists, botanists and other persons interested in the plant evolution and geological history of the Moscow Coal Basin.

Responsible editor I.A. Ignatiev

*На 1-й стр. обложки* – литография Э.Ивансона «Островной лес в каменноугольную эпоху, омываемый водою» (из: Щуровский Г.Е. О происхождении каменного угля // Изв. Импер. об-ва любит. естествозн. антроп. этногр. – 1878. – Т. 33. – Вып. 2. – С. 171–195).

ISBN 978-5-89118-669-9

© Ю.В. Мосейчик, 2014

### Предисловие

Настоящая работа представляет собой продолжение предпринятого мной монографического описания раннекаменноугольной флоры Подмосковного угольного бассейна, первый том которого вышел пять лет назад [Мосейчик, 2009] (далее – том I). Том II посвящен изучению членистостебельных, папоротников, голосеменных и сближаемых с ними растений.

Изученный материал, помимо специально отмеченного, хранится в Геологическом институте РАН (ГИН РАН).

Еще раз выражаю глубокую признательность всем лицам, способствовавшим выходу в свет настоящей монографии и перечисленным во Введении к тому І. Отдельно хочу поблагодарить Г.Н. Александрову (ГИН РАН) за техническую поддержку, Е.Р. Барбашова (г. Белёв) за помощь в проведении полевых изысканий, а также сотрудников шлифовальной мастерской ГИН РАН.

### Таксономическое разнообразие членистостебельных, папоротников и голосеменных раннего карбона Подмосковного бассейна

#### I. Общие замечания

В работе использована система надродовых таксонов высших растений, принятая в руководстве С.В. Мейена [1987; Меуеп, 1987]. Конспект системы ископаемых растений из раннего карбона Подмосковного бассейна приведен в Приложении 1.

Сателлитными называются роды, которые формально не включаются в какой-либо надродовой таксон, но условно сближаются с ним [Мейен, 1987]. Введение понятия о сателлитных родах преследует две цели: информационнопоисковую (фиксации положения в системе надродовых таксонов) и таксономическую. Последняя состоит в примерной качественной оценке относительной близости рода к существующим надродовым таксонам.

Если описываемые остатки принадлежат, скорее всего, к самостоятельному виду, но установление нового видового эпитета по какой-то причине пока нецелесообразно, для облегчения последующих ссылок используется обозначение «sp.» с добавлением инициалов автора и порядкового номера (в данном случае YVM-1). Последняя цифра будет меняться (2, 3 и т.д.), если автор установит в том же роде последующие группировки, описываемые в открытой номенклатуре [Гоманьков, Мейен, 1986].

Ансамбль-видами (родами; общее название – ансамбль-таксоны) предложено называть неформальные группировки морфотаксонов видового или родового ранга, для которых есть основания предполагать прижизненную связь [Мейен, 2009; Meyen, 1987]. Названия ансамбль-видов (родов) состоят из написанных через дефис названий указанных морфотаксонов. С.В. Мейен [1992; Меуеп, 1986] сформулировал основные критерии для установления подобных группировок морфотаксонов, к которым относятся: 1) Органическая связь (англ. organic connection; наблюдение дисперсных органов ископаемых растений в прижизненной связи).

2) Ассоциация (повторяющееся во многих захоронениях совместное нахождение определенных дисперсных органов; частным случаем является так называемая *mechaя ассоциация* (англ. *close asociation*) – захоронения, состав которых практически исключает принадлежность указанных органов разным растениям, в том числе ассоциация в монодоминантных автохтонных захоронениях. К анализу ассоциаций на предмет установления прижизненных связей дисперсных органов относится известное *правило Гарриса*: наличие в захоронении дисперсных фруктификаций указывает на то, что в нем, по всей вероятности, могут присутствовавть и вегетативные части тех же растений.

3) Экстраполяция (учет ранее установленных прижизненных связей однотипных дисперсных органов).

4) Маркеры (эпидермальные и другие морфологические особенности дисперсных органов одного растения, встречающихся в одних и тех же захоронениях, которые свойственны только им и не наблюдаются у остатков других растений из тех же или стратиграфически и географически сближенных захоронений).

Как правило, эти критерии используются в той или иной комбинации.

Предполагаемые прижизненные соотношения морфотаксонов растений раннего карбона Подмосковного бассейна суммированы в Приложении 2. В Приложении 3 показаны критерии, по которым установлены эти соотношения.

Для сокращения ссылок местонахождения растительных остатков обозначены принятыми для них в томе I (с. 38–63) условными названиями (см. также Приложение 4).

### II. Членистостебельные

При описании членистостебельных использована преимущественно традиционная морфологическая терминология, отраженная в руководствах [Радченко Г.П. и др., 19636; Boureau, 1964; Мейен, 1987].

При этом от термина *ребро*, часто используемого при описании сердцевинных отливов дисперсных осей, пришлось отказаться, поскольку им обозначается заполненное породой пространство между двумя соседними осевыми проводящими пучками, то есть признак не биологический, а связанный формой сохранности.

В случаях, когда невозможно отличить след листового проводящего пучка от следа веточного проводящего пучка, применяется термин след латерального проводящего пучка.

Различаются следующие элементарные формы сохранности дисперсных осей палеозойских членистостебельных:

1) их наружные покровы и фрагменты стеблевой кутикулы;

 отделившуюся от проводящей системы кору (с сохранившимися наружными покровами и кутикулой или без таковых);

3) недекортицированные оси;

4) оси в различной степени декортицированные;

5) лишенную коры («естественно отмацерированную») проводящую систему;

6) слепок сердцевинной полости;

7) дисперсные узловые диафрагмы осей.

Эти элементарные формы сохранности нередко встречаются в той или иной комбинации. Например, слепок серцевинной полости с остатками проводящей системы. Встречаются и фрагменты недекортицированных осей с заполненной породой сердцевинной полостью или без ее заполнения.

Современная формальная систематика осей палеозойских членистостебельных все еще сильно зависит от форм сохранности, для которых установлены отдельные роды. Фрагменты осей даже одного биологического вида палеозойских членистостебельных могут относиться к разным формальным родам. Например, комбинированные формы сохранности (слепок сердцевинной полости с остатками проводящей системы) относят к роду *Paracalamites* Zalessky, недекортицированные оси или дисперсные наружные покровы тех же растений – к роду *Paracalamitina* Zalessky, дисперсные диафрагмы – к роду *Sciadisca* Zalessky и т.д.

#### Отдел Pteridophyta. Птеридофиты

#### Класс Equisetopsida (Articulatae). Членистостебельные (хвощовые)

#### Род Sphenophyllum Ad.Brongniart, 1828

Sphenophyllites (nom. rej.): Brongniart, 1822, c. 209, 234.

Rotularia (nom. rej.): Sternberg, 1822, c. 30, 33. Bechera (nom. rej.): Sternberg, 1825, c. 30.

*Sphenophyllum* Koenig (nom. rej.): Koenig, 1825 (?); Boureau, 1964, c. 49–51; Kotasowa, 1968, c. 23, 24.

*Sphenophyllum* Ad.Brongniart (nom. conserv.): Brongniart, 1828b, c. 68; Lindley, Hutton, 1831–1833, c. 42, 44; Эйхвальд, 1854, c. 147, 148; Eichwald, 1855, c. 191, 192; 1860, c. 191, 192; Weiss, 1869–1872, c. 132, 133; Grand'Eury, 1877, c. 49–51; Stur, 1877, c. 107 (213); Seward, 1898, c. 389–397; Bureau, 1914, c. 13, 14; Hirmer, 1927, c. 348, 349; Новик, 1952, c. 106; Радченко Г.П. и др., 19636, c. 497, 499; Stewart, Rothwell, 1993, c. 190–193; Taylor et al., 2009, c. 334–338.

**Типовой вид** – Sphenophyllum emarginatum (Ad.Brongniart) Ad.Brongniart; средневерхнекаменноугольные отложения Европы и Северной Америки.

**Диагноз.** Тонкие оси с редкими ребрами на недекортицированной поверхности. Несут мутовки из 2–18 линейных, клиновидных или яйцевидных, простых или разделенных на лопасти листьев. Край листа цельный или зубчатый в терминальной части. В основание листа входят одна или две жилки, которые многократно дихотомируют и входят в каждую лопасть или зубчик. В редких случаях листья срастаются между собой у основания мутовки. Для многих видов характерна гетерофиллия.

Замечания. Для обсуждаемого рода предлагались по меньшей мере 4 названия (см. синонимику), однако широко вошло в палеоботаническую практику наименование Sphenophyllum. Первоначально его употребил К.Кёниг [Koenig, 1825 (?)], но в соответствии с требованиями «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (далее – МКБН) оно считается неэффективно обнародованным, поскольку точная дата его опубликования неизвестна (см. [Xiong, Wang, 2008]). Местом валидации Sphenophyllum Ад.Броньяра считается работа Brongniart, 1828b]. В 1969 году на XI Международном ботаническом конгрессе в Сиэтле принято решение о консервации названия Sphenophyllum Ad.Brongniart с типовым видом Sphenophyllum emarginatum (Ad.Brongniart) Ad.Brongniart [МКБН, 1974].

Часто в диагноз рода включают данные об анатомическом строении осей, эпидермисе листьев, корнях и фруктификациях, неизвестные у



**Рис. 1.** *Sphenophyllum* cf. *tenerrimum* Ettingshausen ex Helmhacker, отпечатки мутовок листьев; Путлино-3: *a* – экз. №4860/511-3; *б* – экз. №4865/724; *в* – экз. №4860/503-2

типового вида и у большинства других видов, относимых к *Sphenophyllum*. Поэтому в приведенный выше диагноз эти характеристики не вошли.

Род Sphenophyllum послужил для выделения особой группы позднепалеозойских членистостебельных – сфенофилловых, или клинолистниковых, обычно рассматриваемой в ранге порядка [Криштофович, 1957; Радченко Г.П. и др., 19636; Stewart, Rothwell, 1993; Taylor et al., 2009]. Для нее характерно протостелическое строение осей и стробилов типа Bowmanites Binney. Однако С.В. Мейен [1987; Meyen, 1987] предложил называть эту группу (которая им рассматривалась в ранге подкласса) по фруктификациями бовманитовыми, поскольку, вероятно, не все позднепалеозойские растения с вегетативной морфологией типа Sphenophyllum имели подобное строение. Некоторые виды Sphenophyllum находят в тесной ассоциации с остатками осей типа Archaeocalamites Stur (см. ниже), имеющих эвстелическую организацию. Другие сфенофиллы, возможно, имели фруктификации, отличные от Bowmanites [Мейен, 1987; Meyen, 1987]. В связи с этим в настоящей работе род Sphenophyllum рассматривается как формальный в составе класса членистостебельных.

#### Sphenophyllum cf. tenerrimum Ettingshausen ex Helmhacker, 1874 Табл. II, фиг. 9; рис. 1

**Описание.** Материал представлен несколькими отпечатками распростертых мутовок листьев с остатками фитолеймы (табл. II, фиг. 9; рис. 1). Вероятно, листья отходили от оси почти под прямым углом, поскольку на отпечатках листья одной мутовки расположены практически в одной плоскости.

В мутовках было не менее 6 листьев. Они срастались у основания на длину 1,5-2 мм, по всей видимости, не облекая несущую ось. В центре мутовки виден след, а в одном случае и фрагмент фитолеймы (рис.  $1, \delta$ ) оси, уходящей в породу. Судя по этому фрагменту, диаметр оси ~0,7 мм.

Листья лентовидные, с почти параллельными краями. Они дихотомически делились по меньшей мере 1 раз на расстоянии 2,5–3 мм от несущей оси. Поскольку ни у одной из мутовок листья не сохранились целиком, нельзя судить о том, делились ли они вторично. У некоторых листьев деление не обнаружено, что может быть связано с тем, что они не делились вовсе или деление происходило на удалении от несущей оси.

Ширина листьев у места срастания 1–2 мм, ширина лопастей листа у места деления ~1 мм. Длина листьев >7 мм.

Жилкование сохранилось плохо, но на одном из отпечатков (табл. II, фиг. 9; рис. 1, *в*) видно, что в основание листа входит единственная жилка, которая дихотомически делится, и в каждую лопасть листа входит по одной дочерней жилке.

Замечания. По размерам листьев, характеру их рассечения и жилкованию описанные мутовки очень близки к мутовкам Sphenophyllum tenerrimum, однако фрагментарная сохранность остатков не дает возможности с уверенностью отнести их к этому виду.

Остатки *S. tenerrimum* указывались из верхнедевонских и каменноугольных отложений Европы [Новик, 1952; Stockmans, Willière, 1953; Stur, 1877], Северной Америки и Малой Азии [Boureau, 1964], Казахстана [Радченко М.И., 1967] и Китая [Wu et al., 2008]. Это наводит на мысль о том, что обсуждаемый таксон является широко распространенным морфотипом вегетативных побегов членистостебельных тропического пояса карбона и может соответствовать нескольким естественным видам.

Местонахождение. Путлино-3.

#### Подкласс Equisetidae. Хвощовые

#### Род Archaeocalamites Stur, 1875

*Bornia* (pars): Sternberg, 1825, c. XXVIII; Schimper, 1869, c. 334, 335.

*Calamites* (pars): Brongniart, 1828a, c. 121, 122; 1828b, c. 37.

*Calamites (Asterocalamites)*: Koechlin-Schlumberger, Schimper, 1862, c. 321.

*Archaeocalamites*: Stur, 1875, с. 2; Seward, 1898, с. 383–387; Boureau, 1964, с. 208; Мейен, 1987, с. 97; Stewart, Rothwell, 1993, с. 198, 199; Taylor et al., 2009, с. 343–345.

*Asterocalamites*: Zeiller, 1879, с. 17; Jongmans, 1911, с. 32–34; Hirmer, 1927, с. 377; White, 1937, с. 34, 35; Новик, 1952, с. 119, 120; Stockmans, Willière, 1953, с. 167; Радченко Г.П. и др., 19636, с. 505, 507.

Bornia: Bureau, 1914, c. 17.

Calamites: Remy W., Remy R., 1977, c. 353.

**Типовой вид** – Archaeocalamites radiatus (Ad.Brongniart) Stur; верхний девон – нижний карбон повсеместно.

*Диагноз.* Слепки сердцевинных полостей осей членистостебельных с остатками первичных осевых проводящих пучков, которые не чередуются в смежных междоузлиях. В узлах могут наблюдаться следы листовых и веточных проводящих пучков.

Замечания. В настоящей работе Archaeocalamites рассматривается как форм-род для остатков с вышеописанным строением. Анатомия осей и характер их облиствления известны лишь у некоторых представителей Archaeocalamites, поэтому эти данные не включены в характеристику рода. Эвстелическое, по всей видимости, строение позволяет относить Archaeocalamites к подклассу Equisetidae. Часто этот род относят к особому семейству Archaeocalamitaceae (Asterocalamitaceae) [Hirmer, 1927; Stewart, Rothwell, 1993; Taylor et al., 2009].

#### \* \* \*

Следует отметить, что типификация Archaeocalamites требует уточнения и принятия необходимых номенклатурных решений. Здесь можно выделить 3 до сих пор не решенные проблемы.

Во-первых, на роль номенклатурного типа могут претендовать по меньшей мере два вида: *A. radiatus* и *A. scrobiculatus* (Schlotheim ex Sternberg) Seward.

Первый из них установлен Ад.Броньяром [Brongniart, 1828a] в составе рода *Calamites* Ad.Brongniart.

Позднее, заметив, что, в отличие от других *Calamites*, ребра смежных междоузлий у *C. radiatus* не чередуются, В.Ф. Шимпер [Koechlin-Schlumberger, Schimper, 1862] выделил его в особый подрод *Calamites – Asterocalamites*.

13 лет спустя Д.Штур [Stur, 1875], повидимому, не знакомый с работой В.Ф. Шимпера (во всяком случае, он ее не цитирует), на основе того же *C. radiatus* выделил новый монотипный род *Archaeocalamites*. Почти одновременно Ш.-Р. Зейлер [Zeiller, 1879] предложил относить такие остатки к роду *Asterocalamites*, подняв ранг таксона, ранее предложенного В.Ф. Шимпером. В качестве типового вида *Asterocalamites* Ш.-Р. Зейлер указал *A. scrobiculatus* (Schlotheim ex Sternberg) Zeiller, считая его старшим таксономическим синонимом *A. radiatus*.

В результате род *Asterocalamites* оказался младшим синонимом *Archaeocalamites*.

Вид *А. scrobiculatus* был установлен Э.Ф. Шлотгеймом [Schlotheim, 1820] также в составе *Calamites*. Однако работа Шлотгейма вышла раньше исходной даты действительного обнародования таксонов ископаемых растений, принятой в МКБН [2009]. В связи с этим таковой датой для *А. scrobiculatus* должно считаться время выхода работы К.М. Штернберга [Sternberg, 1825], в которой этот вид описан в составе рода *Bornia* Sternberg. В то же время во многих палеоботанических работах местом его действительного обнародования ошибочно указана монография Ш.-Р. Зейлера [Zeiller, 1879].

Таким образом, если вслед за Зейлером рассматривать *A. scrobiculatus* и *A. radiatus* как таксономические синонимы, то первый обладает приоритетом. В то же время высказывались сомнения относительно идентичности этих видов [White, 1937]. Поэтому в настоящей работе в качестве типового вида *Archaeocalamites* условно рассматривается *A. radiatus* как указанный автором рода [Stur, 1875].

Вторая проблема связана с тем, что *A. radiatus* считается также типовым видом рода *Calamites*. В 1959 году на IX Международном ботаническом конгрессе в Монреале было принято решение о консервации родового названия *Calamites* Ad.Brongniart [МКБН, 1974]. При этом типовым

видом *Calamites* был указан *C. radiatus* Ad.Brongniart, поскольку он первым описан в протологе [Brongniart, 1828а]. Авторы этого решения не знали или игнорировали тот факт, что указанный вид уже послужил типом для рода *Archaeocalamites* и давно не включался в состав *Calamites*. Очевидно, что в данном случае выбор типового вида был основан на механическом методе (т.н. раде priority, «правиле первого вида»), и МКБН [2009, ст. 10.5(b)] такой подход не приветствует.

Тем не менее это решение конгресса попытались воплотить в жизнь В.Реми и Р.Реми [Remy W., Remy R., 1977]. Виды, ранее отнесенные к Archaeocalamites (или Asterocalamites), они обозначили родовым названием Calamites, они обозначили родовым названием Calamites, а большинство видов, ранее включенных в Calamites, – названием Mesocalamites. Последний был установлен М.Гирмером [Hirmer, 1927] для растений, демонстрирующих строение проводящей системы, промежуточное между Archaeocalamites и Calamites.

Такой подход поддержали лишь отдельные исследователи (см., например [Havlena, 1979]), и понятно почему. Прежде всего, он требует пересмотра номенклатуры всех верхнепалеозойских каламитов. Кроме того, представление об *Ar-chaeocalamites* как о более древней группе, предшествовавшей появлению настоящих *Cala-mites*, вошло даже в учебную палеоботаническую литературу.

В свете сказанного представляется целесообразным заменить типовой вид *Calamites* видом, более соответствующим распространенным представлениям об этом роде, что влечет за собой минимум номенклатурных изменений. Среди форм, описанных Ад.Броньяром [Brongniart, 1828а] в протологе *Calamites*, на роль типового вида более всего подходит, на мой взгляд, *Calamites suckowii* Ad.Brongniart.

Третья проблема касается таксономического единства и объема вида *A. radiatus*.

Голотип этого вида, изображенный в работах Ад.Броньяра [Brongniart, 1828а, табл. 26, фиг. 1, 2] и В.Ф. Шимпера [Koechlin-Schlumberger, Schimper, 1862, табл. 1, фиг. с, d], представлен слепком сердцевинной полости небольшой оси, длина междоузлий которой в ~1,5 раза больше ее диаметра. В породе, окружавшей слепок, сохранились отпечатки листьев одной мутовки, сросшиеся основаниями на значительную длину наподобие влагалища. На сохранившихся фрагментах листьев не видно следов их ветвления.

Слепки сердцевинных полостей с похожими мутовками изображены у Д.Штура [Stur, 1875, табл. I, фиг. 6, табл. II, фиг. 1–7] при описании *A*.

*radiatus*. При этом, однако, Д.Штур включил в описание этого вида отпечатки тонких облиственных осей с длинными междоузлиями и многочисленными многократно дихотомирующими тонкими листьями с несросшимися основаниями [Ibid., табл. III, фиг. 1–5, табл. IV, фиг. 1–9, табл. 5, фиг. 1, 2]. Позднее он отнес к тому же виду остатки крупных осей, диаметр которых значительно превышал длину междоузлий и которые несли хорошо выраженные нерегулярно расположенные веточные рубцы [Stur, 1877, табл. II, фиг. 1–5, табл. II, фиг. 1–2, табл. 5, фиг. 1]. Подобные рубцы не описаны у типового материала *А. radiatus*.

Описанные Д.Штуром 3 типа осей не обнаружены в органической связи, поэтому их принадлежность к одному биологическому виду, строго говоря, не доказана.

Позднее остатки, определяемые как *A. radiatus* (или *A. scrobiculatus*), были найдены в раннекаменноугольных отложениях по всему миру. Причем основанием для таких определений, как правило, служил единственный признак – отсутствие чередования проводящих пучков в смежных междоузлиях. В связи с этим весьма вероятно, что к *A. radiatus* относят остатки различных видов. Это подтверждается и тем, что с осями, включаемыми в этот вид, ассоциируют различные виды фруктификаций типа *Pothocites* Paterson и листьев типа *Sphenophyllum* и *Asterophyllites* Ad.Brongniart (см., например [Jongmans, 1911; Lutz, 1933; Daber, 1959]).

#### *Archaeocalamites* ex gr. *radiatus* (Ad.Brongniart, 1828) Stur, 1875 Табл. I, фиг. 1–3; рис. 2

*Asterocalamites scrobiculatus*: Залесский, 1905, с. 317–319, фиг. 1; Jongmans, 1911, с. 34–38, фиг. 40 (pars).

Описание. Материал представлен 5 фрагментами осей, сохранившихся в форме слепков сердцевинных полостей. Четыре из них собраны в местонахождении Порог Витца в 1904 году Ф.А. Витбергом и первоначально описаны М.Д. Залесским [1905] как Asterocalamites scrobiculatus. Позднее изображение одного из этих экземпляров было воспроизведено в работе В.Й. Йонгманса [Jongmans, 1911] под тем же названием. Пятый экземпляр обнаружен мной недавно в местонахождении Путлино-3.

Фрагменты, собранные Ф.А. Витбергом, достигают длины 6–10,5 см и имеют диаметр 1,5–2,5 см (табл. І, фиг. 1, 2). Длина междоузлий 1,5–3 см. При этом соотношение их длины и диаметра слепка составляет 1–1,2.

Поверхность слепков несет отпечатки первичных осевых проводящих пучков шириной 0,5–1 мм, которые прямо проходят узловую линию. При этом в узлах пучки четковидно расширяются (рис. 2). Вероятно, эти расширения соответствуют месту выхода латеральных проводящих пучков.

Расстояния между первичными проводящими пучками 2–3 мм. Ширина проводящих пучков и расстояний между ними увеличивается с диаметром оси.

Узловые линии выражены слабыми пережимами на поверхности слепков (рис. 2). Вероятно, эти пережимы отмечают места расположения диафрагм. Каких-либо признаков соединения соседних проводящих пучков не обнаружено.

Фрагмент слепка из местонахождения Путлино-3 достигает длины 7 см и имеет диаметр 2 см (табл. I, фиг. 3). Отпечатки первичных осевых проводящих пучков на его поверхности шириной ~1 мм и отстоят друг от друга на ~2 мм. В бороздах, соответствующих отпечаткам осевых пучков, сохранились фрагменты углефицированной фитолеймы. В узлах она имеет бляшковидные утолщения, которые, по всей видимости, соответствуют месту выхода латеральных проводящих пучков. Длина междоузлий ~2 см.

Каких-либо пережимов оси или соединений осевых первичных проводящих пучков в узлах не наблюдается.

*Местонахождения.* Порог Витца (сл. 5) и Путлино-3.

## *Archaeocalamites* (?) sp. Табл. I, фиг. 4–6

**Описание.** Материал представлен двумя экземплярами. Первый происходит из местонахождения Путлино-3 и представляет собой фрагмент слепка сердцевинной полости (табл. І, фиг. 4). Ширина фрагмента ~1,5 см, длина ~5 см. Видны 2 узла, расстояние между которыми ~3,5 см.

Отпечатки первичных проводящих пучков достигают в ширину ~0,5 мм. В узле они резко расширяются в виде ромба и соединяются между собой (табл. І, фиг. 5). В центральной части расширения виден сосочковидный слепок следа латерального проводящего пучка диаметром ~0,15 мм. Первичные проводящие пучки отстоят друг от друга на ~0,8 мм.

Второй экземпляр обнаружен в местонахождении Рябиновка и представлен фрагментом естественно отмацерированной первичной проводящей системы (табл. І, фиг. 6), захороненной в грубом песчанике. Его длина ~7,5 см, диаметр ~1,3 см. Наблюдаются 4 узла, расстояние между которыми 2–2,5 см.



Рис. 2. Archaeocalamites ex gr. radiatus (Ad.Brongniart) Stur, экз. №343/155; фрагмент слепка сердцевинной полости, видна узловая линия; Порог Витца

Остатки первичных проводящих пучков имеют ширину 0,3–0,5 мм. В узле они резко расширяются в виде ромба и соединяются между собой. В центре расширения слабо различим точечный след латерального проводящего пучка. Расстояние между первичными пучками в междоузлии 0,7–1 мм.

Сравнение. Поскольку первичные проводящие пучки у описанных остатков не чередуются в смежных междоузлиях, я отношу их к Archaeocalamites в указанном выше понимании. Однако по ромбовидному расширению проводящих пучков в узлах они напоминают Mesocalamites rhombicus Mosseichik, sp. nov. из местонахождения Путлино-3 (ср. табл. I, фиг. 5 и 7). Нельзя исключить, что описываемые остатки могут принадлежать к этому виду, у которого преобладает прямое (без чередования) прохождение первичных проводящих пучков через узел. Тот факт, что у Archaeocalamites (?) sp. не наблюдаются признаки чередования первичных проводящих пучков в сохранившихся соседних междоузлиях, может быть связан с несовершенством сохранности материала. Поэтому я отношу эти остатки к Archaeocalamites с определенной долей условности.

*Местонахождение.* Путлино-3; Рябиновка (сл. 2).

#### Род Mesocalamites Hirmer, 1927

Calamites (Section II): Kidston, Jongmans, 1917, c. 195–197, 200–202.

Рис. 3. Mesocalamites rhombicus Mosseichik, sp. nov., голотип №4860/461-1; фрагмент слепка сердцевинной полости, видна узловая линия со следами латеральных проводящих пучков; Путлино-3



*Mesocalamites*: Hirmer, 1927, с. 382; Новик, 1952, с. 121, 122; 1968, с. 117, 118; Радченко Г.П. и др., 19636, с. 513, 514; Purkyňová, 1970, с. 159.

Calamites (Mesocalamites): Boureau, 1964, c. 243, 244.

*Mesocalamites* (pars): Remy W., Remy R., 1977, c. 353, 355.

*Типовой вид – Mesocalamites roemeri* (Göppert ex Roemer) Нігтег (выбран Г.Н. Эндрюсом [Andrews, 1955]); верхний визе – намюр Европы и Малой Азии.

*Диагноз.* Дисперсные членистые оси с развитой сердцевинной полостью. Первичные осевые проводящие пучки в большинстве случаев проходят междоузлия без чередования, изредка чередуются. В узлах могут наблюдаться следы листовых и веточных проводящих пучков.

Замечания. Mesocalamites часто объединяют с Calamites в одно семейство Calamitaceae [Hirmer, 1927; Радченко Г.П. и др., 19636], а иногда даже рассматривают как подрод рода Calamites [Boureau, 1964]. В то же время анатомическое строение ни одного из видов, включаемых в Mesocalamites, неизвестно, как неизвестны и их фруктификации. Поэтому уверенно помещать их в одно семейство с более полно изученными Calamites достаточных оснований нет.

С другой стороны, у *Mesocalamites* много общих черт с *Archaeocalamites*. В связи с этим я отношу *Mesocalamites*, как и *Archaeocalamites*, к подклассу Equisetidae, не уточняя, к какому семейству или порядку этого подкласса он может принадлежать.

О понимании рода *Mesocalamites* немецкими палеоботаниками В.Реми и Р.Реми [Remy W., Remy R., 1977] см. выше рубрику «Замечания» к описанию *Archaeocalamites*.

*Mesocalamites rhombicus* Mosseichik, sp. nov. Табл. I, фиг. 7, 8; табл. II, фиг. 1; рис. 3

*Название вида* от *лат.* rhombicus – ромбический.

Голотип – ГИН РАН, экз. №4860/461-1 (табл. II, фиг. 1; рис. 3); Путлино-3; верхний визе, верхняя часть мстинской – путлинская свита.

*Holotype* – Geological Institute of RAS, specimen №4860/461-1 (pl. II, fig. 1; text-fig. 3); Novgorod region, right bank of Msta River near the town Borovichi, locality Putlino-3; Lower Carboniferous, late Viséan, Mikhailovian Horizon, the upper part of Mstinskaya suite – Putlinskaya suite.

**Диагноз.** Сердцевинная полость диаметром до 2 см. Длина междоузлий 5,5–8 см. Осевые первичные проводящие пучки шириной 0,4–1 мм, отстоят друг от друга на 0,4–1,2 мм. В узлах первичные проводящие пучки ромбовидно расширены и соединены между собой. В большинстве случаев первичные пучки прямо проходят через узел, реже чередуются с пучками смежного междоузлия. На линии узла располагаются многочисленные сосочковидные слепки следов латеральных проводящих пучков.

**Diagnosis.** Pith cavity up to 2 cm wide. Internodes 5.5–8 cm long. Primary vascular strands 0.4–1 mm wide, apart 0.4–1.2 mm. At the nodes primary strands rhombically broadened and join each other. Mostly primary strands do not alternate at the nodes, rarely alternate. Nipple-like moulds of the lateral vascular traces disposed at the nodal line.

**Описание.** Материал представлен фрагментами слепков сердцевинных полостей с частично сохранившейся углефицированной фитолеймой (табл. І, фиг. 7; табл. ІІ, фиг. 1). Ширина самых крупных остатков ~2 см, длина до 12 см. Длина междоузлий 5,5–8 см. Осевые первичные проводящие пучки шириной 0,4–1 мм. Расстояния между ними 0,4–1,2 мм (табл. I, фиг. 7; рис. 3).

В узлах первичные проводящие пучки ромбовидно расширены и соединяются между собой (табл. I, фиг. 7; рис. 3). Большинство первичных пучков проходят через узел. В редких случаях, в узле вместо одного пучка возникают два, или, наоборот, вместо двух пучков образуется один.

В пучках, проходящих через узел, в центральной части ромбовидного расширения располагается сосочковидный след латерального проводящего пучка диаметром ~0,4 мм (табл. I, фиг. 7; рис. 3). В местах чередования пучков, след латерального пучка может быть смещен по отношению к оси пучка предшествующего междоузлия.

Вероятно, к этому же виду следует отнести слепок сердцевинной полости более тонкой оси (табл. I, фиг. 8). Его диаметр ~6 мм, длина 5,7 см. На нем виден единственный хорошо выраженный узел, судя по расположению которого длина междоузлий была >3 см. Ширина отпечатков первичных проводящих пучков ~0,3 мм, расстояния между ними 0,8–1 мм. Строение узла плохо различимо, но видно, что часть проводящих пучков проходят через узел, а другие сменяются парой или, напротив, два соседних пучка сменяются одним.

Сравнение. Описываемый вид заметно отличается от других раннекаменноугольных видов *Mesocalamites* Европейской палеофлористической области. В частности, от *M. roemeri*, *M. approximatiformis* (Stur) Hirmer, *M. cistiformis* (Stur) Hirmer, *M. haueri* (Stur) Hirmer [Stur, 1877; Boureau, 1964] он отличается отсутствием инфранодальных каналов, которые на сердцевинных отливах обычно выражены вздутиями или округлыми рубцами, расположенными между проводящими пучками с нижней стороны узла.

Для сердцевинных отливов *M. ramifer* (Stur) Hirmer [Stur, 1877; Boureau, 1964] описано неизвестное у *M. rhombicus* строение проводящей системы, при котором многие проводящие пучки сходятся в одной точке на линии узла, что интерпретируется как место отхождения веточного следа.

*M. taitianus* (Kidston et Jongmans) Hirmer [Kidston, Jongmans, 1917; Boureau, 1964] значительно крупнее описываемого вида, и его первичные осевые проводящие пучки широко расставлены.

Наконец, изученные остатки очень похожи на сердцевинные отливы, описанные Э.Пуркиновой [Purkyňová, 1970] как Archaeocalamites scrobiculatus из нижней части намюра А Верхнесилезского бассейна. На табл. 7, фиг. 2а [там же] хорошо видно, как один из проводящих пучков после вхождения в узел сменяется двумя, как у описываемого вида.

*Местонахождения.* Путлино-1 (сл. 4), Путлино-3.

#### Род Archaeocalamitina Mosseichik, gen. nov.

*Название рода* – от *лат.* archaicus – архаический и *Calamitina*.

**Типовой вид** – Archaeocalamitina weissii Mosseichik, sp. nov.; верхний визе северозападного крыла Подмосковного бассейна.

*Type species* – *Archaeocalamitina weissii* Mosseichik, sp. nov.; late Viséan of the northwesttern flank of the Moscow Coal Basin.

**Диагноз.** Недекортицированные оси членистостебельных. В узлах несли мутовки многочисленных листьев и тонких боковых веток, при отделении которых на поверхности оси оставались рубцы. Между каждыми двумя рубцами листьев располагается по одному веточному рубцу, то есть число листьев и веток в узле совпадает.

**Diagnosis.** Arthropsid axes bearing at the node verticels of numerous leaves and thin lateral branches, which leave scars on the axis surface after their abscission. Every branch scar is situated between two leaf scars, i.e. the numbers of leaves and branches are equal at the node.

Замечания и сравнение. Оси позднепалеозойских членистостебельных сравнительно редко сохраняются в недекортицированном состоянии. Строение наружной поверхности осей известно у Calamitina Weiss рода подрода Calamites [Seward, 1898; Boureau, 1964], который иногда выделяют в одноименный самостоятельный род [Bureau, 1914; Remy W., Remy R., 1977]. У этой группы каламитов, характерной для карбона Европы и Северной Америки, наружная поверхность стебля в узлах несет многочисленные рубцы от опавших листьев, в некоторых узлах ряд листовых рубцов сопровождается рядом крупных веточных рубцов. Узлы с веточными рубцами с более или менее правильной периодичностью чередуются с узлами, несущими только листовые рубцы. При этом, в отличие от Archaeocalamitina, число веточных рубцов в узле значительно меньше, чем число листьев.

Для остатков осей членистостебельных неанатомической сохранности с сохранившейся корой из пермских отложений Ангариды М.Д. Залесский [Zalessky, 1934] установил род *Paracalamitina*. По данным этого исследователя, строение сердцевинной полости и проводящей системы таких осей соответствует диагнозу рода *Paracalamites*. Как отмечала еще М.Ф. Нейбург [1964], М.Д. Залесский не дал четкой диагности-



Рис. 4. Archaeocalamitina weissi Mosseichik, sp. nov., голотип №4860/438; фрагмент отпечатка наружной поверхности, виден узел с веточными рубцами и основаниями листьев; Путлино-3

ки рода *Paracalamitina*, однако, судя по описанию и изображениям в протологе [Zalessky, 1934, с. 242–244, фиг. 1, 2], у описанных им форм в узлах находятся ряды листовых рубцов, непосредственно над которыми редко и незакономерно расположены поперечноудлиненные овальные рубцы веток. Таким образом, *Paracalamitina* отличается от *Archaeocalamitina* более редким и менее правильным расположением веточных рубцов.

Возможно, растениям с осями Archaeocalamitina weissii принадлежат сердцевинные отливы, описанные выше как Mesocalamites rhombicus, на что указывает обнаружение многочисленных остатков обоих видов в одном местонахождении (Путлино-3). Однако с полной достоверностью установить эту связь пока невозможно.

Вместе с *Mesocalamites* я провизорно отношу *Archaeocalamitina* к подклассу Equisetidae.

#### *Archaeocalamitina weissii* Mosseichik, sp. nov. Табл. II, фиг. 2–8; рис. 4

*Название вида* в честь немецкого палеоботаника К.Э. Вайса.

Голотип – ГИН РАН, экз. №4860/438 (табл. II, фиг. 5–8; рис. 4); Путлино-3; верхний визе, верхняя часть мстинской – путлинская свита.

**Holotype** – Geological Institute of RAS, specimen  $N_{2}4860/438$  (pl. II, figs 5–8; text-fig. 4); Novgorod region, right bank of Msta River near the town Borovichi, locality Putlino-3; Lower Carboniferous, late Viséan, Mikhailovian Horizon, the upper part of Mstinskaya suite – Putlinskaya suite. Диагноз. Оси шириной 1–3 см. Длина междоузлий 2,2–4,5 см. Поверхность осей несет слабую продольную ребристость. В узле наблюдаются ряд листовых рубцов и расположенный непосредственно над ним ряд веточных рубцов. Листовые рубцы слаборазличимые, поперечно вытянутые, неправильной формы, достигают в ширину 2 мм. Веточные рубцы овальные, вытянутые поперечно, шириной 1,5–2 мм, высотой 0,7–1 мм, слегка приподняты над поверхностью оси.

**Diagnosis.** Axes 1–3 cm wide. Internodes 2.2– 4.5 mm long. Axis surface with weak longitudinal ribbing. At the node a row of branch scars are situated just above a row of leaf scars. Leaf scars weakly marked, transversally elongated, of awkward shape, up to 2 mm wide. Branch scars oval, transversally elongated, 1.5–2 mm wide, 0.7–1 mm high, disposed slightly higher than the axis surface.

Описание. Остатки представлены многочисленными отпечатками наружной поверхности небольших фрагментов осей с остатками фитолеймы (табл. II, фиг. 2, 3, 5). Почти на всех экземплярах видны раковины червей рода *Spirorbis* Daudin (табл. II, фиг. 2a, 4), которые, вероятно, поселялись на остатках растений, выносимых в речную дельту. Их присутствие иногда рассматривается как указание на то, что остатки осей палеозойских членистостебельных сохранили кору [DiMichele, Falcon-Lang, 2012].

Ширина отпечатков 1–3 см, их длина до 8,5 см. Длина междоузлий 2,2–4,5 см. Поверхность осей на отпечатках слаборебристая. Ширина ребер 0,5–1 мм, ширина разделяющих их борозд ~0,5 мм. Как правило, ребра, по всей видимости, соответствующие проступающим первичным проводящим пучкам, не чередуются в смежных междоузлиях. В отдельных случаях наблюдается их чередование (табл. II, фиг. 3). Помимо ребер, на поверхности отпечатков наблюдаются узкие продольные бороздки, морфологическая природа которых остается неясной.

Наиболее хорошо сохранившийся экземпляр, выбранный голотипом (табл. II, фиг. 5, 6; рис. 4), демонстрирует отпечаток клеток эпидермиса. Вблизи узла клетки крупные, изометричные, диаметром ~120 мкм (табл. II, фиг. 7).

В узле наблюдаются два ряда очередно расположенных рубцов (табл. II, фиг. 6; рис. 4). Нижние, более мелкие рубцы неправильной формы, выраженные на отпечатке углублениями, вероятно, соответствуют местам отхождения листьев. Их ширина до 2 мм. Часто рубцы листьев слабо и даже вовсе не различимы (табл. II, фиг. 4). Над ними располагаются рубцы ветвей. Между каждыми двумя рубцами листьев, расположен один веточный рубец (табл. II, фиг. 6; рис. 4). Такое расположение боковых ветвей (т.н. «внепазушное» ветвление) характерно для современного *Equisetum* L. [Филин, 1978].

Хотя длинных фрагментов осей, на которых можно было бы наблюдать несколько узлов, в распоряжении автора не было, все изученные остатки, демонстрирующие 1–2 узла, несут рубцы от веток.

Веточные рубцы овальные, вытянутые поперечно, шириной 1,5–2 мм, высотой 0,7–1 мм. Поверхность рубца на отпечатке углублена в породу, что, очевидно, связано с тем, что ветви отделялись от главной оси выше ее поверхности. Эпидермис оснований веток сложен изометричными клетками диаметром ~120 мкм (табл. II, фиг. 8). В центральной части рубца видно небольшое углубление, вероятно, соответствующее положению сердцевины, диаметром ~0,5 мм (табл. II, фиг. 6; рис. 4). Вокруг этого углубления поверхность рубца бугристая; возможно, эти бугорки соответствуют пучкам первичной ксилемы.

Боковые ветви и листья не сохранились. *Местонахождение*. Путлино-3.

#### **Ш. Папоротники**

Ниже для описания строения проводящих пучков на листовых рубцах папоротников вслед за Г.У. Пфефферкорном [Pfefferkorn, 1976] использовались термины: след стюартиоптероидного типа и след стипитоптероидного типа; а также предлагаются два новых термина: основной след и дополнительный след (рубчик) (рис. 5).

Основной след проводящего пучка обычно повторяет контуры листового рубца; при этом он может быть закрытым, то есть контур следа замкнутый, или открытым (с-образным), когда контур следа незамкнут и имеет подковообразную форму, часто с крючковидно загнутыми концами.

Дополнительный след не всегда присутствует на рубце и может иметь разнообразное очертание. Если он сопровождает закрытый основной след, то располагается внутри контура последнего и его очертания варьируют от подковообразного до w-образного.

При открытом основном следе дополнительный след располагается между концами основного следа, и его очертания изменяются от точечного до двух небольших подковообразных следов.

В первом случае (при замкнутом основном следе) весь след проводящего пучка называется *следом стипитоптероидного типа*, во втором (при открытом основном следе) – *следом стюар*-



Рис. 5. Форма следа проводящего пучка на листовых рубцах родов *Caulopteris* Lindley et Hutton и *Megaphyton* Artis и предполагаемые стадии их развития в основании рахиса (по [Pfefferkorn, 1976]): a – стадия, ближайшая к точке отхождения рахиса, присутствует только открытый подковообразный основной след;  $\delta$ , e, d – открытый подковообразный основной след с крючковидными концами; z – открытый подковообразный основной след с крючковидными концами; z – открытый основной след с крючковидными концами; e – закрытый основной след ной след с с чобразным дополнительным следом; a–z – стадии развития следа стюартиптероидного типа; a,  $\delta$ , d, e – стадии развития следа стипитоптероидного типа; пунктирная линия – очертание листового рубца

*тиоптероидного типа*. Оба типа следов могут наблюдаться у одного растения.

### Отдел Pteridophyta. Птеридофиты Класс Polypodiopsida (Pteropsida, Filicopsida). Папоротники

#### Род *Caulopteris* Lindley et Hutton, 1832

*Caulopteris*: Lindley, Hutton, 1831–1833, с. 121, 122; Эйхвальд, 1854, с. 101, 102; Eichwald, 1855, с. 104; 1860, с. 104; Grand'Eury, 1877, с. 83–85; Hirmer, 1927, с. 569; Crookall, 1955, с. 54, 55; Jongmans, Dijkstra, 1959, с. 601, 602; Вахрамеев и др., 1963a, с. 568, 569; Andrews, Doubinger, 1970, с. 192; Pfefferkorn, 1976, с. 9; Мейен, 1987, с. 127.

*Типовой вид* – *Caulopteris primaeva* Lindley et Hutton; верхний карбон (вестфал D) Великобритании.

**Диагноз.** Оси древовидных папоротников с рубцами от опавших ваий. Рубцы от овальной до шестиугольной формы, располагаются по спирали с более или менее отчетливыми ортостихами числом более двух. Рубец несет след проводящего пучка овальной, подковообразной формы или имеет сложное строение стюартиоптероидного или стипитоптероидного типа. Поверхность оси между рубцами может нести продольную ребристость, а также округлые рубчики в местах отхождения воздушных корней. Анатомическое строение неизвестно.

Замечания. Род Caulopteris часто сближают с порядком Marattiales или прямо помещают в него (см., например [Hirmer, 1927; Вахрамеев и др., 1963а; Andrews, Doubinger, 1970; Pfefferkorn, 1976]), поскольку мараттиевые папоротники с анатомическим строением типа Psaronius Cotta имели внешнюю морфологию типа Caulopteris.

Однако не только мараттиевые, но также зигоптериевые и другие близкие к ним папоротники имели овальное или подковообразное в поперечном сечении очертание листового следа. Основным отличием листового следа мараттиевых является то, что при С-образном сечении он разомкнутой частью обращен в сторону оси растения (на листовых рубцах – вверх) [Galtier, Scott A.C., 1985; Scott A.C., Galtier, 1985]. В то же время на фрагментарных остатках осей далеко не всегда можно определить их прижизненную ориентацию, а следовательно, судить об их принадлежности мараттиевым или иным папоротникам.

Таким образом, внешнюю морфологию типа *Caulopteris* могли иметь стволы папоротников разных порядков, поэтому в настоящей работе этот род относится к классу Polypodiopsida без уточнения его принадлежности к тому или иному его порядку.

#### Caulopteris yasnopolyanensis Mosseichik, sp. nov. Табл. II, фиг. 10; рис. 6

*Название вида* по типовому местонахождению Ясная Поляна.

Голотип – палеонтологическая коллекция музея-усадьбы Л.Н. Толстого «Ясная Поляна» (табл. II, фиг. 10; рис. 6); Ясная Поляна; визейский ярус, тульская свита.

*Holotype* – palaeontological collection of the Yasnaya Polyana Museum (pl. II, fig. 10; text-fig. 6); Tula Region, Yasnaya Polyana; Lower Carboniferous, Viséan, Tulian Horizon, Tulian suite.

*Диагноз.* Рубцы овальные, 9–10 мм в длину и 4–6 мм в ширину, расположенные по спирали без явных ортостих. Основной след проводящего пучка овального очертания.

*Diagnosis.* Scars oval, 9–10 mm long and 4–6 mm wide, spirally disposed without distinct ortostichies. Main vascular trace oval.

**Описание.** Единственный экземпляр (голотип) представлен слепком фрагмента поверхности оси (ствола) шириной ~4 см и длиной ~8 см (табл. II, фиг. 10; рис. 6). На нем по спирали, без ясно выраженных ортостих располагаются рубцы от опавших ваий. Рубцы овальные, вытяну-



**Рис. 6.** *Caulopteris yasnopolyanensis* Mosseichik, sp. nov., голотип; слепок поверхности ствола; Ясная Поляна

тые вдоль длинной оси растения, длиной 9–10 мм и шириной 4–6 мм. Расстояние между соседними рубцами 3–9 мм.

След проводящего пучка имеет овальное очертание. Несовершенная сохранность не позволяет точно установить его строение, в частности выяснить, был ли основной след замкнут или открыт, а также имелись ли дополнительные следы. Невозможно определить и правильную ориентировку описываемого остатка, поэтому на изображениях он ориентирован условно.

Пространство между рубцами несет продольные морщины. Каких-либо следов присутствия воздушных корней не наблюдается.

Сравнение. По характеру филлотаксиса (отсутствию явных ортостих) и овальной форме листовых рубцов Caulopteris yasnopolyanensis наиболее близок к видам C. protopteroides Grand'Eury из стефанских отложений Франции [Grand'Eury, 1877; Andrews, Doubinger, 1970] и типовому Caulopteris primaeva из вестфала Великобритании [Lindley, Hutton, 1831–1833; Crookall, 1955]. У С. protopteroides основные следы проводящих пучков слегка разомкнуты и между концами несут дополнительный точечный след (стюартиптероидный тип). Строение следа проводящей ткани у С. primaeva неизвестно. Основным отличием C. protopteroides и C. primaeva от нового вида является значительно более крупный размер листовых рубцов, ширина которых превышает 2 см, тогда как у *C. vasnopolyanensis* она не более 6 мм.

Замечания. Вероятно, описываемый остаток, является наиболее древним из известных в настоящее время представителей рода *Caulopteris*. Все достоверные находки папоротников этого рода происходят из отложений не моложе намюра A (серпуховского века).

Местонахождение. Типовое.

#### **IV.** Голосеменные

В настоящем разделе при описании маноксилических осей лагеностомовых использованы следующие термины.

Спаргановая кора – кора, в наружной части которой расположены радиально ориентированные, неанастомозирующие между собой вертикальные пластины склеренхимы, часто образующие на поверхности слабо- или недекортицированных осей неанатомической сохранности тонкую продольную ребристость или исчерченность [Мейен, 1987; Meyen, 1987].

Диктиоксилоновая кора аналогична спаргановой, но отличается от нее тем, что пластины склеренхимы в ее наружной части часто анастомозируют друг с другом, образуя на поверхности осей, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм, характерный сетчатый рисунок.

При описании осей голосеменного типа, если невозможно отличить листовой след от веточного следа, использовался термин сосудистый след [Decombeix et al., 2005].

Тангентально ориентированные сосудистые пучки (следы) отходят в тангентальной плоскости оси, а затем, изгибаясь, направляются к ее поверхности. При этом осевой пучок, от которого отходит след, близ места отхождения тоже изгибается в тангентальной плоскости, а затем возвращается к первоначальному направлению [Namboodiri, Beck, 1968].

Филлодиями называются видоизмененные черешки или рахисы листьев, по строению напоминающие листовую пластинку и выполняющие функцию фотосинтеза [Лотова, 2001]. Развитие филлодия обычно сопровождается редукцией листовых пластинок.

Волоски – выросты эпидермальных клеток, которые составляют опушение органа. В ископаемом состоянии их трудно отличить от другого типа выростов – эмергенцев, в образовании которых участвуют не только эпидермальные, но и субэпидермальные ткани [Лотова, 2001]. Ниже для упрощения изложения все выросты подобного типа именуются волосками.

#### \* \* \*

При описании древесин голосеменного типа использована терминология, принятая в

руководстве А.А. Яценко-Хмелевского [1954].

В частности, *араукариоидной поровостью* называется такое расположение пор в трахеидах, при котором окаймленные поры расположены вплотную друг к другу, очередно, образуя два или более рядов.

*Купрессоидной* называется окаймленная пора на полях перекреста с чечевицеобразной внутренней апертурой, которая обычно значительно меньше окаймлений.

В соответствии с терминологией, принятой во многих современных руководствах по анатомии растений [Эзау, 1980; Лотова, 2001], отверстие из полости клетки в пору называется *апертурой*, а не *отверстием поры*, как у А.А. Яценко-Хмелевского [1954].

\* \* \*

Поскольку в большинстве случаев невозможно достоверно различить семена и семезачатки, сохранившиеся в форме отпечатков и фитолейм, все описываемые ниже остатки условно называются *семенами*.

В работе использована традиционная терминология для семян палеозойских голосеменных [Мейен, 1987; Scott D.H., 1923; Long, 1960а-с; Meyen, 1987; и др.], модифицированная с учетом новейших достижений в гомологизации частей пыльцевой камеры [Dunn et al., 2002; Rothwell, 1986; Rothwell, Scheckler, 1988; Rothwell, Serbet, 1992; Serbet, Rothwell, 1995].

Полость между несросшимися интегументом и нуцеллусом называется *перинуцеллярной* [Игнатьев, 1983; Ignatiev, Meyen, 1989].

\* \* \*

При описании мужских фруктификаций голосеменных используется терминология, принятая в руководствах Г.О.У. Кремпа [1967] и С.В. Мейена [1987; Meyen, 1987]. В частности, *микроспорокладом* называется агрегат микроспорангиев, который ветвится в нескольких направлениях и не может называться ни микростробилом, ни микроспорофиллом [Мейен, 1987; Меуеп, 1987]. В первом случае отсутствует стробилоподобность (наличие несущей оси, обвертки из чешуй в основании последней и т.д.), во втором – несущие листоподобные структуры.

У миоспор *кавой* называется полость, образующаяся при расслоении оболочки [Кремп, 1967]. В отличие от таких терминов, как *квазисаккус, саккус, псевдосаккус* и т.п. [Punt et al., 2007], относящихся к миоспорам с известным строением вышеозначенной полости, термин *кава* шире и может использоваться для полостей любого строения, в том числе и неизвестного.

#### Отдел Pinophyta (Gymnospermae). Голосеменные

#### Класс Cycadopsida. Цикадопсиды

#### Порядок Lagenostomales. Лагеностомовые

#### Род Dictyastrum Jennings, 1987, emend. nov.

*Heterangium* (pars): Kubart, 1908, c. 577; 1910, c. 88; 1914, c. 10, 11.

*Lyginopteris* (pars): Bertram, 1989, c. 158–166, 190–192.

Dictyastrum: Jennings, 1987, c. 184, 185.

**Типовой вид** – Dictyastrum chestriensis Jennings; нижний карбон (честерский региоярус) Иллинойского бассейна.

**Измененный диагноз.** Оси диаметром до 45 мм, с нелопастной смешанной протостелой, состоящей из неупорядоченных трахеид метаксилемы и паренхимных клеток. Стенки клеток метаксилемы несут многорядные окаймленные поры. По периферии стелы расположены 5–8 тяжей протоксилемы. Вторичная ксилема отсутствует или развита слабо. Внутренняя кора может нести склерефицированные и секреторные клетки. Расположение склеренхимы в наружной коре диктиоксилонового типа.

*Emended diagnosis.* Axes up to 45 mm in diameter, with unlobed mixed protostele consisted of irregular cells of metaxylem and parenchyma. Walls of metaxylem cells with multiseriate bordered pits. 5–8 strands of primary xylem disposed at the periphery of protostele. Secondary xylem absent or poorly developed. Inner cortex can have sclerotic and secretory cells. Outer cortex with sclerenchyma bundles of *Dictyoxylon*-type.

Замечания. Впервые диктиоксилоновая кора была обнаружена у минерализованных маноксилических осей эвстелического типа из карбона Великобритании, которые в литературе иногда именуют «растением Олдэма» (Oldham plant). По наличию характерных окаймленных пор голосеменного типа в трахеидах Э.У. Бинни [Binney, 1866] первоначально отнес это растение к роду Dadoxylon Endlicher (D. oldhamia Binney). При пересмотре этого материала У.К. Уилльямсон [Williamson, 1869] показал, что эти остатки отличаются от плотных древесин Dadoxylon, и предложил для них новое родовое название Dictyoxylon Williamson, что в переводе с латинского означает сетчатая древесина. При этом он имел в виду строение трахеид, стенки которых были густо покрыты порами, напоминая ячейки сети.

Независимо от У.К. Уилльямсона Ад.Броньяр (в статье Б.Рено [Renault, 1872]) установил род с тем же названием для отпечатков осей из верхнего карбона Франции с сетчатой скульптурой коры. Соотношение этих остатков с осями Олдэма неясно. С одной стороны, остатки из Великобритании обладали сходной скульптурой за счет взаимного анастомозирования склеренхимных пластин в наружной коре. С другой стороны, сетчатый рисунок характерен и для отпечатков декортицированных осей плауновидных, поэтому есть основания предполагать, что в публикации Б.Рено описаны остатки сигиллярий [Andrews, 1955].

Вскоре выяснилось, что аналогичные отпечатки осей с сетчатой скульптурой коры задолго до Ад.Броньяра были выделены У.Гоурли [Gourlie, 1843] в качестве рода Lyginodendron Gourlie. В связи с этим У.К. Уилльямсон [Williamson, 1873] перенес растение Олдэма в последний род. На ошибочность этого решения указал в своем учебнике А.Потонье [Potonié H., 1897]. Он отметил, что род Lyginodendron правильнее оставить для отпечатков поверхности коры с сетчатой скульптурой неопределенного систематического положения. А для осей анатомической сохранности, аналогичных растению Олдэма, А.Потонье ввел новый род Lyginopteris H.Potonié. Британские палеоботаники, изучавшие типовой материал Lyginodendron, хранящийся в коллекции Р.Кидстона, даже склонялись к мнению, что он представлен слепками декортицированных лепидодендронов [Seward, 1917; Crookall, 1932].

Нововведение А.Потонье не сразу нашло отклик в палеоботанической среде, и во многих публикациях первой половины XX века растение Олдэма и близкие к нему виды отнесены к *Lyginodendron*. В наше время большинство палеоботаников используют для этих растений наименование *Lyginopteris*. Родовое название *Dictyoxylon* еще раньше вышло из употребления и сохранилось только в качестве эпитета *диктиоксилоновый* при описании строения наружной коры.

\* \* \*

В начале XX столетия из нижненамюрских отложений Чехии Б.Кубарт описал 3 вида минерализованных осей птеридоспермов с диктиоксилоновым строением наружной коры, но имеющие не эвстелу, а протостелу, и потому отнесенные к протостелическому роду Heterangium Corda [Kubart, 1908, 1910, 1914; Scott D.H., 1917, 1923]. В то же время для типичных представителей Heterangium характерна кора иного, спарганового типа. В связи с этим У.Бертрам [Bertram, 1989] предложила рассматривать виды Б.Кубарта в качестве протостелических представителей Lyginopteris и описала еще один «протостелический вид» этого рода из визейских отложений Шотландии.

Помимо прото- и эвстелических, У.Бертрам включила в Lyginopteris и диктиостелические формы [Bertram, 1989]. Думается, такой подход неоправданно расширяет границы рода, и правильнее было бы относить оси с различным строением стелы к разным родам. Следуя этому принципу, Дж.Р. Дженнингс [Jennings, 1987] ввел род Dictyastrum для минерализованных маноксилических осей из честерских отложений Иллинойского бассейна, демонстрирующих протостелическое строение проводящей системы и диктиоксилоновый характер наружной коры. Дж.Р. Дженнингс рассматривал свой новый род как «промежуточный» между Lyginopteris и Heterangium. Очевидно, что «протостелические виды» Б.Кубарта и У.Бертрам также следует относить к Dictyastrum, и потому ниже я ввожу для них новые комбинации:

Dictyastrum andrei (Kubart) comb. nov. (базионим: Heterangium andrei Kubart [1914, с. 11, табл. 2, фиг. 4]);

*Dictyastrum leistikowii* (Bertram) comb. nov. (базионим: *Lyginopteris leistikowii* Bertram [1989, с. 190–192, табл. 14, фиг. 83, 84, табл. 15, фиг. 85–89, рис. 30]);

*Dictyastrum schusteri* (Kubart) comb. nov. (базионим: *Heterangium schusteri* Kubart [1910, с. 88]; описание и изображение см. в [Kubart, 1908, с. 577, фиг. 3]);

*Dictyastrum sturi* (Kubart) comb. nov. (базионим: *Heterangium sturii* Kubart [1914, с. 11, табл. 2, фиг. 3]).

Отнесение к *Dictyastrum* еще 4 видов позволило уточнить его диагноз, новая формулировка которого приведена выше.

\* \* \*

Работами многих европейских исследователей удалось показать, что оси с анатомией типа *Ly-ginopteris* несли папоротниковидные вайи, отпечатки которых относят к формальному роду *Sphenopteris* (Ad.Brongniart) Sternberg (см. [Seward, 1917]). Причем строение наружной коры рахисов ваий и осей аналогично. В связи с этим многие виды дисперсных ваий, демонстрирующих на отпечатках диктиоксилоновую скульптуру рахисов и описывавшихся ранее как *Sphenopteris*, были перенесены в род *Lyginopteris* [Patteisky, 1929, 1937, 1957; Новик, 1952]. Полученные таким образом биномиалы вошли в зональные стратиграфические схемы (см. [Wagner, 1984; Cleal, 1991; Мосейчик, 2010]).

Думается, однако, этот подход нельзя признать удачным. Как показал Дж.Р. Дженнингс [Jennings, 1987], типовой вид *Dictyastrum* также нес вайи с перышками типа *Sphenopteris* и рахисами с корой диктиоксилонового типа. Не исключено, что описываемые ниже подмосковные представители *Dictyastrum* имели аналогичные вайи, поскольку в захоронениях они ассоциируют с фрагментами перьев типа *Sphenopteris*. Не так давно описан еще один род осей лигиноптеридиевых с диктиоксилоновой скульптурой коры, но со своеобразным строением стелы – *Trivena* Dunn, Rothwell et Mapes, которые также могли нести вайи типа *Sphenopteris* [Dunn et al., 2003; Dunn, 2004].

Таким образом, морфологически близкие вайи могли иметь растения с различным строением стелы, а потому относить все отпечатки ваий такого строения к *Lyginopteris* неправомерно. Правильнее было бы оставить для них формальный род *Sphenopteris*, однако это приведет к пересмотру многих стратиграфических схем. В связи с этим я предлагаю анатомически сохранившиеся оси со строением как у растения Олдэма рассматривать в качестве *Lyginopteris* sensu stricto. А в *Lyginopteris* sensu lato, помимо этих осей, можно включить остатки ваий со сфеноптероидными перышками и диктиоксилоновой скульптурой коры.

*Dictyastrum pentagonum* Mosseichik, sp. nov. Табл. III, фиг. 1–4; табл. IV, фиг. 1–7; табл. V,

фиг. 1-5; табл. VIII, фиг. 1

*Lyginopteris* cf. *oldhamia*: Мосейчик, 2011, с. 58, табл. 2, фиг. 5, 6, табл. 5, фиг. 3, 4.

*Название вида* от *лат.* pentagonus – пятиугольный.

Голотип – ГИН РАН, экз. №4865/683 (табл. III, фиг. 4; табл. V, фиг. 1–5); Путлино-3; верхний визе, верхняя часть мстинской или путлинская свита.

*Holotype* – Geological Institute of RAS, specimen №4865/683 (pl. III, fig. 4; pl. V, figs 1–5); Novgorod region, right bank of Msta River near the town Borovichi, locality Putlino-3; Lower Carboniferous, late Viséan, Mikhailovian Horizon, the upper part of Mstinskaya suite – Putlinskaya suite.

Диагноз. Оси диаметром 1–3 см. Протостела в поперечном сечении пятигранная, диаметром ~4,5 мм, состоит из многочисленных пучков метаксилемы, разделенных 1–2 (реже несколькими) рядами паренхимных клеток. Диаметр трахеид метаксилемы до 150 мкм. Кольцо вторичной ксилемы толщиной ~1,5 мм. Диаметр ее трахеид до 80 мкм. Радиальные лучи частые, многорядные. Листовые следы дихотомируют кнаружи от кольца вторичной древесины. Толщина наружной коры ~1,5 мм. Склеренхимные пластины в наружной коре толщиной до 120 мкм. Эпидермис несет многочисленные волоски (или эмергенцы).

*Diagnosis.* Axes 1–3 cm in diameter. Protostele pentahedral in transverse section, ~4.5 mm in diame-

ter, consists of numerous bundles of metaxylem separated by 1–2 (rarely several) rows of parenchymatous cells. Metaxylem tracheids up to 150  $\mu$ m in diameter. Secondary xylem ring ~1.5 mm thick. Its tracheids up to 80  $\mu$ m in diameter. Radial rays frequent, multiseriate. Leaf traces divide out of the secondary xylem. Outer cortex ~1.5 mm thick. Sclerenchyma bundles in the outer cortex up to 120  $\mu$ m thick. Epidermis with numerous hairs (or emergences).

**Описание.** Остатки представлены многочисленными отпечатками фрагментов осей (табл. III, фиг. 1–3; табл. IV, фиг. 5), причем в нескольких случаях сохранились пиритизированные оси (табл. III, фиг. 4).

Оси шириной 1–2 см, несут сетчатую скульптуру диктиоксилонового типа (табл. III, фиг. 2). Каждая ячейка «сети» имеет веретеновидную форму. Распределение ячеек напоминает лепидодендроидное расположение листовых подушек на осях некоторых лепидофитов [Меуеп, 1976; Мейен, 1990]. Длина ячеек 3–4 мм, а ширина ~1 мм. В центральной части отпечатка каждой ячейки расположено небольшое округлое углубление (рубчик) от уходящего в породу волоска, длину которого установить не удается (табл. VIII, фиг. 1). Ширина волоска у основания 0,2– 0,3 мм.

На отпечатках осей в зависимости от степени декортикации рубчики волосков могут быть вовсе не видны (табл. III, фиг. 2) или, напротив, наблюдаются только рубчики, а отпечатки склеренхимных волокон плохо различимы (табл. III, фиг. 1).

Вероятно, от этих осей отходили вайи, многочисленные фрагменты рахисов которых встречены в том же захоронении (табл. IV, фиг. 6, 7). Рахисы первого порядка достигают в ширину 3,5–4 мм. На одном из отпечатков видно дихотомическое ветвление с образованием двух рахисов второго порядка, ширина которых у основания ~3 мм.

Поверхность рахисов несет продольную исчерченность, которая, очевидно, связана с расположением в их наружной коре склеренхимных пластин. Кроме того, на поверхности рахисов по неправильной спирали расположены широкорасставленные овальные или веретеновидные «рубцы» длиной до 1 мм и шириной ~0,3 мм, природа которых неясна (табл. IV, фиг. 7). Возможно, в этих местах располагались волоски.

Рахисы других порядков, как и перышки в органической связи не найдены. Из обнаруженных в том же захоронении фрагментов перьев последнего порядка наиболее сходные рахисы с крупными рубчиками волосков несут *Sphenopteris* sp. 1 (описание см. ниже). \* \* \*

Пиритизированные оси изучены на пришлифовках. Наиболее хорошо анатомическое строение сохранилось на экземпляре, выбранном в качестве голотипа (табл. III, фиг. 4).

У него на поперечном срезе виден проводящий цилиндр, имеющий пятигранное очертание (табл. V, фиг. 1, 2). Метаксилема (табл. V, фиг. 3) сложена пучками трахеид диаметром до 150 мкм. Их разделяют клетки паренхимы, расположенные в 1–2, реже несколько рядов. На поперечном срезе клетки паренхимы узкие, удлиненные. Пучки протоксилемы неразличимы.

Вторичная ксилема хорошо развитая, относительно плотная. Она сложена трахеидами диаметром до 80 мкм, и радиальной паренхимой, образующей частые многорядные лучи (табл. V, фиг. 4). Флоэма, внутренняя кора и эпидерма не сохранились. Наружная кора несет анастомозирующие склеренхимные пластины толщиной ~120 мкм (табл. V, фиг. 5).

При диаметре оси 13 мм диаметр первичной ксилемы 4,5 мм, ширина кольца вторичной ксилемы 1,5 мм, толщина наружной коры 1,5 мм.

На полученных срезах листовые следы обнаружены только с наружной стороны вторичной ксилемы. У них намечается разделение на 2 пучка, диаметр каждого из которых ~0,7 мм (табл. V, фиг. 4). На одном срезе насчитывается 4 листовых следа; возможно, их было 5, но часть оси кнаружи от вторичной древесины не сохранилась. В связи с этим можно предположить пятирядное расположение листьев у описываемого растения, что и обусловило пятигранную форму проводящего цилиндра.

\* \* \*

На крупной глыбе крепкого песчаника, лежащей у правого берега р. Мста напротив местонахождения Путлино-3, обнаружены отпечатки довольно длинных фрагментов крупных осей с основаниями рахисов первого порядка (табл. IV, фиг. 1, 2). Из-за размера глыбы изучение этого материала было возможно лишь в полевых условиях. Рассмотрение этих осей под лупой показало, что их поверхность несет сетчатый узор (табл. IV, фиг. 3) и рубчики (табл. IV, фиг. 4), аналогичные рубчикам волосков описанных выше осей из моей коллекции. Таким образом, я предполагаю, что и те и другие представляют собой остатки одного вида.

Наиболее длинные фрагменты осей достигают 1,5 м. Ширина осей 1–3 см, от них под углом 45– 90° отходят черешки ваий шириной у основания не более 5 мм. Скульптура рахисов и перышки не сохранились.

#### Таблица 1

Сравнительная ха	пактеристика вил	тов рола <i>Dict</i> i	astrum Jennings
Cpublini chibitan ha	ipant opino mina bit		wor white o childings

Виды Признаки	D. chestriensis	D. andrei	D. leistikowii	D. schusteri	D. sturi	D. pentagonum
Диаметр оси (мм)	15–45 (уплощенная)	15–17	до 15	5–15	7–8	10–30
Диаметр стелы (мм)	2–15	5–6	1–3	2–5	3	4,5
Диаметр трахеид метаксилемы (мкм)	75	120–200	40-80	35–265 (уменьшаются к периферии)	23-140 (увеличиваются к периферии)	До 150
Характер паренхим- ных клеток в стеле	?	Многочислен- ные	?	Одно- и двуряд- ные, реже мно- горядные	Однорядные, кнаружи дву- рядные	Одно- и дву- рядные, реже многорядные
Число тяжей протоксилемы	?	8	5–7	6–8	8	?
Толщина вторичной ксилемы (мм)	0-1	2–3	До 1	0–0,8	До 0,2	1,5
Диаметр трахеид вто- ричной ксилемы (мкм)	50	75–125	40-80	20–40	23–58	До 80
Склерефицированные клетки во внутренней коре	Расположены в виде горизон- тальных пластин	Нет	Нет	Расположены гнездами в на- ружной части	Нет	?
Толщина наружной коры (мм)	0,8–3,5	1–2	1	1–1,5	1–1,5	1,5
Толщина склеренхим- ных пластин в наруж- ной коре (мкм)	200–400	125	до 100	200	140–175	120

Примечание. Использованы данные У.Бертрам [Bertram, 1989], Дж.Р. Дженнингса [Jennings, 1987] и мои.

*Сравнение* с другими видами рода приведено в табл. 1.

Местонахождение. Типовое.

#### Сателлитные роды порядка Lagenostomales

#### Род Grandeurites Mosseichik, 2011

*Grandeurites*: Мосейчик, 2011, с. 57; Мосейчик, Рябинкина, 2012, с. 14.

**Типовой вид** – Grandeurites lyginopteroides Mosseichik; верхний визе северо-западного крыла Подмосковного бассейна.

Диагноз. Уплощенные, линейного очертания листоподобные черешки (филлодии?) папоротниковидных ваий. На поверхности черешков наблюдаются продольно ориентированные тяжи, по-видимому, механической ткани, расположенные по спаргановому и/или диктиоксилоновому типу. Могут наблюдаться также волоски (или эмергенцы) и придаточные корни.

Замечания. Род условно сближается с порядком Lagenostomales на основании наличия у черешков диктиоксилоновой скульптуры коры, а также присутствия в одних и тех же захоронениях с остатками типового вида дисперсных перьев типа Sphenopteris.

#### *Grandeurites lyginopteroides* Mosseichik, 2011 Табл. VI, фиг. 1–5; табл. VII, фиг. 1–5;

табл. VIII, фиг. 2–7

*Grandeurites lyginopteroides*: Мосейчик, 2011, с. 57–59, табл. 1, фиг. 1–5, табл. 2, фиг. 1–4, табл. 3, фиг. 1–5, табл. 4, фиг. 1–8, табл. 5, фиг. 1, 2, табл. 7, фиг. 4.

*Голотип*<sup>1</sup> – ГИН РАН, экз. №4860/688-1 (табл. VII, фиг. 4, 5); Путлино-3; верхний визе, верхняя часть мстинской – путлинская свита.

**Диагноз.** Черешки (филлодии?) трижды или более перистых ваий, длиной до 12 см и более. Более крупные (шириной >8 мм) черешки несут нерегулярно расположенные волоски. В местах отхождения последних тяжи механической ткани расходятся, образуя диктиоксилоновую скульптуру. На мелких (шириной 5–8 мм) фрагментах волоски отсутствуют и тяжи проходят практически параллельно. На черешках средних размеров (шириной 8–11 мм) могут наблюдаться короткие (длиной >6 мм) придаточные корни и центральный проводящий цилиндр.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> В протологе [Мосейчик, 2011] местонахождение голотипа указано неверно, как тихвинская свита Малиновецкого карьера.

Описание. Большая часть остатков представлена фрагментами уплощенных, лентовидных, тонких (200–300 мкм) фитолейм с параллельными краями длиной 12 см. Концы всех остатков оборваны. С обеих сторон остатки устроены одинаково. По размерам и морфологическим особенностям их можно разделить на три группы.

Первую группу составляют остатки шириной до 5–8 мм (табл. VI, фиг. 1–3). На их поверхности видны продольно ориентированные тяжи шириной 150–200 мкм, которые слегка извиваются, то дихотомируя, то местами срастаясь друг с другом. По всей вероятности, эти тяжи соответствуют не проводящим пучкам, для которых подобное расположение нехарактерно, а тяжам механической ткани, известным в осях некоторых древних голосеменных и прогимноспермов [Мейен, 1987; Meyen, 1987].

Вторая группа представлена остатками шириной 8–11 мм (табл. VI, фиг. 4; табл. VII, фиг. 1– 5). На их поверхности видны такие же тяжи, как у остатков первого типа. При этом на отпечатках присутствуют небольшие дуговидные рубчики длиной ~1 мм (табл. VII, фиг. 5), которые, по всей вероятности, представляют собой места отхождения многоклеточных волосков. В этих местах тяжи механической ткани расходятся, и образуется узор диктиоксилонового типа.

В центральной части остатков наблюдается продольная борозда, на отпечатках выраженная ребром (табл. VII, фиг. 3, 4), которая, по всей видимости, указывает на траекторию прохождения проводящего пучка. Подобные бороздки над проводящими пучками (жилками) известны у листьев ангарских сульцивных кордаитов [Мейен, 1966]. Эта аналогия подкрепляется следующими наблюдениями:

1) Углистая фитолейма одного из изученных остатков несет следы пиритизации, которая развита полосой шириной ~2 мм вдоль его оси (табл. VI, фиг. 4). Как правило, в отложениях нижнего карбона Подмосковного бассейна пиритизация растительных остатков идет по полостям крупных клеток с толстыми стенками. В данном случае эти клетки, скорее всего, принадлежали тканям проводящего пучка.

2) На другом отпечатке обнаружен дуговидный рубец длиной ~2 мм (табл. VII, фиг. 3), соответствующий месту отхождения листоподобного органа следующего порядка (его фитолейма уходит в породу). Этот рубец расположен на центральной оси остатка, прямо на упомянутой выше борозде.

Под отпечатками остатков второго типа и непосредственно рядом с ними на прослоях глин

внутри угольного пласта обнаружены узкие удлиненные фитолеймы (табл. VII, фиг. 1, 2), которые, как правило, концентрируются вдоль края остатка и ориентированы перпендикулярно к нему. Они шириной 250–1500 мкм, их длина >6 мм. При мацерации в плавиковой кислоте выделяются фрагменты их кутикулярного покрытия (табл. VIII, фиг. 6) и трахеиды метаксилемы (табл. VIII, фиг. 7). Клетки эпидермиса имели выпуклые периклинальные стенки, антиклинальные клетки были сильно кутинизированы. Клетки полигональные, слегка удлиненные, со средними длиной ~130 мкм и шириной ~30 мкм. Вероятно, эти образования представляют собой придаточные корни, которые могли служить для вегетативного размножения. Подобные корни известны у представителей Lyginopteris s. l. [Krings, Schultka, 20001.

Остатки третьего типа имеют ширину >11 мм (табл. VIII, фиг. 2, 3). Их максимальную ширину установить не удалось, поскольку края остатков часто обломаны. Поверхность несет грубую скульптуру диктиоксилонового типа. Так же как остатки второго типа, они покрыты рубчиками волосков.

Скульптура поверхности остатков второго и третьего типов сходна с таковой осей и рахисов лагеностомовых из родов *Lyginopteris* s. l. и *Dictyastrum*.

На основании морфологического сходства с вегетативными побегами лагеностомовых, уплощенности, и отсутствия перышек я интерпретирую описанные остатки как приобретшие черты листоподобности рахисы папоротниковидных ваий, то есть филлодии. Вероятно, описанные выше три размерно-морфологических типа остатков соответствуют разным порядкам ветвления рахиса, а сама вайя имела не менее трех порядков ветвления. Это подтверждается и соотношениями обилия этих остатков в массовом автохтонном захоронении: реже всего встречаются наиболее крупные из них, а в большинстве случаев средние и мелкие, что соответствует количественным соотношениям соответствующих черешков в перистой вайе лигиноптеридиевого типа.

Описываемые филлодии были покрыты тонкой кутикулой (табл. VIII, фиг. 4, 5), судя по которой, их эпидермис был сложен полигональными, как правило удлиненными, клетками длиной 25–130 мкм и шириной 25–50 мкм. Равномерно по его поверхности были расположены аномоцитные устьица. Замыкающие клетки устьиц бобовидные, шириной 5–8 мкм и длиной 20–30 мкм. Устьичные щели, как правило, ориентированы вдоль длинной оси филлодия. Наличие устьиц свидетельствует о том, что несущие их органы выполняли функцию фотосинтеза – одну из основных для листьев и филлодиев.

Замечания. Филлодии устойчиво ассоциируют с остатками спорангиев Simplotheca sp. YVM-1, семян Rynchogonium sp. YVM-1 и древесин Dadoxylon sp. YVM-1, что позволило предположить прижизненную связь этих органов [Мосейчик, 2011].

*Местонахождения.* Малиновецкий карьер (слой угля A<sub>2</sub>), Путлино-3.

#### Род Simplotheca R.Remy et W.Remy, 1955

Simplotheca: Remy R., Remy W., 1955, c. 5; Millay, Taylor, 1979, c. 313, 314; Мосейчик, 2011, c. 59.

*Типовой вид* – *Simplotheca silesiaca* R.Remy et W.Remy; нижний карбон, серпуховский ярус (намюр А) Германии.

**Диагноз.** Микроспороклады, состоящие из тонких, многократно дихотомически ветвящихся осей, несущих на концах веретеновидные спорангии с трехлучевой каватной предпыльцой типа *Schulzospora* Kosanke. Анатомическое строение неизвестно.

Замечания. По строению микроспорокладов С.В. Мейен [1987; Meyen, 1987] относил Simplotheca к порядку Lagenostomales, что косвенно подтверждается совместным захоронением остатков типового вида и описываемых ниже подмосковных представителей рода с фрагментами ваий типа Sphenopteris [Remy R., Remy W., 1955; Мосейчик, 2011].

Однако по строению предпыльцы Simplotheca отличается от известных микроспорокладов лагеностомовых, для которых характерна округлая трехлучевая или однолучевая мелкошиповатая предпыльца типа Cyclogranisporites R.Potonié et Kremp и Granulatisporites (Ibrahim) R.Potonié et Kremp [Millay, Taylor, 1979; Balme, 1995]. В связи с этим Simplotheca рассматривается только как саттелитный род порядка Lagenostomales.

### Simplotheca sp. YVM-1

Табл. XII, фиг. 1–9

*Simplotheca* sp. YVM-1: Мосейчик, 2011, с. 59, 60, табл. 9, фиг. 1–9.

**Описание.** Микроспорангии овального очертания, длиной ~1,5 мм и шириной ~0,5 мм. После мацерации в смеси Шульце сохраняют целостность: предпыльца остается внутри кутикулы спорангия (табл. XII, фиг. 1, 6). Следов внутренних стенок или сегментации миоспоровой массы, которые могли бы указывать на то, что остатки принадлежат дисперсным синангиям, не наблюдалось. Внешняя кутикула микроспорангиев тонкая, бесструктурная (табл. XII, фиг. 7).

Миоспоровая масса сложена зернами предпыльцы, которые в дисперсном состоянии относятся к виду *Schulzospora campyloptera* (Waltz) Hoffmeister, Staplin et Malloy (табл. XII, фиг. 2–5, 8, 9). Они уплощенные, в полярном положении овальной формы за счет эллиптической кавы, которая в плане имеет ~90 мкм в наибольшем диаметре и ~60 мкм – в наименьшем. Центральное тело в полярном положении круглое, диаметром ~55 мкм. На проксимальном полюсе находится трехлучевая щель, которая под СЭМ практически неразличима (табл. XII, фиг. 2, 3) и видна только в световой микроскоп (табл. XII, фиг. 8, 9). Два из лучей апертуры, как правило, образуют почти прямую линию.

Замечания. Описанные микроспорангии отнесены мной к роду Simplotheca на основании сходства формы вместилищ и содержащихся в них миоспор с типовым видом S. silesiaca. В то же время, ввиду неустановленного строения микроспороклада подмосковных форм, они описаны в открытой номенклатуре.

*Местонахождение.* Малиновецкий карьер (слой угля A<sub>1</sub>).

#### Род *Rhynchogonium* Heer, 1876, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

*Rhynchogonium*: Heer, 1876, с. 20, 21; Nathorst, 1914, с. 23–26; Seward, 1917, с. 358–360; Мосейчик, Игнатьев, 2004, с. 160; Мосейчик, 2011, с. 60.

**Типовой вид** – *Rhynchogonium crassirostre* Неег; нижний карбон арх. Шпицберген.

**Диагноз.** Семена неанатомической сохранности, радиально-симметричные, эллиптической, яйцевидной формы, длиной до 21 мм. Верхушка более или менее оттянутая, иногда приостренная. Основание закругленное или слегка оттянутое. Наружный покров (интегумент) более или менее глубоко рассечен на лопасти, число которых может достигать 8–10 и более.

Замечания. Внешняя морфология типа *Rhynchogonium* встречается у семян голосеменных из порядков Lagenostomales и Trigonocarpales. В то же время описанный ниже *Rynchogonium* sp. YVM-1 ассоциирует в автохтонных захоронениях с остатками мужских фруктификаций *Simplotheca* и филлодиев *Grandeurites*, рассматриваемых мной как сателлитные роды порядка Lagenostomales. Остатки других голосеменных, в том числе Trigonocarpales, в тех же захоронениях отсутствуют. Это дает основание исключать близость указанного вида *Rynchogonium* к последнему порядку.

#### *Rynchogonium* **sp. YVM-1** Табл. XI, фиг. 1–9; табл. XII, фиг. 10, 11

*Rynchogonium* sp. YVM-1: Мосейчик, 2011, с. 60, табл. 7, фиг. 1–3а, табл. 8, фиг. 1–6, табл. 9, фиг. 10, 11.

**Описание.** Все изученные семена представлены фитолеймами, в той или иной степени разрушенными (табл. XI, фиг. 1–3а). Они, как правило, сплющены вдоль длинной оси и имеют близкое к овальному очертание, их длина ~10 мм, ширина ~5 мм. В строении фитолеймы можно различить три оболочки, интерпретируемые как мегаспоровая мембрана, нуцеллус и интегумент.

Мегаспоровые мембраны окрашены в ярко оранжевый цвет и часто естественно отмацерированы. Судя по многочисленным продольно ориентированным складкам, концентрирующимся на дистальном полюсе и образовавшимся при захоронении (табл. XI, фиг. 4), мегаспоры имели радиальную симметрию. Длина мегаспор 4-5 мм, диаметр в средней части 2,5-3 мм. На проксимальном полюсе обнаружена трехлучевая щель с курватурами, четко ограничивающими контактную арею (табл. XI, фиг. 5). Радиус ареи ~180 мкм. Экзина большей части тела мегаспоры фиброзная (табл. XI, фиг. 6, 9), к проксимальному полюсу через постепенные переходы (табл. XI, фиг. 8) она становится гранулезной (табл. XI, фиг. 7). Толщина экзины ~14 мкм. Абортивные мегаспоры не обнаружены.

Мегаспора заключена в тонкий («бумажный») нуцеллус, вещество которого окрашено в краснокоричневый цвет. Проксимальная часть нуцеллуса ни на одном из изученных экземпляров не сохранилась. При мацерации в смеси Шульце выделяется кутикулярная оболочка нуцеллуса, несущая отпечаток клеточного строения его поверхности (табл. XII, фиг. 10, 11). Она была сложена изометричными клетками, диаметр которых варьирует от 50 до 300 мкм. Фрагменты кутикулы нуцеллуса найдены прилегающими к мегаспоровой мембране по всей ее поверхности. Это указывает на то, что интегумент семени был свободным, и между ним и нуцеллусом имелась развитая перинуцеллярная полость.

Интегумент представлен толстым, как правило, сильно растрескавшимся и разрушенным слоем угля. У некоторых экземпляров сохранились отпечатки внутренней поверхности интегумента на поверхности нуцеллуса, мегаспоры и породы заполнившей перинуцеллярную полость (табл. XI, фиг. 1, 2). Судя по ним, интегумент не более чем на 1 мм превышал длину мегаспоры и по меньшей мере на половину своей длины был рассечен на 4 лопасти, закруглявшиеся на верхушке. На фитолеймах (табл. XI, фиг. 3) и отпечатках внутренней поверхности (табл. XI, фиг. 1, 2) лопастей видна стриатность, возможно, связанная с расположением склеренхимных волокон. Они имеют характерный рисунок: снизу вверх волокна идут параллельно краям лопасти, а приблизительно с середины семени сходятся к воображаемой вертикальной линии, разделяющей лопасть на левую и правую половины.

Были ли семена заключены в купулы, неизвестно.

Замечания. Отнести описанные семена к какому-либо роду, установленному для остатков анатомической сохранности, невозможно. В то же время по наблюдаемым признакам их можно поместить в род *Rhynchogonium* в предложенном выше понимании.

*Местонахождения*. Окладнёвский карьер (сл. 7), Малиновецкий карьер (слои угля A<sub>2</sub> и A<sub>1</sub>), Путлино-3

#### Род *Boroviczia* Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

*Boroviczia*: Залесский, 1905, с. 331–341; Zalessky, 1905, с. 113–120; Новик, 1952, с. 413, 416; Мосейчик, Игнатьев, 2004, с. 144.

*Типовой вид* – *Boroviczia karpinskii* Zalessky; верхний визе северо-западного крыла Подмосковного бассейна.

**Диагноз.** Семена удлиненные, радиальносимметричные. Двуслойный интегумент срастался с нуцеллусом вблизи халазы. Апикальная часть интегумента рассечена на 8 треугольных лопастей. Верхушка нуцеллуса преобразована в пыльцевую камеру с коротким лагеностомом или сальпинксом. Проводящая система состоит из одного пучка, входящего в халазу и заканчивающегося у основания единственной функциональной мегаспоры.

Замечания. С.В. Мейен [1987; Меуеп, 1987] сближал Boroviczia с тригонокарповыми птеридоспермами (порядок Trigonocarpales), основываясь на внешнем сходстве B. karpinskii с Rhynchogonium, который, как предполагалось, имел анатомическое строение типа Rhynchosperma T.Taylor et Eggert [1967].

Мы совместно с И.А. Игнатьевым переизучили типовой материал *B. karpinskii* и пришли к выводу, что радиальная симметрия, свободный, неваскуляризованный, тонкий интегумент, рассеченный на верхушке на лопасти, неваскуляризованный нуцеллус с куполообразной пыльцевой камерой и лагеностомом, а также единственная функциональная мегаспора позволяют сближать *Boroviczia* с лагеностомовыми птеридоспермами [Мосейчик, Игнатьев, 2004]. Предположению С.В. Мейена [1987; Meyen, 1987] о возможной принадлежности *Boroviczia* древним представителям тригонокарповых противоречат не только простота строения их возможно неваскуляризованных нуцеллуса и интегумента, но и отсутствие в тех же отложениях невроптероидных ваий, характерных для тригонокарповых.

#### *Boroviczia karpinskii* Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

Табл. IX, фиг. 1–12; табл. Х, фиг. 1–8; рис. 7, 8

Вогоviczia karpinskii: Залесский, 1905, с. 331–341, фиг. 19–27; Zalessky, 1905, с. 113–120, фиг. 1–9; Новик, 1952, с. 413, 416, табл. 71, фиг. 10–17; Мосейчик, Игнатьев, 2004, с. 145; табл. 1, 2; рис. 2–4.

Лектотип – ГИН РАН, экз. №343/119 (выбран Ю.В. Мосейчик и И.А. Игнатьевым [2004]) (табл. IX, фиг. 3, 4, 8–10; рис. 7, *а–в*); Новгородская обл., местонахождение Порог Витца; визейский ярус, мстинская–путлинская свиты.

Диагноз. Семена эллиптического, заостренноэллиптического, яйцевидного очертания, диаметром 6-8 мм и длиной 10-15 мм. Основание и верхушка слегка оттянутые. Интегумент двуслойный; наружный слой образован толстостенными, продольно ориентированными, удлиненными клетками, внутренний - более мелкими клетками с более темным содержимым; оба слоя покрыты эпидермисом. Апикальная часть интегумента рассечена до половины длины семени на смыкающиеся лопасти. Нуцеллус яйцевидного очертания, длиной ~10 мм и шириной 5 мм, с крупной куполовидной пыльцевой камерой длиной ~2 мм и заканчивающейся коротким (~0,5 мм) трубкообразным лагеностомом. Мегаспоровая мембрана крупная, яйцевидного очертания, занимающая большую часть нуцеллуса. Нуцеллус и интегумент, по-видимому, неваскуляризованные. Халаза сильно васкуляризована (число и расположение отдельных пучков неясно).

**Описание.** Материал представлен дисперсными семенами, демонстрирующими комбинированную форму сохранности, сочетающую локальную минерализацию, местами углефицированную фитолейму и слепки внутренних полостей (табл. IX, фиг. 1–6; рис. 7,  $a-\mathcal{K}$ , u). Кроме того, в коллекции имеются фрагменты отделившегося интегумента (табл. IX, фиг. 7; рис. 7,  $\kappa$ ) и отпечатки его наружной поверхности (рис. 7,  $\kappa$ ).

Еще при М.Д. Залесском из трех семян были приготовлены прозрачные шлифы (табл. Х, фиг. 1–7; рис. 8, *а–в*), которые изучены нами под световым микроскопом. Для исследования поверхности фитолеймы был применен СЭМ.

Форма семян варьирует от эллиптического, заостренно-эллиптического до яйцевидного очертания. Они достигают диаметра 6–8 мм и длины 10–15 мм (табл. IX, фиг. 1–7; рис. 7). Основание и верхушка семян слегка оттянутые.

Лопасти интегумента могли плотно смыкаться на верхушке, но не образовывали микропилярного канала. Вместо этого на месте смыкания лопастей видна щель, очертания и размеры которой варьируют у разных экземпляров и могут быть обусловлены условиями захоронения (рис. 7, б, д).

Внутренний эпидермис интегумента сложен уплощенными, продольно ориентированными, удлиненными, гладкими, полигонального очертания клетками. К верхушкам лопастей размеры клеток уменьшаются, но никаких клеточных структур (волосков, папилл и т.д.), которые могли быть связаны с функцией улавливания пыльцы, на них не наблюдается (табл. IX, фиг. 8, 9, 12). По краям и на верхушке лопастей не обнаружено никаких разрывов этой ткани. Вместе с естественностью краев лопастей, которую можно наблюдать у некоторых экземпляров (рис. 7, *з*,  $\kappa$ ), все это указывает на прижизненную, биологическую рассеченность интегумента на верхушке семени.

Единственная крупная функциональная мегаспора занимала большую часть нуцеллуса (табл. Х, фиг. 1; рис. 8, *a*). Нуцеллус тонкостенный. Его верхушка дифференцирована в крупную, куполовидную пыльцевую камеру с коротким цилиндрическим лагеностомом или сальпинксом, доходящим почти до верхушки семени (табл. Х, фиг. 2; рис. 8, *a*). Остатков пыльцы в пыльцевой камере не обнаружено. Диаметр пыльцевой камеры – 2 мм, высота ~0,9 мм. Длина сальпинкса составляет ~0,5 мм. Никаких следов наличия пола у пыльцевой камеры не найдено, за исключением, возможно, мелкого обрывка у стенки пыльцевой камеры над мегаспоровой мембраной у одного из экземпляров (рис. 8, *a*).

Интегумент, по всей видимости, состоял из двух слоев, покрытых тонким эпидермисом. Наружный слой на срезе состоит из нескольких рядов продольно ориентированных, прозенхимных, толстостенных клеток (табл. Х, фиг. 3,  $\delta$ ). Внутренний слой образован плохо сохранившимися более мелкими клетками с темным содержимым (табл. IX, фиг. 10, 11; табл. Х, фиг. 3, *a*). По границе этих слоев интегумент местами расслаивается (табл. Х, фиг. 1; рис. 8, *a*).

Интегумент срастался с нуцеллусом только вблизи халазы и между ними образовывалась обширная перинуцеллярная полость (табл. Х, фиг. 1, 5; рис. 8, *a*, *б*).

У одного экземпляра вблизи линии срастания нуцеллуса с интегументом найдено скопление плохо сохранившихся мелких телец, которые могут являться остатками пыльцевых зерен



Рис. 7. Boroviczia karpinskii Zalessky, внешняя морфология семян; Порог Витца: *a* – вид семени сбоку, лектотип №343/119; хорошо видны апикальные лопасти интегумента, основание семени оттянуто в виде короткого носика;  $\delta$  – верхушка того же семени, вид сверху; видны сомкнутые вместе лопасти интегумента; *e* – основание того же семени, вид снизу; на месте разрушенных углефицированных тканей интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса; *e* – вид семени сбоку, экз. №343/114; *d* – верхушка того же семени, вид сверху; видны концы апикальных лопастей интегумента; *e* – основание того же семени, вид снизу; на месте разрушенной углистой фитолеймы интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса; *ж* – семя с оттянутыми верхушкой и основанием, вид сбоку; поперечный желобок в основаниисоответствует , повидимому, линии срастания нуцеллуса и интегумента; экз. №343/117; *з* – дисперсный интегумент, вид с внутренней стороны; видны разошедшиеся в стороны апикальные лопасти; экз. №343/118; *u* – вид семени сбоку, экз. №343/120; *к* – отпечаток наружной поверхности дисперсного интегумента, экз. №343/116

(табл. Х, фиг. 4). Видны >20 таких «зерен», имеющих сходные размеры (40–50 мкм) и форму. Ни на одном из них не наблюдается гаптотипных признаков.

Не наблюдается каких-либо указаний на васкуляризацию нуцеллуса (табл. Х, фиг. 1, 5, 8; рис. 8, *а-г*). Васкуляризация интегумента также сомнительна (табл. Х, фиг. 1, 3, 5, 8; рис. 8, *а–г*). Изучение внутренней поверхности частично разрушенной фитолеймы интегумента под СЭМ показало отсутствие в ней проводящих элементов (табл. IX, фиг. 8–12).

Халаза сильно васкуляризована (табл. Х, фиг. 6; рис. 8, б). Единственный проводящий пучок



Рис. 8. Boroviczia karpinskii Zalessky, внутреннее строение семян; Порог Витца: a – продольный срез, шлиф №343/124; видны интегумент (u), нуцеллус (h), мегаспоровая мембрана (внутренняя часть покрыта точками) и предполагаемые остатки дна пыльцевой камеры (n); верхушка нуцеллуса дифференцирована в обширную пыльцевую камеру ( $n\kappa$ ) с коротким лагеностомом, или сальпинксом (n);  $\delta$  – продольный срез, шлиф №343/123; видны сильно измятая мегаспоровая мембрана (внутренняя часть покрыта точками), нуцеллус (h) и самые внутренние слои интегумента (u); e – поперечный срез, шлиф №343/121; видны округло-восьмиугольная в очертании, сильно измятая и разорванная мегаспоровая мембрана (внутренняя часть покрыта точками), нуцеллус (h) и остатки самых внутренних слоев интегумента (u); e – поперечный скол слепка семени, экз. №343/115; видны края мегаспоровой мембраны (внутренняя часть покрыта точкой), контур нуцеллуса (h) и остатки интегумента (u); e – предполагаемая реконструкция семян B. *karpinskii*: d – продольный срез; e – поперечный срез на уровне a - a'

входит в основание семени и шляпковидно расширяется вблизи базальной части мегаспоры. Трахеиды длиной до 50 мкм и шириной до 15 мкм, с кольчатыми утолщениями стенки (табл. X, фиг. 7). Число и расположение пучков неясны.

Каких-либо указаний на то, что изученные семена находились при жизни в купуловидных вместилищах, нет.

На рис. 8, *д*, *е* изображена предполагаемая реконструкция *Boroviczia karpinskii*.

Замечания. О.А. Орлова и С.М. Снигиревский [2004; Орлова, 2001] описали из отложений, обнажающихся поблизости от типового местонахождения *Boroviczia karpinskii*, остатки, названные ими *Rhynchogonium sulcatum* (Lindley et Hutton) Zalessky. По их предположению, эти остатки принадлежат дисперсной купуле, в которую могли быть заключены семена *B. karpinskii*.

С такой интерпретацией едва ли можно согласиться. Во-первых, род *Rhynchogonium* включает в себя только остатки семян (см. выше), поэтому относить к нему купулы с неизвестным строением семян неправомерно. Во-вторых, судя по приведенной в работе О.А. Орловой и С.М. Снигиревского фотографии, этот остаток является, возможно, слепком не купулы, а внутренней полости стебля членистостебельного.

Местонахождение. Типовое.

#### Сателлитные роды отдела Pinophyta

#### Род Ushakovia Mosseichik, gen. nov.

*Название рода* от Ушаковского карьера близ г. Богородицк Тульской обл., где находится местонахождение его типового вида.

*Типовой вид* – *Ushakovia fluvialis* Mosseichik, sp. nov.; верхний визе южного крыла Подмосковного бассейна.

*Type species* – *Ushakovia fluvialis* Mosseichik, sp. nov.; late Viséan of the Southern flank of the Moscow Coal Basin.

**Диагноз.** Оси древовидных растений со спирально расположенными листьями (ветвями?). Эвстела узкая, с паренхиматозной сердцевиной, по периферии которой расположено небольшое число дискретных эндархных первичных проводящих пучков. В сердцевине присутствуют гнезда склерифицированных клеток. Сосудистые следы тангентально ориентированные. Трахеиды вторичной древесины несут на тангентальных стенках одно- или двурядные окаймленные поры. Лучи невысокие однорядные.

**Diagnosis.** Stems of arborescent plants with helically arranged leaves (branches?). Eustele with not numerous discrete endarch strands of primary xylem at the periphery of a narrow parenchymatous pith. Pith with sclerotic nests. Vascular traces diverge tangentially. Secondary xylem tracheids with uni- to biseriate bordered pits on radial walls. Rays uniseriate, not high.

Сравнение и замечания. Раннекаменноугольные пикноксильные растения, известные только по остаткам минерализованных осей (Aporoxylon Unger, Araucarites Presl, Archaeopitys D.H. Scott et Jeffrey, Bilignea Kidston, Cauloxylon Cribbs, Endoxylon D.H. Scott, emend. Lacey, Eristophyton Zalessky, emend. Lacey, Faironia Decombeix, Galtier et Meyer-Bertaud, Megalomyelon Cribbs, Megaloxylon Seward, Pitus Witham, Pycnoxylon Cribbs, Stanwoodia Galtier et A.C. Scott), иногда объединяют в неформальную группу древовидных лигнофитов [Decombeix et al., 2005; Galtier, Meyer-Berthaud, 2006], поскольку из-за отсутствия данных о фруктификациях их систематическое положение неопределенно. От всех включаемых в группу родов Ushakovia отличается прежде всего очень узкой стелой (диаметром ~1 мм), тогда как у других «древовидных лигнофитов» ее диаметр составляет 5-40 мм [Galtier, Meyer-Berthaud, 2006].

По эндархному типу заложения протоксилемы Ushakovia близка к родам Endoxylon из визейско-нижненамюрских отложений Великобритании и Eristophyton из нижнего карбона Западной и Центральной Европы [Lacey, 1953; Decombeix et al., 2007]. В то же время от *Endoxylon* новый род отличает присутствие склерефицированных клеток в сердцевине, а от *Eristophyton* – более плотный характер древесины (с меньшим развитием лучевой паренхимы).

По эвстелическому строению проводящей системы и спиральному филлотаксису Ushakovia можно сближать как с археоптериевыми прогимноспермами, так и с древними голосеменными. Однако у растений этого рода отмечено тангентальное отхождение сосудистых следов, что, как показали К.К. Намбоодири и Ч.Б. Бек [Namboodiri, Beck, 1968], более характерно для голосеменных. В связи с этим я условно рассматриваю Ushakovia как саттелитный род отдела Pinophyta.

*Ushakovia fluvialis* Mosseichik, sp. nov. Табл. XIII, фиг. 1–7; табл. XIV, фиг. 1–6; табл. XV, фиг. 1–9; табл. XVI, фиг. 1–6

*Название вида* от *лат.* flŭviālis – речной, поскольку остатки описываемого вида обнаружены в аллювиальных отложениях.

Голотип – ГИН РАН, экз. №4865/40 (табл. XIII, фиг. 5–7; табл. XIV, фиг. 6; табл. XV, фиг. 1–3); Ушаковский карьер; верхний визе, верхняя часть тульской свиты.

**Holotype** – Geological Institute of RAS, specimen  $N_{2}4865/40$  (pl. XIII, figs 5–7; pl. XIV, fig. 6; pl. XV, figs 1–3); Tula region, Ushakovsky quarry near the town Bogoroditsk; Lower Carboniferous, late Viséan, Tulian Horizon, the upper part of Tulskaya suite.

Диагноз. Растения со стволами диаметром не менее 6 см и предположительно придаточными корнями. Стела осей диаметром ~1 мм, круглая на поперечном сечении. Сердцевина сложена паренхимными клетками длиной 100-130 мкм, диаметром ~30 мкм. Толщина их стенок ~3 мкм. Среди них присутствуют склерифицированные клетки со стенками толщиной ~10 мкм. Насчитывается ~13 пучков первичной ксилемы, трахеиды которой диаметром ~15 мкм, несут утолщения типа спиральных или лестничных. Строение стелы корней неизвестно. Вторичная древесина корней и осей устроена одинаково. В ней видны кольца прироста шириной 0,1–3 мм. Древесина состоит из трахеид диаметром 15-45 мкм. Толщина их стенок ~2 мкм. На радиальных стенках трахеид наблюдаются однорядные (в единичных случаях двурядные) округлые поры диаметром 7-20 мкм, с округлой апертурой. Лучи высотой в 1-12 клеток. Клетки лучевой паренхимы длиной ~40 мкм и диаметром ~20 мкм.

*Diagnosis.* Plants with trunks not less 6 cm in diameter and presumably with adventitious roots. Stele

of stems ~1 mm in diameter, circular, with ~13 strands of primary xylem. Pith consists of parenchymatous cells 100–130  $\mu$ m long, ~30  $\mu$ m in diameter with walls ~3  $\mu$ m thick. Some of pith cells are sclerotic with walls ~10  $\mu$ m thick. Tracheids of primary xylem ~15  $\mu$ m in diameter with spiral or scalariform thickenings. Structure of root stele unknown. Secondary xylem of roots and stems identical, with growth rings 0.1–3 mm wide. Its tracheids 15–45  $\mu$ m in diameter, with uniseriate (rarely biseriate) circular pits with circular apertures on radial walls. Tracheid walls ~2  $\mu$ m thick. Rays 1–12 cells high. Ray parenchyma cells ~40  $\mu$ m long and ~20  $\mu$ m in diameter.

Описание. Материал представлен углефицированными, частично пиритизированными фрагментами осей надземных побегов и корней. Они происходят из одного захоронения в осадках предположительно речной поймы. Все остатки декортицированы, причем большая часть фрагментов осей несет следы окатанности. При этом корни образуют инситный горизонт (см. том I, с. 61, рис. 33).

Остатки надземных побегов представлены фрагментами осей диаметром 1–6 см и длиной до 45 см (табл. XIII, фиг. 1, 2, 4, 5). На поверхности наименее окатанных из них в местах прохождения сосудистых следов видны округлые рубцы, расположенные по неправильной спирали (табл. XIII, фиг. 3, 6). Диаметр сечения следа ~1,5 мм. Чем крупнее ось, тем реже расположены рубцы.

Обнаруженные in situ корни располагались практически параллельно друг другу и перпендикулярно поверхности почвы, то есть, по всей видимости, выступали над землей, что позволяет рассматривать их как придаточные. Изученные фрагменты корней уходили в грунт на глубину >50 см. Их подземные части немного извилистые, диаметром до 2 см (табл. XIV, фиг. 1).

Для изучения анатомического строения осей и корней были приготовлены шлифы. Небольшие фрагменты древесины исследованы под СЭМ.

Из-за несовершенной сохранности строение сердцевины и первичную ксилему корней и крупных осей изучить не удалось. Однако стела хорошо сохранилась у тонких осей. Сердцевина практически круглая на поперечном сечении, ее диаметр ~1 мм (табл. XIV, фиг. 2). Она сложена клетками паренхимы длиной 100–130 мкм, диаметром ~30 мкм (табл. XIV, фиг. 3, 6). Толщина их стенок ~3 мкм. Среди них встречаются гнезда склерефицированных клеток с толщиной стенок до 10 мкм. В расположении этих гнезд и их размерах какой-либо закономерности не наблюдается.

Пучки первичной ксилемы, судя по изменению диаметра трахеид, вероятно, эндархные, располагались по периферии сердцевины (табл. XV, фиг. 2, 3). Всего насчитывается ~13 пучков. Трахеиды первичной ксилемы диаметром ~15 мкм, несут утолщения типа спиральных или лестничных (табл. XIV, фиг. 6).

На одном из радиальных срезов оси можно наблюдать отхождение сосудистого следа от осевого первичного проводящего пучка (табл. XV, фиг. 1). Осевой пучок дихотомирует в тангентальной плоскости. Одна его дочерняя ветвь образует след, другая прерывается, а затем появляется выше сосудистого следа, что позволяет предположить, что осевой пучок тангентально изгибался. При этом на срезе выше следа, в месте тангентального изгиба осевого пучка видна паренхима. На поперечном срезе той же оси отхождение сосудистого следа обнаружено между двумя осевыми пучками, что опять же характерно для тангентально ориентированного отхождения следов (табл. XV, фиг. 2).

Основную часть осей и корней слагает массивная вторичная древесина, в которой различаются кольца прироста шириной 0,1-3 мм (табл. XIV, фиг. 4, 5). Древесина состоит из трахеид диаметром 15-45 мкм, их стенки толщиной ~2 мкм. На радиальных стенках трахеиды несут однорядные округлые окаймленные поры с округлой апертурой (табл. XV, фиг. 6, 7). В единичных случаях поры расположены в два ряда (табл. XV, фиг. 8). Размер пор меняется от 7 до 20 мкм в зависимости от диаметра трахеиды. У некоторых экземпляров в районе пор видны диагонально направленные складки или трещины, создающие ложное впечатление о том, что апертуры имели щелевидное очертание (табл. XV, фиг. 9; табл. XVI, фиг. 2-5). Природа этих складок и трещин неясна. Возможно, они образовались при посмертном сдавливании древесины.

Лучи однорядные, высотой от 1 до 12 клеток (табл. XV, фиг. 4; табл. XVI, фиг. 1). Клетки лучевой паренхимы длиной ~40 мкм и диаметром ~20 мкм (табл. XVI, фиг. 6). Строение пор на полях перекреста изучить не удалось.

В сосудистых следах также обнаружена вторичная древесина, причем диаметр ее цилиндра дистально увеличивается, так что на поперечном сколе оси хорошо видна коническая форма следа (табл. XIII, фиг. 7). Изучить анатомическое строение древесины следа удалось только на тангентальном срезе (табл. XV, фиг. 5). Слагающие ее трахеиды узкие, шириной ~7 мкм; лучи достигают в высоту не более 6 клеток. Клетки лучевой паренхимы диаметром не более 10 мкм. *Местонахождение.* Типовое (верхняя часть сл. 7).

#### Род Dadoxylon Endlicher, 1847

*Dadoxylon*: Endlicher, 1847, с. 298; Радченко Г.П. и др., 1963a, с. 160, 161; Stewart, Rothwell, 1993, с. 416; Мосейчик, 2011, с. 61.

**Типовой вид** – *Dadoxylon withami* (Lindley and Hutton) Endlicher; верхний карбон Шотландии.

**Диагноз.** Пикноксилические древесины с более или менее отчетливыми годичными кольцами или без них. Трахеиды с полигональными или округлыми порами в одно- или многорядном араукариоидном расположении, спиральные утолщения отсутствуют. Поры полей перекреста купрессоидные. Лучи, как правило, одно- или двурядные, различной высоты. Горизонтальные и тангентальные стенки лучевых клеток гладкие, без пор.

Замечания. В настоящей работе используется традиционное понимание *Dadoxylon*, как формального рода для палеозойских древесин с араукариоидной поровостью [Радченко Г.П. и др., 1963a; Stewart, Rothwell, 1993]. Мезозойские древесины такого типа относят к роду Araucarioxylon Kraus.

В.Г. Лепёхина [Lepekhina, 1972] провела ревизию позднепалеозойских видов и родов, предлагавшихся для фрагментов пикноксилических древесин голосеменного типа, и разработала формальную систему из 27 родов, которая основывалась, во-первых, на вариациях в строении вторичной ксилемы, а во-вторых, учитывала присутствие/отсутствие и характер первичной ксилемы и сердцевины. В частности, к роду Araucarioxylon она отнесла все древесины выше описанного строения, а к роду Dadoxylon - растения с аналогичными древесинами, но у которых также известна первичная ксилема эндархного заложения с постепенным переходом от спиральных к пористым трахеидам и несептированная сердцевина без секреторных каналов. Однако система В.Г. Лепёхиной не вошла в широкую палеоботаническую практику, и, чтобы не входить в противоречие с принятой в европейской палеоботанике классификацией древесин, я использую традиционное понимание рода Dadoxylon. Это становится особенно важным при сравнении раннекаменноугольных флор внутри Еврамерийского царства.

В раннем карбоне пикноксилическое строение древесины имели представители как археоптеридиевых прогимноспермов, так и всех трех классов голосеменных, выделенных С.В. Мейеном [1987; Meyen, 1987]. Наметить различия в строении древесин этих групп в раннем карбоне не удается, поскольку они демонстрируют широкую трансгрессию признаков [Galtier, Meyer-Berthaud, 2006]. В настоящей работе род *Dadoxylon* условно рассматривается как сателлитный по отношению к отделу Pinophyta.

#### **Dadoxylon** sp. YVM-1

Табл. XVII, фиг. 7, 8; табл. XVIII, фиг. 1-6

*Dadoxylon* sp. YVM-1: Мосейчик, 2011, с. 61, табл. 5, фиг. 5, 6, табл. 6, фиг. 1–6.

Описание. Материал представлен массивами частично пиритизированных обугленных древесин. Наиболее крупный из изученных фрагментов (табл. XVII, фиг. 7) принадлежал стволу или крупной ветви, диаметр которой был не менее 6 см. Длина фрагментов достигает 14 см. Присутствуют ли годичные кольца, установить не удалось, поскольку древесины сильно спрессованы и на поперечных срезах просветы клеток не видны (табл. XVII, фиг. 8).

Под СЭМ видно, что трахеиды диаметром 30– 35 мкм, толщина их стенок ~5 мкм. Поры одноили двурядные, располагаются, вероятно, на радиальных стенках, при этом занимают не всю длину трахеиды, а формируют веретеновидного очертания скопления (табл. XVIII, фиг. 1, 5). Поры округлые, диаметром 7–15 мкм, с щелевидной внутренней апертурой, не достигающей краев окаймления (табл. XVIII, фиг. 3, 5). Поры на полях перекреста (табл. XVIII, фиг. 3, 5). Поры на полях перекреста (табл. XVIII, фиг. 6) не обнаружены, что, вероятно, связано с дефектами сохранности. Лучи однорядные, высотой в 5–18 клеток (табл. XVIII, фиг. 4, 2). Диаметр клеток лучей 20–40 мкм.

*Местонахождение.* Тихвинская свита Окладнёвского карьера (сл. 7).

**Dadoxylon sp.** Табл. XVII, фиг. 1–6

**Описание.** Материал представлен отпечатком декортицированного ствола шириной ~15 см с частично сохранившейся углефицированной древесиной (табл. XVII, фиг. 4), а также отдельными фрагментами в той или иной степени пиритизированных обугленных древесин.

Фрагменты древесин были изучены под СЭМ. Присутствуют ли годичные кольца, установить не удалось, поскольку древесины сильно спрессованы и на поперечных срезах просветы клеток не видны (табл. XVII, фиг. 6). Трахеиды вторичной ксилемы диаметром 20–30 мкм, толщина их стенок 2–3 мкм (табл. XVII, фиг. 2, 3). Поры округлые, диаметром 8–10 мкм, с щелевидной апертурой, не достигающей краев окаймления, располагаются плотно, в 2–3 ряда (табл. XVII, фиг. 3, 5). Вероятно, поры располагались на радиальных стенках трахеид, однако при такой сохранности определить ориентировку стенок трахеид практически невозможно. Один из фрагментов на тангентальном срезе демонстрирует два плохо сохранившихся однорядных луча высотой в 6 и 8 клеток (табл. XVII, фиг. 2). На одном из радиальных сечений видно, что клетки лучевой паренхимы длиной 80–120 мкм и высотой 40–80 мкм (табл. XVII, фиг. 1).

*Сравнение.* От *Dadoxylon* sp. YVM-1 описываемые остатки отличаются прежде всего характером поровости: у первого поры расположены в 1–2 ряда, образуя веретеновидные скопления, тогда как у *Dadoxylon* sp. они двух- или трехрядные.

*Местонахождения.* Окладнёвский карьер (сл. 9), Путлино-1 (сл. 4), Путлино-3.

#### Оси голосеменных или прогимноспермов insertae sedis Табл. III, фиг. 5–8

**Описание.** Материал представлен многочисленными отпечатками осей шириной до 1,5 см (табл. III, фиг. 5). Длина самых крупных фрагментов ~18 см. Никаких признаков ветвления, а также присутствия листьев не обнаружено. Поверхность осей несет тонкую продольную ребристость (табл. III, фиг. 6, 7), напоминающую кору спарганового типа.

В большинстве случаев отпечатки сопровождаются сплющенными слепками центральной, очевидно, сердцевинной полости (табл. III, фиг. 6, 7). Реже слепки сердцевинной полости встречаются изолированно (табл. III, фиг. 8). Ширина слепков до 7 мм. На поверхности слепков наблюдаются частые поперечные глубокие борозды, что, вероятно, указывает на септированность сердцевины. Расстояние между бороздами более или менее постоянное (~0,7 мм). Кроме того, на поверхности слепков выделяются не всегда отчетливые продольные борозды шириной ~1 мм. Расстояние между соседними бороздами постоянное ~1 мм. Можно предположить, что эти борозды являются отпечатками первичных проводящих пучков, располагавшихся по периферии сердцевины, а сама проводящая система имела эвстелическое строение.

Замечания. Описанные остатки могут представлять собой оси ранних голосеменных или археоптериевых прогимноспермов, поскольку среди тех и других присутствовали формы, обладавшие корой спарганового типа и эвстелой с септированной сердцевиной (см. [Мейен, 1987; Meyen, 1987]). Неполнота сохранности не позволяет делать более уверенные заключения.

*Местонахождение.* Путлино-2 (сл. 3).

## V. Папоротниковидная листва incertae sedis

В этом разделе описываются дисперсные остатки, отнесенные к родам, установленным для стерильной папоротниковидной листвы неопределенного систематического положения. Внутреннее строение этих ваий неизвестно. В позднем палеозое ими обладали не только папоротники, но и некоторые прогимноспермы, а также древние голосеменные. Найти признаки внешней морфологии, которые бы позволили относить такую дисперсную листву к одной из указанных групп, не удается. До сих пор лишь отдельные виды соотнесены с надродовыми таксонами благодаря установлению прижизненной связи с фруктификациями или сохранившемуся анатомическому строению.

#### Род Adiantites Göppert, 1836, emend. Kidston, 1923

*Adiantites*: Göppert, 1836, с. 173, 216 (pars); Potonié H., 1921, с. 78; Kidston, 1923b, с. 186, 187; White, 1937, c. 17, 18; Новик, 1952, с. 263, 264; Jongmans, 1954, с. 34, 35; Read, 1955, с. 17; Шведов и др., 1963, с. 50; Andrews, 1970, с. 367; Taylor et al., 2009, с. 655.

*Adiantides*: Schimper, 1869, c. 424; Stur, 1875, c. 65; 1877, c. 180 (286).

**Типовой вид** – Adiantites oblongifolius (Brongniart) Göppert (выбран Г.Н. Эндрюсом [Andrews, 1955]); нижний карбон Европы.

Диагноз. Вайи трижды-, четыреждыперистые. Рахисы тонкие. Перышки чередующиеся, от овального до клиновидного очертания, с округлой или усеченной верхушкой, в основании суженные и оттянутые наподобие черешка. Жилкование веерное. Жилки радиально расходятся от основания, повторно дихотомируя.

Замечания. Изначально Г.Р. Гёпперт [Göppert, 1836] включил в состав рода не только разнообразные палеозойские папоротниковидные вайи, но и листья мезозойских гинкговых. Близкое к современному понимание рода ввел В.Ф. Шимпер [Schimper, 1869], однако предложил писать его название Adiantides, что не вошло в широкое употребление. Наибольшее распространение в литературе (см., например [Новик, 1952; Шведов и др., 1963; Taylor et al., 2009]) получила трактовка рода в монографии Р.Кидстона [Kidston, 1923b], которая, хотя и следовала предложенной Шимпером, оставляла в то же время первоначальное родовое название.



Рис. 9. Adiantites sp., отпечатки дисперсных перышек; Новопокровский карьер: *а* – неравнобокое перышко, экз. №4865/104-1; *б* – обратнояйцевидное перышко, экз. №4865/99-2; *в* – клиновидное перышко, экз. №4865/100-2

В качестве номенклатурного типа рода разные авторы указывают различные виды *Adiantites* (см. [Новик, 1952; Read, 1955; Шведов и др., 1963; Орлова, 2001]). В работе Г.Р. Гёпперта [Göppert, 1836] типификация не была проведена. Здесь я принимаю решение Г.Н. Эндрюса [Andrews, 1955], выбравшего в качестве типа описанный и изображенный в указанной монографии Г.Р. Гёпперта *A. oblongifolius*, наиболее соответствующий распространенному пониманию рода.

Вайи типа Adiantites известны из нижнекаменноугольных влоть до третичных отложений. На основании морфологического сходства с современным папоротником Adiantum L. верхнеюрские-неогеновые представители Adiantites относятся к папоротникам [Василевская и др., 1963]. Палеозойские виды обычно сближают с птеридоспермами (см., например [Шведов и др., 1963; Kidston, 1923b]), подтверждением чего служат находки раннекаменноугольных ваий этого рода анатомической сохранности, строение которых характерно для каламопитиевых [Jennings, 1985], и ваий неизвестного анатомического строения с семенами типа Wardia White в прикреплении [White, 1937, 1943].

На основе этих данных Н.Д. Василевская [Василевская и др., 1963] предложила оставить в роде *Adiantites* только листья палеозойских форм, считая их принадлежавшими птеридоспермам, а мезозойские и кайнозойские виды выделить в отдельный род папоротников *Adiantopteris* Vassilevskaya. Такое решение, однако, не учитывает возможность сосуществования папоротников и птеридоспермов (как и представителей других групп) с листьями типа *Adiantites* в позднем палеозое, мезозое и кайнозое.

#### *Adiantites* **sp.** Табл. XIX, фиг. 8–10; рис. 9

Archaeopteris sp.: Швецов, 1932, с. 84; Швецов и др., 1937, с. 43.

**Описание.** Материал представлен отпечатками многочисленных дисперсных перышек без черешков. Они обратнояйцевидные (табл. XIX, фиг. 8; рис. 9,  $\delta$ ), клиновидные с округлой верхушкой (табл. XIX, фиг. 10; рис. 9,  $\epsilon$ ), неравнобокие (табл. XIX, фиг. 9; рис. 9,  $\epsilon$ ), неравнобокие (табл. XIX, фиг. 9; рис. 9,  $\epsilon$ ), длиной 9–15 мм, шириной 4–9 мм. В основание перышка входит 7–8 жилок, которые дихотомически делятся до 4 раз.

Замечания. М.С. Швецов [1932; Швецов и др., 1937] нашел в местонахождении Тула остатки листвы, отнесенные М.Д. Залесским к Archaeopteris sp. Пересмотр коллекции М.С. Швецова, показал, что эти остатки представлены изолированными перышками, более близкими по морфологии к представителям Adiantites.

*Местонахождения.* Овраг Зеркальный (сл. 3), Тула (сл. 2), Новопокровский карьер (сл. 10).

#### Род Cardiopteridium Nathorst, 1914

*Cardiopteridium*: Nathorst, 1914, с. 16; Gothan, 1949, с. 13; Шведов и др., 1963, с. 69, 70; Мейен, 1987, с. 199; Taylor et al., 2009, с. 660.

**Типовой вид** – Cardiopteridium spetsbergense Nathorst; нижний карбон арх. Шпицберген.

*Диагноз.* Вайи по меньшей мере дваждыперистые. Перышки цельнокрайние, округлой формы, перетянутые у основания, с черешком различной длины. Расположение перышек очередное. Жилкование веерное.

Замечания. Представители рода известны только из каменноугольных отложений. По со-



Рис. 10. *Cardiopteridium* cf. *рудтаеит* Gothan; Зеркальный овраг: *a* – фрагмент пера последнего порядка с терминальным и двумя боковыми перышками, экз. №4865/284-2; *б* – дисперсное перышко, экз. №4865/284-4; *в* – фрагмент пера последнего порядка с двумя боковыми перышками, экз. №4865/284-3; *г* – фрагмент пера последнего порядка с терминальным и двумя боковыми перышками, экз. №4865/287-1; *д* – трехлопастное дисперсное перышко с длинным черешком, экз. № 4865/284-5; *е* – фрагмент пера последнего порядка с терминальным и одним боковыми перышками, экз. № 4865/287-3; *ж* – фрагмент пера последнего порядка с тремя боковыми перышками, экз. №4865/287-3; *ж* – фрагмент пера последнего порядка с терминальным и одним боковыми лерышками, экз. №4865/287-3; *ж* – фрагмент пера последнего порядка с тремя боковыми перышками, экз. №4865/287-3; *ж* – фрагмент пера последнего порядка с тремя боковыми перышками, экз. №4865/287-3; *ж* – фрагмент пера последнего порядка с тремя боковыми перышками, экз. №4865/252-4

нахождению с семенами предполагают их принадлежность голосеменным. Однако не исключено, что вайи такого типа продуцировались также прогимноспермами [Gensel, 1988].

#### *Cardiopteridium* cf. *рудтаеит* Gothan, 1949 Табл. XIX, фиг. 1–6; рис. 10

**Описание.** Материал представлен отпечатками дисперсных перышек (табл. XIX, фиг. 2; рис. 10,  $\delta$ ,  $\partial$ ) и фрагментов перьев последнего порядка с остатками фитолеймы (табл. XIX, фиг. 1, 3–6; рис. 10, *a*, *в*, *c*, *e*,  $\mathcal{H}$ ). Рахис последнего порядка диаметром 0,3–0,5 мм, продольно исчерченный. Перышки овальной формы, длиной 1,5–2,5 мм и шириной 2–5 мм, часто асимметричные. Терминальное перышко (табл. XIX, фиг. 3, 4, 6; рис. 10, *a*, *c*, *e*) обычно имеет такую же форму, как и остальные перышки пера. Черешки длиной до 0,2 мм, часто вовсе отсутствуют. Расположение перышек почти супротивное, с небольшим смещением на 0,3–0,5 мм. Они расположены так густо, что соседние перышки на одной стороне рахиса налегают друг на друга. Жилкование различимо плохо, но можно говорить о его веерном характере.

На поверхности рахиса и перышек наблюдается точечность неизвестной природы.

Одно дисперсное перышко (табл. XIX, фиг. 2; рис. 10, *д*), найденное на одной плоскости наслоения с вышеописанными остатками, демонстрирует достаточно длинный черешок (1 мм) и неглубокое рассечение на 3 лопасти. Эту уклоняющуюся форму я также отношу к описываемому виду, поскольку для видов *Cardiopteridium*, во-первых, характерна неустойчивая длина черешка, а во-вторых, особенно у терминальных перышек, может намечаться рассечение на лопасти (см., например [Daber, 1959]). Замечания. Форма и размер описанных перышек, а также характер их расположения на рахисе очень похожи на таковые у ваий *Cardiopteridium pygmaeum* из ранневизейских отложений Саксонии [Gothan, 1949; Daber, 1959, 1967]. Однако у перышек саксонских представителей отсутствуют черешки. Учитывая это отличие и фрагментарный характер описываемых остатков, я не могу уверенно отнести их к *C. pygmaeum*.

В ранее опубликованных предварительных определениях (см. том I, с. 63) описываемые остатки условно отнесены к роду *Sphenopteris*.

Местонахождение. Овраг Зеркальный (сл. 3).

#### Род Rhodeopteridium W.Zimmermann, 1959

*Rhodea* Presl (non *Rhodea* Endlicher): Sternberg, 1838, c. 109; Stur, 1875, c. 33; Zeiller, 1900, c. 84; Gothan, 1913, c. 13; Bureau, 1914, c. 62; Potonié H., 1921, c. 82; Kidston, 1923c, c. 223–225; Новик, 1952, c. 277, 278; Stockmans, Willière, 1953, c. 242, 243; Read, 1955, c. 18; Шведов и др., 1963, c. 50; Taylor et al., 2009, c. 680.

*Rhodeopteridium* pro syn.: Zimmermann, 1959, c. 280, 727; Purkyňová, 1970, c. 175, 176; Van Amerom, 1983–1984, c. 30; Laveine et al., 2003, c. 618.

**Типовой вид** – Rhodeopteridium trichomanoides (Ad.Brongniart) comb. nov. (выбран Г.Н. Эндрюсом [Andrews, 1955, с. 228]); карбон Франции.

**Диагноз.** Папоротниковидные вайи, перышки которых путем последовательных дихотомий разделены на узкие сегменты, у которых жилка окаймлена по обеим сторонам узкой полосой листовой пластинки. В каждый сегмент входит единственная жилка.

Замечания. Обсуждаемый род был введен К.Преслом в последней части «Флоры Древнего мира» [Sternberg, 1838] под названием *Rhodea* Presl ex Sternberg. Предложенный Преслом диагноз был не вполне адекватен. В частности, в нем утверждалось отсутствие жилкования. Современное понимание рода сложилось к началу XX века под влиянием работ Д.Штура [Stur, 1875], Ш.Р. Зейлера [Zeiller, 1900] и Р.Кидстона [Kidston, 1923c].

Впервые вопрос о типификации рода был поднят, по-видимому, лишь в 1955 году. Из видов, описанных К.Б. Преслом, на роль номенклатурного типа одновременно предлагались *R. trichomanoides* (Ad.Brongniart) Presl [Andrews, 1955] и *R. furcata* (Ad.Brongniart) Presl [Read, 1955]. Второе предложение, на мой взгляд, лучше не использовать, поскольку А.Потонье [Potonié H., 1892] уже давно перенес *R. furcata* в род *Palmatopteris* Н.Роtonié, а Г.Н. Эндрюс [Andrews, 1955] выбрал этот вид в качестве типового для *Palmatopteris*, и эта типификация получила распространение в литературе. Во всяком случае, до выяснения вопроса о том, чья работа – Г.Н. Эндрюса или Ч.Б. Рида – вышла раньше.

Вскоре выяснилось, что до работы К.Б. Прессла название Rhodea было дано одному из родов современных лилейных [Endlicher, 1836]. В связи с этим В.Циммерманн [Zimmermann, 1959] предложил в качестве заменяющего название Rhodeopteridium W.Zimmermann. Однако, с точки зрения МКБН [2009, ст. 33.4], это название не отвечает критериям действительного обнародования, поскольку его автор не дал полной и прямой ссылки на заменяемый синоним. Многие палеоботаники не обратили на это внимание и стали активно использовать название Rhodeopteridium, создавая новые видовые комбинации. Э.Пуркинова [Purkyňová, 1970] даже предложила типовой вид для Rhodeopteridium – R. stachei (Stur) Purkyňová. В то же время, как того требует МКБН [2009, ст. 7.3 и 10.5], заменяющее название должно быть типифицировано типом более старого названия. И при этом нужно следовать тому автору, который впервые обозначил тип заменяемого названия. Иными словами, типовым видом должен оставаться выбранный Г.Н. Эндрюсом R. trichomanoides (как принято мной) или *R. furcata* Ч.Б. Рида (см. выше).

Судя по известным мне публикациям, *Rhodeopteridium* так и не был действительно обнародован. Поэтому в настоящей работе я пытаюсь соблюсти требования МКБН, чтобы валидность этого распространенного в литературе названия хотя бы в этом не вызывала нареканий со стороны ревнителей кодекса. Итак, название *Rhodeopteridium* W.Zimmermann вводится вместо *Rhodea* Presl ex Sternberg [1838, c. 109]. Типовым видом рода принимается *Rhodeopteridium trachomanoides* (Ad.Brongniart) comb. nov. (базионим: *Sphenopteris trichomanoides* Ad.Brongniart [1829, с. 182, табл. 48, фиг. 3]). В предложенном понимании *Rhodeopteridium* может быть законсервирован.

Представители рода известны только из каменноугольных отложений. Их обычно сближают с лагеностомовыми, поскольку вайи типа *Rhodeopteridium* обнаружены в органической связи с осями анатомической сохранности *Heterangium* [Jennings, 1976]. С ними же связывают мужские фруктификации типа *Telangium* Benson.

Видовой состав. Ниже приведен список раннекаменноугольных видов, которые наряду с типовым включаются в обсуждаемый род. Поскольку *Rhodeopteridium* не был до сих пор валидизирован, все предлагавшиеся ранее комбинации с этим родовым названием оказались действительно необнародованными [МКБН, 2009, ст. 43.1]. Они валидизируются в настоящей работе, при этом по возможности сохранены авторы комбинаций:

*Rhodeopteridium alleghanense* (Read) comb. nov. (базионим: *Rhodea alleghanensis* Read [1955, с. 18, 19, табл. 16, фиг. 4]);

*Rhodeopteridium alloiopteroides* Purkyňová [1970, с. 180, табл. 19, фиг. 7, 7а];

*Rhodeopteridium aphlebiotum* Van Amerom, Flajs et Hunger [1983–1984, с. 30, 31, табл. 2, фиг. 5–8, табл. 6, фиг. 5, рис. 8, G, H];

*Rhodeopteridium bellum* (L.Savizkaja) comb. nov. (базионим: *Rhodea bella* L.Savizkaya [Савицкая, 1970, с. 119, 120, табл. 3, фиг. 13, 14, табл. 4, фиг. 1]);

*Rhodeopteridium bertrandii* Purkyňová [1970, с. 181, 182, табл. 20, фиг. 6–7а, табл. 21, фиг. 7, 7а];

*Rhodeopteridium blacksburgensie* (Read) comb. nov. (базионим: *Rhodea blacksburgensis* Read [1955, с. 22, табл. 3, фиг. 1, 2]);

*Rhodeopteridium capillaceum* Purkyňová [1970, с. 181, табл. 20, фиг. 5, 5а];

Rhodeopteridium chinghaiense (Sze) Wu [1979, c.

140] (базионим: Sphenopteris (Rhodea) chinghaiensis Sze [Sze, 1960, с. 3, табл. 1, фиг. 1a, 2b]);

*Rhodeopteridium chunanense* Wu [Zhao et al., 1986, c. 22, 23, 48, табл. 9, фиг. 1, 2, табл. 11, фиг. 2, 3];

Rhodeopteridium conradii (Stockmans et Willière) Purkyňová [1970, с. 178] (базионим: Rhodea conradi

Stockmans et Willière [1953, с. 246, 247, табл. 6, фиг. 5, 5а]); *Rhodeopteridium cornetii* (Renier) comb. nov. (базионим: *Sphenopteris corneti* Renier [1907, с. М 185, табл. 17, фиг. 2]);

Rhodeopteridium corsinii (Stockmans et Willière) Purkyňová [1970, с. 179] (базионим: *Rhodea corsini* Stockmans et Willière [1953, с. 245, 246, табл. 11, фиг. 4, 4a]);

*Rhodeopteridium feistmantelii* (Kidston) comb. nov. (базионим: *Rhodea feistmanteli* Kidston [1923c, c. 235, табл. 62, фиг. 8]);

*Rhodeopteridium fengxianense* Wu et Deng [1983, с. 187, 191, табл. 1, фиг. 5, 6];

Rhodeopteridium filiferum (Stur) W.Remy et R.Remy [1977, с. 40] (базионим: Rhodea filifera Stur [1875, с. 34, табл. 8, фиг. 1]);

*Rhodeopteridium flabellatum* (Ad.Brongniart) Purkyňová [1970, с. 178] (базионим: *Cyclopteris flabellata* Ad.Brongniart [1830, с. 218, табл. 61, фиг. 4–6]);

*Rhodeopteridium fluitans* (Daber) comb. nov. (базионим: *Rhodea fluitans* Daber [1959, с. 28, табл. 3, фиг. 3, табл. 11, фиг. 5, табл. 16, фиг. 5, рис. 20]);

*Rhodeopteridium galopinii* (Stockmans et Willière) comb. nov. (базионим: *Rhodea galopini* Stockmans et Willière [1953, с. 243, табл. 4, фиг. 4, 4a]);

*Rhodeopteridium giganteum* (Stur) comb. nov. (базионим: *Rhodea gigantea* Stur [1875, с. 35, 36, табл. 11, фиг. 2]);

*Rhodeopteridium goeppertii* (Ettingshausen) O.Orlova et S.Snigirevsky [Орлова, Снигиревский, 2004, с. 105, 106] (базионим: *Trichomanites goepperti* Ettingshausen [1865, с. 101, рис. 10, 11]);

*Rhodeopteridium gothanianum* (Stockmans et Willière) W.Remy et R.Remy [1977, с. 42] (базионим: *Rhodea gothaniana* Stockmans et Willière [1953, с. 253, 254, табл. 4, фиг. 2, 2а]);

Rhodeopteridium hochstetteri (Stur) W.Remy et R.Remy [1977, с. 40] (базионим: Rhodea hochstetteri Stur [1875, с. 34, 35, табл. 8, фиг. 2]); *Rhodeopteridium hsianghsiangense* (Sze) Zhang, Zhao et Wu [1980, c. 222, 223] (базионим: *Rhodea hsianghsiangensis* Sze [Sze, 1951, c. 301, табл. 1, фиг. 1–4]);

*Rhodeopteridium knoppianum* (Patteisky) comb. nov. (базионим: *Rhodea knoppiana* Patteisky [1929, с. 119, табл. 10, фиг. 6]);

*Rhodeopteridium leptofoliatum* Van Amerom, Flajs et Hunger [1983–1984, с. 31, табл. 4, фиг. 2, 3, 6–8, табл. 5, фиг. 1–4, 7, 8, табл. 6, фиг. 3, 4, табл. 8, фиг. 6, 7, 10, 11, рис. 8А, D, E, 9А, B, E, G, H, 10];

Rhodeopteridium lianpingense Zhao et Wu [1982, с. 18, 19, табл. 10, фиг. 7–10];

*Rhodeopteridium lipoldii* (Stur) Wu et Deng [1983, с. 186] (базионим: *Todea lipoldi* Stur [1875, с. 71, 72, табл. 11, фиг. 8]);

*Rhodeopteridium lontzenense* (Stockmans et Willière) Purkyňová [1970, с. 179] (базионим: *Rhodea lontzenensis* Stockmans et Willière [1953, с. 252, 253, табл. 4, фиг. 1, 1а]);

*Rhodeopteridium machanekii* (Ettingshausen) W.Remy et R.Remy [1977, с. 40] (базионим: *Trichomanites machaneki* Ettingshausen [1865, с. 25, рис. 12]);

*Rhodeopteridium millefolium* (Stockmans et Willière) comb. nov. (базионим: *Rhodea millefolium* Stockmans et Willière [1953, с. 248, табл. 13, фиг. 3–3b]);

*Rhodeopteridium moravicum* (Éttingshausen) Purkyňová [1970, с. 177] (базионим: *Trichomanites moravicus* Ettingshausen [1865, с. 24, табл. 6, фиг. 4, рис. 9]);

*Rhodeopteridium multibifidum* Wu [Zhao et al., 1986, c. 20, 21, 47, табл. 10, фиг. 1–3, табл. 11, фиг. 1];

*Rhodeopteridium nematophyllum* (Daber) Zhao, Wu et Chen [1986, c. 22] (базионим: *Rhodea nematophylla* Daber [1959, с. 27, табл. 11, фиг. 8, рис. 19]);

*Rhodeopteridium paraspārsum* (Sze) Żhang et al. [1993, с. 17, 18] (базионим: *Rhodea parasparsa* Sze [1960, с. 4, табл. 1, фиг. 1b, 2a, 3, 4]);

*Rhodeopteridium paskoviense* Purkyňová [1970, с. 180, табл. 19, фиг. 8, 8а];

*Rhodeopteridium pilosum* (Daber) comb. nov. (базионим: *Rhodea pilosa* Daber [1959, с. 28, 29, табл. 15, фиг. 5]);

*Rhodeopteridium piniforme* Purkyňová [1970, с. 180, 181, табл. 20, фиг. 1–4а];

*Rhodeopteridium plumosum* (Daber) W.Remy et R.Remy [1977, с. 40] (базионим: *Rhodea plumosa* Daber [1959, с. 28, табл. 16, фиг. 4]);

*Rhodeopteridium quxianense* Wu [Zhao et al., 1986, с. 23, 48, табл. 9, фиг. 3, 4];

*Rhodeopteridium sparsum* (Kidston) W.Remy et R.Remy [1977, с. 40] (базионим: *Rhodea sparsa* Kidston

[1923с, с. 237, табл. 56, фиг. 3, 3а, табл. 59, фиг. 5, 6]); *Rhodeopteridium stachei* (Stur) Purkyňová [1970, с.

176] (базионим: *Rhodea stachei* Stur [1877, с. 177 (283), 178 (284) (табл. 16, фиг. 7]);

*Rhodeopteridium sublipoldii* (Stockmans et Willière) Wu et Deng [1983, c. 186] (базионим: *Rhodea sublipoldi* Stockmans et Willière [1953, c. 244, табл. 55, фиг. 4, 4a]);

*Rhodeopteridium subpetiolatum* (H.Potonié) Pšenička et Schultka [2009, с. 254, 255] (базионим: *Rhacopteris subpetiolata* H.Potonié [1890, с. 26, рис. на с. 27]);

*Rhodeopteridium tenue* (Gothan) Kotasowa [1968, с. 52] (базионим: *Rhodea tenuis* Gothan [1913, с. 15, табл. 2, фиг. 2, табл. 3]);

*Rhodeopteridium tionestanum* (Read) comb. nov. (базионим: *Rhodea tionestana* Read [1955, с. 18, табл. 18, фиг. 1]); *Rhodeopteridium vespertinum* (Read) comb. nov. (базионим: *Rhodea vespertina* Read [1955, с. 22, табл. 3, фиг. 3, 4, табл. 4, фиг. 1–4, табл. 16, фиг. 6]);

*Rhodeopteridium westermannii* (Stockmans et Willière) comb. nov. (базионим: *Rhodea westermanni* Stockmans et Willière [1953, с. 254, табл. 4, фиг. 3, 3a]);

*Rhodeopteridium yavorskyi* (Radczenko) S.Meyen [1982, с. 90] (базионим: *Rhodea yavorskyi* Radczenko [Радченко Г.П., 1960, с. 61–63, табл. 14, фиг. 3–7]);

*Rhodeopteridium yingdeense* Zhao et Ŵu [1982, c. 18, табл. 9, фиг. 4, табл. 10, фиг. 2–6].

#### *Rhodeopteridium* sp.

Табл. XIX, фиг. 7; рис. 11

**Описание.** Материал представлен отпечатком с противоотпечатком единственного фрагмента вайи (табл. XIX, фиг. 7; рис. 11). Вайя по меньшей мере, триждыперистая. Рахис предпредпоследнего порядка шириной ~2,2 мм, делится изотомически на 2 рахиса предпоследнего порядка шириной 0,9 мм.

Сохранилось только одно перо последнего порядка, которое располагается почти под прямым углом к рахису предпоследнего порядка. Рахис последнего порядка извилистый, шириной ~0,4 мм с отчетливым проводящим пучком шириной ~0,3 мм. На рахисе последнего порядка очередно располагаются перышки, число которых было не менее 5. Перышки имеют короткий черешок и дважды дихотомически делятся на узкие сегменты. Ширина сегмента последнего порядка 0,2–0,3 мм. В каждый сегмент входит единственная жилка шириной 0,1–0,15 мм.

На рахисе предпредпоследнего порядка обнаружены боковые выросты, которые могут быть интерпретированы как придаточные корни. Они имеют ширину у основания ~0,3 мм, а затем быстро сужаются. Их длина была не менее 1 мм. Всего видно 3 выроста с одной стороны рахиса, которые расположены на почти равном расстоянии друг от друга (~1 мм).

Скульптура рахисов неясна. *Местонахождение.* Рябиновка (сл. 2).

#### Род Sphenopteridium Schimper, 1874

*Sphenopteridium*: Schimper, 1874, с. 487; Gothan, 1913, с. 9; Bureau, 1914, с. 60, 273; Kidston, 1923b, с. 159, 160; Новик, 1952, с. 275, 276; Read, 1955, с. 27; Шведов и др., 1963, с. 44.

**Типовой вид** – Sphenopteridium dissectum (Göppert) Schimper; карбон Европы.

*Диагноз.* Вайя по крайней мере дваждыперистая. Черешок толстый, с многочисленными поперечными складками и продольными штрихами, дихотомирует под острым углом ниже или в пределах несущей перышки части вайи. Перья чередующиеся. Перышки отходят под острым



Рис. 11. *Rhodeopteridium* sp., экз. №4870/13-1; фрагмент вайи, справа видны придаточные корни; Рябиновка

углом, клиновидного или ромбического очертания, зубчатые или разделенные на сегменты, суживающиеся при основании в короткий черешок. Жилкование веерное. Жилки многочисленные, параллельные краям перышка, делящиеся изотомически; в каждый зубчик или лопасть входит одна или большее число жилок.

Замечания. Представители рода известны только в позднем девоне и карбоне. Установлено, что стерильными вайями типа Sphenopteridium обладали позднедевонские кладоксилеевые папоротники Polypetalophyton Geng [Hilton et al., 2003]. Другие находки обычно связывают с каламопитиевыми или лагеностомовыми голосеменными, основываясь на их совместном нахождении с соответствующими фруктификациями или осями анатомической сохранности [Мейен, 1987; Meyen, 1987; Taylor et al., 2009].

## *Sphenopteridium* sp. Табл. XX, фиг. 1; рис. 12

Описание. Материал представлен двумя отпечатками фрагментов перьев последнего порядка с остатками фитолеймы (табл. XX, фиг. 1; рис. 12). Рахис последнего порядка шириной ~0,8 мм, изгибающийся в местах отхождения чередующихся перышек. Каждый изгиб направлен в сторону, противоположную отхождению соответствующего перышка. Перышки ромбического очертания, длиной 5–8 мм и шириной 5–8 мм. В основании перышко сужено в короткий черешок,



Рис. 12. *Sphenopteridium* sp., отпечатки перьев последнего порядка; Путлино-3: *а* – экз. №4860/559-1; *б* – экз. №4860/553-4

а его пластинка разделена на две клиновидные лопасти, каждая из которых может быть разделена еще на две меньшие лопасти. У более крупных перышек может наблюдаться еще одна дихотомия лопастей. Часто лопасти третьего порядка едва намечены. Верхушки лопастей усеченные.

В основание перышка входит единственная жилка, которая делится дихотомически до 5 раз. Ветвление жилки повторяет дихотомию пластинки перышка. Лопасти третьего порядка, как правило, несут по две жилки.

Местонахождение. Путлино-3.

#### Род Sphenopteris (Ad.Brongniart, 1822) Sternberg, 1825

*Filicites (Sphenopteris)*: Brongniart, 1822, c. 233. *Sphaenopteris*: Sternberg, 1825, c. XV.

*Sphenopteris*: Brongniart, 1828a, с. 169, 170; 1828b, с. 50; Эйхвальд, 1854, с. 84; Eichwald, 1855, с. 78, 79; 1860, с. 78, 79; Weiss, 1869–1872, с. 46; Bureau, 1914, с. 316; Potonié H., 1921, с. 82, 83; Kidston, 1923a, с. 22,

23; Залесский, Чиркова, 1938, с. 5; Вахрамеев и др., 1963б, с. 610-612; Мейен, 1987, с. 197; Taylor et al., 2009, с. 680-682.

**Типовой вид** – Sphenopteris elegans (Ad.Brongniart) Sternberg; карбон Европы.

Диагноз. Дважды-, трижды-, четыреждыперистые вайи. Перышки суженные у основания, прикрепляются к рахису небольшим черешком, от округлого до субромбического и субтреугольного очертания, часто разделенные на округлые, заостренные или зубчатые лопасти. Жилкование обычно перистое: от средней жилки в каждую лопасть отходит боковая жилка, которая несколько раз делится дихотомически. У некоторых форм средняя жилка редуцирована, и жилкование напоминает веерное. Поверхность рахиса гладкая или с поперечноребристой, диктиоксилоновой (сетчатой) или спаргановой (продольноребристой) скульптурой, может нести многочисленные волоски или эмергенцы. Замечания. Род Sphenopteris был введен Ад.Броньяром [Brongniart, 1822] как подрод, или секция рода Filicites Schlotheim, к которому он относил листву ископаемых папоротников. Пять подродов, на которые Ад.Броньяр разделил Filicites, основывались на характере жилкования и форме перышек. При этом Ад.Броньяр отчетливо понимал, что эти группировки носят искусственный характер, поскольку его наблюдения над современными папоротниками показывали, что сходная листва может принадлежать самым разным их группам. Собственно, по этой причине он и не хотел поднимать эти секции до ранга рода. В качестве характерного вида секции он указал Filicites (Sphenopteris) elegans Ad.Brongniart.

Однако уже через 3 года К.М. фон Штернберг [Sternberg, 1825] в своей знаменитой «Флоре Древнего мира» рассматривал *Sphenopteris*<sup>2</sup> как отдельный род и включил в него большое число видов. А вскоре и сам Ад.Броньяр [Brongniart, 1828a, b] стал рассматривать все выделенные им внутри *Filicites* секции в качестве родов.

Уже к началу XX века к роду Sphenopteris было отнесено около 100 видов как из палеозойских, так и из мезозойских отложений различных регионов земного шара. После открытия в 1904 году птеридоспермов стало очевидным, что Sphenopteris включает листву не только настоящих, но и «семенных» папоротников. Поэтому, естественно, были предприняты попытки уточнить границы рода. В частности, Е.О. Новик [1952] предложила оставить в роде Sphenopteris только листву очевидных папоротников, для которых известны органы размножения. Этот подход явственно перекликался с первоначальным представлением Ад.Броньяра, ассоциировавшего сфеноптероидную листву с папоротниками.

Иной подход исповедовал Х.Ван Амером [Van Amerom, 1975], который предложил рассматривать этот род в двух аспектах: широком (sensu lata) и узком (sensu stricto) смыслах. К *Sphenopteris* sensu stricto он относил формы, близкие к типовому виду *Sphenopteris elegans*, который, вероятно, принадлежал лагеностомовым, поскольку с ним ассоциируют микроспорангиатные органы типа *Telangium*, семена типа *Lagenospermum* Stockmans et Willière и купулы типа *Calathiops* Göppert. В такой трактовке род *Sphenopteris* приобретает более «естественный» статус, объединяя листву таксономически близких эвтаксонов.

К Sphenopteris sensu lata было предложено относить сфеноптерисы, для которых невоз-

можно установить принадлежность к надродовым таксонам. В настоящей работе род *Sphenopteris* рассматривается именно в этом формальном смысле.

Сфеноптерисы нижнего карбона Подмосковного бассейна в значительной мере представлены фрагментами перьев, по которым нельзя получить полное представление об архитектуре всей вайи, изменчивости перышек в ее пределах, скульптуре рахисов. Поэтому описанные ниже остатки разделены на искусственные морфологические группы.

#### *Sphenopteris* **sp. 1** Табл. XX, фиг. 4, 5; рис. 13

Описание. Материал обладает явным морфологическим единством и происходит из одного местонахождения, что позволяет предполагать его принадлежность одному естественному виду. Он представлен отпечатками небольших фрагментов перьев с остатками углистой фитолеймы.

Перья последнего порядка в некоторых случаях сохранились почти полностью (табл. ХХ, фиг. 4, 5; рис. 13, a-6). Они достигают в длину 7– 9 мм и имеют субтреугольные очертания. Их ширина в нижней части ~6 мм. Рахис последнего порядка имеет ширину 0,7–0,9 мм и покрыт более или менее различимыми точечными рубчиками от волосков. При этом рубчики на отпечатках, как правило, располагаются в 2 ряда (рис. 13, a, 6). В средней части рахиса отчетливо различим отпечаток проводящего пучка шириной ~0,2 мм; от него в каждое перышко отходит одна жилка. Перо последнего порядка несет 4 боковых и 1 терминальное перышко.

Боковые перышки субтреугольного очертания, прикрепляются к рахису под небольшим углом коротким, относительно широким черешком (шириной 0,6–1,5 мм). Их расположение очередное, расстояние между соседними перышками с одной стороны рахиса 1–2 мм. Перышки длиной 1,7–3 мм и шириной 1,5–3,3 мм, рассечены на 2–4 округлого очертания лопасти. Глубина рассечения у разных экземпляров различна. Размер перышек и число лопастей уменьшаются к верхушке пера последнего порядка.

Терминальное перышко субромбического очертания, длиной 2,3–3,5 мм, шириной 3–3,8 мм и рассечено на 3–4 округлые лопасти.

Средняя жилка в перышках слабо выражена. От нее отходят дихотомически ветвящиеся жилки, при этом в каждую лопасть входят 1–2 жилки.

Перья последнего порядка располагаются на рахисе предпоследнего порядка очередно, под

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> К.М. Штернберг писал название этого рода как *Sphaenopteris*.


**Рис. 13.** *Sphenopteris* sp. 1; Путлино-3: *а* –отпечаток пера последнего порядка, экз. №4860/559-3; *б* – то же, экз. №4860/511-1; *в* – то же, экз. №4860/559-2; *г* – фрагмент по меньшей мере триждыперистой вайи, экз. №4860/411-2; *д* – фрагмент пера предпоследнего порядка, экз. №4860/501-2



Рис. 14. Sphenopteris sp. 2, экз. №4865/681-1; отпечаток пера предпоследнего порядка; Путлино-3

прямым или острым углом, на расстоянии 2–3,5 мм друг от друга (рис. 13, *д*). Рахис шириной ~1 мм, продольно исчерчен и несет дуговидные рубчики от волосков.

В одном случае сохранился фрагмент рахиса, который нес перья предпоследнего порядка (рис. 13, *г*), что свидетельствует о том, что вайи описываемых растений были по меньшей мере триждыперистые. Ширина этого рахиса ~2 мм, он слабо продольно исчерчен и несет едва заметные редкие округлые рубчики, вероятно, от волосков.

Местонахождение. Путлино-3.

#### Sphenopteris sp. 2

Табл. ХХ, фиг. 6; рис. 14

**Описание.** Материал представлен единственным отпечатком с остатками фитолеймы частично сохранившегося пера предпоследнего порядка (табл. ХХ, фиг. 6; рис. 14). Весь остаток достигает длины 31 мм. Рахис предпоследнего порядка гладкий, уплощенный, шириной >1,5 мм. В его центральной части проходит проводящий пучок шириной ~0,5 мм, постепенно сужающийся к верхушке пера. Такие уплощенные рахисы называют окрыленными [Мейен, 1987; Меуеп, 1987]. Сходное строение имеют рахисы последнего порядка.

Рахисы последнего порядка располагаются очередно, на расстоянии 3–5 мм друг от друга. Их ширина у основания >1 мм, ширина проводящего пучка ~0,25 мм.

Перышки сохранились только вблизи оснований некоторых перьев последнего порядка. Перышки расположены очередно, на расстоянии не более 0,5 мм друг от друга. Они округлотреугольные, длиной 2,5-4 мм и шириной 2,5-3,5 мм, глубоко рассечены на 3 округло-треугольные лопасти. Средняя лопасть перышка, как правило, значительно крупнее двух других лопастей. Каждая лопасть может быть неглубоко рассечена на более мелкие лопасти. Размер перышек уменьшается к верхушке пера предпоследнего порядка. Перышки прикрепляются к рахису коротким широким черешком. Его ширина ~1 мм. Жилкование частично сохранилось только на одном перышке: можно различить среднюю жилку, от которой, вероятно, в каждую лопасть отходила одна жилка, далее дихотомирующая.

*Сравнение.* Описанный остаток близок к перьям *Sphenopteris* sp. 1, отличаясь от них глад-ким окрыленным рахисом и тем, что у перышек средняя лопасть заметно крупнее двух других.

Замечания. Возможно, уплощенность рахисов свидетельствует о тенденции к филлодизации. На этом основании высказывалось предположение о принадлежности описанного пера рас-



Рис. 15. *Sphenopteris* sp. 3, экз. №4860/367-2; отпечаток пера предпоследнего порядка; Путлино-3

тениям с уплощенными рахисами Grandeurites lyginopteroides из того же местонахождения [Мосейчик, 2011].

Местонахождение. Путлино-3.

#### Sphenopteris sp. 3

Табл. ХХ, фиг. 2; рис. 15

Sphenopteris sp.: Мосейчик, 2011, с. 58, 59, табл. 7, фиг. 4.

Описание. К этому виду отнесен единственный отпечаток фрагмента пера предпоследнего порядка с остатками углистой фитолеймы (табл. XX, фиг. 2; рис. 15).

Рахис предпоследнего порядка практически не сохранился, но видно, что от него под острым углом очередно отходят перья последнего порядка, достигающие в длину ~5,5 мм. Расстояние между соседними перьями последнего порядка 1,5–2 мм. Рахис последнего порядка шириной ~0,5 мм, несет точечные рубчики от волосков, которые на отпечатке расположены в два ряда.

Перо последнего порядка несет только 3 перышка субромбического очертания. Боковые перышки шириной ~2 мм, длиной ~2 мм, прикрепляются к рахису очередно под острым углом посредством небольшого черешка длиной до 0,3 мм и шириной до 0,4 мм. Перышки рассечены на 3 клиновидные или субромбические лопасти.

Терминальное перышко значительно крупнее боковых, достигает в длину 4 мм, в ширину 3 мм и глубоко рассечено на клиновидные или субромбические лопасти.

Жилкование не сохранилось.

*Сравнение.* От перьев *Sphenopteris* sp. 1 и *Sphenopteris* sp. 2, обнаруженных в том же местанохождении, описанный остаток отличается прежде всего угловатыми очертаниями своих перышек.

Местонахождение. Путлино-3.

Sphenopteris sp. 4

Табл. XXI, фиг. 1-3

*Sphenopteris* sp.: Мосейчик, 2011, с. 59, табл. 4, фиг. 1–3.

Описание. Изученный материал получен в результате окисления угля в концентрированной азотной кислоте с последующим удалением продуктов окисления водным раствором аммиака. Представлен кутикулами дисперсных папоротниковидных перышек с заключенными между ними остатками проводящих пучков (табл. XXI, фиг. 1–3). Перышки достигали в длину ~2,5 мм, в ширину ~2,5 мм и были неглубоко рассечены на 2-3 округлые лопасти. Отчетливой средней жилки нет. Проводящий пучок дихотомически ветвится 3-4 раза, в каждую лопасть входят 2-4 жилки, слепо в ней заканчиваясь. Эпидермис был сложен удлиненными четырехугольными клетками длиной 50-150 мкм и шириной ~10 мкм. Устьица не обнаружены.

*Местонахождение.* Малиновецкий карьер (слой угля A<sub>1</sub>).

#### Sphenopteris sp. 5 Рис. 16

**Описание.** Материал представлен отпечатком и противоотпечатком фрагмента пера последнего порядка (рис. 16), которое в длину превышало 15 мм. Ширина рахиса ~0,5 мм. От него почти под прямым углом отходят перышки полукруглого очертания. Всего насчитывается 7 перышек. Они расположены очередно, на расстоянии ~2 мм друг от друга и прикреплены к рахису черешком шириной ~0,5 мм и длиной 0,5–1 мм. В нижней части пера перышки крупнее, разделены на 3 округлые лопасти, достигают в длину 3 мм и в ширину 3 мм. В терминальной части пера перышки мельче (длиной 1,5–2 мм и шириной 2,5–3 мм) и неглубоко разделены на 2 неравные лопасти (нижняя лопасть мельче). Край перышек волнис-



Рис. 16. *Sphenopteris* sp. 5, экз. №П<sub>2</sub>-1/39-3А; отпечаток пера последнего порядка; Тула





Рис. 17. Sphenopteris sp. 6, экз. №II<sub>2</sub>-1/39-4А; отпечаток пера последнего порядка; Тула

тый. В перышках намечается средняя жилка, которая лучше выражена в нижних трехлопастных перышках; от нее отходят боковые жилки, которые дихотомируют 1–2 раза.

Местонахождение. Тула (сл. 2).

# Sphenopteris sp. 6

Табл. ХХ, фиг. 3; рис. 17

Описание. Единственный отпечаток фрагмента пера последнего порядка (табл. ХХ, фиг. 3; рис. 17). Рахис шириной ~0,5 мм, в его средней части различим проводящий пучок шириной ~0,2 мм. Рахис изгибается в местах отхождения чередующихся перышек, при этом каждый изгиб направлен в сторону, противоположную отхождению соответствующего перышка. Сохранились только 2 перышка. Они овального очертания, длиной ~4 мм и шириной ~2,5 мм, неглубоко рассечены на 6-7 округлых лопастей. У перышек хорошо выделяется черешок длиной 0,5-1 мм и шириной 0,5 мм. Отчетливо выражена средняя жилка, от которой в каждую лопасть отходит боковая жилка, которая далее дихотомирует 1-2 раза. В каждой лопасти насчитываются 2-4 жилки.

На поверхности рахиса различимы точечные рубчики от волосков, которые концентрируются вдоль проводящего пучка. Аналогичные рубчики наблюдаются вдоль средней жилки перышка.

Местонахождение. Тула (сл. 2).

#### VI. Материалы к ревизии других таксонов

#### Archaeopteris Dawson

М.Д. Залесский [Zalessky, 1944] на материале из отложений песчано-глинистой толщи северозападного крыла Подмосковного бассейна, обнажающихся на берегах р. Мда (правого притока р. Мста), описал новый вид Archaeopteris mdaensis Zalessky. Изученные им остатки были представлены двумя отпечатками терминальных частей перьев последнего порядка шириной ~15 мм. По наблюдениям М.Д. Залесского, на рахисе на небольших черешках очередно были расположены пятилопастные перышки ромбического очертания с веерным жилкованием. Сохранился ли этот материал или погиб во время штурма Берлина вместе с другими коллекциями М.Д. Залесского, неизвестно.

Вероятно, именно эти находки, сделанные Н.Н. Форшем у д. Филипково<sup>3</sup>, упоминаются

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> М.Д. Залесский [Zalessky, 1944] указал иное, очевидно ошибочное, местонахождение этих остатков – у д. Потафьево. Вообще, для публикаций Залесского «берлинского периода» характерно обилие фактических ошибок (см. также том I, глава 6, раздел IV).

М.Э. Янишевским в объяснительной записке к «Геологической карте южной части Ленинградской области» [1937]. На основании присутствия остатков Archaeopteris М.Д. Залесский предполагал турнейский возраст вмещающих отложений, то есть части песчано-глинистой толщи (свиты), что и нашло отражение в отчете М.Э. Янишевского.

В то же время, поскольку материал фрагментарный и строение целой вайи неизвестно, описанные М.Д. Залесским остатки нельзя с уверенностью относить к упомянутому роду, и соответственно в этом качестве они не могут свидетельствовать о возрасте песчано-глинистой толщи. Перья такого типа могут относиться и к другим родам, например к Archaeopteridium Kidston, который известен в отложениях визейского и серпуховского ярусов Европы. Кроме того, М.Э. Янишевский весьма неопределенно указывает положение находок в разрезе. Упомянутая им в качестве вмещающих отложений песчано-глинистая свита объединяла в его время весь комплекс терригенных пород между отложениями верхнего девона и известняками верхнего визе.

# *Adiantites* Göppert, *Rhodeopteridium* W.Zimmermann, *Sphenopteridium* Schimper и *Sphenopteris* Sternberg

О.А. Орлова и С.М. Снигиревский [2001, 2003, 2004; Орлова, 2001] описали немногочисленные фрагментарные остатки папоротниковидной листвы из верхневизейских отложений, обнажающихся на правом и левом берегах р. Мста в районе д. Путлино и Порога Витца в окрестностях г. Боровичи на северо-западном крыле бассейна. Они отнесли их к 11 видам: Adiantites antiquus (Ettingshausen) Stur, A. machanekii Stur, Rhodeopteridium hochstetteri, R. goepperti, R. tenue, Sphenopteridium pachyrrachis (Göppert) H.Potonié, S. jurinae O.Orlova et S.Snigirevsky, S. bifidum (Lindley et Hutton) Benson, S. gaebleri Gothan, Sphenopteris distans Sternberg и S. foliolata Stur.

Кроме того, среди растительных остатков из тульских отложений местонахождения Бычки на южном крыле бассейна, О.А. Орлова [2001, 2003] определила *Sphenopteris dicksonioides* (Göppert) Weiss, *S. stangeri* (Stur) Gothan и *Rhodeopteridium* sp.

Материал, на котором основаны эти определения, сильно фрагментирован и не позволяет судить об архитектуре вайи, границах морфологической изменчивости перышек и скульптуре рахиса. Поэтому отнесение большей части этих остатков к более полно сохранившимся хорошо известным европейским видам не имеет под собой достаточных оснований. Чтобы избежать сомнительных стратиграфических и биогеографических выводов, описанные в вышеупомянутых публикациях фрагменты ваий в настоящей и других работах автора учтены как Adiantites spp., Rhodeopteridium spp., Sphenopteridium spp. и Sphenopteris spp.

\* \* \*

В томе I настоящей монографии среди растительных остатков, обнаруженных в бобриковских отложениях оврага Зеркальный и тульской свите Новопокровского карьера на южном крыле Подмосковного бассейна, указан *Rhodeopteridium* sp. Пересмотр этого материала показал, что за остатки ваий ошибочно приняты фрагменты растений неизвестного систематического положения.

## Cardiopteridium Nathorst

М.Д. Залесский [Zalessky, 1948] описал в качестве нового вида *Cardiopteridium dobrovii* Zalessky остатки дисперсных округлых перышек с веерным жилкованием, которые были найдены С.А. Добровым в тульских отложениях местонахождения Бычки на южном крыле бассейна. В предварительных определениях эти остатки фигурируют как *Cyclopteris dobrovi* (nomen nudum) [Добров, Константинович, 1936]. За пределами типового местонахождения остатки вида неизвестны.

По сообщению О.А. Орловой [2003, с. 47], просмотревшей типовой материал *С. dobrovi*, описанные М.Д. Залесским перышки якобы «сидячие на коротких черешках» и располагаются «на тонком, прямом рахисе». При этом на иллюстрациях, приводимых ею, рахис отсутствует.

Поскольку циклоптероидные перышки известны не только у *Cardiopteridium*, но также часто присутствуют в основании ваий многих «невроптерид» [Laveine, 1997], обсуждаемый вид правильнее относить к роду для дисперсных перышек *Cyclopteris* Ad.Brongniart, как и делал первоначально М.Д. Залесский.

# **Pecopteris** Ad.Brongniart

Европейский вид *Pecopteris mantelli* Ad.Brongniart упоминается Э.И. Эйхвальдом [1854; Eichwald, 1855, 1860] как характерный для «горного известняка» Новгородской губернии. В то же время Э.И. Эйхвальд не приводит изображения этого растения, а ограничивается кратким его описанием. Он указывает, что растение несло перышки с единственной центральной жилкой и перпендикулярно отходящими от нее боковыми жилками; при этом перышки срастались между собой у основания. Позднее, несмотря на массовые сборы, вайи с подобным строением в раннекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна не были найдены.

По мнению некоторых авторов (см. [Новик, 1952]), обсуждаемый вид является младшим синонимом *Alethopteris decurrens* (Artis) Zeiller. Последний указывался О.П. Фисуненко [1991; Средний карбон..., 2001] без описания и изображения из азовской серии южного крыла Подмосковного бассейна, возраст которой оценивается как позднебашкирский. Поэтому вполне возможно, что описанное Э.И. Эйхвальдом растение происходило из отложений среднекаменноугольного возраста. Однако до сих пор континентальные отложения среднего карбона на северо-западном крыле бассейна неизвестны.

### Psaronius Cotta

В качестве нового вида Psaronius angulatus Eichwald Э.И. Эйхвальд [1854; Eichwald, 1855, 1860] описал крупный минерализованный ствол диаметром ~17 см, происходящий из «горного известняка» окрестностей г. Боровичи Новгородской губернии. Первоначально он относил этот вид к роду Tubicaulis Cotta [Eichwald, 1840; Эйхвальд, 1841], но позднее перенес в род *Psaronius* [Эйхвальд, 1854; Eichwald, 1855, 1860]. Оба рода объединяют петрифицированные стволы древовидных папоротников. Однако изображение, приведенное Э.И. Эйхвальдом в его «Палеонтологии России», заставляет сомневаться в такой интерпретации. Для стволов древовидных папоротников рода *Psaronius* характерно концентрическое расположение сосудистых пучков, тогда как у обсуждаемого экземпляра предполагаемые знаменитым русским палеонтологом «сосудистые пучки» расположены весьма хаотично. Вероятно, он принял за элементы проводящей системы минеральные образования иной природы,

особенно если учесть то обстоятельство, что он не пользовался микроскопом. Хотя рисунок в работе Э.И. Эйхвальда сделан весьма схематично, на нем ясно различается полость в центральной части ствола, вокруг которой в виде треугольника расположены «ленточные сосудистые пучки». Эту часть ствола можно интерпретировать как несколько сдавленный проводящий цилиндр с полостью на месте сердцевины, тогда как «звездчатые скопления» «сосудистых пучков» в остальной части оси напоминают следы аппендиксов. Скорее всего, данный остаток представлял собой фрагмент ризофора Stigmaria ficoides (Sternberg) Ad.Brongniart, петрифицированные остатки которых действительно часто находят в тихвинской свите в окрестностях Боровичей (ср. том І, табл. XI–XIII).

# *Telangiopsis* Eggert et T.Taylor

О.А. Орлова и ее коллеги [2002; Orlova, 2002] обнаружили в верхнемстинско-путлинских отложениях, обнажающихся на правом берегу р. Мста, в районе д. Путлино, мужские фруктификации лагеностомового типа, которые позднее были описаны как новый вид *Telangiopsis nonnae* O.Orlova et Zavialova [Orlova et al., 2009]. Mateриал представлен отпечатками микроспорокладов. Согласно описанию, это пучки 3-6 удлиненных овальных спорангиев, сросшихся основаниями. Синангии располагаются на моноподиально ветвящихся необлиственных осях. В диагноз вида авторы включили описание предпыльцы типа Geminospora parvibasilaria (Naumova) Byvsheva, которую они, однако, извлекли не из самих спорангиев, а из окружающей их породы, обработанной по сепарационной методике В.П. Гричука. Таким образом, предположение о принадлежности указанных микроспорангиев и миоспор одному растению оказывается лишенным доказательности.

# Заключительные замечания

#### I. О географическом распространении и палеоэкологии членистостебельных, папоротников и голосеменных раннего карбона Подмосковного бассейна

Флористическая неоднородность территории Подмосковного бассейна в раннем карбоне, позволившая выделить на его территории два палеофлористических округа – Западно- и Южно-Московский – первоначально установлена, главным образом, на основе распространения плауновидных (см. том I, глава 3, раздел IV и глава 4, раздел II). Теперь она подтверждается данными по членистостебельным, папоротникам и голосеменным. Из 18 установленных родов этих групп общими для всего бассейна являются только Archaeocalamites, Adiantites, Rhodeopteridium и Sphenopteris. Таксономически различался и состав однотипных растительных сообществ (табл. 2).

Членистостебельные, по всей вероятности, формировали гидрофильную растительность, произраставшую у самого берега пресноводных водоемов и водотоков. Захоронения часто приурочены к осадкам прирусловой поймы. Судя по размерам и таксономическому составу остатков в захоронениях, эта растительность состояла из одного-двух видов невысоких растений с диаметром оси не более 3 см и внешне напоминала современные заросли тростника. Это были водные и полуводные формы.

В географическом плане известные в настоящее время единичные находки членистостебельных на южном крыле бассейна относятся к Archaeocalamites. На северо-западном крыле они более разнообразны и принадлежат Archaeocalamites и предполагаемому ансамбльвиду Mesocalamites rhombicus-Archaeocalamitina weissii.

Об экологии папоротников подмосковного раннего карбона известно очень мало. Единственная находка слегка окатанного аллохтонного

фрагмента оси (стволика) *Caulopteris yasnopolyanensis* известна из предположительно русловых песчаников тульской свиты южного крыла бассейна.

Как на северо-западном, так и на южном крыле бассейна известны редкие аллохтонные захоронения мелкодисперсных остатков папоротниковидной листвы неясного систематического положения типа Adiantites, Rhodeopteridium, Sphenopteridium, Sphenopteris и Cardiopteridium. По крайней мере, часть из них, по всей видимости, принадлежала растениям мезофильных сообществ поймы.

Достоверные остатки растений голосеменного типа на южном крыле представлены только осями Ushakovia fluvialis. Судя по характеру и размерности остатков, это были небольшие деревья со стволами диаметром до 6 см и многочисленными придаточными корнями. Почвенный профиль, содержащий остатки корней U. fluvialis и неизвестных травянистых растений, описан в главе 3 тома I (с. 71, 72). Судя по его характеру и расположению корней, U. fluvialis росли в нарушаемых местообитаниях речной поймы, а придаточные корни выполняли опорную функцию. Несли ли корни этих растений также дыхательную функцию, неизвестно.

На северо-западном крыле Подмосковного бассейна голосеменные представлены значительно большим числом таксонов с разнообразной экологической приуроченностью. Так, ансамбльвид *Grandeurites lyginopteroides-Sphenopteris-Simplotheca* sp. YVM-1-*Schulzospora campyloptera-Rynchogonium* sp. YVM-1-*Dadoxylon* sp. YVM-1 включал достаточно крупные древовидные растения со стволами диаметром >6 см, которые входили в состав растительности торфяных болот на берегах пресноводных водоемов и доминировали на терминальных стадиях болотной сукцессии.

Фрагменты осей или листвы птеридоспермов Dictyastrum pentagonum-Sphenopteris составляют

## Таблица 2

# Основные типы растительности на разных этапах развития визейской флоры Подмосковного бассейна

	Южное крыло		Северо-западное крыло
Этап	Тип растительности и его характерные виды	Этап	Тип растительности и его характерные виды
Алексинско-венёвский	Прибрежно-морские заросли древесных плауновидных Sublepidodendron ex gr. robertii, Stigmaria ficoides, Stigmaria stellata Растительность пресноводных болот верхового типа Mstikhinia duranteae, Stigmaria ficoides, Sublepidodendron cf. shvetzovii-Stigmaria stellata	Алексинско-венёвский	Растительность пресноводных торфяных болот Ogneuporia seleznevae-Flemingites russiensis- Lycospora-Lagenicula brevispinosa-Stigmaria stellata, Novgorodendron conophorum, Grandeurites lyginopteroides-Sphenopteris- Simplotheca sp. YVM-1-Schulzospora campyloptera- Rynchogonium sp. YVM-1-Dadoxylon sp. YVM-1 Растительность пойменных минеральных болот Wittbergia zalesskii, Lepidodendron sp., Dictyastrum pentagonum-Sphenopteris Заросли водных или полуводных макрофитов Archaeocalamites spp., Mesocalamites rhombicus-Archaeocalamitina weissii Мезофильная растительность речных долин Adiantites spp., Rhodeopteridium spp., Sphenopteridium spp., Sphenopteris spp. Прибрежно-морские заросли древесных плауновидных Stigmaria ficoides, Stigmaria stellata
Позднетульский	Пойменные сообщества древесных голосеменных (?)с опорными корнями и неизвестных травянистыхрастенийUshakovia fluvialisДревесная растительность плауновидных пойменныхминеральных болотSublepidophloios sulphureus-Lepidostrobus ignatievii,Sublepidodendron shvetzovii-Flemingites russiensis-Lycospora-Lagenicula brevispinosa-Stigmaria stellata,Lepidophloios sp.Заросли водных или полуводных макрофитовArchaeocalamites sp.Мезофильная растительность речных долинCaulopteris yasnopolyanensis, Cardiopteridium (?)dobrovii, Rhodeopteridium sp., Adiantites sp.,Sphenopteris sp.Прибрежно-морские заросли древесных плауновидныхStigmaria ficoides	ксинский	Растительность пресноводных торфяных болот Mstikhinia duranteae, Ogneuporia seleznevae-Flemingites russiensis- Lycospora-Lagenicula brevispinosa-Stigmaria stellata, Grandeurites lyginopteroides-Sphenopteris- Simplotheca sp. YVM-1-Schulzospora campyloptera- Rynchogonium sp. YVM-1-Dadoxylon sp. YVM-1
Раннетульский	Растительность пойменных торфяных болот         Eskdalia olivieri-Bodeostrobus bennholdii-Cystosporites         giganteus-Tulastrobus pusillus-Lycospora         Растительность пойменных минеральных болот         Lepidodendron veltheimioides-Lepidocarpon eichwaldii- Cystosporites giganteus-Crassilagenicula simplex,         Lepidodendron spetsbergense-Stigmaria ficoides,         Sublepidophloios suvoroviensis, Lepidophloios sp.         Мезофильная растительность речных долин         Adiantites sp.	Доалек	
Бобриковский	Растительность пойменных торфяных болотEskdalia olivieri-Bodeostrobus bennholdii-Cystosporitesgiganteus-Tulastrobus pusillus-Lycospora,Gryzlovia meyenii,Lepidodendron spetsbergense-Stigmaria ficoidesМезофильная растительность речных долинCardiopteridium cf. pygmaeum, Adiantites sp.		

значительную часть остатков в аллохтонных фитоориктоценозах аллювиального генезиса. Вероятно, эти формы наряду с древовидными плауновидными входили в состав сообществ минеральных пойменных болот.

Существуют различные реконструкции жизненной формы растений типа Lyginopteris и *Dictyastrum*. Согласно классической точке зрения [Scott D.H., 1923; Stewart, Rothwell, 1993], эти птеридоспермы были лазящими растениями лианами. В случае с *D. pentagonum* об этом могут свидетельствовать значительная длина (>1,5 м) при относительно небольшом диаметре (1-3 см) их осей и обилие на поверхности последних волосков, которые, возможно, помогали растению удерживаться на опоре. В качестве последней могли служить стволы древовидных лепидофитов, фрагменты которых, достигающие в диаметре свыше 14 см (табл. XXIII, фиг. 1, 2), обнаружены в осадках предполагаемой дельты в местонахождении Путлино-3 вместе с остатками D. pentagonum. В то же время оси этих голосеменных формируют, как правило, монодоминантные скопления (табл. IV, фиг. 1) и не найдены ни в контакте, ни даже в непосредственной близости к стволам лепидофитов.

Согласно другим представлениям [Bertram, 1989], Lyginopteris и Dictyastrum были кустарниками с развитыми придаточными корнями. Высказывалось даже предположение, что они были стелющимися [Krings, Schultka, 2000]. Однако у D. pentagonum придаточные корни, которые могли бы нести опорную функцию, не обнаружены. Таким образом, вопрос о жизненной форме D. pentagonum остается открытым.

#### II. Глобальные макрофлористические зоны раннего карбона и их аналоги в Подмосковном бассейне

В стратиграфической последовательности раннекаменноугольных флор земного шара выделяются две глобальные макрофлористические зоны *Lepidodendropsis* (верхний турне – нижний визе) и *Lyginopteris* (верхний визе – серпухов) [Мосейчик, 2010; Игнатьев, Мосейчик, 2013].

Для зоны Lepidodendropsis характерно преобладание мелкоподушечных тонкоствольных плауновидных (Lepidodendropsis, Sublepidodendron, Eskdalia), растений с папоротниковидной листвой типа Triphyllopteris, Fryopsis, Sphenopteris, Adiantites, Rhacopteris, членистостебельных с нечередующимися проводящими пучками в узлах осей (Archaeocalamites).

Зона *Lyginopteris* характеризуется развитием крупноподушечных древесных плауновидных

(Lepidodendron, Sigillaria), членистостебельных, которые могли нести как чередующиеся, так и нечередующиеся проводящие пучки в узлах осей (Mesocalamites), растений с папоротниковидной листвой типа Lyginopteris s. l., Neuropteris, Pecopteris, Angaropteridium, Nothorhacopteris, а также увеличением относительного числа голосеменных в комплексах. Для Еврамерийского царства было характерно преобладание лагеностомовых и тригонокарповых птеридоспермов.

На южном крыле Подмосковного бассейна (в Южно-Московском палеофлористическом округе) аналогами этих зон являются соответственно местные зоны Gryzlovia meyenii и Sublepidodendron shvetzovii (см. том I, с. 98–100). Состав их зональных комплексов показан в табл. 3.

На северо-западном крыле флора зоны Lepidodendropsis неизвестна, а растительные остатки, описанные из верхнетихвинско-понеретских отложений, принадлежат зоне Lyginopteris. На это указывает обилие в комплексах лагеностомовых и близких к ним растений (Dictyastrum pentagonum, Telangiopsis nonnae, Grandeurites lyginopteroides, Simplotheca sp. YVM-1, Rynchogonium sp. YVM-1, Boroviczia karpinskii, Sphenopteris spp.), а также членистостебельных Mesocalamites rhombicus.

Поскольку аналоги зоны Lyginopteris на северо-западном крыле представлены эндемичными формами, я предлагаю выделить на этой территории местную зону Grandeurites lyginopteroides. В хронологическом отношении она отвечает тому этапу эволюции растительного покрова Земли, который отражен в глобальной зоне Lyginopteris. В пространственном отношении ее границы определяются границами Западно-Московского палеофлористического округа.

Нижняя и верхняя границы зоны могут быть лишь намечены. Поскольку первые представители зонального комплекса появляются в угольном пласте A<sub>2</sub>, расположенном в нижней части «углисто-глинисто-бокситового комплекса» тихвинской свиты, подошва этого литологического комплекса принимается за нижнюю границу зоны. Это согласуется с данными Е.К. Вандерфлит [1968; Саломон, Вандерфлит, 1966], которая показала, что вблизи этого стратиграфического уровня происходят существенные изменения в составе палиноспектров (см. том I, с. 100).

Верхняя граница зоны *lyginopteroides* условно проводится по кровле известняка *с* понеретской свиты серпуховского яруса, который является верхним пределом распространения «стигмариевых» известняков [Геккер, 1980].

Нижняя (верхнетихвинская) часть зоны представлена в Малиновецком и Окладнёвском (сл.

#### Таблица 3

Do orrest o orrest o orrest				Π	6
Распространение	ископаемых растении	в визеиских	отпожениях	полмосковного	оассеина
1 wenpoerpanerine		D Diigenienum	0 1010/110/111	110 Augusto Augusto 1 o	000000000000000000000000000000000000000

			Визейский			Ярус	
Lepidodendrop	sis		Ly		Глобальная макрофлористичеся зона	кая	
Бобриковская	Туль	ская	Алексинская	Михайловская	Венёвская	Свита	
Gryzlovia meye	eni		Sublep	idodendron shvetz	zovi	Макрофлористическая зона	
		Известняк А,				Cardiopteridium cf. pygmaeum Gryzlovia meyenii Bodeostrobus bemholdii Tulastrobus pusillus Eskdalia olivieri Lepidodendron spetsbergense cf. Lepidodendron moskovense Lepidodendron veltheimioides Lepidocarpon eichwaldii Sublepidophloios suvoroviensis Lepidophloios sp. Adiantites spp. Sphenopteris spp. Sublepidodendron shvetzovii Flemingites russiensis Sublepidophloios sulphureus Lepidostrobus ignatievii Caulopteris yasnopolyanensis Cardiopteridium (?) dobrovii Ushakovia fluvialis Archaeocalamites spp. Rhodeopteridium spp. Stigmaria stellata Mstikhinia duranteae Sublepidodendron cf. shvetzovii Lepidostrobus spp. Sublepidodendron ex gr. robertii Stigmaria ficoides	Южное крыло
Бобриковская	Тихви	нская	Мстинская	Путлинская	Егольская	Свита	
			Grande	eurites lyginopterc	vides	Макрофлористическая зона	
		Yroits A <sub>2</sub>	Известняк а2			Mstikhinia duranteae Simplotheca sp. Ogneuporia seleznevae Flemingites russiensis Stigmaria stellata Rynchogonium sp. Dadoxylon spp. Grandeurites lyginopteroides Sphenopteris spp. Mesocalamites rhombicus Novgorodendron conophorum Archaeocalamites spp. Archaeocalamites spp. Archaeocalamites spp. Archaeocalamites spp. Boroviczia karpinskii Dictyastrum pentagonum Telangiopsis nonnae Sphenopteridium spp. Adiantites spp.	Северо-западное крыло

4–7) карьерах, в местонахождении Бобровик; средняя (мстинско-путлинская) часть изучена в Окладнёвском карьере (сл. 8–19) и в обнажениях по берегам р. Мста от Порога Витца до д. Путлино; «стигмариевые» известняки верхней (егольско-понеретской) части зоны, обнажающиеся по рр. Тутока и Тагажма (Вологодская обл.), описаны только в работе Р.Ф. Геккера [1980].

В качестве стратотипа зоны *lyginopteroides* предлагается разрез правого берега р. Мста от г. Боровичи до д. Ёгла, подробно изученный и обладающий хорошей палеоботанической и палео-

фаунистической характеристикой [Геккер, 1938; Поршняков С.Н., Поршняков Г.С., 1982; Аристов и др., 1999; Савицкий и др., 2006; Savitsky et al., 2005].

В комплексе зоны преобладают остатки Ogneuporia seleznevae, Mesocalamites rhombicus, Grandeurites lyginopteroides, Dictyastrum pentagonum, Sphenopteris spp. Для отложений средней и верхней частей зоны (мстинскойпонеретской свит) характерны остатки так называемой «стигмариевой» растительности – известняки с ризофорами Stigmaria spp. Полностью состав зонального комплекса показан в табл. 3.

# Приложения

# 1. Конспект ископаемой флоры раннего карбона Подмосковного бассейна

Отдел Bryophyta. Моховидные

Сателлитный род Mstikhinia Mosseichik, Ignatov et Ignatiev, 2007 Mstikhinia duranteae Mosseichik, Ignatov et Ignatiev, 2007

#### Отдел Pteridophyta. Птеридофиты

Класс Lycopodiopsida (Lycopsida). Плауновидные Порядок Isoetales. Изоетовые Семейство Lepidocarpaceae. Лепидокарповые Род Lepidodendron Sternberg, 1820 Lepidodendron veltheimioides Mosseichik, 2009 Lepidodendron spetsbergense Nathorst, 1894, emend. Mosseichik, 2009 Lepidodendron moskovense Zalessky, 1944 Lepidodendron sp. Род Sublepidodendron Hirmer, 1927, emend. Mosseichik, 2009 Sublepidodendron shvetzovii (Mosseichik, 2003), Mosseichik, 2009 Sublepidodendron ex gr. robertii (Nathorst) Chaloner Род Lepidophloios Sternberg, 1825 *Lepidophloios* sp. Род Sublepidophloios Sterzel, 1907, emend. Chaloner, 1967 Sublepidophloios sulphureus Mosseichik, 2003 Sublepidophloios suvoroviensis Mosseichik, 2009 Род Ogneuporia Mosseichik, 2004 Ogneuporia seleznevae Mosseichik, 2004 Род Lepidostrobus Ad.Brongniart, 1828, sensu Meyen, 1987 Lepidostrobus ignatievii Mosseichik, 2003 *Lepidostrobus* sp. 1 Lepidostrobus sp. 2 Род Flemingites Carruthers, 1865, emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983 Flemingites russiensis Mosseichik, 2003 Род Lepidocarpon D.H. Scott, 1901 Lepidocarpon eichwaldii Mosseichik, 2009 Сателлитный род Stigmaria Ad.Brongniart, 1822 Stigmaria ficoides (Sternberg, 1820) Ad.Brongniart, 1822 Stigmaria stellata Eichwald, 1840 Сателлитные роды порядка Isoetales Род Wittbergia Mosseichik, 2003 Wittbergia zalesskii Mosseichik, 2003 Род Gryzlovia Mosseichik, 2003

Grvzlovia mevenii Mosseichik, 2003

Род Eskdalia Kidston, 1903, emend. Mosseichik, 2002

Eskdalia olivieri (Eichwald, 1854) Mosseichik, 2002

Род Bodeostrobus Mosseichik, 2002

Bodeostrobus bennholdii (Bode, 1929) Mosseichik, 2002

- Род Tulastrobus Mosseichik, 2002
  - Tulastrobus pusillus Mosseichik, 2002

## Lycopsida dubia

Род Novgorodendron Gordenko, O.Orlova et S.Snigirevsky, 2006 Novgorodendron conophorum Gordenko, O.Orlova et S.Snigirevsky, 2006

### Класс Equisetopsida (Articulatae). Членистостебельные (хвощовые)

Род Sphenophyllum Ad.Brongniart, 1828 Sphenophyllum cf. tenerrimum Ettingshausen ex Helmhacker, 1874

#### Подкласс Equisetidae. Хвощовые

Род Archaeocalamites Stur, 1875

Archaeocalamites ex gr. radiatus (Ad.Brongniart, 1828) Stur, 1875

Archaeocalamites (?) sp.

Род Mesocalamites Hirmer, 1927

Mesocalamites rhombicus Mosseichik, sp. nov.

Род Archaeocalamitina Mosseichik, gen. nov.

Archaeocalamitina weissii Mosseichik, sp. nov.

# Класс Polypodiopsida (Pteropsida, Filicopsida). Папоротники

Род Caulopteris Lindley et Hutton, 1832

Caulopteris yasnopolyanensis Mosseichik, sp. nov.

#### Отдел Pinophyta (Gymnospermae). Голосеменные

#### Класс Cycadopsida. Цикадопсиды

### Порядок Lagenostomales. Лагеностомовые

Род Dictyastrum Jennings, 1987, emend. nov.

Dictyastrum pentagonum Mosseichik, sp. nov.

Род *Telangiopsis* Eggert et T.Taylor, 1971

Telangiopsis nonnae O.Orlova et Zavialova, 2009

#### Сателлитные роды порядка Lagenostomales

Род Grandeurites Mosseichik, 2011

Grandeurites lyginopteroides Mosseichik, 2011

Род Simplotheca R.Remy et W.Remy, 1955

*Simplotheca* sp. YVM-1

Род *Rhynchogonium* Heer, 1876, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004 *Rynchogonium* sp. YVM-1

Род Boroviczia Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004 Boroviczia karpinskii Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

#### Сателлитные роды отдела Pinophyta

Род Ushakovia Mosseichik, gen. nov.

Ushakovia fluvialis Mosseichik, sp. nov.

Род Dadoxylon Endlicher, 1847

Dadoxylon sp. YVM-1

*Dadoxylon* sp.

#### Папоротниковидная листва incertae sedis

Род *Adiantites* Göppert, 1836, emend. Kidston, 1923 *Adiantites* sp. Род *Cardiopteridium* Nathorst, 1914

Cardiopteridium (?) dobrovii Zalessky, 1948

Род *Rhodeopteridium* W.Zimmermann, 1959

Rhodeopteridium sp.

Род Sphenopteridium Schimper, 1874

Sphenopteridium sp.

Род Sphenopteris (Ad.Brongniart, 1822) Sternberg, 1825

- Sphenopteris sp. 1
- Sphenopteris sp. 2
- Sphenopteris sp. 3
- Sphenopteris sp. 4
- Sphenopteris sp. 5
- Sphenopteris sp. 6

# 2. Ансамбль-таксоны флоры раннего карбона Подмосковного бассейна

### Отдел Pteridophyta. Птеридофиты Класс Lycopodiopsida. Плауновидные Порядок Isoetales. Изоетовые Семейство Lepidocarpaceae. Лепидокарповые

Lepidodendron veltheimioides-Lepidocarpon eichwaldii-Cystosporites giganteus-Crassilagenicula simplex

Lepidodendron spetsbergense-Stigmaria ficoides

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

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

Sublepidophloios sulphureus-Lepidostrobus ignatievii

#### Сателлитные роды порядка Isoetales

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

#### Класс Equisetopsida (Articulatae). Членистостебельные (хвощовые) Подкласс Equisetidae. Хвощовые

Mesocalamites rhombicus-Archaeocalamitina weissii

### Отдел Pinophyta (Gymnospermae). Голосеменные Класс Cycadopsida. Цикадопсиды Порядок Lagenostomales. Лагеностомовые

Dictyastrum pentagonum-Sphenopteris

#### Сателлитные роды порядка Lagenostomales

Grandeurites lyginopteroides-Sphenopteris-Simplotheca sp. YVM-1-Schulzospora campyloptera-Rynchogonium sp. YVM-1-Dadoxylon sp. YVM-1

		Lepidocarpon eichwaldii	Crassilagenicula simplex	Stigmaria ficoides	Flemingites russiensis	Lagenicula brevispinosa	Stigmaria stellata	Lepidostrobus ignatievii	Bodeostrobus bennholdii	Tulastrobus pusillus	Archaeocalamitina weissii	Sphenopteris	Simplotheca sp. YVM-1	Rynchogonium sp. YVM-1	Dadoxylon sp. YVM-1
		ф	сп	d	Ф	сп	d	ф	ф	ф	0	Б	ф	СМ	Ħ
Lepidodendron veltheimioides	0	А, Э													
Cystosporites giganteus	сп	OC	OC						OC						
Crassilagenicula simplex	сп	OC													
Lepidodendron spetsbergense	0			А, Э											
Sublepidodendron shvetzovii	0				А		Э								
Lycospora	сп				OC	OC				OC					
Lagenicula brevispinosa	сп				OC										
Ogneuporia seleznevae	0				А	А	А								
Sublepidophloios sulphureus	0							А							
Eskdalia olivieri	0								А, М	А					
Tulastrobus pusillus	ф								А, М						
Mesocalamites rhombicus	0										A, M				
Dictyastrum pentagonum	0											А, Э, М			
Grandeurites lyginopteroides	ч											А, Э, М	А	А	
Simplotheca sp. YVM-1	ф											А		А	
Schulzospora campyloptera	сп												OC		
Rynchogonium sp. YVM-1	СМ											А	А		А

# 3. Критерии установления ансамбль-таксонов флоры раннего карбонаПодмосковного бассейна

*Примечание:* А – ассоциация; М – маркеры; ОС – органическая связь; Э – экстраполяция; д – древесины; о – оси; р – ризофоры; см – семена; сп – споры, предпыльца; ф – фруктификации; ч – черешки; л – листья.

карьер

Мстихинский карьер

»

Местонахождение	Ярус	Свита	Слой	Таксономический состав ископаемых растений
Оклалнёвский	Турнейский (?)	Коегошинская (?)	1	Stigmaria sp.
карьер	Визейский	Тихвинская	2.3.5	Stigmaria ficoides
·· <b>I</b> · <b>I</b>			$7(A_1)$	Stigmaria stellata, S. ficoides, Dadoxylon
			, (1-1)	sp. YVM-1, Rynchogonium sp. YVM-1
		Мстинская	9	Dadoxylon sp.
			13	Stigmaria ficoides
		Путлинская	14	Stigmaria stellata, S. ficoides
		J	15	Stigmaria ficoides
Малиновецкий	»	Тихвинская	A <sub>2</sub>	Stigmaria ficoides. S. cf. stellata. Rvn-
карьер			2	chogonium sp. YVM-1
			A <sub>1</sub>	Mstikhinia duranteae. Ogneuporia se-
			1	leznevae, Flemingites russiensis, Stigmaria
				stellata, Simplotheca sp. YVM-1, Ryn-
				chogonium sp. YVM-1, Grandeurites ly-
				ginopteroides, Sphenopteris sp. 4
*Река Каменка, в 3	»	Мстинская	Слой угля	Novgorodendron conophorum
км к северо-востоку			между из-	
от г. Боровичи [Гор-			вестняками	
денко и др., 2006]			<i>а</i> <sub>3</sub> и <i>а</i> <sub>4</sub>	
Карьер Устье-	»	Тихвинская	8	<i>Stigmaria</i> sp.
Брынкино		Мстинская	12	Stigmaria ficoides
Бобровик	»	Тихвинская	2	Stigmaria stellata, S. ficoides
Шиботово	»	»		Stigmaria ficoides
Порог Витца	»	Мстинская –	5	Archaeocalamites ex gr. radiatus, Wittber-
(*Порог Витца №1		путлинская		gia zalesskii, Boroviczia karpinskii, Sphe-
[Орлова, 2001; Ор-				nopteridium sp., Adiantites sp.
лова, Снигиревский,				
2001, 2003])				
Путлино-1	»	Мстинская	4	Mesocalamites rhombicus, Dadoxylon sp.
Путлино-2	»	»	3	Оси голосеменных или прогимноспермов
<b>H</b> 2		24		insertae sedis
Путлино-3	»	Мстинская –		Sphenophyllum cf. tenerrimum, Archaeo-
		путлинская		calamites ex gr. radiatus, A. (?) sp., Meso-
				calamiles rhomolicus, Archaeocalamilina
				weissil, Ogneuporiu seleznevue, Fieminglies
				nassiensis, sugmaria jicolaes, Diciyasirum
				Rynchogonium sp VVM-1 Dadorylon sp
				Sphenopteris sp. 1 S sp. 2 S sp. 3 Sphe-
				nopteridium sp.
*Порог Витца №2	»	»		Archaeocalamites sp., Lepidodendron sp.,
[Орлова, 2001; Ор-				Wittbergia zalesskii, Telangiopsis nonnae,
лова, Снигиревский,				Sphenopteris spp., Sphenopteridium spp.,
2001, 2003, 2004;				Adiantites spp., Rhodeopteridium spp.
Орлова и др., 2002;				
Orlova, 2002; Орло-				
ва, Рассказова, 2005;				
Orlova et al., 2009]				
Бычки	»	Тульская	1	Archaeocalamites sp., Sublepidodendron
				shvetzovii, Flemingites russiensis, Stigmaria
				sp., Cardiopteridium (?) dobrovii, Spheno-
<del></del>				pteris spp., Rhodeopteridium sp.
Полотнянозаводский	»	Алексинская	1	Stigmaria sp.

# 4. Находки ископаемых растений в нижнем карбоне Подмосковного бассейна

4

4,6

10

Stigmaria ficoides

Stigmaria ficoides

Mstikhinia duranteae, Stigmaria ficoides

Михайловская

Михайловская

Алексинская

Карьер Бронцы	Визейский	Михайловская	7	Stigmaria ficoides
			9	Stigmaria stellata, S. ficoides
Суворов-1	»	Бобриковская	1	Stigmaria ficoides
1		1	2	Eskdalia olivieri
		Тульская	4	Lepidodendron veltheimioides. Lepidocar-
		1	.	non eichwaldii. Stigmaria ficoides
Суворов-2	»	Бобриковская	$\frac{1}{1}$	Stiomaria ficoides
Cysopos 2		Doopment	4	Gryzlovia sp. Stigmaria ficoides
		Тупьская	8	Lenidodendron sp. Eskdalia olivieri.
		1 Jubonan		Sublenidonhloios suvoroviensis Lenido-
				phloios sp Stigmaria ficoides
Карьер Кураково	»		1	Lenidodendron spetsbergense
Новогуровский		Алексинская	1_3	Stiomaria sp
ranten	"	Михайдовская	4_10	Stigmaria sp.
карьср		Венёрская	16_21	Fabdalia sp. Sublanidodandron ex gr
		Деневскал	10-21	Eskuulu sp., subiepluouenui on ex gi.
IIIavra		Бобриковская	1	
Шахта	<i>»</i>	боориковская		Eskdalia olivieri, Stigmaria ficoides
«Пикулинская»	<u> </u>		<u> </u>	
Коптево	»	Тульская		Lepidodendron ct. spetsbergense, Sublepi-
				dodendron shvetzovii, Subiepiaopnioios
-	<u> </u>		<u>↓</u>	sulphureus
Тула	»	»	2	Sublepidodendron shvetzovii, Adiantites sp.,
				Sphenopteris sp. 5, S. sp. 6
	<u> </u>		3	Stigmaria stellata
Ясная Поляна	»	»		Sublepidophloios sulphureus, Stigmaria
				ficoides, Caulopteris yasnopolyanensis
Шат	»	Бобриковская	3	Eskdalia olivieri
Грызловский карьер	»	»	1	Eskdalia olivieri, Bodeostrobus bennholdii,
				Tulastrobus pusillus, Gryzlovia meyenii,
				Lepidodendron spetsbergense, Stigmaria
				ficoides
		Тульская	10	Stigmaria ficoides
Степановский	»	»	3	Stigmaria ficoides
карьер			4	Sublepidodendron shvetzovii, Lepidophloios
				sp.
Новопокровский	»	»	7	Eskdalia olivieri, Stigmaria ficoides
карьер			10	Eskdalia olivieri, Lepidodendron
				veltheimioides,
				cf. L. moskovense, Stigmaria ficoides, Adi-
				antites sp.
Ушаковский карьер	»	»	7	Sublepidophloios sulphureus, Lepidostrobus
				ignatievii, Ushakovia fluvialis
Кимовский карьер,	»	»	5	Stigmaria ficoides
уч. №1				
Кимовский карьер,	»	Бобриковская	1	Eskdalia olivieri, Bodeostrobus bennholdii,
уч. №2		_		Tulastrobus pusillus, Stigmaria ficoides
Овраг Зеркальный	»	»	3	Eskdalia olivieri, cf. Lepidodendron mosko-
				wange Candienteridium of mamagum Adi
				vense, Caralopierialum CI. pygmaeum, Aui-
				antites sp.
Рябиновка		Михайловская (?)	2	<i>antites sp.</i> <i>Mstikhinia duranteae, Sublepidodendron</i> cf.
Рябиновка	»	Михайловская (?)	2	<i>Autites</i> sp. <i>Mstikhinia duranteae, Sublepidodendron</i> cf. <i>shvetzovii, Lepidostrobus</i> sp. 1, <i>L</i> . sp. 2,
Рябиновка	»	Михайловская (?)	2	<ul> <li>Wense, Curatopiertatum Ci. pygmaeum, Aut- antites sp.</li> <li>Mstikhinia duranteae, Sublepidodendron cf. shvetzovii, Lepidostrobus sp. 1, L. sp. 2, Stiemaria ficoides, S. stellata, Rhodeo-</li> </ul>

*Примечания*. Наименования местонахождений (кроме отмеченных \*) и номера слоев соответствуют описанию, приведенному в томе I (с. 38–63).

По сравнению с помещенными в томе I списками сведенные выше определения растительных остатков уточнены. Уточнения касаются прежде всего таксономического положения и интервалов стратиграфического распространения членистостебельных, папоротников, голосеменных и близких к ним растений. Учтены также новые материалы по моховидным и плауновидным. Так, на северо-западном крыле бассейна, в линзе угля A<sub>1</sub> тихвинской свиты Малиновецкого карьера обнаружены остатки близких к моховидным растений *Mstikhinia duranteae* Mosseichik, Ignatov et Ignatiev (табл. XXI, фиг. 4–9; табл. XXII, фиг. 1–4), ранее известные только в михайловских отложениях южного крыла [Mosseichik et al., 2007].

В бобриковской свите Зеркального оврага и нижней части тульской свиты Новопокровского карьера найдены отпечатки плохо сохранившихся осей мелкоподушечных плауновидных с лепидодендроидным филлотаксисом (табл. XXII, фиг. 5–8). Эти оси напоминают остатки, описанные из тех же районов М.Д. Залесским [Zalessky, 1944] как *Lepidodendron moskovense* Zalessky (подробнее об этом таксоне и его распространении см. том I, с. 147).

Установлено, что виды стробилов плауновидных *Lepidostrobus putlinensis* Mosseichik и *Flemingites russiensis* Mosseichik являются таксономическими синонимами [Мосейчик, 2012].

Скорректированы представления о возрасте ископаемых растений из местонахождений Порог Витца и Рябиновка.

Флороносные породы, залегающие выше известняка *a*<sub>2</sub> в местонахождении Порог Витца и рассматривавшиеся ранее как принадлежащие мстинской свите (см. том I, с. 41, 42), могут иметь и более молодой возраст. Вероятно, они относятся к той же пачке терригенных отложений, что и высыпки песчаников и глин в местонахождении Путлино-3. Значительная мощность этой пачки и ее необычный для верхневизейской толщи северозападного крыла состав позволили предположить, что она представляет собой осадки дельты палеореки [Поршняков С.Н., Поршняков Г.С., 1982]. Это предположение подтверждается присутствием в пачке наряду с остатками наземных растений скелетов морских организмов: червей *Spirorbis* и кораллов. Так как обсуждаемые флороносные отложения заключены между известняком *a*<sub>2</sub> средней части мстинской свиты и известняком *a*<sub>6</sub> в кровле путлинской, возраст флористических остатков из местонахождений Порог Витца и Путлино-3 оценивается как верхнемстинско-путлинский. По всей вероятности, к этой же пачке относятся местонахождения растительных остатков, сделанные О.А. Орловой и С.М. Снигиревским [2001, 2003, 2004; Орлова, 2001; Орлова и др., 2002; Орлова, Рассказова, 2005; Orlova, 2002; Orlova et al., 2009] и обозначенные ими как «Порог Витца ме\_1» и «Порог Витца №2». При значительном временном интервале формирования осадков дельты отдельные захоронения растений в этой пачке могут быть разновозрастными.

Возраст пачки терригенных отложений с так называемым «кораблинским комплексом» ископаемых растений в местонахождении Рябиновка ранее (см. том I, с. 38, 63) рассматривался как серпуховскораннебашкирский, однако эти отложения оказались более древними. При объемной мацерации вмещающих «кораблинский комплекс» пород мною выделены кутикулы *Mstikhinia duranteae*, которые, как отмечено выше, на южном крыле известны в михайловской свите, а на северо-западном – в верхней части тихвинской свиты. Таким образом, «кораблинский комплекс» следует относить, по меньшей мере, к тульскому – михайловскому горизонтам верхнего визе. Это подтверждается и тем, что по систематическому составу макроостатков растений «кораблинский комплекс» близок к комплексам верхней части тульской свиты. Скорее всего, вмещающие обсуждаемый комплекс отложения относятся к михайловской свите, поскольку в разрезах карьеров Бронцы, Полотнянозаводский, Новогуровский и Мстихинский (см. том I, с. 44–52), в основании этой свиты присутствуют аналогичные породы континентального генезиса с остатками ризофоров плауновидных.

- Аристов В.А., Савицкий Ю.В., Федорова Е.В. Конодонты из отложений окраины поздневизейского эпиконтинентального бассейна (северо-запад Русской платформы) // Докл. АН. – 1999. – Т. 366. – №1. – С. 72–75.
- Вандерфлит Е.К. Палеопалинологическое обоснование стратиграфии нижнекаменноугольных отложений северо-западной части Подмосковной котловины // Палеопалинологический метод в стратиграфии. – Л.: ВСЕГЕИ, 1968. – С. 11–22.
- Василевская Н.Д., Вахрамеев В.А., Владимирович В.П., Дорофеев П.И., Кара-Мурза Э.Н., Лепёхина В.Г., Новик Е.О., Радченко Г.П., Седова М.А., Сребродольская Н.Н., Турутанова-Кетова А.И. Подкласс Leptofilices (Leptosporangiatae). Лептоспорангиатные папоротники // 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. 569–601.
- Вахрамеев В.А., Василевская Н.Д., Владимирович В.П., Кара-Мурза Э.Н., Новик Е.О. Подкласс Marattiidae. Мараттиевые // В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963а. – С. 563–569.
- Вахрамеев В.А., Нейбург М.Ф., Новик Е.О., Турутанова-Кетова А.И. Папоротникообразные ближе не установленного систематического положения // В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 19636. – С. 610–612.
- Геккер Р.Ф. Разрез «толщи переслаивания (а)» окской свиты нижнего карбона на р. Мсте // Мат-лы по региональной и прикладной геологии Ленобласти и Карельской АССР. Л.; М.: ГОНТИ НКТП СССР, 1938. С. 15–22. (Ленингр. геол. трест. Сб. №2).
- Геккер Р.Ф. Следы беспозвоночных и стигмарии в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 89 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 178).
- Геологическая карта южной части Ленинградской области / Б.П. Асаткин, В.П. Бархатова, Е.П. Брунс, Р.Ф. Геккер, Е.М. Люткевич, А.И. Мордвинов, В.Н. Рябинин, Н.Н. Соколов, Т.Н. Спижарский, В.М. Тимофеев, М.Э. Янишевский. Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1937. 100 с.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней Перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Горденко Н.В., Орлова О.А., Снигиревский С.М. Novgorodendron conophorum gen. et sp. nov. – новое плауновидное из нижнекаменноугольных отложений Московской синеклизы // Палеонтол. журн. – 2006. – №2. – С. 96–103.
- Добров С.А., Константинович А.Э. Общая геологическая карта европейской части СССР. Лист 44. Восточная половина. – М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. – 106 с. (Тр. Моск. геол. треста. Вып. 20).

- Залесский М.Д. Растительные остатки из нижнекаменноугольных отложений бассейна Мсты // Зап. Минерал. об-ва. Втор. сер. – 1905. – Ч. 42. – Вып. 1–2. – С. 315–342.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. – Л.; М.: ОНТИ НКТП, 1938. – 170 с. (Тр. ЦНИГРИ. Вып. 98).
- Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). – М., 1983. – 62 с. (Деп. в ВИНИТИ. №6126-83Деп).
- Игнатьев И.А., Мосейчик Ю.В. Макрофлористические зоны в стратиграфии континентальных флороносных толщ // Ю.Б. Гладенков, Н.В. Межеловский (ред.). Стратиграфия в начале XXI века – тенденции и новые идеи. – М.: Геокарт-ГЕОС, 2013. – С. 93–111.
- Кремп Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. – 411 с.
- *Криштофович А.Н.* Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- *Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XI международным ботаническим конгрессом. Сиэтл, август 1969 г. / Пер. с англ. – М.: Наука, 1974. – 270 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый XVII Международным ботаническим конгрессом. Вена, Австрия, июль 2005 г. / Пер. с англ. – М.; СПб.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. – 282 с.
- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).
- *Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справ. пособие. М.: Недра, 1987. 404 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990. – С. 76– 124.
- Мейен С.В. Систематика голосеменных и их филогения: ответ на комментарии Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – С. 105–120.
- *Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований. М.: ГЕОС, 2009. 108 с.
- Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна. Т. І. 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.* Кордаитоподобные остатки из нижнего карбона Восточно-Европейской платформы // Lethaea rossica. – 2011. – Т. 5. – С. 53–68.
- *Мосейчик Ю.В.* Стробилы *Flemingites* (Carruthers) Втаск-Напез еt Thomas в позднем визе Подмосковного бассейна // Lethaea rossica. – 2012. – Т. 6. – С. 23–31.

- Мосейчик Ю.В., Игнатьев И.А. Новые данные о Вогоviczia karpinskii Zalessky – семенах лагеностомовых позднего визе Подмосковного 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. 142– 156.
- Мосейчик Ю.В., Рябинкина Н.Н. К познанию визейской флоры Печорского Приуралья // Lethaea rossica. 2012. Т. 6. С. 1–22.
- *Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. II. Членистостебельные (Sphenopsida). – М.: Наука, 1964. – 140 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 3).
- Новик Е.О. Каменноугольная флора европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 468 с. (Палеонтология СССР. Нов. сер. Т. 1).
- Новик Е.О. Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения. Киев: Наукова думка, 1968. 234 с.
- *Орлова О.А.* Визейская флора Московской синеклизы. Дис. ... канд. геол.-минер. наук. – М., 2001. – 200 с.
- *Орлова О.А.* Визейские растения Калужской области // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 2003. – Т. 78. – Вып. 2. – С. 40–50.
- Орлова О.А., Рассказова Н.Б. Возраст местонахождения поздневизейских растений «Порог Витца №2» (д. Путлино, Новгородская область) по палинологическим данным // Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя. К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера. – М.: РАЕН, 2005. – С. 64–79.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М. О первых находках папоротниковидной листвы в верхневизейских отложениях северо-западного крыла Московской синеклизы // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Мат-лы симпоз., посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 157–159.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М. Поздневизейские лигиноптеридофиты (Lyginopteridophyta) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская область). 1. Каламопитиевые // 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.
- Орлова О.А., Юрина А.Л., Раскатова М.Г. Первая находка мужских фруктификаций рода Telangiopsis из верхневизейских отложений Новгородской области // Методические аспекты палинологии. Мат-лы X Всерос. палинол. конф. (14–18 октября 2002 г. Москва, Ин-т геологии и разработки горючих ископаемых). – М., 2002. – С. 181, 182.
- Поршняков С.Н., Поршняков Г.С. Геологические экскурсии в районе г. Боровичи (Рук. для экскурсоводов). – Л.: ЛГУ, 1982. – 99 с. (Рукопись).
- Радченко Г.П. Новый вид родеи Алтае-Саянской области // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 61–63.
- Радченко Г.П., Андреева Е.М., Владимирович В.П., Горелова С.Г., Новик Е.О., Лепёхина В.Г., Шилкина И.А., Яценко-Хмелевский А.А. Порядок 1. Cordaitales // А.Л. Тахтаджан, В.А. Вахрамеев, Г.П. Рад-

*ченко* (ред.). Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. – М.: Госгеолтехиздат, 1963а. – С. 147–168.

- Радченко Г.П., Новик Е.О., Ананьев А.Р., Любер А.А., Сенкевич М.А. Тип Arthropsida (Sphenopsida). Членистостебельные // В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 19636. – С. 473–525.
- Радченко М.И. Каменноугольная флора Юго-Восточного Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1967. – 72 с.
- Савицкая Л.И. О каменноугольной флоре Гиссарского и Кураминского хребтов // Биостратиграфия осадочных образований Узбекистана. Сб. №9. – Л.: Недра, 1970. – С. 110–129.
- Савицкий Ю.В., Коссовая О.Л., Евдокимова И.О., Вевель Я.А. Новые данные по биостратиграфии верхневизейских и серпуховских отложений северозападного крыла Московской синеклизы // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 7. Геология, география. 2006. Вып. 1. С. 94–101.
- Саломон А.П., Вандерфлит Е.К. К стратиграфии песчано-глинистой толщи нижнего карбона северозападной части Подмосковного угленосного бассейна // Мат-лы по геологии и полезным ископаемым Северо-Запада РСФСР. Вып. 5. – Л.: Недра, 1966. – С. 3–23.
- Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Т. 1: Стратиграфия / М.Х. Махлина, А.С. Алексеев, Н.В. Горева, Т.Н. Исакова, С.Н. Друцкой. М., 2001. 243 с.
- Филин В.Р. Отдел хвощевидные (Equisetophyta) // И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин (ред.). Жизнь растений. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. – М.: Просвещение, 1978. – С. 131– 146.
- Фисуненко О.П. Зональная фитостратиграфическая шкала нижнего и среднего карбона Донецкого бассейна // Геол. журн. – 1991. – № 3. – С. 55–64.
- Шведов Н.А., Новик Е.О., Радченко Г.П., Владимирович В.П., Любер А.А., Кара-Мурза Э.Н. Подкласс Pteridospermidae (Pteridospermae) // А.Л. Тахтаджан, В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко (ред.). Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. – М.: Госгеолтехиздат, 1963. – С. 29–96.
- Швецов М.С. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 58. Северо-западная четверть листа. М.; Л.: ГОНТИ НКТП, 1932. 184 с. (Тр. Всес. геол.-развед. объед. НКТП СССР. Вып. 83).
- Швецов М.С., Яблоков В.С., Иванова Е.А., Ульмер А.Э. Подмосковный каменноугольный бассейн. Путеводитель экскурсии XVII МГК. – М.: ГОНТИ, 1937. – 54 с.
- *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Кн. 1 и 2. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Эйхвальд Э.И. Об ископаемых остатках животных и растений, заключенных в древнем красном песчанике и горном известняке, весьма развитых в Новгородской губернии // Горн. журн. 1841. Ч. 1. Кн. 1. С. 27–53.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. І. Флора граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формации России. – СПб.: Типогр. Я.Йонсона, 1854. – 245 с.

- *Яценко-Хмелевский А.А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
- Andrews H.N. Index of generic names of fossil plants 1820–1950. – Washington: U.S. Government Printing Office, 1955. – 262 pp. (U.S. Geol. Survey Bull. 1013).
- *Andrews H.N.* Famille des Polypodiaceae // *Éd.Boureau* (ed.). Traité de paléobotanique. T. 4. Fasc. 1. Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1970. P. 360–378.
- Andrews H.N., Doubinger J. Tiges et petioles de Marattiaceae fossiles // Éd.Boureau (ed.). Traité de paléobotanique. T. 4. Fasc. 1. – Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1970. – P. 183–203.
- Balme B.E. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1995. – Vol. 87. – P. 81–323.
- Bertram U. Untersuchungen an Coal Balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berücksichtigung der Gattungen Heterangium, Lyginopteris und Microspermopteris // Palaeontographica. Abt. B. – 1989. – Bd 214. – S. 125–224.
- *Binney E.W.* On fossil wood found in calcareous nodules in the lower coal seams of Lancashire and Yorkshir // Proc. Manchester Lit. Philos. Soc. – 1866. – Vol. 5. – P. 61–64.
- Boureau Éd. Sphenophyta // Éd.Boureau (ed.). Traité de paléobotanique. T. 3. – Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1964. – P. 9–477.
- Brongniart Ad. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en general, et sur ceux des Terraines de sédiment supérieur en particulier // Mem. Mus. Hist. Nat. Paris. – 1822. – T. 8. – P. 203–348.
- Brongniart Ad. Histoire des végétaux fossils ou recherches botanique et géologique sur les végétaux renfermes dans les diverses couches du globe. T. 1. – Paris: G.Dufour et Ed.d'Ocagne. – P. 1–136, 1828a; p. 137– 208, 1829; p. 209–248, 1830.
- *Brongniart Ad.* Prodrome d'une histoire des vegetaux fossiles // Dictionaire Sci. Nat. 1828b. Vol. 57. P. 16–212.
- *Bureau M.E.* Bassin de la Basse Loire. Fasc. II. Description des flores fossiles. Texte. – Paris: Imprimerie Nationale, 1914. – 417 pp. (Études des Gîtes Minéraux de la France).
- Cleal C.J. Carboniferous and Permian biostratigraphy // C.J. Cleal (ed.). Plant fossils in geological investigation. The Palaeozoic. – N.Y. et al.: Ellis Horwood, 1991. – P. 182–215.
- Crookall R. The genus Lyginorachis Kidston // Proc. R. Soc. Edinb. 1932. Vol. 51. P. 27–34.
- Crookall R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain (Second section) // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontol. – 1955. – Vol. 4. – Pt. 1. – P. 1–84.
- Daber R. Die Mittel-Visé-Flora der Tiefbohrungen von Doberlug-Kirchhain // Geologie. – 1959. – J. 8. – Bh. 26. – S. 1–83.
- Daber R. Cardiopteridium pygmaeum Gothan 1949 // Geologie. – 1967. – J. 16. – H. 2. – S. 236–240.
- Decombeix A.-L., Meyer-Berthaud B., Galtier J. A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species // C. R. Palevol. – 2007. – Vol. 6. – P. 393–401.
- Decombeix A.-L., Meyer-Berthaud B., Rowe N.P., Galtier J. Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of Archaeopteris: new data from the middle

Tournaisian of Thuringia (Germany) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2005. – Vol. 137. – P. 69–82.

- *DiMichele W.A., Falcon-Lang H.J.* Calamitalean "pith casts" reconsidered // Rev. Palaeobot. Palynol. 2012. Vol. 173. P. 1–14.
- *Dunn M.T.* The Fayetteville Flora I: Upper Mississippian (middle Chesterian/lower Namurian A) plant assemblages of permineralized and compression remains from Arkansas, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2004. – Vol. 132. – P. 79–102.
- Dunn M.T., Rothwell G.W., Mapes G. Additional observations on Rhynchosperma quinni (Medullosaceae): a permineralized ovule from the Chesterian (Upper Mississippian) Fayetteville Formation of Arkansas // Amer. J. Bot. – 2002. – Vol. 89. – №11. – P. 1799– 1808.
- Dunn M.T., Rothwell G.W., Mapes G. On Paleozoic plants from marine strata: *Trivena arkansana* gen. et sp. nov., a lyginopterid from the Fayetteville Formation (middle Chesterian/Upper Mississippian) of Arkansas, USA // Amer. J. Bot. – 2003. – Vol. 90. – №8. – P. 1239–1252.
- *Eichwald E.I.* Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodischen Gouvernement // Bull. Sci. Acad. Imp. Scien. St.-Petersb. – 1840. – T. 7. – №6/7. – P. 78–91.
- *Eichwald E.I.* Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Vol. 1, pt. 1. Stuttgart: Librairie et imprimerie de E.Schweizerbart, 1855. XIX+268 pp.
- *Eichwald E.I.* Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Vol. 1, sect. 1. Stuttgart: Librairie et imprimerie de E.Schweizerbart, 1860. XIX+681 pp.
- *Endlicher S.L.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Pt 1–2. Wien: Friederich Beck, 1836. 160 pp.
- *Endlicher S.L.* Synopsis Coniferarum. St. Gallen: Apud Scheitlin & Zollikofer, 1847. IV+368 pp.
- *Ettingshausen C.* Die fossile Flora des märischschlesischen Dachschiefers // Denkschr. K. Akad. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Classe. – 1865. – Bd 25. – S. 77–116.
- *Galtier J., Meyer-Berthaud B.* The diversification of early arborescent seed ferns // J. Torrey Bot. Soc. 2006. Vol. 133. P. 7–19.
- *Galtier J., Scott A.C.* Diversification of early ferns // Proc. R. Soc. Edinb. – 1985. – Vol. 86B. – P. 289–301.
- Gensel P.G. On Neuropteris Brongniart and Cardiopteridium Nathorst from the Early Carboniferous Price Formation, southwestern Virginia, U.S.A // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1988. – Vol. 54. – P. 105–119.
- *Göppert H.R.* Systema filicum fossilium (Die fossilen Farnkräuter) // Nova Acta Leopoldina. 1836. Bd 17 (Suppl.). S. 1–486.
- Gothan W. Die Oberschlesische Steinkohlenflora. Teil I // Abh. Preussische geol. Landesanst. N. F. – 1913. – H. 75. – S. 1–278.
- Gothan W. Die Unterkarbon-Flora der Dobrilugker Tiefbohrungen // Abh. geol. Landesanst. N. F. – 1949. – H. 217. – S. 1–32.
- *Gourlie W*. Notice of the fossil plants in the Glasgow Geological Museum // Proc. Glasgow Philos. Soc. 1843. Vol. 1. P. 105–108.
- Grand'Eury M.F.C. Mémoire sur la flore Carbonifère du department de la Loire et du centre de la France // Mém. Acad. Sci. Inst. Natur. France. 1877. T. 24. №1. P. 1–624.

- Havlena V. Calamites pith-casts in the Anticlinal Seams Member of the Ostrava-Karviná coalfield in the Upper Silesian Basin (Namurian, zones E<sub>2</sub>c–G) // Časopis pro mineral. a geol. – 1979. – Roč. 24. – P. 226–236.
- Heer O. Beiträge zur Fossilen Flora Spitzbergens // Kongl. Svenska Vet. Acad. Handl. – 1876. – Vol. 14. – S. 1–141.
- *Hilton J., Geng B., Kenrick P.* A novel Late Devonian (Frasnian) woody cladoxylopsid from China // Intern. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 793–802.
- *Hirmer M.* Handbuch der Palaeobotanik. Bd 1: Thallophyta–Bryophyta–Pteridophyta. – Muenchen; Berlin: Verlag von R.Oldenbourg, 1927. – 708 S.
- Ignatiev I.A., Meyen S.V. Suchoviella gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // Rev. Paleobot. Palynol. – 1989. – Vol. 57. – P. 313–339.
- Jennings J.R. The morphology and relationships of *Rhodea, Telangium, Telangiopsis,* and *Heterangium //* Amer. J. Bot. – 1976. – Vol. 63. – №8. – P. 1119– 1133.
- Jennings J.R. Fossil plants from the Mauch Chunk Formation of Pennsylvania: morphology of Adiantites antiquus // J. Paleontol. – 1985. – Vol. 59. – №5. – P. 1146–1157.
- Jennings J.R. Seed fern (*Dictyastrum chestriensis* n. gen. and sp.) with a *Dictyoxylon*-type cortex from the Upper Mississippian of the Illinois Basin // J. Paleontol. – 1987. – Vol. 61. – №1. – P. 184–195.
- Jongmans W.J. Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas. Bd 1. Thallophytae, Equisetales, Sphenophyllales // Meded. Rijksopsporing von Delftstoffen. – 1911. – №3. – S. 1–482.
- Jongmans W.J. Filicales, Pteridospermae, Cycadales 1 // Fossilium Catalogus 2. Plantae 27. – Haag: Uitgeverij Dr. W.Junk, 1954. – P. 1–48.
- Jongmans W.J., Dijkstra S.J. Filicales, Pteridospermae, Cycadales 9 // Fossilium Catalogus 2. Plantae 36. – Haag: Uitgeverij Dr. W.Junk, 1959. – P. 601–750.
- Kidston R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontol. – 1923a. – Vol. 2. – Pt 1. – P. 3–109.
- Kidston R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontol. – 1923b. – Vol. 2. – Pt 2. – P. 113–197.
- Kidston R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontol. – 1923c. – Vol. 2. – Pt 3. – P. 199–274.
- Kidston R., Jongmans W.J. A monograph of the Calamites of Western Europe. I // Meded. Rijks, s'Gravenhage. – 1917. – P. 1–207.
- Koechlin-Schlumberger J., Schimper W.P. Mémoire sur le terrain de transition des Vosges. – Strasbourg: Impr. de veuve Berger-Levrault, 1862. – 348 pp. (Mém. Soc. Sci. Natur. Strasbourg. Vol. 5).
- Koenig Ch. Icones fossulium sectiles. L.: G.B. Sowerby, 1825 (?). – 4 pp.
- Kotasowa A. Flora karbonu produktiwnego w północnowschodniej części Zagłębia Górnośląskiego (rejon dąbrowski). – Warszawa: Wydawnictwa Geol., 1968. – 88 pp. (Prace Inst. Geol. T. 52).
- Krings M., Schultka S. Ein besonderes Abdruckfossil von Lyginopteris aus dem Oberkarbon Westfalens, Deutschland // Feddes Repertorium. – 2000. – Bd 111. – S. 375–383.
- Kubart B. Pflanzenversteinerungen enthaltende Knollen aus dem Ostrau-Karwiner Kohlenbecken // Sitsungs-

ber. Österr. Akad. Wiss., Math. Naturwiss. Kl. – 1908. – Bd 117. – S. 573–578.

- Kubart B. Untersuchungen über die Flora des Ostrau-Karviner kohlenbeckens. I. Die Spore von Spenserites membranaceous nov. spec. // Denkschr. mathem.naturw. Kl. – 1910. – Bd 85. – S. 83–89.
- Kubart B. Über die Cycadofilicineen Heterangium und Lyginodendron aus dem Ostrauer Kohlenbecken // Österr. Bot. Zeitschrift. – 1914. – S. 8–19.
- Lacey W.S. Scottish Lower Carboniferous Plants: Eristophyton waltonii sp. nov. and Endoxylon zonatum (Kidston) Scott from Dumbartonshire // Ann. Bot. – 1953. – Vol. 68. – P. 579–596.
- *Laveine J.-P.* Synthetic analysis of the Neuropterids. Their interest for the decipherment of Carboniferous palaeogeography // Rev. Paleobot. Palynol. – 1997. – Vol. 95. – P. 155–189.
- Laveine J.-P., Zhang S., Liu L., Gu F., Liu Y., Wen J., Lemoigne Y. The Late Carboniferous floras of the Delingha area (Wulan County, Qinghai Province, Northwest China), and their palaeogeographical significance // Rev. Paléobiol. – 2003. – Vol. 22. – P. 567–651.
- *Lepekhina V.G.* Woods of Plaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives // Palaeontographica. Abt. B. – 1972. – Bd 138. – S. 44–106.
- *Lindley J., Hutton W.* Fossil flora of Great Britain or figures and descriptions of the vegetable remains found in a fossil state in this country. Vol. 1. L.: James Ridgway, 1831–1833. 223 pp.
- Long A.G. On the structure of *Calymmatotheca kidstonii* Calder (emended) and *Genomosperma latens* gen. et sp. nov. from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. – 1960a. – Vol. 64. – P. 29–44.
- Long A.G. Stamnostoma huttonense gen. et sp. nov. a pteridosperm seed and cupule from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1960b. Vol. 64. P. 201–215.
- Long A.G. On the structure of Samaropsis scotica Calder (emended) and Euristoma angulare gen. et sp. nov., petrified seeds from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. – 1960c. – Vol. 64. – P. 261–280.
- *Lutz J.* Zur Kulmflora von Geigen bei Hof // Palaeontographica B. – 1933. Bd 78. – S. 114–157.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica B. – 1976. – Bd 157. – S. 112–157.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – №1. – P. 1–109.
- *Meyen S.V.* Gymnosperm systematics and phylogeny: a reply to commentaries by C.B. Beek, C.N. Miller and G.W. Rothwell // Bot. Rev. 1986. Vol. 52. №3. P. 300–320.
- Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Millay M.A., Taylor T.N. Paleozoic seed fern pollen organs // Bot. Rev. – 1979. – Vol. 45. – P. 301–375.
- *Mosseichik Yu.V., Ignatov M.S., Ignatiev I.A.* A bryophyte-like plant from the Lower Carboniferous of the Moscow Coal Basin // Arctoa. – 2007. – Vol. 16. – P. 99–122.
- Namboodiri K.K., Beck C.B. A comparative study of the primary vascular system of conifers // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. №4. P. 447–472.

- Nathorst A.G. Nachträge zur palaeozoischen Flora Spitzbergens. - Stockholm: P.A. Norstedt & Soener, 1914. – 116 S.
- Orlova O.A. Preliminary report on synangiate fructifications of *Telangiopsis* from the Upper Visean of the Moscow Syneclise (Novgorod Region, Russia) // 6<sup>th</sup> European Palaeobotany-Palynology Conference. Au-gust 29 – September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. - Athens: GRAMMA, 2002. – P. 140, 141.
- Orlova O.A., Meyer-Melikian N.R., Zavialova N.E. A new microsporangiate organ from the Lower Carboniferous of the Novgorod Region, Russia // Paleontol. J. -2009. - Vol. 43. - No. 10. - P. 1316-1329.
- Patteisky K. Die Geologie und Fossilfürung der mährischschlesischen Dachschifer- und Grauwackenformation. Opava: Naturwissenschaftl. Verein in Troppau, 1929. – 354 S.
- Patteisky K. Das Verhaeltnis der Zonen von Diplotmema adiantoides und der Lyginopteris Arten zu den Goniatiten-Zonen des Ostsuedetischen Karbons // C. R. 2me Congr. Intern. Strat. Carb. Heerlen, septembre 1935. – Maestricht: Imp. Gebrs. Van Aelst, 1937. – P. 715-743.
- Patteisky K. Die filogenetische Entwicklung der Arten von Lyginopteris und ihre Bedeutung für die Stratigraphie // Mitteilungen der Westfalischen Berggewerkschafts-kasse. - 1957. - Bochum 12. - S. 59-**8**3.
- Pfefferkorn H.W. Pennsylvanian tree fern compressions *Caulopteris, Megaphyton, and Artisophyton gen. nov.* in Illinois // Illinois State Geological Survey. - 1976. - Circular 492. - P. 1-32.
- Potonié H. Über einige Carbonfarne I // K. Preussischen geolog. Landesanst. J., Jahr 1889. - 1890. - Bd 10. -S. 21-27.
- Potonié H. Über einige Carbonfarne III // K. Preussischen geolog. Landesanst. J., Jahr 1891. - 1892. - Bd 12. -S. 1-36.
- Potonié H. Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie mit besondere Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. Bd 1, 2. - Berlin: Dümmber, 1897. - S. 1-208.
- Potonié H. Lehrbuch der Paläobotanik. 2 Aufl., umgearb. W.Gothan. - Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1921. - 538 S.
- Pšenička J., Schultka S. Revision of the Carboniferous genus Rhodeites Němejc from European and American localities // Bull. Geosciences. - 2009. - Vol. 84 (2). – P. 241–256.
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology // Rev. Palaeobot. Palynol. - 2007. - Vol. 143. - P. 1-81.
- Purkyňová E. Die Unternamurflora des Beckens von Horní Slezsko (ČSSR) // Paläont. Abh. B. 1970. Bd 3. – H. 2. – Š. 131–268.
- Read C.B. Floras of the Pocono Formation and Price Sandstone in parts of Pennsylvania, Maryland, West Virginia, and Virginia // U.S. Geol. Surv. – 1955. Prof. Paper 263. – P. 1–32.
- Remy R., Remy W. Simplotheca silesiaca n. gen. et sp. // Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Chem. Geol. Biol. – 1955. – №2. – S. 3–6. *Remy W., Remy R.* Die Floren des Erdaltertums. – Essen:
- Verlag Glückauf GmbH, 1977. 468 S.
- Renault B. Végetaux silicifiés d'Autun observations sur la structure du Dictyoxylon // C. R. Acad. Sci. - 1872. - T. 74. - P. 1295-1298.

- Renier A. Trois espèces nouvelles: Sphenopteris Dumonti, Sphenopteris Corneti et Dicranophyllum Richiri, du houiller sans houille de Baudour, Hainaut // Ann. soc. géol. Belg. Mém. - 1907. - T. 34. - P. 181-196.
- Rothwell G.W. Classifying the earliest gymnosperms // R.A. Spicer, B.A. Thomas (eds.). Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. - Oxford: Claredon Press, 1986. - P. 137-162. (The Systematic Association Special Volume. No31).
- Rothwell G.W., Scheckler S.E. Biology of Ancestral Gymnosperms // Ch.B. Beck (ed.). Origin and evolution of gymnosperms. - N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. – P. 85–134.
- Rothwell G.W., Serbet R. Pollination Biology of Elkinsia polymorpha, implications for the origin of gymnosperms // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. -1992. -Bd 147. – S. 225–231.
- Savitsky Y.V., Kossovaya O.L., Vevel Y.A., Leontyev D.I. Lower Carboniferous key sections of the northwestern part of the Russian Platform. Guidebook of the preconference field trip. - Saint Petersburg: Publ. house of Saint Petersburg State Univ., 2005. – 84 pp.
- Schlotheim E.F. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzig Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlungversteinerter und fossiler Uberreste des Their und Pflanzenreichs der Vorwelt erläuter. Gotha: Becker'schen Buchhandlung, 1820. – 437 pp.
- Schimper W.P. Traité de paleontologie végétale ou la flore du monde primitive. T. 1. - Paris: J.B. Baillère et fils, 1869. – 740 pp.
- Schimper W.P. Traité de paleontologie végétale ou la flore du monde primitive. T. 3. – Paris: J.B. Baillère et fils, 1874. – 896 pp.
- Scott A.C., Galtier J. Distribution and ecology of early ferns // Proc. R. Soc. Edinb. 1985. Vol. 86B. P. 141 - 149
- Scott D.H. The heterangiums of the British Coal Measures // J. Bot. Linn. Soc. London. - 1917. - Vol. 44. - P. 59 - 105
- Scott D.H. Studies in Fossil Botany. Vol. 2: Spermophyta. – L.: A. & C. Black, Ltd., 1923. – 446 pp.
- Serbet R., Rothwell G.W. Functional morphology and homologies of gymnospermous ovules: evidence from a new species of Stephanospermum (Medullosales) // Can. J. Bot. - 1995. - Vol. 73. - P. 650-661.
- Seward A.C. Fossil plants. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1898. – 452 pp.
- Seward A.C. Fossil plants. Vol. 3. Pteridospermeae, Cycadophilices, Cordaitales, Cycadophyta. – Cambridge: Univ. Press, 1917. – 656 pp.
- Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd 1. H. 2. - Regensburg: Verlag von Christof Ernst Brenk's Wittwe, 1822. – 33 S.
- Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd 1. H. 4. - Regensburg: Verlag von Christof Ernst Brenk's Wittwe, 1825. – 48+XLII S.
- Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd 2. H. 7, 8. -Prag: Verlag von Gottlieb Haase Söhnen, 1838. - S. 81-220.
- Stewart W.N., Rothwell G.W. Palaeobotany and the Evolution of Plants. 2<sup>nd</sup> ed. - Cambridge: Univ. Press, 1993. – 521 pp
- Stockmans F., Willière Y. Végétaux Namuriens de la Belgique. Texte. – Bruxelles, 1953. – XI+382 pp.

(Assoc. Étude Paléont. Stratigraph. Houillères. Public. №13).

- Stur D.R.J. Beitraege zur Kenntniss der Flora der Vorwelt. Bd 1: Die Culm-Flora. H. 1: Die Culm-Flora des mährisch-schlesischen Dachschiefers. – Wien: Druck von J.C. Fischer & Comp., 1875. – S. 1–106. (Kgl.-k. geol. Reichanst. Abh. Bd 8, H. 1).
- Stur D.R.J. Beitraege 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. Reichanst. Abh. Bd 8, H. 2).
- Sze H.C. Eine Kulmflora aus der Tseshui Kohlen-Serie in Hunan // Science Record. – 1951. – Vol. 4. – №3. – P. 299–309.
- Sze H.C. The Namurian flora of Aolungpuluke region, Chinghai Province // Contribution to Geology of the Mt. Chilien. – 1960. – Vol. 4 (1). – P. 1–11.
- Taylor T.N., Eggert D.A. Petrified plants from the Upper Mississippian of North America. I. The seed *Rhynchosperma* gen. n. // Amer. J. Bot. – 1967. – Vol. 54. – P. 984–992.
- *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.
- Van Amerom H.W.J. Die eusphenopteridischen Pteridophyllen aus der Sammlung des geologischen Bureaus in Heerlen, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Stratigraphie bezüglich des Südlimburger Kohlenreviers // Meded. Rijks. Geol. Dienst. Serie C 3-1. – 1975. – Vol. 7. – P. 1–208.
- Van Amerom H.W.J., Flajs G., Hunger G. Die Flora der Marinelli-Hütte (Mittleres Visé) aus dem Hochwipfelflysch der Karnischen Alpen (Italien) // Meded. Rijks. Geol. Dienst. – 1983–1984. – Vol. 37-3. – S. 21–61.
- Wagner R.H. Megafloral Zones of the Carboniferous // C.R. IX<sup>em</sup> Congr. Intern. Strat. Géol. Carb., Washington and Champaign-Urbana. May 17–26, 1979. Vol. 2.
  Carbondale and Edwardsville: Southern Ill. Univ. Press, 1984. – P. 109–134.
- Weiss Ch.E. Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rhothligenden im Saar-Rhein-Gebiete. – Bonn: Verlag von A.Henry, 1869–1872. – 251 S.
- Bonn: Verlag von A.Henry, 1869–1872. 251 S. White D. Fossil flora of the Wedington Sandstone member of the Fayetteville Shale // U.S. Geol. Surv. – 1937. – Prof. Paper. 186-B. – P. 1–40.
- White D. Lower Pennsylvanian species of Mariopteris, Eremopteris, Diplothmema, and Aneimites from the Appalachian region // U.S. Geol. Surv. – 1943. – Prof. Paper. 197–C. – P. 85–140.
- Williamson W.C. On the structure and affinities of some exogenous stems from the Coal-measures // Monthly Micros. J. 1869. Vol. 2. P. 66–72.
- Williamson W.C. On the organization of the fossil plants of the Coal Measures. Part 4. Dictyoxylon, Lyginoden-

*dron*, and *Heterangium* // Philos. Trans. Royal Soc. London (B). – 1873. – Vol. 163. – P. 377–408.

- Wu X. Plants (Palaeozoic) // Atlas of fossils from northwest China, Qinghai Province, compiled by the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica and the Institute of Geology of Qinghai. – Beijing: Geol. Publ. House, 1979. – P. 129–153.
- Wu X., Deng B. Fossil plants from the Caoliangyi Formation of Fengxian, Shaanxi // Acta Palaeontol. Sinica. – 1983. – Vol. 22. – P. 183–191.
- Wu X., Wang J., Zhang Y. Characteristics of pre-Late Carboniferous flora of China: A note on Pro-Cathaysian flora // Acta Palaeontol. Sinica. – 2008. – Vol. 47. – P. 1–16.
- Xiong C., Wang Q. On the identities of Late Paleozoic Sphenophyllum Koenig and Sphenophyllum Brongniart (Sphenopsida) // Acta Palaeontol. Sinica. – 2008. – Vol. 47. – P. 260–264.
- Zalessky M.D. Über Früchte aus den Untercarbon-Ablagerungen des Mstabeckens in Nord-Russland // Изв. Импер. Акад. наук. Физ.-мат. отд. – 1905. – Т. 22. – №3. – С. 113–120.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permiens du basin de la Pétchora. I // Изв. AH CCCP. 1934. №2–3. C. 241–290.
- 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.
- Zalessky M.D. Das Karbon des Moskauer Beckens // N. J. Min. Geol. Pal. Jahrgang 1945–1948. Abt. B. – 1948. – S. 195–224.
- Zeiller Ch.R. Explication de la carte géologique de la France. T. 4. Pt. 2. Végétaux fossiles du terrain houiller. Paris, 1879. 185 pp.
- Zeiller Ch.R. Elements de paléobotanique. Paris, 1900. – 421 pp.
- Zhang S., Huo F., Cao J., Liu Z., Laveine J.-P., Lemoigne Y. The Carboniferous flora of the Zhongning District, Ningxia Region, North China // Rev. Paléobiol. – 1993. – Vol. Spéc. 6.– P. 1–93.
- Zhang S., Zhao X., Wu X. A Culm florule from the Tseshui Series of Shuangfeng Xian, Central Hunan // Acta Palaeontol. Sinica. – 1980. – Vol. 19. – P. 220– 227.
- Zhao X., Wu X. Early Carboniferous flora and coalbearing deposits of Hunan and Guangdong // Bull. Nanjing Inst. Geol. Palaeont., Acad. Sinica. – 1982. – №5. – P. 1–40.
- Zhao X., Wu X., Chen Q. Carboniferous flora in Western Zhejiang // Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeont., Acad. Sinica. – 1986. – №22. – P. 1–49.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. 2 ed. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. – XXIV+777 S.

#### Таблица I

# Archaeocalamites ex gr. radiatus (Ad.Brongniart, 1828) Stur, 1875

Фиг. 1. Фрагмент слепка сердцевинной полости, экз. №343/153 (оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 1, справа]); Порог Витца.

Фиг. 2. То же, экз. №343/155 (оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 1, слева]); там же.

Фиг. 3. То же (стрелками показаны узловые линии), экз. №4865/717; Путлино-3.

#### Archaeocalamites (?) sp.

Фиг. 4. Фрагмент слепка сердцевинной полости, экз. №4860/530; Путлино-3.

Фиг. 5. Тот же экземпляр, узловая линия.

Фиг. 6. Фрагмент естественно отмацерированной первичной проводящей системы, экз. №4870/38; Рябиновка.

#### Mesocalamites rhombicus Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 7. Фрагмент слепка сердцевинной полости, видна узловая линия со следами латеральных проводящих пучков, экз. №4860/463; Путлино-3.

Фиг. 8. Фрагмент слепка сердцевинной полости, экз. №4860/338; Путлино-1.

#### Таблица II

#### Mesocalamites rhombicus Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Фрагмент слепка сердцевинной полости, видны два узла, голотип №4860/461-1; Путлино-3.

#### Archaeocalamitina weissi Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 2. Отпечаток наружной поверхности оси (стрелками показаны узлы), экз. №4860/535; Путлино-3.

Фиг. 2а. Раковина червя *Spirorbis* на поверхности той же оси.

Фиг. 3. Отпечаток наружной поверхности оси, экз. №4860/493; там же.

Фиг. 4. Узел того же экземпляра, видны отпечатки веточных рубцов, рубцы листьев неразличимы (стрелкой показана раковина *Spirorbis*).

Фиг. 5. Отпечаток наружной поверхности оси, голотип №4860/438; там же.

**Фиг. 6.** Узел того же экземпляра, видны отпечатки веточных рубцов и оснований листьев.

**Фиг. 7.** Отпечаток клеток эпидермиса той же оси вблизи узла под СЭМ.

**Фиг. 8.** Отпечаток клеток эпидермиса оснований веток той же оси под СЭМ.

#### Sphenophyllum cf. tenerrimum Ettingshausen ex Helmhacker, 1874

Фиг. 9. Отпечаток распростертой мутовки листьев с фрагментами фитолеймы, экз. №4860/503-2; Путлино-3.

#### Caulopteris yasnopolyanensis Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 10. Слепок поверхности оси, голотип, палеонтологическая коллекция музея-усадьбы «Ясная Поляна»; Ясная Поляна.

#### Таблица III

#### Dictyastrum pentagonum Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Отпечаток поверхности оси, видны только рубчики волосков, экз. №4860/366; путлинская или верхи мстинской свиты, Путлино-3.

Фиг. 2. Отпечаток поверхности оси со скульптурой диктиоксилонового типа, видны рубчики волосков, экз. №4860/435-2; там же.

Фиг. 3. Отпечаток поверхности оси со скульптурой диктиоксилонового типа, рубчики волосков отсутствуют, экз. №4860/397; там же.

Фиг. 4. Пиритизированная ось, голотип №4865/683; там же.

# Оси голосеменных или прогимноспермов insertae sedis

Фиг. 5. Отпечаток оси со слепком сердцевинной полости, экз. №4860/339-1; Путлино-2.

**Фиг. 6.** Фрагмент того же экземпляра крупнее, виден отпечаток спаргановой коры (слева) и слепок септированной сердцевины (справа).

Фиг. 7. Отпечаток спаргановой коры (вверху) и слепок септированной сердцевины (внизу), экз. №4860/339-2; там же.

Фиг. 8. Изолированный слепок сердцевинной полости, экз. №4860/342В; там же.

#### Таблица IV

#### Dictyastrum pentagonum Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1, 2. Отпечатки осей с основаниями рахисов первого порядка на глыбе песчаника; Путлино-3.

Фиг. 3, 4. Диктиоксилоновая скульптура поверхности тех же осей, на фиг. 4 видны рубчики волосков.

Фиг. 5. Отпечаток поверхности оси, экз. №4860/503-1; там же.

Фиг. 6, 7. Отпечаток дихотомически ветвящегося рахиса, несущего рубчики волосков; экз. №4860/435-1; там же.

#### Таблица V

#### Dictyastrum pentagonum Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Поперечный срез через пиритизированную ось, голотип №4865/683; Путлино-3.

**Фиг. 2.** Поперечный срез через ту же ось на другом уровне.

**Фиг. 3.** Центральная часть протостелы на том же срезе, видны пучки трахеид метаксилемы и разделяющая их паренхима.

**Фиг. 4.** Наружный край вторичной ксилемы с примыкающим к нему листовым следом, в котором намечается разделение на два пучка, на том же срезе.

**Фиг. 5.** Тангентальный срез через ту же ось, видны анастомозирующие склеренхимные пластины.

#### Таблица VI

#### Grandeurites lyginopteroides Mosseichik, 2011

Фиг. 1. Отпечаток филлодия с остатками фитолеймы, экз. №4865/463-2; Малиновецкий карьер.

**Фиг. 2.** То же при большем увеличении, видны анастомозирующие тяжи склеренхимы.

**Фиг. 3.** Отпечаток филлодия, экз. №4860/364-1; Путлино-3.

**Фиг. 4.** Отпечаток филлодия с фрагментами фитолеймы, в центральной части виден частично пиритизированный проводящий пучок; экз. №4865/688-3; там же.

Фиг. 5. Скопление фитолейм филлодиев, обр. №4865/526; Малиновецкий карьер.

#### Таблица VII

#### Grandeurites lyginopteroides Mosseichik, 2011

Фиг. 1. Отпечаток филлодия с фрагментами фитолеймы, экз. №4865/664А-4; Малиновецкий карьер.

**Фиг. 2.** То же при большем увеличении, под фитолеймой филлодия видны фитолеймы придаточных корней.

Фиг. 3. Отпечаток филлодия с центральной бороздой и рубцом филлодия следующего порядка, экз. №4865/664А-2; там же.

Фиг. 4. Отпечаток филлодия с центральной бороздой, видны остатки фитолеймы, голотип №4865/688-1; Путлино-3.

**Фиг. 5.** То же при большем увеличении, видны рубчики волосков.

#### Таблица VIII

#### Dictyastrum pentagonum Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Отпечаток оси с корой диктиоксилонового типа, видны рубчики волосков, экз. №4860/435-2; Путлино-3.

#### Grandeurites lyginopteroides Mosseichik, 2011

Фиг. 2. Отпечаток филлодия с корой диктиоксилонового типа, экз. №4865/688-2; Путлино-3.

**Фиг. 3.** То же при большем увеличении, видны рубчики волосков.

Фиг. 4. Кутикула филлодия, преп. №4865/539-2-2; Малиновецкий карьер.

Фиг. 5. То же, преп. №4865/465-2-1; там же.

Фиг. 6. Фрагменты кутикулярного покрытия придаточных корней, преп. №4865/664-2А-1 и 3; там же.

Фиг. 7. Трахеиды метаксилемы придаточного корня, преп. №4865/664-2В-1; там же.

#### Таблица IX

#### Boroviczia karpinskyi Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

Фиг. 1. Семя, вид сбоку; интегумент разрушен, экз. №343/114; Порог Витца.

**Фиг. 2.** Основание того же экземпляра, вид снизу; на месте разрушенных тканей интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса.

Фиг. 3. Семя, вид сбоку; интегумент частично разрушен, лектотип №343/119; там же.

**Фиг. 4.** Основание того же семени, вид снизу; на месте разрушенного вещества интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса.

Фиг. 5. Семя, вид сбоку; интегумент частично разрушен, экз. №343/117; там же.

Фиг. 6. То же, экз. №343/120; там же.

Фиг. 7. Дисперсный интегумент, вид со стороны нуцеллуса, экз. №343/118; там же.

Фиг. 8. Внутренняя поверхность конца лопасти интегумента под СЭМ; видны клетки, предположительно, эпидермиса, лектотип №343/119; там же.

**Фиг. 9.** Тот же экземпляр под СЭМ; видно, что в центре лопасти предполагаемый эпидермис сложен удлиненными, полигональными клетками.

**Фиг. 10.** Основание того же семени под СЭМ; неровная поверхность, по-видимому, соответствует внутреннему слою интегумента, сложенному клетками с более темным (под световым микроскопом) содержимым; ср. табл. Х, фиг. 3, *а*.

Фиг. 11. Основание семени под СЭМ; остатки клеток внутреннего слоя интегумента, покрывающие удлиненные клетки эпидермиса его внутренней поверхности, экз. №343/114; там же.

**Фиг. 12.** Край лопасти интегумента того же семени под СЭМ; видны более узкие, по сравнению с центральной частью лопасти, клетки эпидермиса ее внутренней поверхности.

#### Таблица Х

#### Boroviczia karpinskyi Zalessky, 1905, emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004

Фиг. 1. Продольный срез семени; видны интегумент, нуцеллус и мегаспоровая мембрана; верхушка нуцеллуса дифференцирована в крупную куполообразную пыльцевую камеру с коротким трубчатым лагеностомом, шлиф №343/124; Порог Витца.

**Фиг. 2.** Тот же срез, левая часть пыльцевой камеры при большем увеличении.

Фиг. 3. Тот же срез, строение интегумента: *а* – внутренний слой, сложенный плохо сохранившимися клетками с темным содержимым; *б* – наружный слой, состоящий из продольно ориентированных прозенхимных клеток.

**Фиг. 4.** Тот же срез, скопление предполагаемых пыльцевых зерен в перинуцеллярной полости вблизи линии срастания нуцеллуса и интегумента.

Фиг. 5. Продольный срез семени; видны интегумент, нуцеллус и мегаспоровая мембрана, шлиф №343/123; там же.

**Фиг. 6.** Тот же экземпляр; сосудистый пучок у основания нуцеллуса.

**Фиг. 7.** То же при большем увеличении; видны трахеиды с кольчатыми утолщениями стенки.

Фиг. 8. Поперечный срез семени; видны мегаспоровая мембрана, тонкий нуцеллус и углефицированые остатки тканей интегумента, шлиф №343/121; там же.

#### Таблица XI

#### Rynchogonium sp. YVM-1

Фиг. 1. Фитолейма семени, экз. №4865/554А-1; Малиновецкий карьер.

Фиг. 1а. То же, схематический рисунок: M – мегаспоровая мембрана; H – нуцеллус; U – интегумент (затемнена часть интегумента, обращенная к породе).

**Фиг. 2.** Фитолейма семени, экз. №4865/664А-1; там же.

**Фиг. 2а**. То же, схематический рисунок (условные обозначения, как на фиг. 1а).

Фиг. 3. Фитолейма дисперсной лопасти интегумента, экз. №4865/541D-3; там же.

Фиг. За. То же, схематический рисунок.

Фиг. 4. Мегаспоровая мембрана с остатками нуцеллуса под СЭМ, экз. №4865/561-3-3; там же.

Фиг. 5. Трехлучевая щель на проксимальном полюсе мегаспоры семени под СЭМ, экз. №4865/526-2; там же.

Фиг. 6. Экзина дистальной части той же мегаспоры на поперечном сколе.

**Фиг. 7.** Экзина с гранулярной ультраструктурой в проксимальной части той же мегаспоры.

Фиг. 8. Ультраструктура переходного типа в средней части той же мегаспоры.

**Фиг. 9.** Фиброзная ультраструктура в дистальной части той же мегаспоры.

#### Таблица XII

#### *Simplotheca* sp. YVM-1

**Фиг. 1.** Микроспорангий под СЭМ, экз. №4865/471-5-1; Малиновецкий карьер.

Фиг. 2, 3. Предпыльцевые зерна типа Schulzospora campyloptera в полярном положении под СЭМ, экз. №4865/560-1-5; там же.

Фиг. 4. Предпыльцевое зерно типа *Schulzospora campyloptera* под СЭМ, вид с экватора, экз. №4865/470-3-3; там же.

Фиг. 5. То же; ультраструктура экзины.

Фиг. 6. Микроспорантий в отраженном свете, преп. №4865/539-1-6; там же.

Фиг. 7. Кутикулярное покрытие микроспорангия с предпыльцой, преп. №4865/539-1-1; там же.

Фиг. 8, 9. Предпыльцевые зерна типа Schulzospora campyloptera со слаборазличимой трехлучевой щелью в проходящем свете, преп. №4865/539-1; там же.

#### Rynchogonium sp. YVM-1

Фиг. 10. Кутикула нуцеллуса, преп. №4865/539-2-1; Малиновецкий карьер.

**Фиг. 11.** Мегаспоровая мембрана того же экземпляра с покрывающей ее кутикулой нуцеллуса.

#### Таблица XIII

#### Ushakovia fluvialis Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Углефицированный фрагмент декортицированного ствола, экз. №4865/37; Ушаковский карьер.

Фиг. 2. Тот же ствол с обратной стороны.

**Фиг. 3.** Фрагмент того же ствола с большим увеличением, виден рубец мегафилла или ветви.

**Фиг. 4.** Углефицированный фрагмент крупной декортицированной оси, экз. №4865/32; там же.

Фиг. 5. Углефицированный фрагмент небольшой декортицированной оси с многочисленными листовыми (или веточными) рубцами, голотип №4865/40; там же.

**Фиг. 6.** Один из листовых (веточных?) рубцов той же оси крупнее.

Фиг. 7. Поперечный скол той же оси, видны три листовых (или веточных) следа.

Стрелками показаны листовые (веточные?) следы.

#### Таблица XIV

#### Ushakovia fluvialis Mosseichik, sp. nov.

**Фиг. 1.** Углефицированные корни, экз. №4865/38; Ушаковский карьер.

Фиг. 2. Стела оси на поперечном сечении, шлиф №32-6; там же.

**Фиг. 3.** Клетки сердцевины на том же сечении, видны многочисленные склерефицированные клетки с толстыми стенками и узкими просветами.

**Фиг. 4.** Вторичная древесина на том же сечении, видны трахеиды ранней (с более широкими просветами) и поздней древесины.

Фиг. 5. Годовые кольца ствола на поперечном сечении, шлиф №37А-1; там же.

Фиг. 6. Сердцевина, первичная и вторичная ксилемы (слева направо) на радиальном сечении голотипа, шлиф №40-4; там же.

#### Таблица XV

#### Ushakovia fluvialis Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Отхождение сосудистого следа (показан стрелкой) от осевого первичного проводящего пучка голотипа на радиальном сечении, шлиф №40-4; Ушаковский карьер.

Фиг. 2. Отхождение сосудистого следа (показан стрелкой) между двумя осевыми пучками той же оси на поперечном сечении, шлиф №40-2.

Фиг. 3. Пучок первичной ксилемы эндархного заложения (показан стрелкой) на поперечном сечении через ту же ось, шлиф №40-1.

Фиг. 4. Вторичная древесина корня на тангентальном сечении, видны однорядные лучи, шлиф №38-1; там же.

Фиг. 5. Вторичная древесина листового (веточного?) следа на тангентальном сечении, шлиф №32-6; там же.

Фиг. 6. Окаймленные поры с округлой апертурой на радиальных стенках трахеид корня, шлиф №38-1; там же.

Фиг. 7. Однорядные окаймленные поры с округлой апертурой на радиальных стенках трахеид оси, шлиф №31-2; там же.

Фиг. 8. Аналогичные поры, расположенные в два ряда, шлиф №39-5; там же.

Фиг. 9. Поры с «щелевидными» апертурами на радиальных стенках трахеид той же оси, шлиф №39-4.

#### Таблица XVI

#### Ushakovia fluvialis Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Древесина оси на тангентальном сечении под СЭМ, видны однорядные лучи, экз. №4865/39; Ушаковский карьер.

**Фиг. 2.** Однорядные окаймленные поры с округлой апертурой на радиальных стенках трахеид той же оси, видны диагональные трещины в районе апертур.

Фиг. 3. Поры с аналогичными трещинами, экз. №4865/37; там же.

**Фиг. 4, 5.** Однорядные окаймленные поры с округлой апертурой на радиальных стенках трахеид той же оси, видны диагональные складки в районе пор.

Фиг. 6. Древесина той же оси на радиальном сечении, видны клетки луча.

#### Таблица XVII

#### Dadoxylon sp.

Фиг. 1. Фрагмент пиритизированной древесины на радиальном срезе под СЭМ, видны клетки лучевой паренхимы, экз. №4860/335; Путлино-1.

Фиг. 2. Фрагмент углефицированной древесины на тангентальном сечении под СЭМ, видны два однорядных луча, экз. №4860/497; Путлино-3.

**Фиг. 3.** Трехрядные окаймленные поры с щелевидной апертурой на предположительно радиальных стенках трахеид той же древесины.

Фиг. 4. Отпечаток фрагмента декортицированного ствола с частично сохранившейся углефицированной древесиной, экз. №4865/403; Окладнёвский карьер.

**Фиг. 5.** Двурядные окаймленные поры с щелевидной апертурой на предположительно радиальных стенках трахеид древесины того же ствола под СЭМ.

Фиг. 6. Та же древесина на поперечном сечении под СЭМ.

#### Dadoxylon sp. YVM-1

Фиг. 7. Фрагмент древесины, тангентальный скол, экз. №4865/624; Окладнёвский карьер.

**Фиг. 8.** Та же древесина на поперечном сечении под СЭМ.

#### Таблица XVIII

#### Dadoxylon sp. YVM-1

Фиг. 1. Фрагмент углефицированной древесины на радиальном сечении под СЭМ, видна одно- и двурядная араукариоидная поровость радиальных стенок трахеид, экз. №4865/624; Окладнёвский карьер.

Фиг. 2. Та же древесина на тангентальном сечении под СЭМ, видны однорядные лучи.

**Фиг. 3.** Предположительно радиальная стенка трахеиды той же древесины под СЭМ, видны два ряда окаймленных пор с щелевидной апертурой.

Фиг. 4. Пиритизированная древесина на радиальном сечении под СЭМ, видны три луча, экз. №4865/626; там же.

**Фиг. 5.** То же сечение, веретеновидное скопление пор на радиальной стенке трахеиды.

Фиг. 6. Поле перекреста на том же сечении.

#### Таблица XIX

#### Cardiopteridium cf. pygmaeum Gothan, 1949

Фиг. 1. Фрагмент пера последнего порядка с двумя боковыми перышками, экз. №4865/284-3; Зеркальный овраг.

Фиг. 2. Трехлопастное дисперсное перышко с длинным черешком, экз. №4865/284-5; там же.

Фиг. 3. Фрагмент пера последнего порядка с терминальным и одним боковым перышками, экз. №4865/287-3; там же.

Фиг. 4. Фрагмент пера последнего порядка с терминальным и двумя боковыми перышками, экз. №4865/287-1; там же.

**Фиг. 5.** Фрагмент пера последнего порядка с тремя боковыми перышками, экз. №4865/252-4; там же.

Фиг. 6. Фрагмент пера последнего порядка с терминальным и двумя боковыми перышками, экз. №4865/284-2; там же.

#### Rhodeopteridium sp.

Фиг. 7. Фрагмент вайи, экз. №4870/13-1; Рябиновка.

#### Adiantites sp.

Фиг. 8. Обратнояйцевидное перышко, экз. №4865/99-2; Новопокровский карьер.

**Фиг. 9.** Неравнобокое перышко, экз. №4865/104-1; там же.

**Фиг. 10.** Клиновидное перышко, экз. №4865/100-2; там же.

#### Таблица XX

#### Sphenopteridium sp.

Фиг. 1. Отпечаток пера последнего порядка с остатками фитолеймы, экз. №4860/559-1; Путлино-3.

#### Sphenopteris sp. 3

Фиг. 2. Отпечаток пера предпоследнего порядка с остатками фитолеймы, экз. №4860/367-2; Путлино-3.

#### Sphenopteris sp. 6

Фиг. 3. Отпечаток пера последнего порядка, экз. №П<sub>2</sub>-1/39-4А; Тула.

#### Sphenopteris sp. 1

Фиг. 4. Отпечаток пера последнего порядка с остатками фитолеймы, экз. №4860/559-3; Путлино-3. Фиг. 5. То же, экз. №4860/511-1; там же.

#### Sphenopteris sp. 2

Фиг. 6. Отпечаток пера предпоследнего порядка с остатками фитолеймы, экз. №4865/681-1; Путлино-3.

#### Таблица XXI

#### Sphenopteris sp. 4

Фиг. 1, 2. Фрагменты кутикул дисперсных перышек с остатками проводящих пучков, преп. №4865/526-1; Малиновецкий карьер.

Фиг. 3. То же, видна дихотомирующая жилка, преп. №4865/526-1А; там же.

#### Mstikhinia duranteae Mosseichik, Ignatov et Ignatiev, 2007

Фиг. 4. Кутикула дихотомически ветвящейся средней части таллома, преп. №4865/561-3А-3; Малиновецкий карьер.

Фиг. 5, 6. Кутикулы неравно дихотомически ветвящихся апикальных частей таллома, преп. №4865/561-3А-2 и 1.

Фиг. 7. То же, преп. №4865/561-3В-1; там же.

Фиг. 8. Кутикула дистальной части таллома, преп. №4865/561-3А-4; там же.

Фиг. 9. Кутикула таллома с устьицеобразными структурами, преп. №4865/561-3В-2; там же.

#### Таблица XXII

#### Mstikhinia duranteae Mosseichik, Ignatov et Ignatiev, 2007

Фиг. 1–3. Устьицеобразные структуры с внешней стороны кутикулы таллома под СЭМ, экз. №4865/561-3-2; Малиновецкий карьер.

Фиг. 4. То же с внутренней стороны кутикулы, экз. №4865/561-3-1; там же.

#### cf. Lepidodendron moskovense Zalessky

Фиг. 5. Отпечаток оси, экз. №4865/122-1; Новопо-кровский карьер.

Фиг. 6. То же, экз. №4865/281-1; Зеркальный овраг.

Фиг. 7. То же, экз. №4865/285-1; там же.

Фиг. 8. То же, экз. №4865/122-3; Новопокровский карьер.

#### Таблица XXIII

#### Древовидные плауновидные insertae sedis

**Фиг. 1.** Слепок поверхности ствола, экз. №4865/734; Путлино-3.

Фиг. 2. Отпечаток поверхности ствола, экз. №4865/732; там же.

# Указатели

#### таксонов

Adiantides 29 Adiantites 29, 30, 41, 43-46, 49, 52, 53 Adiantites antiquus 41 Adiantites machanekii 41 Adiantites oblongifolius 29, 30 Adiantopteris 30 Adiantum 30 Alethopteris decurrens 42 Angaropteridium 45 Aporoxylon 26 Araucarioxylon 28 Araucarites 26 Archaeocalamitaceae 7 Archaeocalamites 6, 7-9, 10, 43-46, 49, 52 Archaeocalamites radiatus 7, 8 Archaeocalamites ex gr. radiatus 8, 9, 46, 49, 52 Archaeocalamites scrobiculatus 7, 11 Archaeocalamitina 11-13, 49 Archaeocalamitina weissii 11, 12, 13, 43, 44, 46, 49-52 Archaeopitys 26 Archaeopteris 30, 40, 41 Archaeopteridium 41 Archaeopteris mdaensis 40 Articulatae 5, 49, 50 Asterocalamitaceae 7 Asterocalamites 7, 8 Asterocalamites radiatus 7 Asterocalamites scrobiculatus 7,8 Asterophyllites 8 Bechera 5 Bilignea 26 **Bodeostrobus** 48 Bodeostrobus bennholdii 44, 48, 50, 51, 53 Bornia 7 Boroviczia 22-25, 49 Boroviczia karpinskii 22, 23–25, 45, 46, 49, 52 Bowmanites 6 Bryophyta 48 Calamitaceae 10 Calamites 7-11 Calamites radiatus 7,8 Calamites suckowii 8 Calamitina 11 Calathiops 36 Cardiopteridium 30-32, 41, 43, 49 Cardiopteridium (?) dobrovii 41, 44, 46, 49, 52 Cardiopteridium pygmaeum 32 Cardiopteridium cf. pygmaeum 31, 32, 44, 46, 49, 53 Cardiopteridium spetsbergense 30 Caulopteris 13-15, 49 Caulopteris primaeva 13, 14 Caulopteris protopteroides 14 Caulopteris yasnopolyanensis 14, 15, 43, 44, 46, 49, 53 Cauloxylon 26 Cycadopsida 16, 49, 50 Cyclogranisporites 21 Cyclopteris 41 Cyclopteris dobrovi 41 Cyclopteris flabellata 33 *Dadoxylon* 16, **28**, **29**, 46, 49, 52 *Dadoxylon oldhamia* 16 Dadoxylon withami 28

Dadoxylon sp. YVM-1 21, 28, 29, 43, 44, 46, 49-52 Dictyastrum 16-19, 20, 45, 49 Dictyastrum andrei 17, 19 Dictyastrum chestriensis 16, 19 Dictyastrum leistikowii 17, 19 Dictyastrum pentagonum 17-19, 43-47, 49-52 Dictyastrum schusteri 17, 19 Dictyastrum sturi 17, 19 Dictyoxylon 16 Endoxvlon 26 Eristophyton 26 Equisetidae 7, 10, 12, 49, 50 Equisetopsida 5, 49, 50 Equisetum 13 Eskdalia 45, 48, 53 Eskdalia olivieri 44, 46, 48, 50, 51, 53 Faironia 26 Filicites 35, 36 Filicites (Sphenopteris) elegans 36 Filicopsida 13, 49 Flemingites 48 Flemingites russiensis 44, 46, 48, 50-52, 54 Frvopsis 45 *Geminospora parvibasilaria* 42 *Grandeurites* **19–21**, 49 Grandeurites lyginopteroides 19-21, 39, 43-47, 49-52 Granulatisporites 21 Gryzlovia 48, 53 Gryzlovia meyenii 44-46, 48, 53 Gymnospermae 16, 49, 50 Heterangium 16, 17, 32 Heterangium andrei 17 Heterangium schusteri 17 Heterangium sturii 17 Isoetales 48, 50 Lagenospermum 36 Lagenostomales 16, 19, 21, 49, 50 Lepidocarpaceae 48, 50 Lepidocarpon 48 Lepidocarpon eichwaldii 44, 46, 48, 50, 51, 53 Lepidodendron 44, 45, 48, 52, 53 Lepidodendron moskovense 46, 48, 53, 54 Lepidodendron spetsbergense 44, 46, 48, 51, 53 Lepidodendron veltheimioides 44, 46, 48, 51, 53 Lepidodendropsis 45 Lepidostrobus 48, 53 Lepidostrobus ignatievii 44, 46, 48, 50, 51, 53 Lepidostrobus putlinensis 54 Lepidophloios 44, 46, 48, 53 Lycopodiopsida 48, 50 Lyginodendron 16 Lyginopteris 16, 17, 20, 45 Lyginopteris leistikowii 17 Lyginopteris cf. oldhamia 17 Marattiales 14 Megalomyelon 26 Megaloxylon 26 Megaphyton 13 Mesocalamites 8, 9-11, 12, 45, 49 Mesocalamites approximatiformis 11 Mesocalamites cistiformis 11 Mesocalamites haueri 11

Mesocalamites ramifer 11 Mesocalamites rhombicus 9, 10, 11, 12, 43-47, 49-52 Mesocalamites roemeri 10, 11 Mesocalamites taitianus 11 Mstikhinia 48 Mstikhinia duranteae 44, 46, 48, 52-54 Neuropteris 45 Nothorhacopteris 45 Novgorodendron 48 Novgorodendron conophorum 44, 46, 48, 52 **Ogneuporia** 48 Ogneuporia seleznevae 44, 46–48, 50–52 Palmatopteris 32 Paracalamites 5, 11 Paracalamitina 5, 11, 12 Pecopteris 41, 45 Pecopteris mantelli 41 Pinophyta 16, 26, 49, 50 Pitus 26 Polypetalophyton 34 Polypodiopsida 13, 14, 49 Pothocites 8 Psaronius 14, 42 Psaronius angulatus 42 Pteropsida 13, 49 Pycnoxylon 26 Rotularia 5 Rhacopteris 45 Rhacopteris subpetiolata 33 Rhodea 32 Rhodea alleghanensis 33 Rhodea bella 33 Rhodea blacksburgensis 33 Rhodea conradi 33 Rhodea corsini 33 Rhodea feistmanteli 33 Rhodea filifera 33 Rhodea fluitans 33 Rhodea furcata 32 Rhodea galopini 33 Rhodea gigantea 33 Rhodea gothaniana 33 Rhodea hochstetteri 33 Rhodea hsianghsiangensis 33 Rhodea knoppiana 33 Rhodea lontzenensis 33 Rhodea millefolium 33 Rhodea nematophylla 33 Rhodea parasparsa 33 Rhodea pilosa 33 Rhodea plumosa 33 Rhodea sparsa 33 Rhodea stachei 33 Rhodea sublipoldi 33 Rhodea tenuis 33 Rhodea tionestana 33 Rhodea trichomanoides 32 Rhodea vespertina 34 Rhodea westermanni 34 Rhodea yavorskyi 34 Rhodeopteridium 32-34, 41, 43, 44, 46, 49, 52 Rhodeopteridium alleghanense 33 Rhodeopteridium alloiopteroides 33 Rhodeopteridium aphlebiotum 33 Rhodeopteridium bellum 33 Rhodeopteridium bertrandii 33 *Rhodeopteridium blacksburgense* 33 Rhodeopteridium capillaceum 33

Rhodeopteridium chinghaiense 33 Rhodeopteridium chunanense 33 Rhodeopteridium conradii 33 Rhodeopteridium cornetii 33 Rhodeopteridium corsinii 33 Rhodeopteridium feistmantelii 33 Rhodeopteridium fengxianense 33 Rhodeopteridium filiferum 33 Rhodeopteridium flabellatum 33 Rhodeopteridium fluitans 33 Rhodeopteridium galopinii 33 Rhodeopteridium giganteum 33 Rhodeopteridium goeppertii 33, 41 Rhodeopteridium gothanianum 33 Rhodeopteridium hochstetteri 33, 41 Rhodeopteridium hsianghsiangense 33 Rhodeopteridium knoppianum 33 Rhodeopteridium leptofoliatum 33 Rhodeopteridium lianpingense 33 Rhodeopteridium lipoldii 33 Rhodeopteridium lontzenense 33 Rhodeopteridium machanekii 33 Rhodeopteridium millefolium 33 Rhodeopteridium moravicum 33 Rhodeopteridium multibifidum 33 *Rhodeopteridium nematophyllum* 33 Rhodeopteridium parasparsum 33 Rhodeopteridium paskoviense 33 Rhodeopteridium pilosum 33 Rhodeopteridium piniforme 33 Rhodeopteridium plumosum 33 Rhodeopteridium quxianense 33 Rhodeopteridium sparsum 33 Rhodeopteridium stachei 33 Rhodeopteridium sublipoldii 33 Rhodeopteridium subpetiolatum 33 Rhodeopteridium tenue 33, 41 Rhodeopteridium tionestanum 33 Rhodeopteridium trichomanoides 32 Rhodeopteridium vespertinum 34 Rhodeopteridium westermannii 34 Rhodeopteridium yavorskyi 34 Rhodeopteridium yingdeense 34 Rhynchogonium 21, 22, 25, 49 Rhynchogonium crassirostre 21 Rhynchogonium sulcatum 25 Rhynchogonium sp. YVM-1 21, 22, 43-46, 49-52 Rhvnchosperma 22 Schulzospora 21 Schulzospora campyloptera 21, 43, 44, 50, 51 Sigillaria 45 Simplotheca 21, 49 Simplotheca silesiaca 21 Simplotheca sp. YVM-1 21, 43-46, 49-52 Sphaenopteris 35, 36 Sphenophyllites 5 Sphenophyllum 5–7, 8, 49 Sphenophyllum emarginatum 5 Sphenophyllum tenerrimum 6,7 Sphenophyllum cf. tenerrimum 6, 7, 46, 49, 52 Sphenopteridium 34, 35, 41, 43, 44, 46, 49, 52 Sphenopteridium bifidum 41 Sphenopteridium dissectum 34 Sphenopteridium gaebleri 41 Sphenopteridium jurinae 41 Sphenopteridium pachyrrachis 41 Sphenopteris 17, 19, 21, 32, 35–40, 41, 43–47, 49–52 Sphenopteris (Rhodea) chinghaiensis 33

Sphenopteris corneti 33 Sphenopteris dicksonioides 41 Sphenopteris distans 41 Sphenopteris elegans 35, 36 Sphenopteris foliolata 41 Sphenopteris stangeri 41 Sphenopteris trichomanoides 32 Sphenopteris in chomanomes 32 Sphenopteris sp. 1 18, **36–38**, 39, 49, 52 Sphenopteris sp. 2 **38**, **39**, 49, 52 Sphenopteris sp. 3 **39**, 49, 52 Sphenopteris sp. 4 39, 49, 52 *Sphenopteris* sp. 5 **39**, **40**, 49, 53 *Sphenopteris* sp. 6 40, 49, 53 Spirorbis 12 **Stanwoodia** 26 Stigmaria 47, 48, 52, 53 Stigmaria ficoides 42, 44, 46, 48, 50–53 Stigmaria stellata 44, 46, 48, 50–53 Sublepidodendron 45, 48 Sublepidodendron ex gr. robertii 44, 46, 48, 53 Sublepidodendron shvetzovii 44–46, 48, 50–53 Sublepidodendron cf. shvetzovii 44, 53

Александрова Г.Н. 3 Аристов В.А. 47 Барбашов Е.Р. 3 Бывшева Т.В. 42 Вальц И.Э. 21 Вандерфлит Е.К. 45 Василевская Н.Д. 30 Вахрамеев В.А. 13, 14, 35 Витберг Ф.А. 8 Геккер Р.Ф. 45, 47 Гоманьков А.В. 4 Горденко Н.В. 48, 52 Гричук В.П. 42 Добров С.А. 41 Завьялова Н.Е. 42, 49 Залесский М.Д. 5, 8, 11, 12, 22–26, 35, 40, 41, 48, 49, 54 Игнатов М.С. 48, 53 Игнатьев И.А. 15, 21, 22, 23, 45, 48, 49, 53 Константинович А.Э. 41 Криштофович А.Н. 6 Лепёхина В.Г. 28 Лотова Л.И. 15 Мейен С.В. 4-7, 13, 15, 18, 20-23, 28-30, 34, 35, 38, 48 Мосейчик Ю.В. 9-12, 14, 17, 19, 21-23, 26, 28, 39, 45, 48, 49, 53, 54 Наумова С.Н. 42 Нейбург М.Ф. 11 Новик Е.О. 5, 7, 10, 17, 22, 23, 29, 30, 32, 34, 36, 42 Орлова О.А. 25, 30, 33, 41, 42, 48, 49, 52, 54 Поршняков Г.С. 47, 54 Поршняков С.Н. 47, 54 Радченко Г.П. 5-7, 10, 28, 34 Радченко М.И. 7 Рассказова Н.Б. 52, 54 Рябинкина Н.Н. 19 Савицкая Л.И. 33 Савицкий Ю.В. 47 Саломон А.П. 45 Снигиревский С.М. 25, 33, 41, 48, 52, 54 Филин В.Р. 13 Фисуненко О.П. 42 Форш Н.Н. 40

Sublepidophloios 48 *Sublepidophloios sulphureus* 44, 46, 48, 50, 51, 53 Sublepidophloios suvoroviensis 44, 46, 48, 53 Telangiopsis 42, 49 Telangiopsis nonnae 42, 45, 46, 49, 52 Telangium 32, 36 Todea lipoldi 33 Trichomanites goepperti 33 Trichomanites machanekii 33 Trichomanites moravicus 33 Trigonocarpales 21, 22 Triphyllopteris 45 Trivena 17 Tubicaulis 42 Tulastrobus 48 Tulastrobus pusillus 44, 46, 48, 50, 51, 53 Ushakovia 26–28, 49 Ushakovia fluvialis 26–28, 43, 44, 46, 49, 53 Wardia 30 Wittbergia 48 Wittbergia zalesskii 44, 46, 48, 52

#### имен

Чиркова Е.Ф. 35 Шведов Н.А. 29, 30, 32, 34 Швецов М.С. 30 Эйхвальд Э.И. 5, 13, 35, 41, 42, 48 Янишевский М.Э. 41 Яценко-Хмелевский А.А. 15 Andrews H.N. 10, 13, 14, 16, 29, 30, 32 Artis E.T. 13, 42 Balme B.E. 21 Beck C.B. 15, 26 Bertram U. 16, 17, 19, 45 Binney E.W. 6, 16 Boureau Éd. 5, 7, 10, 11 Brongniart Ad. 5, 7–9, 17, 29, 32, 33, 35, 36, 41, 42, 48, 49 Bureau M.E. 5, 7, 11, 32, 34, 35, Chaloner W.G. 48 Chen Q. 33 Cleal C.J. 17 Corda A.J. 16 Cotta C.B 14, 42 Cribbs J.E. 26 Crookall R. 13, 14, 16 Daber R. 8, 31-33 Dawson J.W. 40 Decombeix A.-L. 15, 26 Deng B. 33 Dijkstra S.J. 13 DiMichele W. 12 Doubinger J. 13, 14 Dunn M.T. 15, 17 Eggert D.A. 22, 42, 49 Endlicher S.L. 16, 28, 32, 49 Esau K. 15 Ettingshausen C. 6, 33, 41, 49 Falcon-Lang H. 12 Flajs G. 33 Galtier J. 14, 26, 28 Geng B. 34 Gensel P.G. 31 Göppert H.R. 10, 29, 30, 34, 36, 41 Gothan W. 30–34, 41, 49 Gourlie W. 16

Grand'Eury M.F.C. 5, 13, 14 Havlena V. 8 Heer O. 21, 49 Helmhacker R. 6, 49 Hilton J. 34 Hirmer M. 5, 7–11, 13, 14, 48, 49 Hoffmeister S.H. 21 Hunger G. 33 Hutton W. 5, 13, 14, 25, 28, 41, 49 Ibrahim A.C. 21 Jeffrey E.C. 26 Jennings J.R. 16, 17, 19, 30, 32, 49 Jongmans W.J. 7–9, 11, 13, 29 Kidston R. 9, 11, 26, 29, 30, 32-35, 41, 48, 49 Koechlin-Schlumberger J. 7, 8 Koenig Ch. 5 Kosanke R.M. 21 Kotasowa A. 5, 33 Kraus G. 28 Kremp G.O.W. 21 Krings M. 20, 45 Kubart B. 16, 17 Lacey W.S. 26 Laveine J.-P. Lindley J. 5, 13, 14, 25, 28, 41, 49 Linné C. (Linnaei K.) 13, 30 Long A.G. 15 Lutz J. 8 Malloy R.E. 21 Mapes G. 17 Meyer-Berthaud B. 26, 28 Millay M.A. 21 Namboodiri K.K. 15, 26 Nathorst A.G. 21, 30, 41, 48, 49 Paterson R. 8 Patteisky K. 17, 33 Pfefferkorn H.W. 13, 14 Potonié H. 16, 29, 32, 33, 35, 41 Potonié R. 21 Presl C.B. 26, 32 Pšenička J. 33

Punt W. 15 Purkyňová E. 10, 11, 32, 33 Read C.B. 29, 30, 32–34 Remy R. 7, 8, 10, 11, 21, 33, 49 Remy W. 7, 8, 10, 11, 21, 33, 49 Renault B. 16 Renier A. 33 Roemer F.A. 10 Rothwell G.W. 5-7, 15, 17, 28, 45 Scheckler S.E. 15 Schimper W.P. 29, 34, 41, 49 Schlotheim E.F. 7, 36 Schultka S. 20, 33, 45 Scott A.C. 14, 26 Scott D.H. 15, 16, 26, 45, 48 Serbet R. 15 Seward A.C. 5, 7, 11, 16, 17, 21, 26 Staplin F.L. 21 Sternberg K.M. 5, 7, 17, 32, 35, 36, 41, 42, 48, 49 Sterzel J.T. 48 Stewart W.N. 5-7, 28, 45 Stockmans F. 7, 32-34, 36 Stur D.R.J. 5-9, 11, 29, 32, 33, 41, 49 Sze H.C. 33 Taylor T.N. 5-7, 21, 22, 29, 30, 32, 34, 35, 42, 49 Unger F. 26 Van Amerom H.W.J. 32, 33, 36 Wagner R.H. 17 Wang Q. 5 Weiss Ch.E. 5, 11, 12, 35, 41 White D. 7, 29, 30 Williamson W.C 16 Willière Y. 7, 32-34, 36 Witham H.T.M. 26 Wu X. 7, 33, 34 Xiong C. 5 Zeiller Ch.R. 7, 32, 42 Zhang S. 33 Zhao X. 33, 34 Zimmermann W. 32, 41, 49

# Содержание

Предисловие
Таксономическое разнообразие членистосте- бельных, папоротников и голосеменных ран- него карбона Подмосковного бассейна 4
I. Общие замечания 4
II. Членистостебельные5Отдел Pteridophyta. Птеридофиты5Класс Equisetopsida (Articulatae).Членистостебельные (хвощовые)Род Sphenophyllum Ad.Brongniart, 18285Sphenophyllum cf. tenerrimumEttingshausen ex Helmhacker, 18746
Подкласс Equisetidae. Хвощовые Род Archaeocalamites Stur, 1875
Archaeocalamites (?) sp
sp. nov 10 Род Archaeocalamitina Mosseichik, gen. nov 11 Archaeocalamitina weissii Mosseichik
sp. nov
III. Папоротники
Род <i>Caulopteris</i> Lindley et Hutton, 1832 13 <i>Caulopteris yasnopolyanensis</i> Mosseichik sp. nov 14
IV. Голосеменные
emend. nov
Сателлитные роды порядка Lagenostomales Род <i>Grandeurites</i> Mosseichik, 2011 19 <i>Grandeurites lyginopteroides</i>
Моsseichik, 2011 19 Род <i>Simplotheca</i> R.Remy et W.Remy, 1955 21

Simplotheca sp. YVM-1	21
Род Rhynchogonium Heer, 1876,	
emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004	21
Rynchogonium sp. YVM-1	22
Род Boroviczia Zalessky, 1905,	
emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004	22
Boroviczia karpinskii Zalessky, 1905,	
emend. Mosseichik et Ignatiev, 2004	23
Carennurulle poull ornena Pinophyta	
Pon Ushakovia Mosseichik gen nov	26
Ushakovia fluvialis Mosseichik	20
sn nov	26
Pour Dadorylon Endlicher 1847	20
Dadorylon sp. VVM 1	20
Dadomylon sp. 1 v WI-1	20
Dudoxyion sp.	20
Оси голосеменных	
или прогимноспермов insertae sedis	29
v. Папоротниковидная листва	20
Dog Adjantitas Cönnort 1926	29
amond Kidston 1022	20
Adjustitos an	29
Don Candiantaridium Natharat 1014	20
Cardiontaridium of momagum	30
Gothan 1949	31
Pog Phodeonteridium	51
W Zimmermann 1050	22
Phodeontaridium sp	34
Pog Sphenontaridium Schimper 1874	34
Sphenopteridium sp	34
Pon Sphenopteris (Ad Brongniart 1822)	54
Sternberg 1825	35
Sumberg, 1825	36
Sphenopteris sp. 7	38
Sphenopteris sp. 2	30
Sphenopieris sp. 5	39
Sphenopteris sp. 5	39
Sphenopteris sp. 5	40
Sphenopiens sp. 6	10
VI. Материалы к ревизии других таксонов	40
Archaeopteris Dawson	40
Adiantites Göppert, Rhodeopteridium	
W.Zimmermann, Sphenopteridium	
Schimper и Sphenopteris Sternberg	41
Cardiopteridium Nathorst	41
Pecopteris Ad.Brongniart	41
Psaronius Cotta	42
Telangiopsis Eggert et T.Taylor	42

Заключительные замечания	43
I. О географическом распространении	
и палеоэкологии членистостебельных,	
папоротников и голосеменных раннего	
карбона Подмосковного бассейна	43
II. Глобальные макрофлористические зоны раннего карбона и их аналоги	
в Подмосковном бассейне	45
Приложения	48
<ol> <li>Конспект ископаемой флоры раннего карбона Подмосковного бассейна</li> </ol>	48

2. Ансамбль-таксоны флоры раннего карбона Подмосковного бассейна	50
<ol> <li>Критерии установления ансамбль-таксонов флоры раннего карбона Подмосковного бассейна</li> </ol>	51
<ol> <li>Находки ископаемых растений в нижнем карбоне Подмосковного бассейна</li> </ol>	52
Литература	55
Объяснения к фототаблицам	61
Указатели	66

# Таблица I




Таблица III



Таблица IV G



Таблица VI



Таблица VII





Таблица IX



Таблица Х



Таблица XI



## Таблица XII



Таблица XIII



Таблица XIV



Таблица XV



Таблица XVI



Таблица XVII



Таблица XVIII



Таблица XIX



Таблица ХХ



## Таблица XXI



Таблица XXII



## Таблица XXIII

