

Новые данные о лепидодендроидных плауновидных из нижнего карбона Подмосковского бассейна

Ю.В. Мосейчик

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжжевский пер., д. 7, стр. 1
mosseichik@mail.ru

Из отложений тульского – михайловского горизонтов (тихвинская – путлинская свиты) визейского яруса северо-западного крыла Подмосковского бассейна (Боровичский р-н Новгородской обл.) впервые описываются остатки вида *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov. Ранее этот вид был известен только в визейских отложениях южных районов бассейна.

Описываемое растение относится к группе плауновидных, листовые подушки которых по морфологии напоминают подушки рода *Lepidodendron* Sternberg, но не несут отчетливые листовые рубцы. В разное время такие лепидофиты относили к родам *Ulodendron* Lindley et Hutton, *Bergeria* Presl, *Sublepidodendron* (Nathorst) Hiermer. Автор подробно анализирует различные точки зрения на этот вопрос и присоединяется к мнению К. Альварес-Васкес и Р. Вагнера [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014] о том, что эти формы следует относить к роду *Bergeria*.

В нижнем карбоне Европейской России (Подмосковского бассейна и Печорского Приуралья) к подобным формам относятся четыре вида, ранее включавшиеся в род *Sublepidodendron*. Для них вводятся соответствующие новые комбинации: *Bergeria nelidovensis* (Mosseichik) comb. nov., *B. shvetzovii* (Mosseichik) comb. nov., *B. puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., *B. vuktylensis* (Mosseichik) comb. nov.

Поскольку оси *Bergeria shvetzovii* найдены в органической связи со стробилами *Flemingites russiensis* Mosseichik, подтверждается предположение К. Альварес-Васкес и Р. Вагнера о принадлежности рода *Bergeria* к семейству Flemingitaceae.

В соответствии с принятыми номенклатурными решениями вносятся изменения в названия местных макрофлористических зон Подмосковского бассейна: зона *Sublepidodendron shvetzovii* меняет свое название на *Bergeria shvetzovii*. Также уточняется положение нижней границы этой зоны, которую предлагается проводить в основании тульского горизонта.

ВВЕДЕНИЕ

Многолетнее изучение ископаемых растений из визейских отложений Подмосковского бассейна показало флористическую неоднородность его территории в то время: местонахождения северо-западного (Новгородская обл.) и южного (Калужская, Тульская и Рязанская обл.) крыльев бассейна существенно различаются как по таксономическому составу, так и по доминантам растительных сообществ [Мосейчик, 2009, 2014]. Это позволило на соответствующих территориях выделить Западно-Московский и Южно-Московский палеофлористические округа [Мосейчик, 2009]. Находки последних лет [Мосейчик, Игнатъев, 2017] дают возможность предполагать, что визейская флора Тверской области (так называемое западное крыло Подмосковского бассейна) также могла принадлежать Южно-Московскому округу.

В каждой из флор Западно-Московского и Южно-Московского округов известно около 30 видов ископаемых растений, и только 4 из них

общие: мохоподобные растения *Mstikhinia durantae* Mosseichik, Ignatov et Ignatiev, плауновидные *Flemingites russiensis* Mosseichik, *Stigmarmaria ficoides* (Sternberg) Ad. Brongniart, *S. stellata* Eichwald.

В настоящей статье описываются недавно обнаруженные на северо-западном крыле остатки еще одного вида, ранее известного только в южных районах бассейна. Речь идет об осях плауновидных, первоначально описанных как *Sublepidodendron puchkoviorum* Mosseichik [Мосейчик, Игнатъев, 2017]. Новые находки позволяют не только расширить наши представления о географическом распространении этого вида, но и дают некоторые новые сведения о его морфологии.

Кроме того, нами пересмотрена родовая принадлежность обсуждаемого вида. На текущий момент представляется более правильным отнести его к роду *Bergeria* Presl, emend nov. с введением новой видовой комбинации – *Bergeria puchkoviorum*.

МАТЕРИАЛ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Описываемый материал собран в трех местонахождениях поздневизейского возраста, расположенных в Боровичском районе Новгородской области.

Путлино-3. Находится на правом берегу р. Мста у северной оконечности д. Путлино. Здесь находится небольшое обнажение, которое представлено переслаиванием песчаников, песков и глин с разнообразными растительными остатками (подробнее см. [Мосейчик, 2009, 2014; Мосейчик и др., 2019]). Породы относятся к нерасчлененным мстинской и путлинской свитам (алексинский – михайловский горизонты). В высыпках песчаников из этого обнажения в 2022 году Ю.В. Мосейчик и И.А. Игнатьевым были найдены остатки осей *Bergeria puchkoviorum*. Ныне они хранятся в Геологическом институте РАН (ГИН РАН).

Порог Витца. Расположено на левом берегу р. Мста, в 2 км ниже по течению от местонахождения Путлино-3. Когда-то здесь было большое обнажение тихвинской, мстинской и путлинской свит (тульский – михайловский горизонты; подробнее см. [Мосейчик, 2009, 2014; Поршняков С., Поршняков Г., 2021]), но в настоящее время естественные выходы пород задернованы. Лишь вблизи берега остаются высыпки песчаников с остатками растений, которые, вероятно, относятся к мстинско-путлинскому интервалу разреза. В одном из таких фрагментов песчаника сотрудниками турфирмы «Горная Мста» (В.Я. Артемьевым, В.А. Николаевым и Л.В. Николаевой) несколько лет назад был обнаружен отпечаток оси *B. puchkoviorum*, который ныне хранится в созданном ими Музее палеонтологии Горной Мсты, расположенном у с. Ровное Боровичского района (подробнее о музее см. [Николаева, 2022]).

Порожская улица. В центре г. Боровичи, там, где Порожская улица упирается в правый берег р. Мста, на дне реки находятся высыпки крупных неокатанных глыб бурого угля и углистых глин. Одна из таких глыб (толщиной 11 см и до 20 см в поперечнике), поднятая в 2022 году со дна реки В.Я. Артемьевым, оказалась сложена тонким чередованием слоев глин и углефицированных остатков ископаемых растений. Среди последних был обнаружен фрагмент коры крупного ствола

B. puchkoviorum. Эти остатки ныне хранятся в ГИН РАН, куда они были любезно переданы сотрудниками турфирмы «Горная Мста».

По всей вероятности, эти глыбы угля и углистых глин происходят из отложений тихвинской свиты (тульский горизонт), которыми в данном месте сложено ложе реки. Породы этой свиты ранее обнажались на правом берегу реки, непосредственно под Порожской улицей, но сейчас они не видны из-за постройки набережной. Согласно описанию этого обнажения, приведенному в книге С.Н. и Г.С. Поршняковых [2021, с. 18, 20], породы тихвинской свиты в этом месте залегают с заметным (до 5°) падением к юго-востоку вверх по реке, и в них снизу вверх выделяются следующие слои:

1. Глины каолиновые, светло-серые, пластичные, с тремя прослойками углистых глин, переходящие иногда в угли. Видимая мощность около 1 м.
2. Глины каолиновые, песчанистые, белые и светло-серые, слабо пластичные, с обугленными остатками корневых систем растений. Выше переходят в светло-серые более плотные и более пластичные глины с прослойками углистых и песчанистых глин, содержащих конкреции пирита и сидерита. В кровле содержат горизонт пирит-сидеритовых конкреций часто окисленных, лимонитизированных. Общая мощность около 7 м.
3. Глины серые, песчанистые, слюдястые. Мощность 2 м.
4. Двойной пласт угля бурого, с прослойками глин посередине и с многочисленными пирит-марказитовыми конкрециями. Мощность около 1 м.
5. Глины серые, пластичные. Мощность 1 м.
6. Пески слюдястые, иногда глинистые, водоносные. Видимая мощность до 2 м.

Предположительно, глыба с изученными нами остатками растений происходит из слоя 1. Помимо *B. puchkoviorum* среди этих остатков нами обнаружены фрагменты фруктификаций плауновидных, требующие дальнейшего изучения, и фитолеймы *Lepidodendron demkinae* Mosseichik (табл. III, фиг. 3). Ранее этот вид лепидодендронов был установлен в отложениях тихвинской свиты в разрезе Малиновецкого карьера, расположенного в 29 км к северо-западу от г. Боровичи [Мосейчик, 2020]. Таким образом, тихвинский возраст глыбы с остатками *B. puchkoviorum* представляется весьма вероятным.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

При изучении отпечатков из местонахождения Путлино-3 использовался метод препарирования, который состоял из двух этапов. Сначала толстый слой песчаника, закрывавший отпечаток, удалялся электрическим гравером. При этом оставался тонкий слой породы непосредственно над отпечатком, который затем снимался при помощи тонкой иглы и молоточка.

Мацерирование фитолейм из местонахождения под Порожской улицей осуществлялось по

стандартной методике в смеси Шульце. Сначала фрагмент фитолеймы помещался на полтора часа в смесь концентрированной азотной кислоты и бертолетовой соли. Затем после промывки в дистиллированной воде фитолейма помещалась на 2 часа в разбавленный водный раствор аммиака. Выделенные в результате оболочки заделывались в препараты на основе глицерин-желатины для дальнейшего изучения под световым микроскопом.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Надродовая систематика дана по [Thomas, Brack-Hanes, 1984].

Отдел *Lycophyta*

Класс *Lycopsida*

Порядок *Lepidocarpaceae*

Семейство *Flemingitaceae* Thomas et Brack-Hanes

Род *Bergeria* Presl in Sternberg, 1838, emend. nov.

Bergeria: Presl in Sternberg, 1838, S. 183–184; Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014, p. 200–201.

Sublepidodendron: Мосейчик, 2009, с. 110; Мосейчик, Рябинкина, 2012, с. 10–11; Мосейчик, Игнатъев, 2017, с. 4.

Типовой вид – *Bergeria acuta* Presl; средний карбон Европы. К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014] считают, что его более ранним таксономическим синонимом является *Bergeria dilatata* (Lindley et Hutton) Álvarez-Vázquez et Wagner.

Исправленный диагноз. Оси древовидных плауновидных с лепидодендроидным листорасположением. Листовые подушки плотно расположенные или расставленные, веретеновидные или субромбические, вертикально вытянутые, с ложным листовым рубцом, который расположен в верхней части подушки, но не совпадает с ее верхним краем, с лигульной ямкой над рубцом или без нее. Листья линейно-ланцетные, цельные, с единственной жилкой.

Emended diagnosis. Arborescent lycopsid stems with lepidodendroid phyllotaxis. Leaf cushions contiguous or separated by narrow or wide grooves, fusiform or rhomboidal, longer than broad, with

false leaf scar situated in the upper part of the cushion, but not coinciding with its upper edge, with or without ligule pit above the leaf scar. Leaves linear-lanceolate, entire, single-veined.

Виды из нижнего карбона Европейской России (табл. 1):

Bergeria nelidovensis (Mosseichik) Mosseichik, comb. nov. (базионим: *Sublepidodendron nelidovense* Mosseichik [Мосейчик, Игнатъев, 2017, с. 4–5, табл. I, фиг. 1–4, рис. 2]).

Bergeria shvetzovii (Mosseichik) Mosseichik, comb. nov. (базионим: *Lepidodendron shvetzovii* Mosseichik [Мосейчик, 2003, с. 50–52, табл. 2, фиг. 4–6, табл. 3, фиг. 1, табл. 4, фиг. 1, рис. 10]).

Bergeria vuktylensis (Mosseichik) Mosseichik, comb. nov. (базионим: *Sublepidodendron vuktylense* Mosseichik [Мосейчик, Рябинкина, 2012, с. 11–12, табл. 5, фиг. 1–3, рис. 6]).

Bergeria puchkoviorum (Mosseichik) Mosseichik, comb. nov. (базионим: *Sublepidodendron puchkoviorum* Mosseichik [Мосейчик, Игнатъев, 2017, с. 5–7, табл. II, фиг. 1–3, рис. 3]).

Bergeria puchkoviorum (Mosseichik, 2017)

Mosseichik, comb. nov.

Табл. I, фиг. 1–5; табл. II, фиг. 1–3;

табл. III, фиг. 1, 2; рис. 1

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

Sublepidodendron puchkoviorum: Мосейчик, Игнатъев, 2017, с. 5–7, табл. II, фиг. 1–3, рис. 3.

Голотип – Тульский областной краеведческий музей (ТОКМ), экз. № ВХ 1054 (табл. II, фиг. 1); Тульская обл., Георгиевский карьер (Коптево); визейский ярус, тульская свита.

Описание. Материал из местонахождения Путлино-3 представлен отпечатками двух фраг-

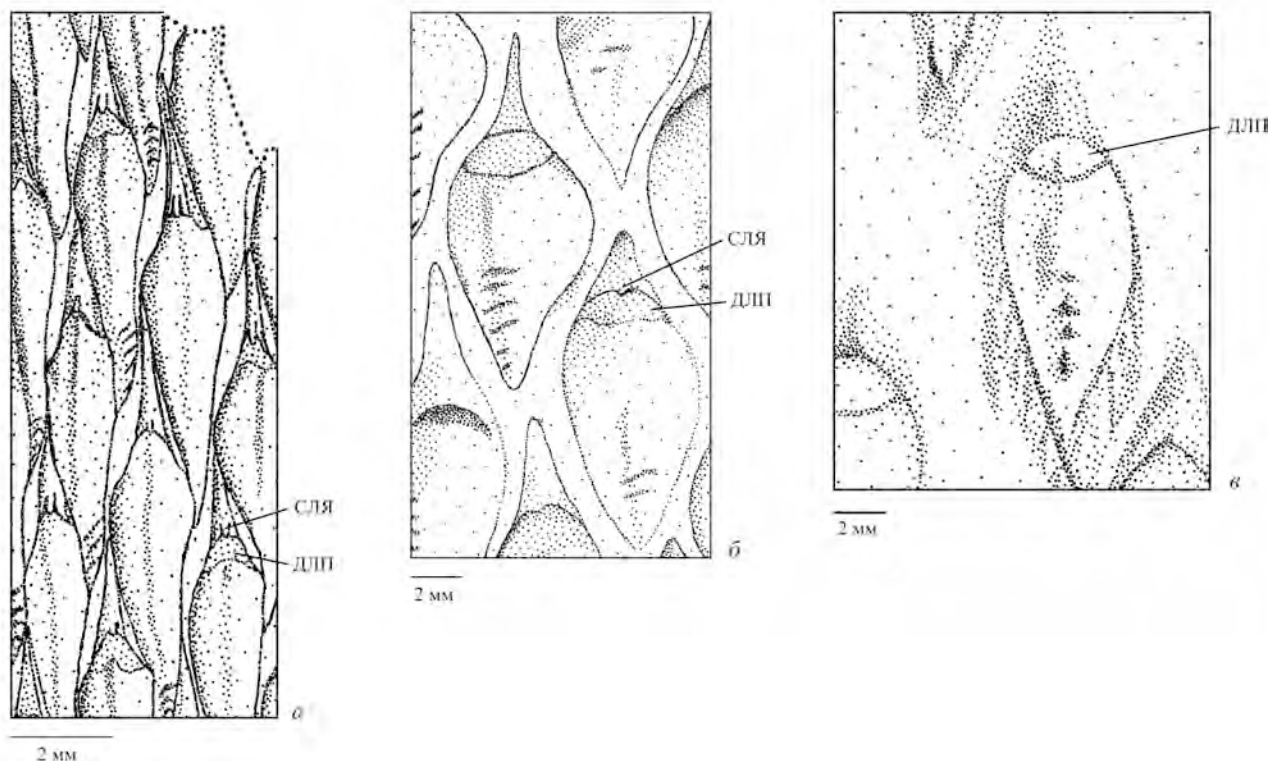


Рис. 1. *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., отпечатки осей: *a* – экз. № 4860/766-1 (ГИН РАН), Путлино-3, мстгинская – путлинская свиты; *б* – голотип № ВХ 1054 (ТОКМ), Георгиевский карьер (Коптево), тульская свита; *в* – экз. № 4860/811-1 (ГИН РАН), Порожская улица, тихвинская свита (СЛЯ – слепок лигульной ямки; ДЛП – дополнительная листовая подушка)

ментов, предположительно, молодых осей. Одна из этих осей дихотомирующая, шириной в месте разветвления 22 мм (табл. I, фиг. 1). Каждая из ее двух ветвей достигает в диаметре 9 мм. Другой экземпляр представлен неветвящейся осью шириной 9 мм (табл. II, фиг. 2).

Поверхность обоих экземпляров покрыта плотно расположенными веретеновидными листовыми подушками. Их длина 7,5–9 мм, ширина 1,5–1,7 мм. Ложный листовый рубец имеет колоколообразную форму. Практически на всех подушках листовый рубец в своей средней части пересекается сосочковидным слепком лигульной ямки (рис. 1а; табл. I, фиг. 3–5). Вероятно, отверстие лигульной ямки находилось на подушке чуть выше пазухи листовой пластинки.

Почти через все нижнее поле листовой подушки проходит киль, который в своей нижней половине пересекается слабо выраженными поперечными морщинами (рис. 1а; табл. I, фиг. 2; морщины становятся хорошо видны, если свет направить почти по касательной к поверхности образца).

Непосредственно под ложным листовым рубцом на некоторых листовых подушках наблюда-

ется небольшая площадка, форма которой весьма изменчива (рис. 1а; табл. I, фиг. 3, 5). Как правило, она выполнена породой более светлого, нежели отпечаток листовой подушки, цвета. Возможно, эта светлая порода заполнила щель, которая образовалась внутри листовой подушки в районе ложного листового рубца после отпадения листовой пластинки. Предположительно, эта площадка соответствует структуре, называемой дополнительной листовой подушкой (см. [Мейен, 1990]) и известной у экземпляров этого вида из других местонахождений (рис. 1а, б, в; табл. II, фиг. 1; табл. III, фиг. 1).

На этой площадке видны отпечатки продольно удлинённых клеток со средними шириной около 30 мкм и длиной около 60 мкм (табл. I, фиг. 5). Они заметно крупнее клеток эпидермиса листовой подушки, которые также сохранились на отпечатках. На подушке эпидермальные клетки почти изометричные со средним диаметром около 20 мкм.

Остаток из местонахождения Порог Витца представляет собой отпечаток фрагмента поверхности оси на грубом песчанике, поэтому не-

Таблица 1

Сравнительная характеристика видов плауновидных рода *Bergeria* из нижнего карбона Европейской России (по [Мосейчик, 2003, 2009; Мосейчик, Рябинкина, 2012; Мосейчик, Игнатъев, 2017] с уточнениями)

	<i>B. vuktylensis</i>	<i>B. nelidovensis</i>	<i>B. shvetzovii</i>	<i>B. puchkoviorum</i>
Максимальная известная ширина осей	1,5 см	6 см	5,5 см	25 см
Форма листовых подушек	веретеновидная	веретеновидная	веретеновидная	веретеновидная
Минимальные размеры листовых подушек на тонких осях	ширина 1,2–2,4 мм, длина 2–4 мм	размеры подушек почти постоянные: ширина ~1 мм, длина 8–11 мм	ширина 2 мм, длина 8 мм	ширина 1,5 мм, длина 7,5 мм
Максимальные размеры листовых подушек на крупных осях	крупные оси неизвестны		ширина 5 мм, длина 15 мм	ширина 8 мм, длина 31 мм
Расстояние между соседними листовыми подушками	практически отсутствует	в 2,5–5,5 раз превышает ширину листовых подушек	практически отсутствует	практически отсутствует или не превышает половины ширины листовых подушек
Слепок лигульной ямки	отсутствует	отсутствует	иногда присутствует выше пазушной линии (на листовой пластинке?)	иногда присутствует в пазухе листовой пластинки или чуть выше на листовой подушке
Киль в нижнем поле листовой подушки	гладкий	гладкий	гладкий	с поперечными морщинами
Распространение	нижний визе Печорского Приуралья (Республика Коми)	бобриковская свита западного крыла (Тверская обл.)	<i>Подмосковский бассейн:</i> тульская свита южного крыла (Калужская и Тульская обл.) тульская – венёвская свиты южного крыла (Калужская и Тульская обл.), тихвинская – путлинская свиты северо-западного крыла (Новгородская обл.)	

которые скульптурные элементы листовых подушек сохранились плохо (табл. II, фиг. 3). Листовые подушки веретеновидные, плотно расположенные. Их длина ~10 мм, ширина ~4 мм. Ложный листовый рубец и дополнительная листовая подушка неразличимы. В нижнем поле некоторых подушек наблюдается слабовыраженный киль с еле заметными поперечными морщинами.

Материал из местонахождения Порожская улица представлен отпечатком поверхности коры фрагмента крупной оси (табл. III, фиг. 1) с частично сохранившейся и сильно растрескавшейся фитолеймой (табл. III, фиг. 2). Отпечаток дости-

гает около 11 см в ширину и 14 см в длину. Ось несет веретеновидные листовые подушки, края которых на отпечатке видны неотчетливо (рис. 1в). Ширина подушек ~6 мм, длина ~20 мм. В верхней части листовой подушки наблюдается дугообразный ложный листовый рубец. Листовые пластинки не сохранились. Ниже середины листовой подушки присутствует слабо выраженный киль с небольшим числом коротких поперечных морщин. Слепок лигульной ямки не обнаружен. Непосредственно под ложным листовым рубцом наблюдается дополнительная листовая подушка – субовальная площадка, шириной около 3,5 мм, высотой 1,5–2,5 мм. Листовые по-

душки слегка расставлены. Расстояние между соседними подушками в пределах одной парастихи не более 3 мм. Межподушечное пространство несет слабо заметную продольную стриадность.

При мацерации фитолеймы выделить кутикулу не удалось.

Сравнение. Новый материал имеет небольшие отличия от голотипа (табл. II, фиг. 1; рис. 1б) и других экземпляров, известных из визейских отложений южного крыла Подмосковского бассейна (см. [Мосейчик, Игнатъев, 2017]).

У экземпляров из местонахождения Путлино-3 соотношение длины листовой подушки к ее ширине около 5, тогда как у типового материала оно находится в пределах 2,3–4. Это различие можно отнести на счет молодости осей из Путлино-3, тогда как типовые экземпляры представляют собой фрагменты крупных старых стволов. Остальные находки из Боровичского района также принадлежат более старым осям и по пропорциям листовых подушек не отличаются от типового материала.

У ствола из местонахождения Порожская улица листовые подушки немного расставлены относительно друг друга, тогда как у всего остального материала, как с южного крыла, так и с северо-западного, подушки имеют плотное расположение. Возможно, это связано с индивидуальной изменчивостью и вряд ли требует выде-

ления экземпляра с Порожской улицы в новый вид.

Диагностические признаки *B. puchkoviorum* с учетом новых данных сведены в табл. 1. Там же дано сравнение с другими видами *Bergeria* из визейских отложений Европейской России.

Близкое сходство с *B. puchkoviorum* имеет вид *B. wingfieldensis* (Thomas et Seyfullah) Álvarez-Vázquez et al. из башкирского яруса Великобритании [Thomas, Seyfullah, 2015; Álvarez-Vázquez et al., 2018]. Это сходство заключается как в форме листовых подушек, так и в наличии на нижнем киле поперечных морщин. Однако у *B. wingfieldensis* морщины очень короткие (~0,3 мм) и расположены по всей длине кия, тогда как у *B. puchkoviorum* они длиннее (до 1,5 мм) и находятся только в нижней половине кия. Кроме того, для *B. wingfieldensis* не характерно образование дополнительной листовой подушки.

Оси с листовыми подушками, несущими киль с поперечными морщинами, как у *B. wingfieldensis*, описывались из среднего карбона Испании и Канады в составе *B. dilatata* [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014, figs 14a, h; Álvarez-Vázquez et al., 2018, fig. 8a]. Однако у типового материала *B. dilatata* такие морщины не отмечались, и этот признак не внесен в диагноз вида. Поэтому, возможно, экземпляры с морщинами следует исключить из состава *B. dilatata* и отнести к *B. wingfieldensis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Родовая систематика лепидодендронидных плауновидных без настоящего листового рубца

Среди остатков плауновидных, обнаруживаемых в каменноугольных отложениях Северной Америки и Европы (в том числе Подмосковского бассейна и Печорского Приуралья), присутствуют стебли, которые по лепидодендронидному характеру филлотаксиса, веретеновидному или субромбическому очертанию листовых подушек могли бы быть отнесены к роду *Lepidodendron* Sternberg. Однако, в отличие от типичных *Lepidodendron*, у них не наблюдается отчетливый листовый рубец и зачастую нет признаков присутствия лигульной ямки.

Такие формы часто рассматриваются лишь как облиственные или частично декортицированные побеги осей *Lepidodendron*. В то же время есть предложения относить их к самостоятельному таксону, на роль которого вводят роды

Sublepidodendron (Nathorst) Hirmer, *Bergeria* Presl или *Ulodendron* Lindley et Hutton. Ниже дается исторический обзор представлений об объеме и статусе этих трех родов и обосновывается точка зрения, впервые высказанная К. Альварес-Васкес и Р. Вагнером [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014], что обсуждаемые атипичные лепидодендронидные формы следует выделять в самостоятельный род с названием *Bergeria*.

Sublepidodendron (Nathorst) Hirmer

Род *Sublepidodendron* установлен около 100 лет назад, однако до сих пор нет единого мнения о его диагностических признаках и систематическом положении. У типового материала этого рода не было обнаружено следов присутствия

лигульной ямки, как и не показано ее отсутствие, поэтому остается вопрос о наличии у его представителей лигулы. И поскольку, по общему мнению, наличие или отсутствие лигулы является важным систематическим признаком, положение этого рода среди плауновидных остается дискуссионным. Другой важной проблемой является вопрос, были ли у этих растений опадающие листья, поскольку у них не обнаружен отчетливый листовой рубец.

Кратко рассмотрим основные вехи в изучении рода *Sublepidodendron* и подходы различных исследователей к решению вышеозначенных вопросов.

В 1920 году А.Г. Натгорст при описании раннекаменноугольных плауновидных из местонахождения Камп-Миллер (Camp Miller) на Шпицбергене, отнесенных им к нескольким новым видам в составе *Lepidodendron* (*L. mirabile* Nathorst, *L. fallax* Nathorst, *L. subfallax* Nathorst, *L. kidstonii* Nathorst, *L. calamitoides* Nathorst, *L. nordenskiöldii* Nathorst), обратил внимание на их отличия от типичных представителей этого рода. Он охарактеризовал эту группу видов следующим образом [Nathorst, 1920, S. 23–25]:

«Общим для всех остатков лепидодендронов из Камп-Миллер является отсутствие отчетливых листовых рубцов, характерных для типичных лепидодендронов. В некоторых случаях это, вероятно, связано с тем обстоятельством, что листья, как и листья ели, были прикреплены к верхней части подушек и направлены вперед, поэтому рубцы от опавших листьев нельзя увидеть со стороны. <...>

Еще одной отличительной чертой, общей для всех видов из Камп-Миллер, является узость листовых подушек, ширина которых меняется от едва 1 до 1,5 мм максимум. К тому же, в отличие от строения подушек обычных лепидодендронов, нижняя часть их подушки в своей верхней части прорезана острым продольным килем, который оставил соответствующий острый желобок на отпечатках. <...>

Как мы увидим ниже, вполне вероятно, что у нескольких рассматриваемых видов были простые, неразветвленные стебли. Из-за этих и других отклонений от нормального типа лепидодендронов возникает вопрос о том, правильно ли оставлять их в этом роде. Я считаю, что могу ответить на этот вопрос утвердительно. А именно, *Lepidodendron*, несомненно, следует рассматривать как очень обширный сборный род. <...> Все, что мы знаем о них [о видах из Камп-

Миллер], основано только на отпечатках остатков стеблей; мы ведь ничего не знаем ни о строении их шишек, ни об их анатомическом строении. Так как, в любом случае, было бы целесообразно подчеркнуть как взаимное родство рассматриваемых видов, так и их отличие от типичных лепидодендронов, можно объединить их в отдельную группу – группу *Sublepidodendron*».

Таким образом, А.Г. Натгорст рассматривал *Sublepidodendron* лишь как группу в составе заведомо сборного рода *Lepidodendron*. Отсутствие настоящих листовых рубцов на отпечатках стволов он объяснял тем, что рубцы были расположены выше пазухи листовых пластинок и, соответственно, закрыты породой. О лигульной ямке он не сообщает ничего, что, по меньшей мере, свидетельствует о том, что ее присутствие было не очевидно.

* * *

Через несколько лет в своем руководстве по палеоботанике М. Гирмер [Hirmer, 1927] уже использует название *Sublepidodendron* как родовое, хотя он прямо не называет этот таксон родом и обсуждает его в разделе, посвященном *Lepidodendron*. Для видов А.Г. Натгорста он вводит такие комбинации, как *Sublepidodendron mirabile*, *S. fallax* и т.д., что дает право рассматривать М. Гирмера как автора рода *Sublepidodendron*. Типовым видом этого рода обычно считается *Sublepidodendron mirabile* (Nathorst) Hirmer (см. [Andrews, 1955]), вероятно, по той причине, что этот вид описан первым как в работе А.Г. Натгорста, так и в руководстве М. Гирмера.

М. Гирмер [Hirmer, 1927, S. 204] дает следующую характеристику *Sublepidodendron*: «Что касается скульптуры поверхности ствола, сохранившейся только у остатков относительно тонких стеблей, то она устроена значительно проще, чем у типичных видов *Lepidodendron*. Очень часто у относимых сюда окаменелостей известны только субэпидермальные формы сохранности. На листовой подушке верхняя половина отделена от (большой) нижней половины тонкой дугообразной линией, на которой, вероятно, находилось место выхода проводящего пучка листа из стебля. Дополнительные рубчики, такие как парихны, транспирационные отверстия и лигульная ямка не установлены. Если эти формы здесь все же перечислены в составе *Lepidodendron*, то это связано с тем, что Натгорст (1920) рассматривает *Lepidodendron* как единый, “очень обширный сборный род”. По всей видимости, у нескольких

видов стволы, как у многих сигиллярий и улодендронов, были неразветвленными».

Как видно из этого текста, М. Гирмер, во-первых, считает, что отсутствие настоящего листового рубца связано с частичной декортикацией осей. Во-вторых, он обращает особое внимание на то, что у сублепидодендронов нет признаков наличия лигульной ямки. Несмотря на это он относит эти формы вместе с настоящими лепидодендронами, демонстрирующими лигульную ямку, к семейству *Lepidodendraceae*, которое прямо включает в группу лигульных лепидофитов.

Таким образом, М. Гирмер не считал отсутствие слепа лигульной ямки на остатках сублепидодендронов свидетельством того, что эти лепидофиты вообще не имели лигулы.

* * *

Однако со временем род *Sublepidodendron* стал рассматриваться именно как безлигульный, и его уже не сближали с настоящими лепидодендроновыми, а помещали в число их безлигульных предков.

Так, Р. Крейзель и Г. Вейланд [Kraüsel, Weyland, 1949] выделили для таких форм без лигулы особое семейство *Sublepidodendraceae*. При этом они включили в него верхнедевонские формы из Нижней Силезии. Позднее Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1969, 2006] отнес к этому же роду и семейству верхнедевонские безлигульные лепидофиты с о. Медвежий. Помимо *Sublepidodendron* в это семейство им были также включены роды *Lepidodendropsis* Lutz, *Protolopodendropsis* Gothan et Zimmermann и *Pseudolepidodendropsis* Schweitzer.

* * *

Следующим заметным шагом в интерпретации рода *Sublepidodendron* стала статья У.Г. Чалонера в известной французской сводке по ископаемым растениям под редакцией Э. Буро [Chalonier, Boureau, 1967]. В ней на с. 466–467 написано следующее:

«*Sublepidodendron* основан на слепах, представляющих поверхность оси с узкими веретеновидными листовыми подушками, расположенными по спирали, или поверхность слегка декортицированной оси. Листовые подушки демонстрируют ложный листовый рубец в форме перевернутой V выше центра подушки, а от него может отходить книзу центральный киль. Этот “ложный листовый рубец”... возможно, происходит от листьев (может быть, на старой оси более или менее засохших), которые остались в породе

протоотпечатка... Листовая подушка никогда не демонстрирует истинный листовый рубец, и весьма вероятно, что листья никогда не опадали (хотя на старых растениях они могли, без сомнения, опадать вместе с листовой подушкой)».

Таким образом, У.Г. Чалонер был склонен считать отсутствие у сублепидодендронов настоящего листового рубца свидетельством того, что они представляют собой растения с непадающими листовыми пластинками.

Вслед за Р. Крейзелем и Г. Вейландом, он включил этот род в семейство *Sublepidodendraceae*, которое также отнес к группе безлигульных лепидофитов. При этом в составе рода *Sublepidodendron* У.Г. Чалонер отметил только лепидофиты из нижнего карбона Шпицбергена, описанные А.Г. Натгорстом.

* * *

Недавно нами [Мосейчик, 2009; Мосейчик, Рябинкина, 2012; Мосейчик, Игнатъев, 2017] были изучены довольно обширные материалы по лепидофитам из визейских отложений Подмосковного бассейна и Печорского Приуралья, среди которых оказались формы, близкие по морфологии к сублепидодендронам Шпицбергена. На основании того, что изученные нами плауновидные и шпицбергенские виды существовали практически одновременно и принадлежали одной и той же фитохории – Северо-Европейской палеофлористической провинции, мы предположили, что это близкородственные формы и они могут относиться к одному роду, то есть к *Sublepidodendron*. Поэтому некоторые характеристики, установленные на наших сублепидодендронах мы сочли возможным включить в диагноз этого рода.

Во-первых, наши исследования показали, что непадающая листовая пластинка и, соответственно, отсутствие на отпечатках истинного листового рубца – это устойчивый признак у целого ряда видов ископаемых плауновидных, не зависящий от формы сохранности или возраста растения. Во-вторых, было установлено, что на отпечатках лигульных лепидофитов с ложным листовым рубцом, близких по морфологии к *Lepidodendron*, не всегда сохраняется слепок лигульной ямки. Причем все это было показано не только для видов, отнесенных нами к *Sublepidodendron*, но и для представителей родов *Ulodendron* Lindley et Hutton и *Ogneuporia* Mosseichik [Мосейчик, 2009; Мосейчик, Игнатъев, 2017]. Поэтому в ряде случаев может создаваться ложное впечатление

отсутствия лигульной ямки и, соответственно, лигулы, что могло произойти и с сублепидодендронами Шпицбергена.

В связи с этим нами был предложен новый диагноз для рода *Sublepidodendron* [Мосейчик, 2009, с. 110]: «Оси плауновидных с лепидодендроидным листорасположением. Листовые подушки от веретеновидных до ромбических, с ложным листовым рубцом, имеющим вид арки. С лигульной ямкой над рубцом или без нее. Могут быть выражены верхний и (или) нижний кили».

* * *

В последнее время в качестве нового слова о морфологии *Sublepidodendron* часто цитируется работа китайских палеоботаников, озаглавленная «Позднедевонское древовидное плауновидное *Sublepidodendron songziense* Chen emend. (Sublepidodendraceae Krausel et Weyland, 1949) из Китая с ревизией рода *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer, 1927» [Wang et al., 2003].

В распоряжении авторов был обильный материал из верхов девона Южного Китая, который они отнесли к одному виду – *Sublepidodendron songziense* – и представленный моноспorangиатными стробилами и осями с сохранившимся анатомическим строением. Кроме того, с этими остатками ассоциировали ризофоры, которые они также сочли возможным отнести к тому же виду. Морфология листовых подушек *S. songziense* сходна с таковой шпицбергенских сублепидодендронов, поэтому они отнесли китайский вид к роду *Sublepidodendron* и, с учетом новых данных о *S. songziense*, предложили исправленный диагноз рода [Wang et al., 2003, p. 298]:

«Древесное плауновидное. Главный стебель без отчетливого разветвления, несет в верхней части улодендроновые рубцы, в нижней части ассоциирует с корневой системой типа *Stigmara*. Лист линейный или ланцетовидный, цельный, нерассеченный, нисходящий. Листовая подушка (ЛП) вертикально вытянутая, линейная, веретеновидная, овальная или эллиптическая. Ложный листовый рубец делит ЛП на две части. Нижняя часть крупнее, образует основную ЛП, верхняя часть – вторичную ЛП. Основная ЛП разделена в медиальном направлении выступающим, вертикально идущим килем или соответствующей канавкой, представляющими исходное положение сосудистого пучка листа. Не наблюдалось ни лигульной ямки, ни листовых, ни подлистных парихн. Базальное и верхушечное удлинения ЛП нечеткие, сужающиеся и прямые или сливаю-

щиеся в зигзагообразное удлинение. Среди ЛП с очевидными межподушечными пространствами, широкими или узкими, нет заметной орнаментации или межподушечные пространства несут наклонно, продольно или неправильно ориентированную скульптуру. ЛП расположены в лепидодендроидном филлотаксисе, демонстрируя низкие или высокие, ровные или слегка ступенчатые парастихи без отчетливых горизонтальных рядов. ЛП более толстого стебля расположены неплотно, они более крупные, часто отпавшие или соединенные вместе через соседние базальные и верхушечные удлинения, образующие характерные ортостихи. ЛП более тонкой ветви меньшего размера, расположены плотно или разделены лишь узкими межподушечными пространствами, и такая ветвь ветвится посредством изотомических или слегка анизотомических дихотомий, несет неоппадающие листья. Дистальные ветви делятся на вегетативные и фертильные. Стробилы *Lepidostrobis*-подобные, расположены на концах боковых ветвей, разноспоровые. Дистальные ветви с массивной или медуллированной протостелой. Главный стебель с отчетливой вторичной ксилемой и сифоностелой. Первичная ксилема экзархная. Протоксилема непрерывно распределена вокруг метаксилемы, без отчетливых корон. Трахеиды в основном лестничные, а между горизонтальными утолщениями их стенок присутствует “стриатность Уильямсона”. Вторичную ксилему пересекают многорядные лучи».

Ци Ванг с соавторами [Wang et al., 2003] поместили род *Sublepidodendron* в семейство Sublepidodendraceae. Однако вопреки традиции, идущей от Р. Крейзеля и Г. Вейланда и поддержанной У.Г. Чалонером и Г.-Й. Швайцером (см. выше), не рассматривают это семейство как группу безлигульных лепидофитов, тем самым не принимая объем этого семейства, предложенный перечисленными европейскими авторами. Китайские исследователи относят Sublepidodendraceae к подпорядку Dichostrobiles DiMichele et Bateman порядка Isoëtales sensu S. Meyen. Согласно авторам, установившим этот подпорядок [DiMichele, Bateman, 1996], в него включаются древесные лигульные плауновидные с моноспorangиатными стробилами (роды *Lepidodendron* Sternberg, *Sigillaria* Ad. Brongniart, *Diaphorodendron* DiMichele, *Synchysidendron* DiMichele et Bateman, *Hizemodendron* Bateman et DiMichele, *Lepidophloios* Sternberg). Китайские палеоботаники отнесли *Sublepidodendron* и Sublepidoden-

draceae к этому подпорядку на основании присутствия у *S. songziense* моноспорангиатных стробилов. В то же время, они не смогли показать, что у китайского вида была лигула, как у других *Dichostrobiles*.

Мы не можем согласиться с подобной интерпретацией *Sublepidodendron*. Типовые шплицбергенские формы и вид *S. songziense* разного возраста (первые – визейские, вторые – вероятно, фаменско-раннетурнейские) и географически значительно удалены друг от друга, что вызывает сомнения в их «близком родстве». Кроме того, у шплицбергенских видов ничего, кроме внешней морфологии осей, неизвестно. Поэтому включать в диагноз рода, и тем более семейства, данные о строении фруктификаций и анатомии осей, установленные у *S. songziense*, представляется не вполне корректным.

* * *

Таким образом, на данный момент *Sublepidodendron* остается родом без четкой диагностики, и, по всей вероятности, в него включают весьма различные растения. А поскольку неясны диагностические признаки рода, то и невозможно составить диагноз семейства *Sublepidodendraceae*. Поэтому лучше вообще воздержаться от использования этого надродового таксона, как и основанного на нем порядка *Sublepidodendrales* [Schweitzer, 2006].

Вероятно, и использование родового названия *Sublepidodendron* стоит ограничить только видами, установленными А.Г. Натгорстом на Шплицбергене, по крайней мере до тех пор, пока не будет проведена ревизия типового материала рода. Что касается «сублепидодендронов» из Подмосковного бассейна и Печорского Приуралья, то они могут быть отнесены к роду *Bergeria* Presl, ревизия которого была проведена недавно.

***Bergeria* Presl**

Девять лет назад испанские палеоботаники К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014], вне всякой связи с *Sublepidodendron*, ревизовали часть лепидодендронидных плауновидных из среднего карбона Евразии и обратили внимание на то, что некоторые из них, ранее включавшиеся в род *Lepidodendron*, на самом деле не несут настоящего листового рубца.

Такие формы были еще в 1838 году выделены К. Преслом в род *Bergeria* со следующим диаг-

нозом [Sternberg, 1838, S. 183]: «Стволы древовидные, сплошные, вальковатые. Рубцы от опавших листьев сближенные, многочисленные, спирально окружающие ствол, расположенные в четверном (1/4) порядке, плоские или слегка выпуклые, в верхней части снабженные мелкими продолговатыми или округлыми очень часто незначительно выступающими бугорками».

Очевидно, что «рубцами» (cicatrices) К. Пресл называл базальные части листьев плауновидных, для которых в настоящее время используется термин «листовые подушки». Настоящие же листовые рубцы, которые в терминологии К. Пресла называются «рубчиками» (cicatriculae), у этих форм отсутствовали.

Почти 70 лет спустя в известной сводке по ископаемым растениям под редакцией А. Потонье [Potonié, 1905] Ф. Фишер объяснял отсутствие отчетливого листового рубца у *Bergeria* тем, что оси этих растений частично декортицированы. После этого, вероятно, благодаря авторитету А. Потонье, во всех учебниках и руководствах по палеоботанике под названием *Bergeria* описывают одну из стадий декортикации осей лепидофитов типа *Lepidodendron* (см. [Potonié, 1921; Hirmer, 1927; Новик, 1952; Криштофович, 1957; Борсук и др., 1963; Gothan, Weyland, 1964; Chaloner, Boureau, 1967; Remy W., Remy R., 1977; Lemoigne, 1988; Михайлова, Бондаренко, 1997, 2006; и др.]). А большинство видов, включенных К. Преслом в *Bergeria*, были перенесены в род *Lepidodendron* (см. [Kvaček, Straková, 1997]).

Долгие годы никто не возвращался к материалу К. Пресла. И только относительно недавно К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014] пересмотрели оригиналы *Bergeria* и обнаружили неправоту Ф. Фишера: типовой материал рода представлен хорошо сохранившимися недекортицированными осями, которые демонстрируют листовые подушки без настоящих листовых рубцов. Для таких форм они предложили возродить род *Bergeria*, дав ему следующий диагноз [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014, p. 200]: «Оси древовидных плауновидных, покрытые спирально расположенными ромбическими листовыми подушками, более длинными, чем широкими, соприкасающимися или разделенными узкими желобками, без выраженного листового рубца. Листья линейно-ланцетные, цельные, с единственной жилкой».

Очевидно, что этот диагноз практически совпадает с тем, который дал У.Г. Чалонер роду *Sublepidodendron* (см. выше). Если опираться

только на эти диагнозы следует признать, что *Sublepidodendron* и *Bergeria* – таксономические синонимы.

К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер не вставили в свой диагноз признак присутствия или отсутствия лигульной ямки. При этом у вида *Bergeria dilatata* (Lindley et Hutton) Álvarez-Vázquez et Wagner, который детально описан в двух их статьях [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014; Álvarez-Vázquez et al., 2018], отсутствуют какие-либо следы наличия лигулы, тогда как у другого описанного ими вида *B. worthenii* (Lesquereux) Álvarez-Vázquez et Wagner на отпечатках подушек явно просматриваются слепки лигульных ямок, о чем они сами и пишут [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014, p. 205]. Кроме того, образования, напоминающие слепки лигульных ямок, видны на фотографии голотипа *B. quadrata* Presl (см. [Kvaček, Straková, 1997, pl. 45, fig. 4; Kvaček et al., 2021, pl. 45, fig. 4]) – вида, который К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер поставили в синонимику *B. dilatata*.

Весьма возможно, что мелкие «бугорки» в верхней части листовых подушек, упомянутые К. Преслом в его диагнозе *Bergeria*, являются слепками лигульных ямок. Таким образом, *Sublepidodendron* и *Bergeria* оказываются синонимами и в понимании Ю.В. Мосейчик (см. выше).

Ю.В. Мосейчик [2009] отнесла *Sublepidodendron* к семейству Flemingitaceae, поскольку остатки ветвей *Sublepidodendron shvetzovii* из виле Подмосковского бассейна были найдены в органической связи со стробилами *Flemingites russiensis* Mosseichik.

К. Альварес-Васкес и Р. Вагнер [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014] также отнесли переосмысленный ими род *Bergeria* к семейству Flemingitaceae на основании ассоциации остатков осей *Bergeria dilatata* со стробилами *Flemingites russelianus* (Binney) Brack-Hanes et Thomas. Оси описанного позднее вида *B. wingfieldensis* также ассоциируют со стробилами типа *Flemingites* Carruthers [Thomas, Seyfullah, 2015].

* * *

Б.А. Томас и К. Клил [Thomas, Cleal, 2020, 2022], однако, по-прежнему сомневаются в самостоятельности рода *Bergeria*. По их мнению, побеги, которые можно отнести к этому роду, представляют собой всего лишь молодые ветви представителей рода *Lepidodendron*, которые попали в захоронение, не успев сбросить листовые пластинки.

Мы, однако, не можем согласиться с этой точкой зрения. Ни в одном случае не показано,

что виды без листового рубца, выделявшиеся в род *Bergeria* (или *Sublepidodendron*), имеют морфологические аналоги среди находящихся с ними в одних и тех же местонахождениях представителей *Lepidodendron*. Поэтому мы считаем, что существование лепидодендроидных плауновидных с неоппадающими листовыми пластинками вполне реально, и они нуждаются в собственном родовом названии. Более того, есть основания полагать, что эти растения вместе с такими родами для вегетативных осей, как *Ulodendron*, *Ogneuporia* и *Paralycopodites* E. Morey et P. Morey (все также с неоппадающими листьями), образуют собственную компактную группу (семейство Flemingitaceae), обладавшую биспорангиатными стробилами типа *Flemingites*, тогда как настоящие лепидодендроны несли моноспорангиатные фруктификации (подробнее см. [Мосейчик, Игнатъев, 2017]).

Поэтому вполне обоснованным представляется возрождение рода *Bergeria*, как это сделали испанские исследователи, но с некоторыми оговорками: следует добавить в диагноз рода сведения о лигульной ямке и не ограничивать его только формами с плотно расположенными ромбическими листовыми подушками, что нами и сделано выше (см. раздел «Систематическое описание»). Возможно, что после пересмотра типового материала *Sublepidodendron* этот род окажется таксономическим синонимом *Bergeria*. Но к чему бы ни привела эта ревизия, последнее название будет обладать приоритетом как обнародованное раньше.

В соответствии с предлагаемой нами трактовкой *Bergeria*, все виды плауновидных из Подмосковского бассейна и Печорского Приуралья, ранее относимые к *Sublepidodendron*, перенесены нами в род *Bergeria* (см. раздел «Систематическое описание»).

***Ulodendron* Lindley et Hutton**

К. Альварес-Васкес и ее коллеги [Álvarez-Vázquez et al., 2018] отметили сходство между родами *Bergeria* и *Ulodendron*. Поэтому ниже мы кратко рассмотрим историю изучения *Ulodendron* и признаки, по которым эти роды можно различать.

Род *Ulodendron* был установлен раньше двух предыдущих родов – в монографии Дж. Линдли и У. Гёттона [Lindley, Hutton, 1831]. Однако в этой работе не был дан диагноз рода, а только приведено описание двух видов.

Первый из описанных видов – *U. majus* Lindley et Hutton – в настоящее время считается типовым, однако его голотип, происходящий из среднего карбона Англии, утрачен (см. [Thomas, Cleal, 2022]). На единственной иллюстрации в работе Дж. Линдли и У. Гёттона представлен ствол плауновидного, покрытый спирально расположенными поперечно вытянутыми субромбическими образованиями и вертикальными рядами крупных округлых рубцов, которые позднее получают название «улодендроновых рубцов».

Дж. Линдли и У. Гёттон так описывают это растение [Lindley, Hutton, 1831, p. 22–23]: «Это мог бы быть старый стебель *Lepidodendron* и даже, возможно, *L. sternbergii*, несмотря на то, что ячейки поверхности отличаются по форме от таковых этого вида, если бы форма ячеистости изменялась с возрастом у *Lepidodendron*, как у современных хвойных. В последнем случае ячейки, которые в молодом возрасте имеют наибольший перпендикулярный диаметр, превращаются в ромбовидные, имеющие наибольший горизонтальный диаметр; это обстоятельство возникает из-за того, что коровая ткань растягивается горизонтально из-за образования под ней новой древесины. Но г-н Адольф Броньяр верно заметил (*Prodrome*, с. 84), что рубцы *Lepidodendron*, вместо того чтобы укорачиваться, удлиняются по мере роста растения. <...> Поэтому вполне вероятно, что это ископаемое, хотя и очень похожее на *Lepidodendron*, на самом деле имело иную природу. Во всяком случае, оно содержит свидетельства того, что его род был очень непохож ни на что, что мы имеем среди хвойных или *Lycorodiaceae*; ибо в этих двух порядках у нас нет ничего, что можно было бы сравнить с теми большими рубцами на поверхности этого экземпляра, которые указывают места, откуда отходят ветви или, что более вероятно, скопления фрутификаций».

Второй из описанных Дж. Линдли и У. Гёттоном видов – *U. minus* Lindley et Hutton – отличается от *U. majus*, согласно их описанию, меньшими размерами больших рубцов. По представленному изображению очевидно еще одно отличие: «ячейки» на поверхности ствола не вытянуты поперечно, как у *U. majus*, а напротив – изометричные, а отдельные «ячейки» даже слегка вертикально вытянуты.

Впоследствии вокруг природы субромбических «ячеек» на стволах *Ulodendron* велась длительная дискуссия: их считали то листовыми рубцами, то листовыми подушками, то припод-

нятыми основаниями неоппадающих листьев. Также обсуждалась самостоятельность этого таксона: в частности, согласно одной из интерпретаций, *Ulodendron* предлагалось рассматривать как род для облиственных осей типа *Lepidodendron*. Поскольку у остатков, относимых к *Ulodendron* не видно признаков присутствия лигульной ямки этот род относили то к лигульным, то к безлигульным лепидофитам в зависимости от того с какими известными родами он сближался (подробнее см. [Chaloner, Bougeau, 1967; Thomas, 1967]).

Важным вкладом в решение вышеозначенных проблем стала работа британского палеоботаника Б.А. Томаса [Thomas, 1967]. Он изучил экземпляр, близкий по морфологии к голотипу *U. majus* и имеющий близкую к нему географическую и стратиграфическую привязку (средний – верхний карбон Шотландии). В частности, им была изучена кутикула этих растений. В результате было установлено наличие (1) кутинизированных лигульных ямок, (2) кутинизации субромбических «ячеек», что позволило доказать, что последние представляют собой листовые подушки. На этом основании он пересмотрел диагностику рода и предложил следующий диагноз [Thomas, 1967, p. 778]:

«Стволы древовидных плауновидных, покрытые косыми рядами листовых подушек. Большие округлые рубцы, расположенные в вертикальных рядах, представляют собой следы от опавших ветвей или шишек. Листовые подушки разделены желобками и несут неоппадающие линейные листья у своего верхнего края. Лигулы расположены в кутинизированных ямках у основания адаксиальных поверхностей листьев. Эпидермальные клетки изодиаметричные или удлиненные, с прямыми стенками. Устьица многочисленные как на листе, так и на листовых подушках».

В этом диагнозе Б.А. Томас не зафиксировал форму листовых подушек, что позволило ему позднее включать в *Ulodendron* не только формы с субромбическими изометричными или поперечно вытянутыми листовыми подушками, как у типового материала, но и с сильно вертикально вытянутыми подушками веретеновидной формы, а именно – вид *Ulodendron landsburgii* (Kidston) Thomas [Thomas, 1968; Thomas, Cleal, 2022].

В такой интерпретации *Ulodendron* становится очень похожим на *Bergeria*. К. Альварес-Васкес с коллегами [Álvarez-Vázquez et al., 2018] предлагали различать эти роды по присутствию

лигульной ямки (у *Bergeria*, по их мнению, ее нет) и по относительным пропорциям листовых подушек (у *Bergeria* их длина больше ширины). Поэтому вид *Ulodendron landsburgii* они перенесли в род *Bergeria* и даже посчитали его синонимом *B. dilatata*.

В данном случае испанские палеоботаники противоречат сами себе. Во-первых, лигульная ямка установлена у только что упомянутого *U. landsburgii* [Thomas, 1968] и у вида *B. worthenii* [Álvarez-Vázquez, Wagner, 2014]. Во-вторых, они включили в синонимику *Bergeria dilatata* вид *B. quadrata*, тогда как у голотипа последнего листовые подушки от почти квадратных до поперечно ромбических и тоже, возможно, обладают лигульными ямками (см. [Kvaček, Straková, 1997, pl. 45, fig. 4; Kvaček et al., 2021, pl. 45, fig. 4]).

На наш взгляд, основным отличием *Ulodendron* от *Bergeria* должно быть положение ложного листового рубца, то есть места отхождения листовой пластинки. Б.А. Томас четко пишет [Thomas, 1967] и развивает эту идею в своих последующих работах [Thomas, Meyen, 1984; Tho-

mas, Cleal, 2022], что листовые пластинки *Ulodendron* расположены у верхнего края листовой подушки, иными словами пазушная линия листа совпадает с верхним краем подушки. В связи с этим верхний край листовой подушки обычно пологий.

У *Bergeria*, наоборот, верхний край подушки заострен, и место отхождения листовой пластинки смещено книзу от него, что хорошо видно на типовом материале типового вида *B. acuta* (см. [Kvaček, Straková, 1997, pl. 2, fig. 3, 4; Kvaček et al., 2021, pl. 2, figs 3, 4]).

Наличие «улодендроновых рубцов» не может быть использовано для разграничения этих родов, поскольку они известны не только у осей, несущих поперечно вытянутые листовые подушки, но и у тех, листовые подушки которых вытянуты продольно (см. [Мосейчик, 2009; Thomas, Cleal, 2022]). Так же для этой цели не подходят эпидермально-кутикулярные признаки, так как кутикула сохраняется редко и большинство видов не имеют соответствующей характеристики.

Стратиграфическое значение представителей *Bergeria* в Подмосковном бассейне

Из табл. 1 видно, что в ряду видов из нижнего карбона Подмосковского бассейна *B. nelidovensis* – *B. shvetzovii* – *B. puchkoviorum* происходит увеличение максимальных размеров их листовых подушек. При этом в онтогенезе растений вида *B. nelidovensis* при утолщении ствола происходит увеличение межподушечного пространства, а размеры листовых подушек остаются постоянными, тогда как у представителей двух последних видов по мере роста растения вместе с увеличением диаметра оси увеличиваются также и листовые подушки.

Первый вид происходит из отложений нижнего визе (бобриковский горизонт), а два других – из верхнего визе (тульский – венёвский горизонты). Таким образом, наблюдается эволюционная тенденция, которая уже отмечалась нами ранее [Мосейчик, 2007, 2009, 2022а, б] как средневизейская смена «мелкоподушечных» лепидофитов «крупноподушечными» и известная среди других групп плауновидных тропического пояса.

В стратиграфическом плане эта смена отмечает границу двух местных макрофлористических зон, которые изначально были выделены на южном крыле Подмосковского бассейна и, возможно, могут быть протянуты в западные и северо-

западные районы бассейна: *Gryzlovia meyenii* (бобриковский горизонт) и *Sublepidodendron shvetzovii* (тульский – венёвский горизонты). В связи с перенесением вида-индекса второй зоны в другой род ее теперь следует называть – зона *Bergeria shvetzovii* (табл. 2).

Ранее предлагалось проводить границу между этими зонами в середине тульского горизонта – по известняку А₁ в верхней части богородицкой (средней) подсвиты тульской свиты [Мосейчик, 2009]. В то же время, находки видов *B. puchkoviorum* и *B. shvetzovii* в Георгиевском карьере в окрестностях г. Тула показывают, что крупноподушечные плауновидные появляются еще раньше – в нижней части богородицкой подсвиты. Дело в том, что мощная толща косослоистых песчаников Георгиевского карьера с остатками растений, по всей вероятности, должна быть скоррелирована с аналогичной толщей, обнажающейся в основании стратотипического разреза богородицкой подсвиты у г. Богородицк Тульской области (см. [Мосейчик, 2020]). В связи с этим нами [Мосейчик, 2022а] было предложено опустить нижнюю границу зоны *Bergeria shvetzovii* до основания тульского горизонта и, соответственно, до границы нижневизейского и

Стратиграфическое расчленение визейских отложений Подмосковского бассейна

Ярус	Подъярус	Местные макрофлористические зоны	Горизонт	Южное и западное крылья [Решение..., 1990]		Северо-западное крыло [Решение..., 1990]
				Свита	Подсвита	Свита
Визейский	Верхний	<i>Bergeria shvetzovii</i>	Венёвский	Венёвская	Суходольская Новогуровская	Ёгольская
			Михайловский	Михайловская	Кумовогорская	Путлинская
					Еринская	
					Серебрянская	
			Алексинский	Алексинская	Парсуковская	Мстинская
					Мышигская	
					Стопкинская	
	Тульский	Тульская	Ольховецкая	Тихвинская		
			Богородицкая			
			Щёкинская			
Нижний	<i>Gryzlovia meyenii</i>	Бобриковский	Бобриковская	Деевская	Бобриковская	
				Грызловская		
				Скопинская		
		Радаевский	Глубоковская		Кремницкая	

верхневизейского подъярусов (см. [Нижний карбон..., 1993]). Это решение условно, поскольку палеоботанические характеристики нижней (щекинской) подсвиты тульской свиты и верхней

(деевской) подсвиты бобриковской свиты неизвестны из-за весьма ограниченной площади распространения отложений, относимых к этим подсвитам.

Благодарности

Автор глубоко признательна В.Я. Артемьеву, В.А. Николаеву и Л.В. Николаевой (турфирма «Горная Мста», г. Боровичи) и И.А. Игнатьеву (ГИН РАН, г. Москва) за помощь в сборе ископаемых растений из отложений нижнего карбона в Боровичском районе Новгородской области.

Работа выполнена в рамках темы госзадания Геологического института РАН.

Литература

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

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

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

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

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

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

Мосейчик Ю.В. Сопоставление визейских флористических последовательностей экваториального пояса // Докл. АН. – 2007. – Т. 415. – № 1. – С. 83–86.

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

- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. II. Членистостебельные, папоротники, голосеменные. – М.: ГЕОС, 2014. – 72 с.
- Мосейчик Ю.В.* Лепидодендроны из визейских отложений Подмосковского бассейна // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2020. – Т. 20. – С. 19–33.
- Мосейчик Ю.В.* Фитостратиграфия нижнего карбона: региональные последовательности и глобальные зоны. 1. Флоры Евразии и Гондваны // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2022а. – Т. 24. – С. 1–31.
- Мосейчик Ю.В.* Фитостратиграфия нижнего карбона: региональные последовательности и глобальные зоны. 2. Флоры Катази, Ангарида и Казахстана // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2022б. – Т. 25. – С. 1–22.
- Мосейчик Ю.В., Гоманьков А.В., Игнатъев И.А.* Путеводитель палеоботанической экскурсии по разрезам нижнего карбона северо-западного крыла Подмосковского бассейна (окрестности г. Боровичи, Новгородская обл.). – М.: ГЕОС, 2019. – 38 с.
- Мосейчик Ю.В., Игнатъев И.А.* Визейские плауновидные Подмосковского бассейна: новые виды и надродовая принадлежность // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2017. – Т. 15. – С. 1–19.
- Мосейчик Ю.В., Рябинкина Н.Н.* К познанию визейской флоры Печорского Приуралья // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2012. – Т. 6. – С. 1–22.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / *М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бывшева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик.* – М.: Наука, 1993. – 222 с.
- Николаева Л.В.* Музей палеонтологии Горной Мсты // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2022. – Т. 24. – С. 148–157.
- Новик Е.О.* Каменноугольная флора Европейской части СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 468 с. (Палеонтология СССР. Нов. сер. Т. 1.)
- Поршняков С.Н., Поршняков Г.С.* Геологические экскурсии в районе г. Боровичи (руководство для экскурсоводов). – М.: ГЕОС, 2021. – 128 с.
- Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы (Ленинград, 1988). Каменноугольная система. – Л., 1990. – 95 л.
- Álvarez-Vázquez C., Bek J., Knight J.A., Wagner R.H.* Revision and significance of the Westphalian (Middle Pennsylvanian) arborescent lycopid *Bergeria dilatata* (Lindley & Hutton) Álvarez-Vázquez & Wagner // *Span. J. Palaeontol.* – 2018. – Vol. 33 (1). – P. 5–40.
- Álvarez-Vázquez C., Wagner R.H.* Lycopsidea from the lower Westphalian (Middle Pennsylvanian) of the Maritime Provinces, Canada // *Atlantic Geology.* – 2014. – Vol. 50. – P. 167–232.
- Andrews H.N.* Index of generic names of fossil plants 1820–1950. – Washington: U.S. Government Printing Office, 1955. – 262 p. (U.S. Geol. Surv. Bull. 1013.)
- Auerbach I.B., Trautschold H.A.* Über die Kohlen von Central-Russland // *Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou.* – 1860. – Т. 13 (19). – Liv. 1. – S. 3–58.
- Chaloner W.G., Boureau E.* Lycophyta // *E. Boureau* (ed.). *Traité de paléobotanique.* Т. 2. – Paris: Masson et Cie, 1967. – P. 436–845.
- DiMichele W.A., Bateman R.M.* The rhizomorphic lycopsids: a case-study in paleobotanical classification // *Systematic Botany.* – 1996. – Vol. 21. – P. 535–552.
- Gothan W., Weyland H.* *Lehrbuch der Paläobotanik.* – Berlin: Akademie-Verlag, 1964. – 594 S.
- Hirmer M.* *Handbuch der Paläobotanik.* Bd. 1: *Thallophyta – Bryophyta – Pteridophyta.* – Muenchen; Berlin: Verlag von R. Oldenbourg, 1927. – 708 S.
- Kräusel R., Weyland H.* *Pflanzenreste aus dem Devon.* XIV. *Gilboaphyton* und die *Protolepidophytales* // *Senckenbergiana.* – 1949. – Bd. 30. – S. 129–152.
- Kvaček J., Straková M.* *Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg.* – Prague, 1997. – 201 p.
- Kvaček J., Dašková J., Libertín M.* *Catalogue of plant fossils described in works of Kaspar M. Sternberg // Sternbergiana.* – 2021. – Vol. 1. – P. 1–309.
- Lemoigne Y.* La flore fossile aux cours des temps géologiques. Pt. 3 // *Geobios.* – 1988. – No. 1 (num. spec. 10). – P. 161–384.
- Lindley J., Hutton W.* The fossil flora of Great Britain; or, figures and descriptions of the vegetable remains found in a fossil state in this country. Vol. 1. Part 1. – L.: John Ridgeway, 1831. – P. 1–48.
- Nathorst A.G.* *Zur fossilen Flora der Polarländer.* Т. 2. Lief. 1. *Zur Kulmflora Spitzbergens.* – Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1920. – 45 S.
- Potonié H.* *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen-Reste der palaeozoischen und mesozoischen Formationen.* Lief. III. – Berlin: Königlichen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie, 1905. – S. 41–60.
- Potonié H.* *Lehrbuch der Paläobotanik.* 2 Aufl., umgearb. W. Gothan. – Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1921. – 538 S.
- Remy W., Remy R.* *Die Floren des Erdaltertums.* – Essen: Verlag Glückauf GmbH, 1977. – 468 S.
- Schweitzer H.-J.* Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 2. *Lycopodiinae* // *Palaeontographica B.* – 1969. – Bd. 126. – S. 101–137.
- Schweitzer H.-J.* Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht // *Palaeontographica B.* – 2006. – Bd. 274. – S. 1–185.
- Sternberg K.M.* Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd. II. H. 7/8. – Prag: Gottlieb Häse Söhne, 1838. – S. 81–220.
- Thomas B.A.* *Ulodendron:* Lindley et Hutton and its cuticle // *Ann. Bot. N. S.* – 1967. – Vol. 31. – No. 124. – P. 775–782.
- Thomas B.A.* The Carboniferous fossil lycopod *Ulodendron landsburgii* (Kidston) comb. nov. // *J. Nat. Hist.* – 1968. – Vol. 2. – P. 425–428.

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

Thomas B.A., Cleal C.J. The nomenclature of fossil-taxa representing different preservational states: *Lepidodendron* as a case-study // *Taxon*. – 2020. – Vol. 68. – No. 5. – P. 1052–1061.

Thomas B.A., Cleal C.J. A reassessment of the leafy shoots of Pennsylvanian-age arborescent lycopods // *Botany Letters*. – 2022. – Vol. 169. – No. 4. – P. 466–494.

Thomas B.A., Meyen S.V. A system of form-genera for the Upper Palaeozoic lepidophyte stems represented by compression-impression material // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1984. – Vol. 41. – No 3/4. – P. 273–281.

Thomas B.A., Seyfullah L.J. A new look at *Lepidodendron ophiurus* Brongniart and the recognition of *L. wingfieldense* sp. nov. (Flemingitaceae, Lepidodendrales) from the Langsettian (Bashkirian) of Derbyshire, East Midlands, UK // *Palaeontographica B*. – 2015. – Vol. 292. – Is. 1–3. – P. 23–32.

Wang Q., Hao S.-G., Wang D.-M., Wang Y., Denk T. A Late Devonian arborescent lycopod *Sublepidodendron songziense* Chen emend. (Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949) from China, with a revision of the genus *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2003. – Vol. 127. – P. 269–305.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1–3. *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., отпечаток дихотомирующей оси, экз. № 4860/766А (ГИН РАН); Путлино-3, мстинская – путлинская свиты: 1 – общий вид; 2 – листовые подушки в косом свете, видны поперечные морщины в нижней части подушек; 3 – листовые подушки при обычном освещении, видны слепки лигульных ямок и дополнительные листовые подушки.

Фиг. 4, 5. *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., отпечаток оси, экз. № 4860/765 (ГИН РАН); то же местонахождение: 4 – верхняя часть одной из листовых подушек, виден слепок лигульной ямки, дополнительной листовой подушки нет; 5 – верхняя часть другой листовой подушки со слепком лигульной ямки и дополнительной листовой подушкой.

Таблица II

Фиг. 1–3. *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., отпечатки осей: 1 – голотип № ВХ 1054 (ТОКМ), Георгиевский карьер (Коптево), тульская свита; 2 – экз. № 4860/765 (ГИН РАН), Путлино-3, мстинская – путлинская свиты; 3 – экз. из коллекции Музея палеонтологии Горной Мсты, Порог Витца, мстинская – путлинская свиты.

Таблица III

Фиг. 1, 2. *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov.; Порожская улица, тихвинская свита: 1 – экз. № 4860/811-1 (ГИН РАН), отпечаток оси; 2 – экз. № 4860/811А (ГИН РАН), фрагмент фитолеймы листовой подушки той же оси (стрелками показан ложный листовой рубец).

Фиг. 3. *Lepidodendron demkinae* Mosseichik, фитолейма оси, экз. № 4860/811-2 (ГИН РАН); то же местонахождение.

New data on lepidodendroid lycopods from the Lower Carboniferous of the Moscow Basin

Yu. V. Mosseichik

Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7 (1), 119017 Moscow, Russia

The remains of lycopod *Bergeria puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov. are described for the first time from the deposits of the Tula – Mikhailov Horizons (Tikhvin – Putlino Formations) of the Visean of the north-western flank of the Moscow Coal Basin (Borovich District, Novgorod Region). Previously, this species was known only in the Visean deposits of the southern regions of the basin.

The described plant belongs to the group, whose leaf cushions morphologically resemble ones of the genus *Lepidodendron* Sternberg, but do not bear distinct leaf scars. At various times, such lepidophytes were assigned to the genera *Ulodendron* Lindley et Hutton, *Bergeria* Presl, *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer. The author analyzes in detail the various points of view on this issue and joins the opinion of C. Alvarez-Vasquez and R. Wagner [2014] that these forms should be attributed to the genus *Bergeria*.

In the Lower Carboniferous of European Russia (the Moscow Basin and the Pechora Fore-Urals), four species previously included in the genus *Sublepidodendron* belong to such forms. Corresponding new combinations are introduced for them: *Bergeria nelidovensis* (Mosseichik) comb. nov., *B. shvetzovii* (Mosseichik) comb. nov., *B. puchkoviorum* (Mosseichik) comb. nov., *B. vuktylensis* (Mosseichik) comb. nov.

Since the stems of *Bergeria shvetzovii* were found in organic connection with the strobili *Flemingites russiensis* Mosseichik, the assumption of C. Alvarez-Vasquez and R. Wagner about the genus *Bergeria* belonging to the family Flemingitaceae is confirmed.

Correspondingly, the nomenclature of local macrofloral zones of the Moscow Basin are altered: the *Sublepidodendron shvetzovii* Zone changes its name to *Bergeria shvetzovii*. The lower boundary of this zone is supposed to be coincided with the base of the Tula Horizon.

