

*Посвящается 180-летию со дня рождения Эрнста Геккеля
(Ernst Haeckel, 1834-1919),
выдающегося естествоиспытателя и эволюциониста*

Геологический институт РАН



museum colloquium

Красноуфимский краеведческий музей



**ПАЛЕОНТОЛОГИЯ
В МУЗЕЙНОЙ ПРАКТИКЕ**

Москва

Geological Institute of RAS
Krasnoufimsk Regional Museum

**PALAEONTOLOGY
IN MUSEUM PRACTICE**

Collection of scientific articles

Moscow
2014

Геологический институт РАН



Красноуфимский краеведческий музей



museum colloquium

**ПАЛЕОНТОЛОГИЯ
В МУЗЕЙНОЙ ПРАКТИКЕ**

Сборник научных работ

**Москва
2014**

УДК 551:575:58

Палеонтология в музейной практике. Сборник научных работ. Москва: Медиа-Гранд. 2014. 174 с. Илл.

В сборник вошли работы, посвященные различным аспектам палеонтологии и музееведения. В статьях рассмотрены вопросы таксономии, систематики и морфологии разнообразных групп ископаемых организмов: цианобионтов, брахиопод, ракообразных, агнат, рыб, динозавров, высших растений (псилофитов s.l., плауновидных, гинкгофитов и др.); приведены сведения об ископаемых почвах (fossil paleosoils, paleosoles, FPS-профилях) мелового возраста, обнаруженных в верхнемеловых отложениях пустыни Гоби, Монголия; рассказывается об уникальных находках мумифицированной кожи динозавров в юре Забайкалья. Несколько работ посвящено местонахождениям плейстоценовой мегафауны и палеолитической живописи.

Сборник предназначен для широкого круга читателей, интересующихся вопросами эволюции жизни на Земле и музейной проблематикой. Книга может использоваться в качестве дидактического материала в учебных заведениях.

Ответственный научный редактор: **С.В. Наугольных**

Редактор английского и французского текста: **О.А. Кокина**

Редактор: **Т.М. Кодрул**

Рецензент: **Государственный Дарвиновский музей, г. Москва**

Palaeontology in the museum practice. Collection of the scientific articles. Moscow: Media-Ggrand. 2014. 174 p. Ill.

This collection of scientific articles includes works, which are devoted to the different aspects of palaeontology and museum approaches and techniques. Different questions of taxonomy, systematics, and morphology of various groups of fossil organisms, such as cyanobionts, brachiopods, crustaceans, agnathas, fishes, dinosaurs, and vascular plants (i.e., psylophytes s.l., lycopodiopsids, ginkgophytes, etc) are discussed. New data on the fossils soils (palaeosoils, paleosoles, FPS-profiles) of the Cretaceous age from the Gobi Desert, Mongolia are given, as well as information on the unique finds of the mummified skin of dinosaurs found in the Jurassic deposits of Transbaikalia, which is discussed in terms of evolution of feathers. Several works focused on the localities of the Pleistocene mammal megafauna and fine arts of the Paleolithic age.

The book is aimed for broad public, people, who are interested in evolution of life on the Earth, and results of palaeontological studies as they are presented in museum expositions. The book can be used as a didactic material for educational purposes.

Scientific editor-in-chief: **S.V. Naugolnykh**

Executive editor of English and French text: **O.A. Kokina**

Editor: **T.M. Kodrul**

ISBN 978-5-9904241-2-8

© Коллектив авторов, 2014

© Геологический институт РАН, 2014

© Красноуфимский краеведческий музей, 2014

© С.В. Наугольных, редактирование, оформление, логотип, 2011, 2013, 2014

На первой странице обложки: трилобит *Selenopeltis buchii* (Barrande), верхний ордовик, Erfoud, Марокко. Полная длина панциря – 15 см

На последней странице обложки: *Diplomystus*, формация Green River, эоцен, Вайоминг, США. Длина тела рыбы – 10 см

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ФОРМЫ РОСТА
ГЕТЕРОСПОРОВОГО ПЛАУНОВИДНОГО
Bothrodendron LINDLEY et HUTTON, 1833
НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ МАТЕРИАЛА ИЗ СРЕДНЕГО КАРБОНА ДОНЕЦКОГО
БАССЕЙНА**

С.В. Наугольных¹, Р.В. Кишкань²

¹*Геологический институт РАН, г. Москва*
<naugolnykh@rambler.ru>, <naugolnykh@list.ru>

²*Городской совет, г. Донецк, Украина*
<donbassfossil@gmail.com>

Summary. S.V. Naugolnykh, R.V. Kishkan. Morphological peculiarities and reconstruction of the growth form of the heterosporous lycopodiopsid *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833; a study based on the material from the Middle Carboniferous of the Donetsk Basin.

The paper deals with the genus *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833, which is characteristic of the Middle Carboniferous deposits of the Europe and North America. History of study and morphological peculiarities of the genus *Bothrodendron* are discussed. A revised reconstruction of the *Bothrodendron* growth form is given.

Key words. Carboniferous, lycopodiopsids, Donetsk Basin, morphology, reconstruction.

Каменноугольный период ознаменовался расцветом древовидных гетероспоровых плауновидных, скопления остатков стволов которых, при участии других растений из тех же растительных сообществ, дали материнское вещество углей большинства каменноугольных бассейнов Европы и Северной Америки. Ископаемые остатки гетероспоровых плауновидных довольно часто встречаются в отложениях каменноугольного возраста и нередко отличаются хорошей сохранностью. Неудивительно, что по степени изученности каменноугольные лепидофиты подчас сопоставимы с современными растениями. Тем не менее, следует признать, что древовидные плауновидные карбона все же пока изучены очень неравномерно. Большинство палеоботанических работ о гетероспоровых плауновидных позднего палеозоя сфокусировано на представителях семейства *Lepidodendraceae* Endlicher, 1836, в то время как другим растениям, в той или иной степени родственным лепидодендроновым, посвящено значительно меньше работ.

Одной из слабо изученных групп каменноугольных плауновидных является семейство *Bothrodendraceae* Potonie, 1899, в которое, помимо типового рода *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833, входит род *Bothrodendrostrobis* (= *Bothrostrobis*) Hirmer, 1927, установленный на изолированных стробилах. Известны случаи нахождения стробилов *Bothrodendrostrobis* в прикреплении к облиственным побегам *Bothrodendron* (см., например, Taylor et al., 2009, p. 308, Fig. 9.92). К семейству *Bothrodendraceae* морфологически тяготеют роды *Asolanus* Wood, 1860 и *Pinakodendron* Weiss, 1893.

Настоящая работа посвящена обсуждению морфологических особенностей родов *Bothrodendron* и *Bothrodendrostrobis*, онтогенезу спорофита, а также реконструкции формы роста ботродендрона.

История изучения рода *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833

Ботродендроны — древовидные плауновидные, имевшие широкое распространение в раннем и среднем карбоне на территории Евразийского (=Евроамериканского) континента, которые по морфологическим характеристикам поверхности ствола занимали как бы промежуточное положение между лепидодендроном и сигиллярией. Листовые рубцы

овальной продольно вытянутой формы располагаются непосредственно на стволе без видимых листовых оснований, подобно листовым рубцам на стволе сигиллярии. В то же время на тонких облиственных ветках ботродендрона заметны небольшие возвышения, напоминающие листовые ромбовидные подушки лепидодендрона.

Линдли и Хаттон (Lindley and Hutton) впервые описали *Bothrodendron punctatum* в 1833 году, имея в распоряжении всего два образца. Один был доставлен с кровли пласта High Main шахты Jarrow Colliery в графстве Durham, второй - из шахты Percy Main Colliery, располагавшейся недалеко от города Newcastle-upon-Tyne. Первый образец впоследствии фигурировал в труде Lindley and Hutton (1833, pl. LXXX) и более поздней обзорной работе Crookall (1964, pl. LXXIII, fig. 5). В настоящее время он находится в коллекции Британской геологической службы; судьба же второго образца неизвестна (Thomas et al., 2010).

Некоторые палеоботаники XIX столетия, в частности, Пресл (Presl), Лекепе (Lesquereux), Кидстон (Kidston), не разделяли роды ботродендрон и улодендрон, поскольку образец *Bothrodendron punctatum* Линдли и Хаттона имел большие овальные веточные рубцы, известные как «улодендронидные» рубцы. Последующие находки показали, что подобные веточные рубцы могут располагаться на стволах лепидодендронов, таких как *Lepidodendron veltheimii* (например, в работах Hirmer 1927, fig. 230; Crookall 1964, pl. LXIV, fig. 3; pl. LXXXI, fig. 1; Chaloner 1967, fig. 384). Некоторые специалисты считали, что эти рубцы оставались после опадания фертильных ветвей, на которых располагались стробилы, другие полагали, что это рубцы от вегетативных ветвей.

На рубеже XIX-XX столетий описания представителей рода *Bothrodendron* появились в работах: Kidston (1886), Zeiller (1886), Renier (1908), Watson (1908), Seward (1910), Lindsey (1915). Часть известных на тот момент образцов ботродендронов представлена в коллекции Р. Кидстона (<http://geoscenic.bgs.ac.uk>).

Фундаментальные исследования А. Сьюарда (Seward, 1910), который являлся одной из центральных фигур «Золотого века британской палеоботаники», продолжили систематизацию плауновидных растений, в том числе и ботродендронов. А. Сьюард и Д. Скотт были пионерами своего времени в части изучения анатомии и детальной морфологии ископаемых растений. Сьюард известен исследованиями отпечатков растений, в отличие от Д. Скотта, работавшего преимущественно с образцами анатомической сохранности (Bowden et al., 2005). Работа Сьюарда «Fossil Plants: A Text-Book for Students of Botany and Geology» дала критическую оценку сложившимся представлениям о плауновидных. В ней же приведено детальное описание морфологии и анатомии растений этой группы.

Позднее появилась знаменитая работа М. Хирмера (Hirmer, 1927), критически переосмыслившего весь предыдущий опыт. Эта работа отличалась глубиной проработки вопросов морфологии и анатомии ископаемых плауновидных, в том числе ботродендронов. По мнению Хирмера, ботродендрон принадлежал к группе древовидных плауновидных, у которого спороносные шишки располагались на стволе на специальных «стробилоносцах», которые несли собрания спороносных стробил (шишек). Сами ветви размещались симметрично на диаметрально противоположных сторонах ствола и отпадали по мере роста дерева, оставляя характерные «улодендронидные» веточные рубцы овальной формы.

С конца XIX века до середины XX века палеозойскими флорами России занимался выдающийся российский палеоботаник М. Д. Залесский. В первые десятилетия прошлого столетия он изучал каменноугольные растения Донбасса. Залесским в Донбассе были найдены оба из характерных для среднего карбона видов ботродендронов - *Bothrodendron punctatum* и *Bothrodendron minutifolium* (Залесский, Чиркова, 1938, с. 123-124; Орлов, 1963, Таб. XVII, фиг. 3-6).

В конце XX в. исследованием рода *Bothrodendron* занимались также Thomas (1967), Jennings (1979), Wnuk (1989) и ряд других ученых.

Как уже упоминалось, в пенсильванскую эпоху (средний и поздний карбон) на Евразийском континенте встречались только два вида *Bothrodendron punctatum* и *Bothrodendron minutifolium*. Согласно Wnuk (1989), большинство исследователей полагало,

что это разные виды растений. В то же время, Ranier (1910), Lindsey (1915), Crookall (1964) и Jonker (1976) считали, что *B. minutifolium* является всего лишь облиственными ветвями *B. punctatum*. Были и другие аргументы в пользу конспецифичности двух упомянутых видов, в частности, исследования Залесского (Zalessky, 1904) и Томаса (Thomas, 1967) демонстрировали, что перидермальные структуры *Bothrodendron minutifolium* идентичны структурам *Bothrodendron punctatum*. Линдси (Lindsey, 1915) продемонстрировал ветвь *Bothrodendron minutifolium*, которая имела утолщенное, примыкающее к стволу основание, по своим параметрам и размерам идентичное улодендронидным рубцам, хотя последние, по мнению Crookall (1964), не свойственны *B. minutifolium*.

В публикации Б. Томаса и С.В. Мейена (Thomas, Meyen, 1984) ботродендрон описан как формальный род, не имеющий листовых подушек, с листовыми рубцами, располагающимися на стволе в спиральном филлотаксисе, подобно лепидодендрону. Листовой рубец содержит парихны. Над рубцом (или на его верхней границе) располагается четко выраженная лигульная ямка.

Серии веточных рубцов с двух сторон ствола на отпечатках ботродендрона и анатомической сохранности анабаты (*Anabathra pulcherrima* Witham, 1833; подробнее см.: Pearson, 1986), а также описания находок, данные в работах Morrey and Morrey (1977) и DiMichele (1980), позволяют предположить, что эти два рода плауновидных могут быть близкородственны. Ботродендрон, тем не менее, имеет существенно больший диаметр ствола и размер веточных рубцов. Кроме того, ботродендрон имеет листья, непосредственно расположенные на стволе, в то время как листья анабаты всегда прикреплены к ромбовидным листовым подушкам. Изучение кутикул ботродендрона (Thomas, 1967) и анабаты (Pearson, 1986) выявило некоторое сходство эпидермально-кутикулярного строения этих двух растений, однако из-за недостаточной сохранности ископаемых остатков ботродендронов более конкретные выводы было сделать сложно.

В упоминаемой выше работе Wnuk (1989) приведена реконструкция целого растения *Bothrodendron punctatum*. С нашей точки зрения, эта реконструкция имеет ряд неточностей. Судя по изображению в работе Wnuk (1989, p. 977, Fig. 24), рост растения носил сугубо моноподиальный характер, боковые ветви растения совмещали вегетативные и фертильные функции. Ниже мы рассмотрим эту проблему подробнее и предложим свою версию реконструкции.

Одна из последних работ, посвященных ботродендрону (Thomas et al., 2010), не содержит версий по реконструкции ствола или ветвей, однако дает подробные характеристики коры, линейных параметров листового рубца, лигульной ямки и прочих морфологических особенностей этого растения. Проанализированы отличия между двумя видами и описан новый образец ствола *Bothrodendron punctatum* с присоединенной облиственной ветвью. Как отмечалось в более ранних публикациях, ботродендрон характеризуется наличием малых (в среднем, 1,5-2,0 мм по наибольшему измерению) листовых рубцов, расположенных непосредственно на стволе. В то же время тонкие, практически концевые, побеги *Bothrodendron minutifolium* имеют возвышения, напоминающие листовые подушки лепидодендрона (Thomas 1967). Рядом с листовым рубцом отчетливо различима лигула, что резко различает ботродендрон и асоланус или пинакодендрон, у которых лигула неизвестна (Thomas et al. 2010).

Палеоботаники потратили немало времени на дискуссии относительно роли овальных улодендронидных веточных рубцов на поверхности стволов ботродендрона и некоторых видов лепидодендронов. Выдвигавшиеся версии были следующими: следы опадающих ветвей (Watson 1908; Renier 1910; Lindsey 1915; Jonker 1976) или стробилов и их агрегированных собраний (Lindley and Hutton 1833). Сегодня преобладает мнение о том, что эти рубцы – следы опавших веток, которое особо укрепилось после того, как Линдси (Lindsey, 1915) описал два новых образца *Bothrodendron minutifolium*. Один из них представлял собой короткий ствол, на котором было размещено множество дихотомирующих облиственных побегов, имевших четко очерченные основания в форме

раструбов, второй представлял собой основной ствол с присоединенной облиственной веткой, имевшей, подобно первому, основание в форме раструба. По мнению Б.Томаса с соавторами (Thomas et al. 2010), эти образцы демонстрировали, что относительно короткие ветви ботродендрона сбрасывались в определенный момент развития растения. Образец *Bothrodendron punctatum*, описанный в этой публикации, по мнению авторов, подобен второму из найденных Линдси образцов *Bothrodendron minutifolium*. По сути, наличие облиственных ветвей с таким основанием должно, в конечном счете, привести к их сбрасыванию и образованию улодендроидных веточных рубцов. Публикации ряда исследователей (Crookall, 1964; Thomas, 1967; Zeiller, 1886b; Weiss, Sterzel, 1893) демонстрируют надежную фактологию и не вызывают сомнений. К этим данным можно добавить информацию из Донецкого бассейна (Украина) об образце *Ulodendron schlegelii*, который, по мнению Э. Эйхвальда (Eichwald, 1840), был весьма сходен с *Bothrodendron punctatum* и отличался только расположением проводящего пучка на улодендроидном веточном рубце.

Новые материалы из местонахождений, расположенных близ г. Донецка (Украина) и в Ростовской области (Россия), находящихся в пределах Большого Донбасса, включающие отпечатки коры, облиственных побегов и стробила *Bothrodendron*, позволили получить новые данные о морфологии ботродендрона и предложить новую версию реконструкции формы роста этого растения (рис. 1).

Материал и методика

В основу статьи были положены коллекции растительных остатков из Восточного Донбасса (Ростовская область, Россия) и породных отвалов шахт г. Донецка (Донецкая область, Украина). Все изученные местонахождения приурочены к среднему карбону. Материал из донецких местонахождений происходит из отложений каменской свиты, из пачки, расположенной на границе башкирского и московского ярусов.

Местонахождения: (1) Ростовская обл., г. Гуков, шахта 50-летия Октября; (2) Донецкая обл., г. Донецк, шахта №11 им. Шверника.

ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Семейство *Bothrodendraceae* Potonie, 1899.

Род *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833.

Морфологические особенности строения *Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833

Все имеющиеся в нашем распоряжении остатки ботродендронов отнесены к одному виду *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, 1833 (в широко известном издании «Основы палеонтологии» (Орлов, 1963), указана неверная дата установления вида *Bothrodendron punctatum* – 1883, скорее всего, из за досадной опечатки, поскольку библиографическая информация о работе Линдли и Хаттона дана в «Основах...» верно). По нашим представлениям, вид *Bothrodendron punctatum* объединяет как фрагменты стволов и изолированные части коры (возможно, опавшей), так и облиственные побеги (Табл. I).

Толщина стволов взрослых экземпляров *B. punctatum* могла достигать 40-50 см или, в исключительных случаях, даже более. Точная высота стволов неизвестна, но, исходя из длины максимально полно сохранившихся стволов ботродендронов (Wnuk, 1989) и аппроксимируя наблюдаемую скорость уменьшения толщины ствола в дистальном направлении, можно сделать вывод о том, что взрослый экземпляр *B. punctatum* мог достигать высоты около 30 м.

Строение подземной части стволов ботродендронов пока не известно с полной достоверностью, однако есть основания считать, что базальная часть ствола этих растений несла *Stigmaria*-подобные ризофоры (Hirmer, 1927).

В среднекаменноугольных отложениях вместе с остатками стволов ботродендронов нередко находки стигмариий, морфологически отличающихся от типового вида *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Brongniart, который считается принадлежавшим лепидодендроновым. Такие нетипичные стигмариин (или, по меньшей мере, их часть) могли быть ризофорами ботродендронов.

Проксимальная часть стволов ботродендронов была относительно гладкой, поскольку с наиболее старых участков стволов внешние слои коры, скорее всего, опали, как это происходило у многих древовидных плауновидных позднего палеозоя. В своих средних и верхних частях стволов ботродендроны несли кору с характерными для этого рода широко расставленными листовыми рубцами и «шагреновой» поверхностью (Табл. I, фиг. 2, 4, 6). Здесь же располагались крупные, до 10 см в диаметре, округлые или овальные рубцы от опавших латеральных стробилофоров («стробилоносцев»; подробнее см. ниже; Табл. I, фиг. 5), совмещавших репродуктивные и вегетативные функции. На поверхности улодендронидных рубцов ботродендрона хорошо видны расположенные по пересекающимся встречным спиралям рубцы - выходы проводящих пучков, отражающих васкуляризацию боковой ветви (ножки стробилофора), которая, очевидно, несла боковые ветви следующего порядка.

Листовые рубцы ботродендрона (*Bothrodendron punctatum*) представляли собой небольшие (от 1,5 до 2,0 мм по наибольшему измерению) образования округлой или поперечно вытянутой чечевицеобразной формы (Табл. I, фиг. 4), с центральным рубчиком выхода проводящих тканей, двумя площадками выхода парихн (пористой воздухоносной ткани, частично ответственной за газообмен в филлоидах в условиях гиперувлажненной среды), расположенными симметрично относительно проводящего пучка филлоида, и лигульной ямки, находящейся над листовым рубцом. Расстояние между соседними листовыми рубцами может варьировать от 7 до 11 мм на старых участках ствола (главного или осевого побега) и, далее, до 3,0-2,5 мм и менее на молодых участках ствола и в основании вегетативных ветвей, располагавшихся в верхней (дистальной) части побега. Расстояния между соседними листовыми рубцами, так же как и линейные размеры самих рубцов, постепенно уменьшаются в дистальном направлении.

Поверхность коры между листовыми рубцами имеет мелкий «шагреновый» рельеф, образованный полигональными складками перидермы (Табл. I, фиг. 2, 4, 6). При хорошей сохранности верхнего перидермального слоя можно заметить, что эта «шагреновость» формируется тонкими бороздками вертикальной и горизонтальной направленности. Своеобразная текстура поверхности коры ботродендронов («шагреновость») становится более выраженной по мере удаления вглубь от поверхности ствола. Иными словами, декорткация открывает более рельефную «шагреновую» поверхность. Ячейки «шагрени» становятся мельче и глубже. В то же время, на таких образцах плохо различимы или отсутствуют лигула и рубчики парихн на листовом рубце. Примеры можно увидеть в настоящей работе на Табл. I, 2, 4. На внешней поверхности коры орнамент более сглаженный и умеренный, листовый рубец хорошо очерчен, четко различима лигула над листовыми рубцами, видны парихны и проводящий пучок. Внешний вид поверхности коры на этих иллюстрациях очень хорошо коррелирует с иллюстрациями, опубликованными в: Jennings, 1979, Plate 1, Fig. 2, отражающими образцы ботродендрона из штата Иллинойс.

Филлоиды, часто сохраняющиеся в естественном прикреплении к ветвям *B. punctatum*, располагались по правильной спирали и, в отличие от филлоидов подавляющего большинства других древовидных плауновидных карбона, были относительно короткими (Табл. I, фиг. 1, 3). Очертания филлоидов субтреугольные. В средней (осевой) части филлоида располагалась одна продольная жилка, выходящая в верхушку филлоида.

Судя по имеющимся в нашем распоряжении коллекционным материалам, верхушка геронтических экземпляров *B. punctatum*, постепенно уменьшаясь по толщине, могла дихотомировать (см. рис. 1), как, например, у сигиллярии или анабаты, однако, нет уверенности в том, что на финальной стадии развития растения образовывалась раскидистая крона, подобно тому, как изображалось на реконструкциях Хирмера.

Одной из отличительных морфологических особенностей рода *Bothrodendron* является наличие крупных округлых рубцов, часто называемых «улодендроидными» и также встречающихся у родов *Ulodendron* Lindley et Hutton, 1831 и *Lepidodendron* Sternberg, 1820. Улодендроидные рубцы располагались в два симметричных вертикальных ряда вдоль дистальной части осевого побега (ствола) ботродендрона. Максимальное количество рубцов одного вертикального ряда, наблюдавшихся на одном стволе, равно девятнадцати (Wnuk, 1989).

Очевидно, латеральные органы, прикреплявшиеся к стволу и после своего опадения оставлявшие на нем рубцы, последовательно формировались на стволе на протяжении всей жизни растения (с момента его вступления в репродуктивную фазу онтогенетического развития; см. ниже).

Взгляды на природу и функциональное назначение этих рубцов рода *Bothrodendron* у разных палеоботаников существенно различались. М. Хирмер (Hirmer, 1927) считал, что эти рубцы оставлены боковыми собраниями стробилов, располагавшихся на стробилофорах и опадавших после завершения репродуктивного сезона. При этом Хирмер полагал, что собрания стробилов находились не только на осевом побеге – стволе, но и в основании крупных ветвей, являющихся результатом дихотомии верхушечной части ствола.

Иную интерпретацию улодендроидных рубцов ботродендрона предложил К. Внак (Wnuk, 1989). В соответствии с взглядами этого исследователя, ствол ботродендрона на всем своем протяжении был моноподиально ветвящимся. К стволу в местах расположения улодендроидных рубцов прикреплялись хорошо развитые боковые ветви, совмещавшие вегетативные, фотосинтезирующие и репродуктивные функции, причем эти ветви, по Внаку, сохранялись в прикрепленном состоянии на значительном протяжении жизни растения (Wnuk, 1989, p. 977, fig. 24).

С нашей точки зрения, взгляды Внака на форму роста ботродендрона конфликтуют и с биологической целесообразностью, и с имеющимися наблюдениями. Во-первых, вегетативные ветви, расположенные в непосредственной близости друг к другу и одна над другой, неизбежно препятствовали бы эффективной инсоляции и фотосинтезу, поскольку последовательно перекрывали бы одна другую на всем протяжении побега. Во-вторых, наличие улодендроидных рубцов, окруженных хорошо оформленной корой с отчетливыми листовыми рубцами и «шагреновой» скульптурой, однозначно указывает на то, что условные боковые структуры, прикреплявшиеся к стволу ботродендрона посредством этих рубцов, функционировали ограниченное и, видимо, относительно короткое время, и после этого опадали.

Однако и в реконструкции Хирмера следует сделать некоторые поправки. Судя по находкам стробилов в прикреплении к ветвям, степень специализации которых невысока или неясна, на стробилофорах ботродендронов, возможно, присутствовали вегетативные стерильные побеги, показанные на предлагаемой в настоящей работе реконструкции ботродендрона (рис. 1).

В этой связи хотелось бы, опираясь на ряд работ по древовидным плаунообразным карбона (DiMichele, 1980; Phillips, DiMichele., 1992; DiMichele, Bateman, 1992; Opluštil, 2010; DiMichele et al, 2013), предложить рассматривать стробилофор как латеральную ветвь, которая анизотомически ветвится и формирует как вегетативные, так и несущие стробилы побеги, при этом изотомическое деление наблюдается только на терминальных побегах последнего порядка.

Таким образом, общая интегративная реконструкция формы роста ботродендрона, предлагаемая в настоящей работе, дает представление о ботродендроне как о высоком

древовидном растении с хорошо развитой вторичной корой, выполнявшей опорные функции, вероятно, дихотомически ветвящейся верхушкой и со стробилофорами, прикреплявшимися к стволу по его обеим сторонам и опадавшими после репродуктивного сезона. Одновременно могли функционировать только две или три пары стробилофоров, выполнявшие за счет дополнительных придатков еще и фотосинтезирующие функции и, в этом плане, напоминавшие крупные латеральные вайи древовидных папоротников.

Bothrodendrostrobus sp.

Таблица II, фиг. 4, 5; рис. 2, 3.

В коллекции имеется единственный, но хорошо сохранившийся стробил, предварительно определенный как *Bothrodendrostrobus* sp. Форма сохранности стробила – отпечаток с небольшим количеством углефицированных тканей.

Стробил имеет узкоцилиндрическую форму. Длина стробила превышала 38 мм, максимальная ширина – 10 мм. Стробил очень постепенно суживается к верхушке.

Ось стробила прямая; лишь в верхней части стробила намечается легкое искривление оси. Ось состоит из двух разных зон – внутренней (центральной) и внешней. Центральная зона очень отчетливая, тонкая и узкая. Эта зона, очевидно, соответствует расположению проводящих тканей. Максимальная ширина центральной зоны равна 0,9 мм. Поверхность этой зоны осложнена незакономерно расположенными продольными складками, очевидно, возникшими в ходе конседиментационных процессов уплотнения осадка вместе с погруженным в него растительным остатком. Вследствие этого растительные ткани испытали некоторую деформацию. Кроме продольных складок, на поверхности центральной зоны оси стробила видны короткие поперечные рубцы, соответствующие местам прикрепления спорофиллов. Эти рубцы частично или полностью оказались не в плоскости сжатия стробила (=плоскости уплотнения осадка), а в крест нее.

Внешняя зона оси стробила в среднем имеет ширину около 1 мм (с каждой стороны от центральной или внутренней зоны оси стробила). Таким образом, общая толщина (диаметр) оси стробила варьирует в диапазоне 2,5–3 мм. Внешняя зона оси стробила сохранилась значительно менее отчетливо, чем центральная зона оси, что заставляет предположить, что внешняя зона была сложена более мягкими тканями (возможно, перидермального происхождения), нежели центральная зона. На внешней зоне оси стробила также наблюдаются рубцы прикрепления, соответствующие рубцам выхода проводящих тканей из центральной зоны оси стробила. Проводящий пучок после выхода из центрального проводящего цилиндра, расположенного в центральной (внутренней) зоне стробила, проходил через внешнюю зону оси (перидерму и, возможно, флоэму) и, далее, входил в основание ножки спорофилла.

Спорофиллы длинные, узкоромбической или линейной формы, Г-образно изгибающиеся, состоящие из двух основных частей, расположенных перпендикулярно относительно друг друга. Проксимальная часть спорофиллов (ножка) сохранилась плохо. О ее строении можно составить косвенное представление по слабым отпечаткам тканей, расположенным между внешней зоной оси стробила и дистальными сегментами спорофиллов, сохранившимися гораздо лучше. Судя по этим отпечаткам, проксимальная часть спорофиллов была относительно тонкой и узкой. Она была ориентирована к оси стробила под прямым углом или даже могла слегка отгибаться в направлении основания стробила. Длина проксимального сегмента спорофилла варьирует в пределах от 1,2 до 1,8 мм, постепенно уменьшаясь к верхушке стробила.

К проксимальному сегменту спорофилла тоже под прямым углом прикреплен дистальный сегмент спорофилла, который, собственно, и является фертильным и к основанию которого был прикреплен спорангий.

Судя по форме дистальных сегментов спорофиллов, слегка деформированных в латеральном направлении, они были ланцетовидными или линейно-ромбическими, с сильно оттянутыми заостренными верхушками. Очевидно, в спорофилле имелась единственная средняя (срединная, центральная, осевая) жилка, хотя на имеющемся образце она сохранилась очень слабо.

В основании дистального сегмента, примерно на 0,5-0,7 мм выше места коленообразного перегиба пластинки спорофилла адаксиально относительно оси стробила располагается спорангий. Спорангий округлой или эллиптической формы, диаметром от 1,2 до 1,8 мм. Размер спорангиев очень постепенно уменьшается в направлении верхушки стробила. В основании спорангия, в том месте, где он прикрепляется к пластинке спорофилла, имеется небольшой округлый вырост, от которого радиально расходятся тонкие извилистые морщинки. Морщинки идут до 1/3 диаметра спорангия. Остальная поверхность спорангия гладкая. Непосредственно над спорангием (дистальнее его) находится отчетливая, хорошо развитая лигула. Иногда лигула может располагаться на небольшом расстоянии (около 0,3 мм) от спорангия. Длина лигулы обычно не превышает 0,7 мм при максимальной ширине 0,3-0,4 мм.

Замечания. Как общим габитусом, так и деталями строения описанный стробил сходен с видом *Bothrodendrostrobus watsonii*, однако отсутствие данных об инситных спорах не позволяет полностью отождествить наш экземпляр с этим видом. По этой причине в настоящей работе описанный выше стробил определен в открытой номенклатуре.

Заключение. В работе рассмотрены номенклатура и история изучения родов *Bothrodendron* и *Bothrodendrostrobus*. На основе анализа новых коллекционных материалов из среднекаменноугольных отложений Донбасса предложены графические реконструкции формы роста и стробила ботродендрона.

ЛИТЕРАТУРА

Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Ленинград, Москва: Главная редакция горно-топливной и геолого-разведочной литературы. 1938. 170 с.

Орлов Ю.А. (ред.) Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Водоросли, мохообразные. Псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Москва: Изд-во АН СССР. 1963. 703 с.

Снигиревская Н.С. Анатомическое изучение растительных остатков из угольных пачек Донбасса. Семейство *Lepidodendraceae* // Труды Ботанического института АН СССР. 1964. Сер. 8. Вып. 5. С. 5-38.

Bowden A. J., Burek C. V., Wilding R. History of palaeobotany: selected essays. The Geological Society of London. Special Publication. 2005. № 241. 304 p.

Chaloner W.G. Lycophyta. In *Traité de paléobotanique*, II. Edited by E. Boureau. Paris: Mason & Cie. 1967. P. 435–802.

Crookall R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain (Second section) // *Palaeontology*. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain (Palaeontology). 1964. Vol. 4 (3). P. 217–354.

DiMichele W.A. *Paralycopodites* Morey & Morey, from the Carboniferous of Euramerica - a reassessment of generic affinities and evolution of "*Lepidodendron*" *brevifolium* Williamson // *American Journal of Botany*. 1980. Vol. 67. No. 10. P. 1466-1476.

DiMichele W. and R. Bateman. *Diaphorodendraceae*, fam. nov. (Lycopsidea: Carboniferous): systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov. // *American Journal of Botany*. 1992. Vol. 79. No. 6. P. 605-617.

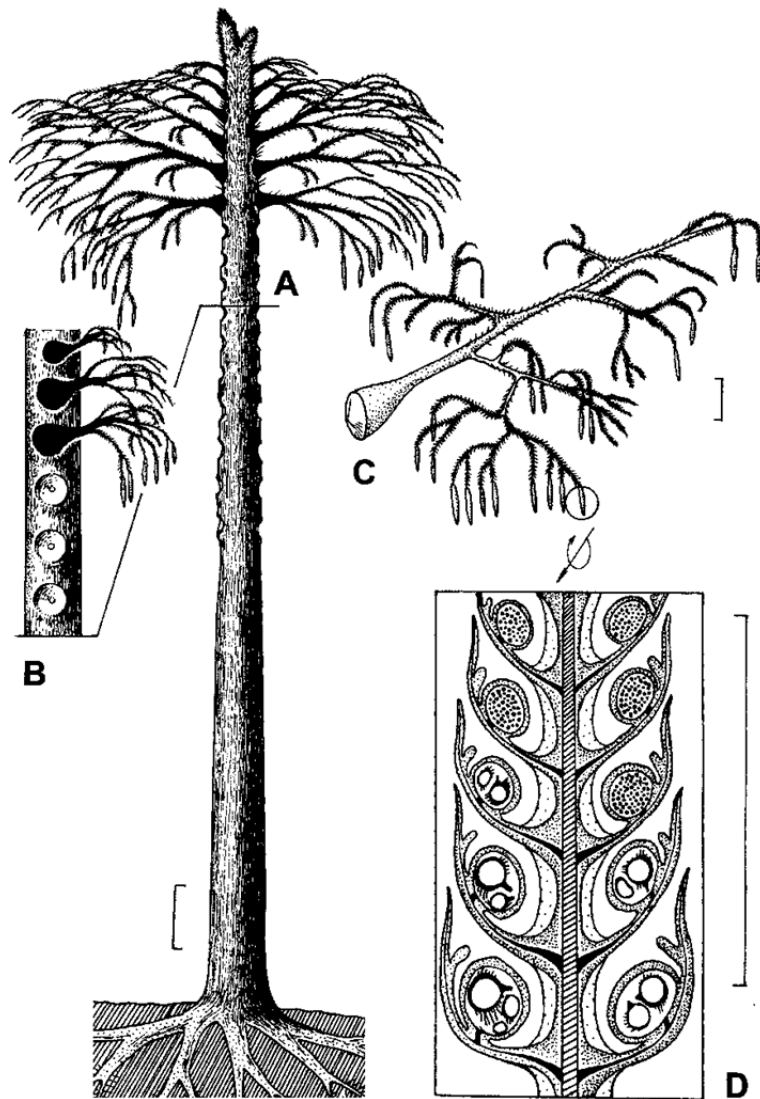


Рис. 1. Реконструкция формы роста *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, 1833.

A – общий вид взрослого растения; **B** – средняя часть ствола с улодендроидами рубцами; **C** – боковая фертильная ветвь (стробилофор); **D** – схематическое продольное сечение через стробил. Боковые ветви (стробилофоры, cauline lateral branches - по Р. Бэйтмену) на стволе ботродендрона (**A**, **B**), возможно, могли быть в большей степени анизотомическими (см. фигуру **C** этого рисунка и описание в тексте).

Длина масштабной линейки – 1 м (**A-C**); 1 см (**D**).

DiMichele W., Elrick S., R. Bateman. Growth habit of the Late Paleozoic rhizomorphic tree-lycopsid family Diaphorodendraceae: phylogenetic, evolutionary and paleoecological significance // American Journal of Botany. 2013. Vol. 100(8). P. 1604–1625.

Eichwald E. Die Their- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks Novogorod'schen Gouvernment // Bulletin Scientifique. Académie Impériale des Sciences de St Petersburg. 1840. Vol. 7. P. 78–91.

Hirmer M. Handbuch der Paläobotanik. Munich, Berlin: R. Oldenbourg. 1927. 708 S.

Jennings J.R. Lower Pennsylvanian plants of Illinois. III *Bothrodendron* from the Drury Shales // Journal of Paleontology. 1979. Vol. 53. P. 519–523

- Jonker F.P.** The Carboniferous “genera” *Ulodendron* and *Halonia*: an assessment. *Palaeontographica*, Abteilung B. 1976. Band 157. P. 97–111.
- Kidston R.** Flora of the Carboniferous Period // Proceedings of the Yorkshire Geological and Polytechnical Society. 1902. Vol. 14. P. 344–70.
- Lindley J., Hutton W.** The fossil flora of Great Britain. Volume 2. London: James Ridgeway. 1833. 208 p.
- Lindsey M.** The branching and branch shedding of *Bothrodendron* // *Annals of Botany*. 1915. Vol. 29. P. 223–230.
- Morey E.D., Morey P.R.** 1977. *Paralycopodites minutissimum* gen. et.sp.n. from the Carbondale Formation of Illinois. *Palaeontographica*. Abt. B. Band 162B. P. 64–69.
- Opluštil S.** Contribution to knowledge on ontogenetic developmental stages of *Lepidodendron mannebachense* Presl, *Bulletin of Geosciences*, 2010. 1838. Vol. 85. Issue 2. P. 303–316.
- Pearson H.L.** Structure and taxonomy of the Carboniferous lycopsid *Anabathra* // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol.* 1986. Vol. 40. P. 265–292.
- Phillips T., DiMichele W.** Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopods in Late Carboniferous swamps of Euroamerica // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1992. Vol. 79: P. 560–588.
- Renier R.** Origine raméole des cicatrices ulodendroïdes du *Bothrodendron punctatum* L. & H. *Comptes Rendu Hebdomadaire des Séances de l’Académie des Sciences*, Paris. 1908. Vol. 146. P. 1428–1430.
- Renier R.** L’origine raméole des cicatrices ulodendroïdes // *Annales de la Société Géologique de Belgique*. 1910. Vol. 2. P. 37–81.
- Seward A.C.** Fossil plants. A textbook for students of botany and geology. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press. 1910. 622 p.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.** Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. Amsterdam: Elsevier. 2009. 1229 p.
- Thomas B.A.** The cuticle of two species of *Bothrodendron* (Lycopsida: Lepidodendrales) // *Journal of Natural History*. 1967. Vol. 1. P. 53–60.
- Tomas, B.A., Meyen S.V.** A system of form genera for the upper Paleozoic lepidophyte stems represented by compression-impression material // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 1984. Vol. 41. P. 273–281.
- Thomas B.A., Zodrow E., Cleal C.J.** Leafy branches of *Bothrodendron punctatum* from the Westphalian D (Asturian) of Nova Scotia, Canada. *Atlantic Geology*. 2010. Vol. 46. P. 1–6.
- Watson D.M.S.** On the ulodendroid scar. *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society*. 1908. Vol. 52. P. 1–12.
- Weiss C.E., Sterzel J.T.** Die Sigillarien der preussischen Steinkohlen und Rothleigenden Gebeite. Teil 2. *Abhandlungen der Königlich Preussischen geologischen Landesanstalt*, Neue Folge. 1893. Band 2. 255 S.
- Wnuk C.** Ontogeny and paleoecology of the middle Pennsylvanian arborescent lycopod *Bothrodendron punctatum*. *American Journal of Botany*. 1989. Vol. 76 (7). P. 966–980.
- Zalassky M.** Végétaux fossiles de terrain Carbonifère du Bassin du Donetz: I. Lycopodiales // *Mem. Comité Geol. St. Petersburg*, n.s. 1904. Vol. 13. 126 P.
- Zeiller R.** Observations sur les genres, *Ulodendron* et *Bothrodendron*. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*. Série 3. 1886a. Vol. 14. P. 168–182.
- Zeiller R.** Bassin houiller de Valenciennes, description de la flore fossile (Atlas). *Études des Gîtes Minéraux de la France*. 1886b. Pls. 1–94.

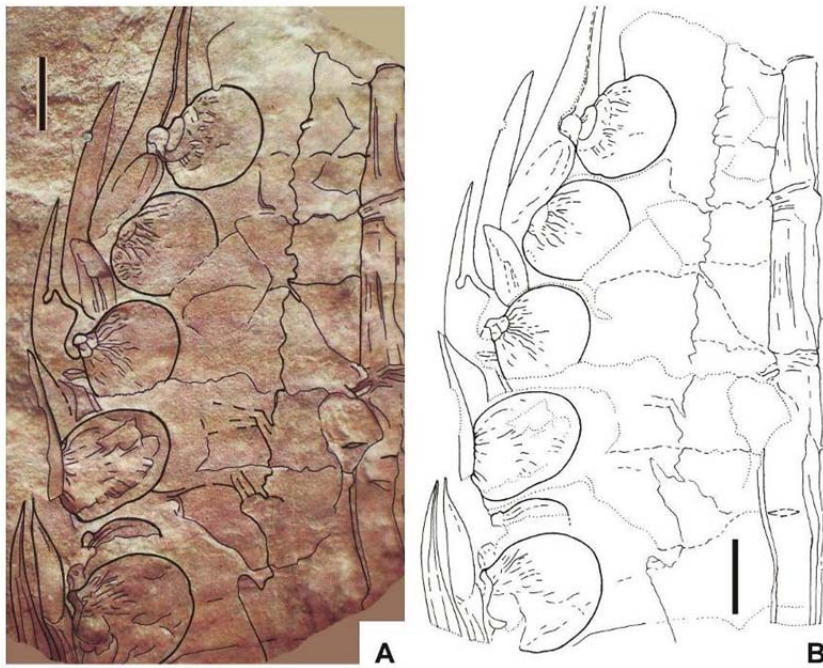


Рис. 2. Графическая дешифровка (А) и прорисовка (В) *Bothrodendrostrobus* sp. Донецкая обл., г. Донецк, шахта № 11 им. Шверника. Длина масштабной линейки – 1 мм.

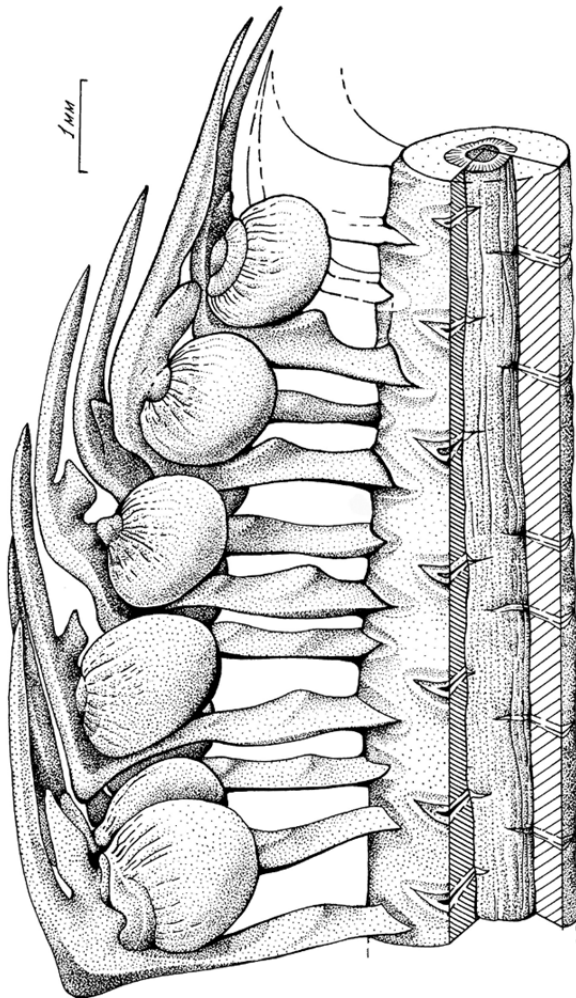


Рис. 3. Реконструкция *Bothrodendrostrobus* sp. Донецкая обл., г. Донецк, шахта № 11 им. Шверника. Длина масштабной линейки – 1 мм.

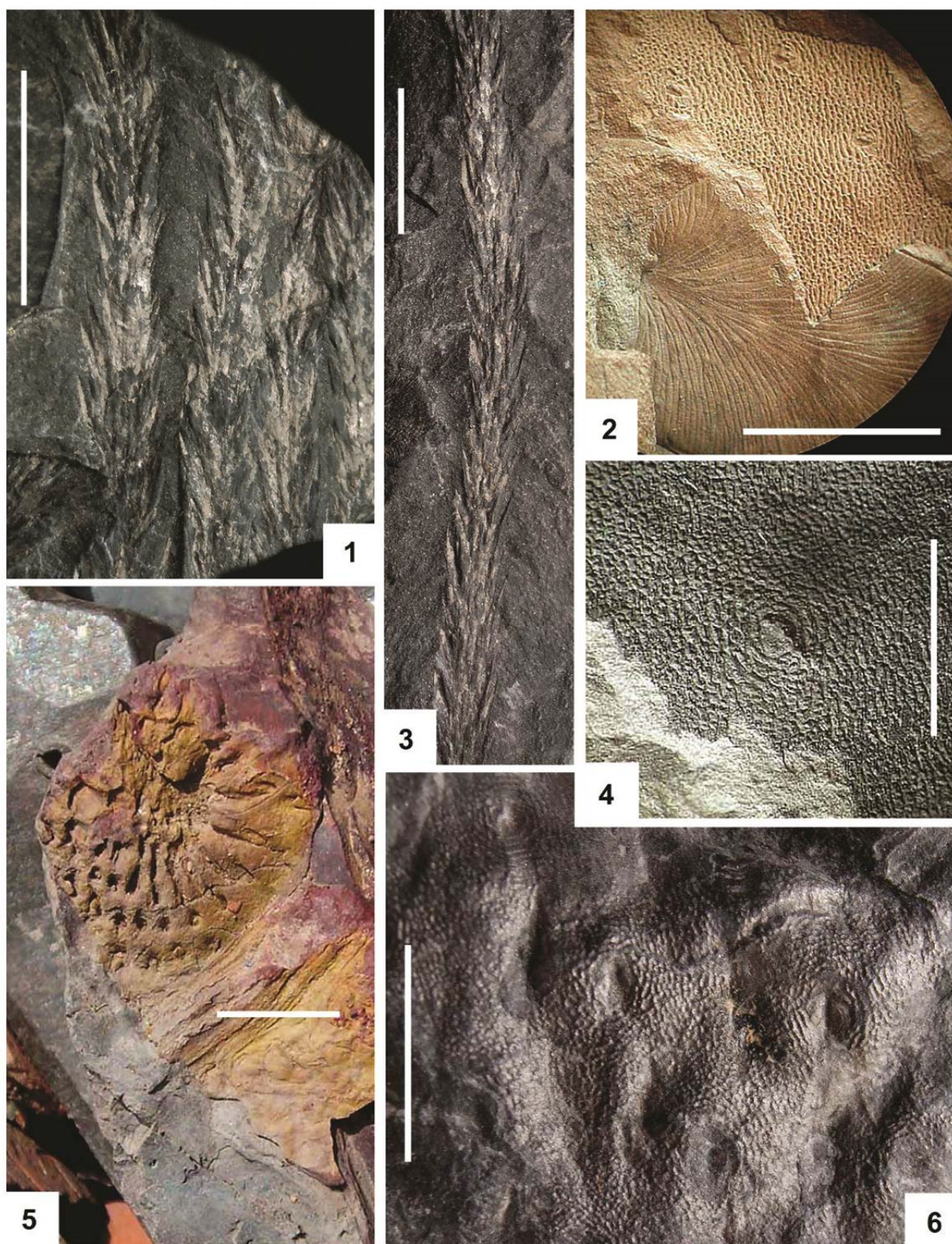


Таблица I. Морфологические особенности строения *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, 1833.

1 – три побега с филлоидами, сохранившимися в прикреплении; 2 – часть коры с тремя листовыми рубцами и «шагренево́й» поверхностью; 3 – отдельный облиственный побег; 4 – листовый рубец; 5 – улодендроидный рубец; 6 – фрагмент коры с листовыми рубцами. Местонахождения: 1, 3, 6 – Ростовская обл., г. Гуков, шахта 50-летия Октября; 2, 4, 5 – Донецкая обл., г. Донецк, шахта № 11 им. Шверника. Длина масштабной линейки – 1 см.

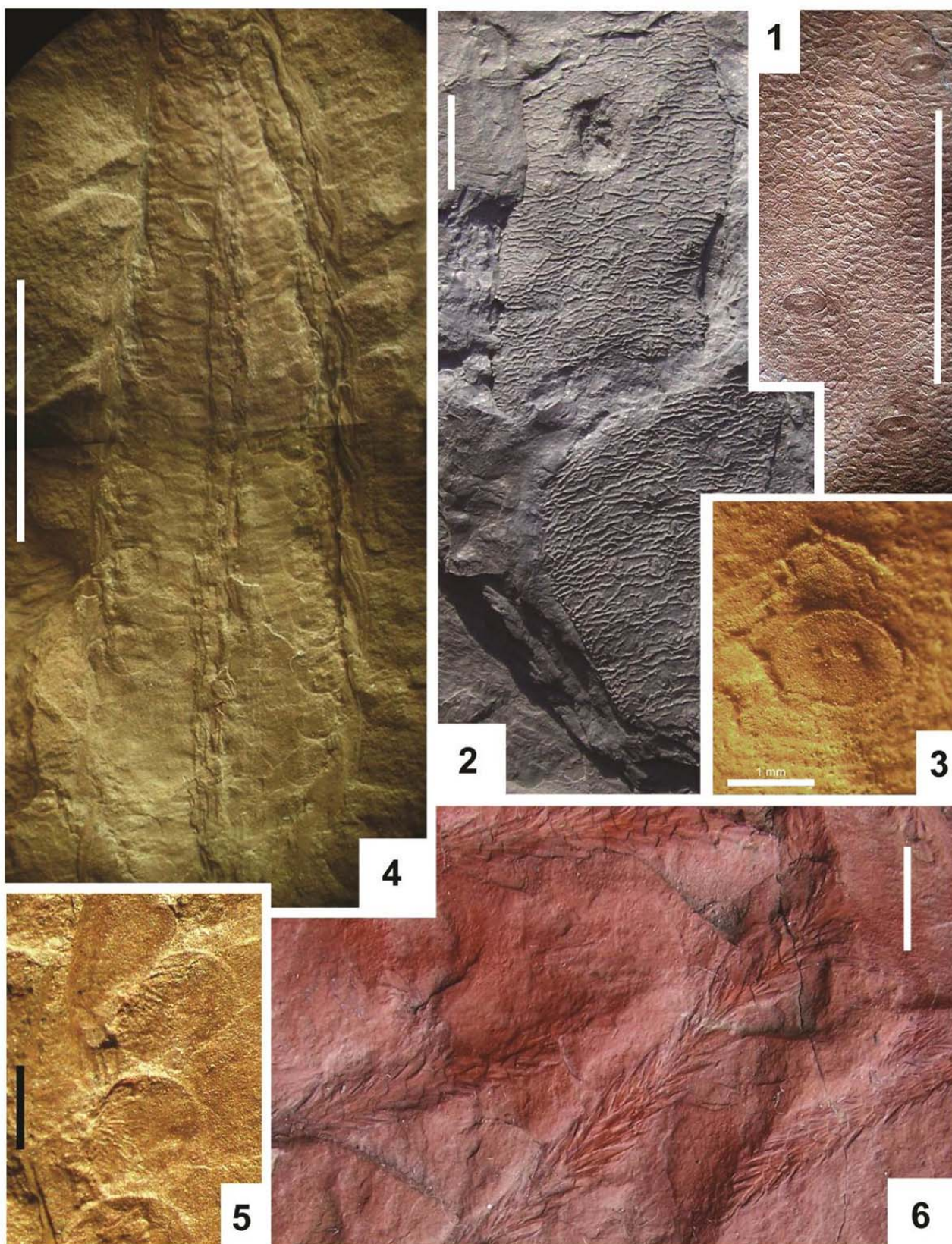


Таблица II. Морфология коры *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, 1833 (1-3), строение облиственных побегов последнего порядка (6) и строение стробила *Bothrodendrostrobis* sp. (4, 5), возможно, принадлежавшего плауновидному *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, 1833. Донецкая обл., г. Донецк, шахта № 11 им. Шверника. Длина масштабной линейки – 1 см (1, 2, 4, 6); 1 мм (3, 5).