УДК 551.734 (470.4)

ДЕВОНСКАЯ ФЛОРА СРЕДНЕГО – НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

А.В. Броушкин, Н.В. Горденко

Ключевые слова
девон
ископаемые растения
Среднее – Нижнее Поволжье
палеоботаника

Аннотация. В настоящее время девонская флора Среднего – Нижнего Поволжья изучена очень слабо, большей частью на уровне предварительных определений. В статье проанализированы литературные сведения по флоре региона, дополненные данными по имеющемуся коллекционному материалу; приводится краткая характеристика наиболее важных растений. Насколько можно судить по имеющимся данным, девонская флора Поволжья была наиболее сходна с флорой центральных и северо-восточных частей Восточно-Европейской платформы.

Поступила в редакцию 18.07.2015

Девонская флора Среднего – Нижнего Поволжья в настоящее время изучена очень слабо, большей частью на уровне предварительных определений. На территории региона отложения, содержащие макроостатки девонских растений, вскрыты скважинами на разных стратиграфических уровнях, датируемых концом раннего – первой половиной позднего девона. Известный отсюда материал большей частью представляет собой фрагментарные остатки растений, дающие мало сведений о произраставшей здесь в девонское время растительности.

Изучение девонской флоры Поволжья началось в конце 1940-х гг., первые данные по ископаемым растениям были опубликованы в работе В.Н. Тихого (1948). Наибольший вклад в изучение флоры региона принадлежит Е.Ф. Чирковой-Залесской (1954, 1957, 1959). Ее монография, посвященная девонским растениям Урало-Поволжья (1957), основана на изучении большой коллекции растительных остатков и, несмотря на поверхностные описания материала и ошибки в диагностике, до настоящего времени является основным источником сведений о флоре региона. Анализ определений Чирковой-Залесской, наряду с некоторыми дополнительными данными, содержится в работе А.Л. Юриной (1988). В обзорной статье Н.М. Петросян (1991) приводятся определения растительных остатков, происходящих главным образом из отложений живета Саратовской области; часть этих материалов использована в настоящей работе (место хранения образцов – ПИН РАН).

Главная причина слабой изученности девонской флоры Поволжья, – недостаточное количество материала хорошей сохранности; в распоряжении специалистов-палеоботаников имелись передававшиеся на определение геологическими организациями коллекции кернового материала, которые содержали фрагментарные, большей частью неопределимые остатки растений. Диагностика фрагментарных остатков девонских (по сравнению с более поздними) растений сопряжена со значительными сложностями, обусловленными: простой морфологией девонских растений, часто недостаточно специфичной для четкой характеристики таксонов и выявления всех необходимых диагностических признаков на ограниченном материале; отсутствием, вплоть до конца среднего девона, компактных хорошо идентифицируемых органов, таких как листья (макрофиллы) и семена; сравнительно низким потенциалом эпидермально-кутикулярных исследований остатков растений.

В списках определений девонской флоры Поволжья (как и других регионов) часто зна-

© 2016 *Броушкин А.В., Горденко Н.В.*

Броушкин Анатолий Валерьевич, н.с. лаб. палеоботаники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН; 117647, Россия, Москва, ул. Профсоюзная, 123; articulatae@mail.ru; *Горденко Наталья Владиславовна*, канд. геол.-минерал. наук, с.н.с. лаб. палеоботаники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН; gordynat@mail.ru

чатся формальные таксоны, используемые при работе с фрагментарным материалом, – такие как *Hostinella* Barrande, *Pteridorachis* Nathorst, *Aphyllopteris* Nathorst, *Dicranophyton* Zalessky (фрагменты разветвленных стерильных осей), *Psilophytites* Høeg, *Thursophyton* Nathorst (оси с шиповидными эмергенцами), *Taeniocrada* White (относительно широкие оси с сохранившимся тонким проводящим пучком), *Knorria* Sternberg (декортицированные оси плауновидных) и т.д. Для таких таксонов часто не известна систематическая принадлежность даже на уровне основных систематических групп, обычно они не имеют стратиграфического значения; проблему может представлять разграничение формальных таксонов между собой. Так, например, первые четыре упомянутых таксона включают остатки всех основных групп девонских растений, от риниофитоидов и прптеридофитов до птеридоспермов, за исключением только плауновидных; по большому счету, остатки такого типа встречаются в возрастном диапазоне от силура доныне. Общепринятых разграничений между этими таксонами нет; *Aphyllopteris* и *Dicranophyton*, в частности, предлагалось разграничивать по стратиграфическому принципу (Основы…, 1963, с. 337). Иногда практически как формальные используются также хорошо изученные таксоны, если при диагностике опираются не на весь комплекс диагностических черт, а только на отдельные наблюдаемые на материале признаки. Данный подход привел к значительной девальвации (на уровне списочного состава) многих важных таксонов девонской флоры, таких как виды *Psilophyton* Dawson, *Drepanophycus* Göppert, *Hyenia* Nathorst, *Pseudosporochnus* Potonié et Bernard, *Aneurophyton* Kräusel et Weyland и др. При обобщении данных такое использование таксонов ведет к переоценке их роли в фитокомплексах, искусственному расширению диапазона их стратиграфического и географического распространения. Несмотря на малую информативность формальных таксонов, при отсутствии в местонахождениях остатков хорошей сохранности определения этих таксонов могут давать некоторое представление о характере флоры и ее разнообразии (количество морфотипов). Некоторые виды, относимые к формальным родам, при достаточно специфичной морфологии (и, соответственно, возможности четкой диагностики) потенциально могут использоваться для стратиграфических целей.

Значительной проблемой при анализе литературных данных являются различия в трактовке объема и диагностических черт таксонов разными авторами; в связи с этим, в данной статье при анализе флоры Поволжья мы опираемся только на материал, для которого в литературе приводятся изображения.

Растительные остатки в девонских отложениях Среднего – Нижнего Поволжья достоверно известны на 13 стратиграфических уровнях, датируемых от эмского века раннего девона (не исключено, что есть и более ранние находки) до франского века позднего девона (Чиркова-Залесская, 1957; Юрина, 1988; Петросян, 1991). Остатки растений приурочены преимущественно к сероцветным песчано-глинистым отложениям континентального и переходного (суша/море) генезиса циклически построенной терригенно-карбонатной толщи девонских отложений региона; данная толща формировалась в условиях окраины Лаврусского континента, значительная часть территории которой была занята мелководным эпиконтинентальным морем, испытывавшим эвстатические колебания уровня. Низменная, с выположенным рельефом, суша в разное время существенно сокращалась или расширялась, отдельные части морского бассейна изолировались. По палеогеографическим реконструкциям[1], рассматриваемая территория находилась в девонское время в пределах экваториальной зоны с теплым влажным климатом. Известные из отложений региона растительные

[1] см. http://www.scotese.com/climate.htm

остатки указывают на то, что в девоне растительный покров здесь был хорошо развит, скудость данных связана исключительно с ограниченностью материала. Большинство уровней, за исключением старооскольско-пашийского интервала (живет), крайне плохо охарактеризовано палеоботанически, известные отсюда остатки растений часто не дают сведений о возрасте отложений и не позволяют судить о характере существовавшей здесь растительности.

Эмский-эйфельский ярусы. Из доживетских отложений Среднего – Нижнего Поволжья растительные остатки указывают на пяти уровнях, которым соответствуют I-III флористические комплексы, выделенные Чирковой-Залесской (Чиркова-Залесская, 1957; Юрина, 1988). В коллекции Чирковой-Залесской собственно из Поволжья имелся очень ограниченный материал, основная часть образцов происходила из Приуралья и с Западного склона Урала; изображенные в ее монографии экземпляры представляют собой неопределимые остатки, либо могут быть отнесены к формальным таксонам – *Hostinella* sp. (Чиркова-Залесская, 1957, табл. XXXIX, фиг. 187) и *Taeniocrada* sp. (табл. VIII, фиг. 43). Некоторый интерес представляют остатки из эйфельских отложений Саратовской области, отнесенные Чирковой-Залесской к новому таксону *Gusichia furcata* Tschirkova-Zalesskaya, однако они недостаточно изучены, из приводимой иллюстрации (Чиркова-Залесская, 1957, рис. 56) не очевидна органическая связь осей разного диаметра и спорангиев, относимых к этому таксону.

По имеющимся в настоящее время данным о характере доживетской флоры Поволжья ничего сказать нельзя, можно констатировать только наличие растительных остатков на этих уровнях.

Живетский ярус, старооскольский надгоризонт. Старооскольские отложения Среднего – Нижнего Поволжья, как и в целом Восточно-Европейской платформы, относительно хорошо охарактеризованы растительными остатками. Из этих отложений происходит значительная часть имеющегося материала; флора данного интервала встречена во всех частях рассматриваемого региона. Старооскольский надгоризонт Восточно-Европейской платформы сопоставляется с зоной varcus стандартной конодонтовой шкалы и относится к нижней-средней частям живетского яруса (Решение…, 1990; Соболев, Евдокимова, 2013). На территории Поволжья старооскольский надгоризонт представлен одноименной серией, которая расчленяется на воробьевскую, ардатовскую и муллинскую свиты, соответствующие трем трансгрессивно-регрессивным циклам, в нижней части которых (континентальные и переходные фации) встречены растительные остатки. Флора этих трех уровней имеет сходный характер, у Чирковой-Залесской она отнесена к IV (чусовскому) флористическому комплексу.

Наибольшее значение в фитокомплексах региона имеют остатки *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya (табл. I, фиг. 1-5; табл. II, фиг. 1-2), – растения, которое можно рассматривать как сателлитный таксон проптеридофитов (см. ниже). Остатки этого растения легко диагностируются даже по небольшим фрагментам благодаря характерному эпидермальному строению; они повсеместно встречаются в свитах старооскольской серии, а также в перекрывающих пашийских отложениях. Упоминание *Schuguria ornata* в отложениях более раннего возраста (Чиркова-Залесская, 1957, с. 29, 33; без изображений) нуждается в проверке. Остатки этого растения достоверно известны из старооскольских отложений Республики Татарстан, Саратовской, Самарской, Ульяновской и Пензенской областей, также приводятся в списках определений (без изображений) для других частей Среднего – Нижнего Поволжья (Чиркова-Залесская, 1957). Кроме Поволжья и Приуралья (являющихся для этого растения типовой местностью), *Schuguria ornata* широко распространена в одновозрастных отложениях Тимано-Печорской области и центральных частей Восточно-Европейской платформы. Вероятнее всего, *Schuguria ornata* принадлежат остатки «Воронежских растений», отне-

сенные Т.А. и А.А. Ищенко (1981) к видам *Orestovia* Ergolskaya, *Orestovites* T. Istchenko et A. Istchenko, *Voronejiphyton* T. Istchenko et A. Istchenko и *Rhytidophyton* T. Istchenko et A. Istchenko (Broushkin et al., 2010; Krassilov, Polevova, 2012).

Достаточно распространены в старооскольских отложениях Среднего – Нижнего Поволжья остатки плауновидных. В ардатовских отложениях Саратовской области встречен представитель протолепидодендровых *Leclercqia complexa* Banks, Bonamo et Grierson (табл. II, фиг. 3-5), – растение, широко распространенное в среднедевонских отложениях мира и являющееся на данный момент одним из наиболее хорошо изученных девонских плауновидных (Taylor et al., 2009). Предполагаемые находки этого растения на территории России, относившиеся большей частью к *Protolepidodendron scharianum* Krejči, нуждаются в ревизии. Более высокоорганизованные плауновидные представлены формой, сходной с *Lepidodendropsis (Heleniella) theodorii* (Zalessky) Jongmans (Чиркова-Залесская, 1957, рис. 12); этому растению могут принадлежать также изображенные Чирковой-Залесской декортицированные остатки (там же, табл. XXXVIII, фиг. 185; рис. 18). *Lepidodendropsis (Heleniella) theodorii* первоначально был описан из фаменских отложений Донбасса (Снигиревская, 1987); неотличимые по морфологии (но возможно принадлежавшие другим растениям) остатки осей часто встречаются в старооскольских и пашийско-тиманских отложениях центральных и северо-восточных частей Восточно-Европейской платформы (Сенкевич, 1959), а также в одновозрастных отложениях Казахстана (Юрина, 1988). Остальные плауновидные, изображенные Чирковой-Залесской (1957, табл. XXXVII, фиг. 179; табл. XXXVIII, фиг. 184; табл. XXXIX, фиг. 186, 188), нуждаются в дополнительном изучении.

Вероятно, каким-либо из птеридофитов-дериватов тримерофитовых принадлежат остатки, описанные Чирковой-Залесской как *Dawsonites arcuatus* Halle (1957, рис. 83). Принадлежность такого рода остатков к конкретной крупной систематической группе растений этой филогенетической линии, – «протоартикулятам» (ибиковые, псевдоспорохновые), древнейшим папоротникам или прогимноспермам, – зачастую невозможно установить даже при их хорошей изученности, если они не могут быть напрямую сопоставлены с известными представителями этих групп растений. Такое положение связано с недостаточной изученностью диверсификации растений этой линии, неопределенностью взаимоотношений и рамок групп и наличия значительного количества таксонов, не вписывающихся ни в одну из них. Из-за неясностей с морфологией спорангиев еще менее определенна ситуация с систематическим положением остатков, описанных Чирковой-Залесской как *Protopteridium rossicum* Tschirkova-Zalesskaya (1957, табл. XXXIV, фиг. 164-166; табл. XXXV, фиг. 171, 172) и *P. jigulense* Tschirkova-Zalesskaya (табл. XLI, фиг. 196; рис. 61). Упоминание в старооскольских отложениях Поволжья *Archaeopteris* Stur (Чиркова-Залесская, 1957, с. 8; без изображений) вызывает сомнения.

Отсутствие в коллекции из Среднего – Нижнего Поволжья остатков, которые могли бы быть с достоверностью отнесены к псевдоспорохновым и анеурофитовым – ключевым группам растений среднедевонской флоры, присутствующим во всех основных местонахождениях этого возраста (в том числе в старооскольских, а также пашийских, отложениях центральных частей Восточно-Европейской платформы), вероятно связано с ограниченностью выборки и сложностью диагностики остатков этих групп растений на фрагментарном материале. Из остатков плохой сохранности, не исключена принадлежность псевдоспорохновым или ибиковым некоторых экземпляров, отнесенных Чирковой-Залесской к *Archaeopteris* (Чиркова-Залесская, 1957, табл. XXXIII, фиг. 161, 163); анеурофитовым могут принадлежать остатки типа *Pteridorachis* (табл. II, фиг. 6). Возможна принадлежность некоторых остатков, изображенных Чирковой-Залесской (1957, табл. XII, фиг. 63-64, 67-68; табл. XVI, фиг. 89-91),

стеноколиевым. Данная группа растений, известная главным образом по петрификациям, вероятно представляла собой первые птеридоспермы или их непосредственных предков (см. Berry, Fairon-Demaret, 2001); остатки стеноколиевых являются важным компонентом старооскольской и пашийской флоры центральных частей Восточно-Европейской платформы.

Имеющиеся по региону данные дают мало указаний на характер растительности, существовавшей здесь в старооскольское время. Остатки таких растений, как *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya и *Leclercqia* Banks, Bonamo et Grierson (Banks et al., 1972), иногда образуют в местонахождениях значительные скопления без примеси остатков других таксонов, что может свидетельствовать об образовании этими растениями плотных моновидовых зарослей на отдельных участках ландшафта. Сообщества такого типа были наиболее распространены в раннем девоне, но продолжали играть значительную роль в растительном покрове среднего девона (Hotton et al., 2001; Berry, Fairon-Demaret, 2001; Allen, Gastaldo, 2006 и др.). Образовывали их, как правило, небольшие травянистые растения, приспособленные к быстрому захвату пространства (вегетативно-подвижные жизненные формы) и последующему удержанию заселенных участков. Отсутствие вторичного роста и механических тканей, достаточных для достижения осями большого размера, эти растения частично компенсировали, опираясь друг на друга в плотных зарослях. Часто растения, образующие подобные сообщества, обладали различными приспособлениями для вегетативного размножения; размножение спорами, предположительно у растений, произраставших в местообитаниях с неблагоприятными условиями среды, могло быть подавлено. Распространены случаи, когда в массовых моновидовых скоплениях остатков растений крайне редко встречаются или отсутствуют фертильные экземпляры. Это отмечают у некоторых зостерофилловых и ранних плауновидных, а также разнообразных растений с осями типа *Taeniocrada*, и иногда связывают с доминированием вегетативной фазы роста у патиентов (Hotton et al., 2001); из растений Поволжья, несмотря на обилие материала, до настоящего времени не известны спороношения *Schuguria*.

В среднем девоне сходные моновидовые сообщества, по-видимому, образовывали также некоторые дериваты тримерофитовых (ибиковые, стеноколиевые, древнейшие папоротники вроде *Protocephalopteris* Ananiev, и др.); придерживаясь той же стратегии освоения пространства и обладая значительными преимуществами перед растениями «раннедевонской» проптеридофитовой флоры (см. Броушкин, Горденко, 2012), они могли активно вытеснять реликты этой флоры в местообитания с неблагоприятными условиями среды. Предполагают, что растительность среднего девона занимала преимущественно хорошо увлажненные местообитания на поймах и в устьях рек, берега континентальных водоемов и морские побережья, вероятно вне зоны влияния соленых вод (Gensel, Andrews, 1984; Algeo et al., 2001; Greb et al., 2006; и др.); таким образом условия низменной суши рассматриваемого региона, с пологим рельефом и тропическим климатом, должны были благоприятствовать развитию здесь растительного покрова.

В среднем девоне появились первые лесные сообщества, образованные древовидными псевдоспорохновыми (Stein et al., 2007; Meyer-Berthaud et al., 2010; Giesen, Berry, 2013). Классическим примером таких сообществ является ископаемый лес из местонахождения Джильбоа (шт. Нью-Йорк, США), где, помимо доминантных псевдоспорохновых *Wattieza* Stockmans, со стволами, достигавшими 1 м в диаметре и более 8 м высотой, встречены также меньшие по размеру древовидные плауновидные и лианоподобные анеурофитовые (Stein et al., 2012). Леса из древовидных псевдоспорохновых в старооскольское время произрастали в центральных частях Восточно-Европейской платформы, и вероятно были распространены по всей ее территории; в ардатовских отложениях Павловского карьера (Воронежская область) встре-

чены остатки стволов псевдоспорохновых до 25 см шириной. Остатки этих растений известны из Тимано-Печорской области; им также могут принадлежать остатки стволов с характерной нерегулярной продольно-ребристой скульптурой из среднедевонских отложений, иногда определявшиеся как *Barrandeina* Stur, *Pseudobornia* Nathorst, *Asterocalamites* Zeiller и др.

Отдельно следует остановиться на наиболее распространенном растении старооскольского интервала Поволжья *Schuguria ornata*, природа которого является предметом острой дискуссии палеоботаников. *Schuguria* часто причисляют к формальной группе спонгиофитовых, объединяющей проблематичные девонские растения с очень толстой кутикулой. Представители этой группы не связаны друг с другом непосредственным родством; в настоящее время можно говорить о принадлежности к ней растений обеих главных филогенетических линий трахеофитов (Broushkin, Gordenko, 2014; Броушкин, Горденко, 2015). *Schuguria* разные авторы относят к водорослям, высшим растениям или предположительной промежуточной группе между ними (Ищенко, Ищенко, 1981; Снигиревская, 1993; Гоманьков и др., 2004; Krassilov, Polevova, 2012 и др.). На материале с частично сохранившимся клеточным строением, происходящим из старооскольских отложений Михайловского карьера (окрестности г. Железногорска, Курская область) было установлено наличие у данного растения хорошо развитого проводящего пучка, состоящего из трахеид с лестничными окаймленными порами (Броушкин, Горденко, 2012). Детальное изучение на этом материале эпидермальных структур *Schuguria*, интерпретируемых некоторыми авторами как своеобразные органы размножения таллофитов, позволило полностью восстановить их клеточное строение, которое соответствует строению устьичных аппаратов высших растений (Броушкин и др., 2014; табл. I, фиг. 4-5; табл. II, фиг. 1-2). Эти данные подтверждают таким образом принадлежность *Schuguria* к трахеофитам; из-за отсутствия сведений о спороношениях, систематическое положение данного растения внутри группы трахеофитов не установлено. По уровню эволюционного развития *Schuguria* соответствует прототеридофитам в понимании С.В. Мейена (1987) и может рассматриваться как сателлитный таксон для этой группы растений.

Об экологической специализации *Schuguria* можно судить по ряду черт ее строения и особенностям тафономии. Наиболее заметной чертой *Schuguria* является исключительно толстая (до 300-400 мкм) кутикула, превышающая по толщине кутикулу большинства ископаемых и современных ксерофитов; устьица *Schuguria* полупогруженные, у экземпляров с наиболее толстой кутикулой они могут располагаться в своеобразных криптах. Оси *Schuguria* по строению напоминают стебли суккулентов: при достаточно большом диаметре (встречаются кутикулярные чехлы до 2,5 см шириной) проводящий пучок этого растения очень тонкий, составляет менее 1/10 диаметра оси, кора предположительно паренхимная, без внешней зоны из клеток с утолщенными стенками – «стереома» (об этом свидетельствует характер сохранности *Schuguria*, ткани которой практически полностью коллапсируют; при плохой сохранности сходный облик имеют оси *Rhynia* Kidston et Lang и других растений Райни: Х. Керп, устное сообщение, 2010). В то же время, остатки осей *Schuguria* часто образуют значительные скопления, а также линзы своеобразных кутикулярных углей, т.н. «барзасситов», до 20 см толщиной; для живетского интервала Восточно-Европейской платформы данное растение является единственным углеобразователем. Это свидетельствует о большой биомассе сообществ, образованных *Schuguria* (что несвойственно ксерофитам), а также о произрастании данного растения вблизи водоемов, в которые сносились остатки: в противном случае они не попали бы в захоронение, по крайней мере в значительном количестве.

Сочетание перечисленных особенностей может указывать на адаптацию растений к условиям засоления; то, что *Schuguria* и сход-

ные с ней растения могли быть галофитами, отмечала Н.С. Снигиревская (1993). Вопрос о способности древнейших наземных растений адаптироваться к условиям засоления дискутируется в литературе (Hotton et al., 2001; Greb et al., 2006; Channing, Edwards, 2009, 2013 и др.). Засоление принадлежит к числу факторов, наиболее сложных для адаптации растений; хотя адаптация к нему предполагается для ряда ископаемых птеридофитов, среди современных споровых сосудистых растений галофиты крайне редки (см. обзор Channing, Edwards, 2013). По мнению авторов, способность адаптироваться к засолению была маловероятна для растений с уровнем организации *Schuguria*. У *Schuguria* отсутствуют приспособления, которые могли бы использоваться для выведения излишков соли; как и простая морфология, «суккулентность» этого растения (собственно, именно она могла бы указывать на специфическую адаптацию данного растения к засолению), по всей видимости, конституционная: такой тип анатомического строения был очень распространен у растений проптеридофитовой флоры, таких как риниевые (в узком смысле, см. Kenrick, Crane, 1997), некоторые зостерофилловые и древнейшие плауновидные (см., напр., Hueber, 1992; Berry, Fairon-Demaret, 2001). Учитывая генезис отложений, в которых встречаются остатки *Schuguria* (Лебедев и др., 2015), распространение этого растения вблизи морских побережий вполне вероятно, однако в таких случаях ни доказать, ни опровергнуть произрастание растений непосредственно в зоне влияния соленых морских вод невозможно (Hotton et al., 2001). В большинстве местонахождений растений с аналогичными *Schuguria* адаптациями отсутствуют указания на близость морского бассейна (Броушкин, Горденко, 2012); для *Spongiophyton* Kräusel предполагают распространение во внутренних частях суши на основании детального изучения вмещающих отложений седиментологами (Hotton et al., 2001; Kennedy et al., 2012).

Более вероятно, по мнению авторов, что *Schuguria* росли на болотистых участках с плохо дренированным субстратом, в условиях избыточного (возможно флуктуирующего) увлажнения. При избыточном увлажнении растения нередко приобретают ксероморфные черты, что, в частности, может быть связано с недостатком кислорода в обводненном субстрате, особенно при большом содержании в нем глинистого материала и органических веществ. Адаптацией к таким условиям иногда объясняют ксероморфизм, наблюдаемый у некоторых зостерофилловых (Hotton et al., 2001). Переразвитие кутикулы у *Schuguria* (и сходных растений) может иметь разные объяснения. Исключительно толстая кутикула *Schuguria* могла эффективно препятствовать потере воды растением, что было особенно важно для *Schuguria* при возможных сезонных колебаниях притока воды и водном дефиците, часто наблюдаемых в болотистых местообитаниях. У *Schuguria*, при слабом развитии ксилемы и отсутствии механических тканей, опорная функция должна была в значительной степени ложиться на тургорное давление (см. Speck, Rowe, 2004), так что возможность сохранять вертикальное положение для растения была связана с обилием воды в клетках. При недостатке воды в окружающей среде таким растениям жизненно необходимо минимизировать ее потери, чему среди прочего может способствовать усиление кутикулы. Также, толстая кутикула могла в определенной мере сама нести опорную функцию, – несмотря на то, что компоненты кутикулы имеют небольшую ценность в этом отношении, кутикула могла обеспечивать опору растения в сочетании с тургорным давлением (в некоторой степени это напоминает оболочку воздушных шаров, которая держит форму только при наличии давления изнутри). Кроме того, кутикула *Schuguria* могла играть важную роль в защите растения от избыточной солнечной радиации. Обводненные застойные обстановки с низкой энергетикой среды, в которых аккумулировался глинистый материал, могли служить рефугиумами для *Schuguria*, представлявшей со-

бой реликт проптеридофитовой флоры; в условиях низменной суши окраин Восточно-Европейской платформы, с низким сносом кластического материала, такие обстановки должны были быть широко распространены. Возможно, их сравнительной редкостью объясняется отсутствие *Schuguria* в одновозрастных отложениях северо-запада Восточно-Европейской платформы и других частей девонской суши вблизи активно размывавшихся горных сооружений.

Живетский-франский ярусы, пашийский-тиманский горизонты. Так же, как и старооскольские, пашийские отложения Среднего – Нижнего Поволжья относительно хорошо охарактеризованы растительными остатками, которые встречены во всех частях рассматриваемого региона; макрофлора известна также в нижней части перекрывающих тиманских отложений. Пашийский и тиманский горизонты сопоставляются с зонами от hermanni-cristatus до (частично) falsiovalis стандартной конодонтовой шкалы и отвечают верхней части живетского и самым низам франского яруса (Зональная…, 2006). Относительно положения границы среднего/верхнего девона на Восточно-Европейской платформе в настоящее время нет единого мнения, чаще всего ее проводят в основании верхнетиманского подгоризонта (Соболев, Евдокимова, 2013). В основании пашийских отложений на всей территории платформы прослеживается несогласие, отвечающее обширной регрессии морского бассейна. Осадки имеют генезис от континентального до мелководно-морского; море на территории Восточно-Европейской платформы в это время было крайне мелководным, по характеру фауны скорее напоминало лагунные обстановки. Нижнетиманские отложения часто сходны по литологии с пашийскими, прослеживание границы свит представляет сложности.

Флора рассматриваемого интервала знаменует переход от средне- к позднедевонской растительности; в основании пашийских отложений Восточно-Европейской платформы массово появляются остатки определяющего таксона позднедевонской флоры – *Archaeopteris* (s.l.), что раньше приводилось как один из основных аргументов принадлежности этих отложений верхнему девону (граница среднего/верхнего девона на платформе долго проводилась в основании пашийского горизонта; Решение…, 1990). У Чирковой-Залесской (1957) флора рассматриваемого интервала относится к V (пашийскому) флористическому комплексу.

В пашийских отложениях Поволжья Чиркова-Залесская отмечает частую встречаемость гирогонитов харовых водорослей (называемых ей «спиральными спорангиями»; Чиркова-Залесская, 1957, табл. XXXII, фиг. 160), что может указывать на широкое распространение здесь в это время пресноводных водоемов. Из проптеридофитов важную роль, особенно в нижней части интервала, продолжает играть *Schuguria*. В одном образце керна из Саратовской области встречено скопление лентовидных остатков осей с тонким проводящим пучком, которые могут быть отнесены к *Taeniocrada* (табл. III, фиг. 1-6). *Taeniocrada* представляет собой сборный формальный род, сателлитный для проптеридофитов (Мейен, 1987); в настоящее время доказана принадлежность остатков такого типа риниевым (в том числе Rhyniaceae s.s. – *T. dubia* Kräusel et Weyland, см. Hotton et al., 2001; часть остатков также перенесена в новые рода – *Stockmansella* Fairon-Demaret и *Huvenia* Hass et Remy; Schultka, Hass, 1997) и зостерофилловым (*T. stilesvillensis* D. Taylor и, вероятно, *T. decheniana* (Göppert) Kräusel et Weyland: Gossmann et al., 2008; Taylor et al., 2009). У остатков из Саратовской области хорошо сохранилось эпидермальное строение, обнаружены относительно мелкие устьица (табл. III, фиг. 5-6) и анатомически сохранившийся проводящий пучок (табл. III, фиг. 3-4). Отсутствие спороношений и неясный характер утолщений стенок трахеид проводящего пучка не позволяет установить точно систематическую принадлежность данного растения. Судя по характеру скопления остатков, оно могло образовывать изолированные моновидовые сообщества с достаточ-

но большой биомассой, сходные с предполагаемыми для *Schuguria*.

Достаточно разнообразны встречаемые остатки плауновидных. К Protolepidodendrales могло относиться растение, описанное Чирковой-Залесской как *Lepidodendropsis priscus* Tschirkova-Zalesskaya (Чиркова-Залесская, 1957, табл. XXXVIII, фиг. 181-182; рис. 5); ветвление листьев, отмечаемое для этого растения, не видно на фотографиях и нуждается в подтверждении. Встречены также декортицированные остатки типа *Knorria* (Чиркова-Залесская, 1957, табл. XVII, фиг. 96-99); декортицированные остатки, изображенные Чирковой-Залесской на рис. 8, могли принадлежать плауновидным вроде *Lepidodendropsis (Heleniella) theodorii*. Наибольший интерес представляют остатки древовидного плауновидного *«Bergeria» mimerensis* Høeg (табл. IV, фиг. 1), встреченные в предположительно пашийских отложениях Самарской области (возрастная привязка основана на других находках этого растения и ассоциации его остатков с *Schuguria*). Данное растение первоначально было описано из отложений верхнего живета – нижнего франа (см. Berry, Marshall, 2015) Шпицбергена и отнесено к формальному роду *Bergeria* Presl (форма декортикации стволов плауновидных; Høeg, 1942). Впоследствии на основании изучения экземпляров плохой сохранности, интерпретировавшихся как переходные формы между стволами *«Bergeria» mimerensis* и тонкими осями *Protolepidodendropsis pulchra* Høeg, они были объединены под последним названием (Schweitzer, 1965, 1999). По мнению авторов, связь *«Bergeria» mimerensis* и *Protolepidodendropsis pulchra* маловероятна. Остатки стволов *«Bergeria» mimerensis* не декортицированы, необычный облик их поверхности обусловлен особенностями строения внешних кортикальных тканей этого растения; возможна его близость *Leptophloeum* Dawson (Броушкин, 2002, 2003). На территории Восточно-Европейской платформы, кроме Поволжья, остатки *«Bergeria» mimerensis* встречены в Республике Башкортостан и Воронежской области. Данное растение является одним из древнейших древовидных плауновидных. В нижнефранских отложениях Шпицбергена недавно были обнаружены погребенные остатки стволов *«Bergeria» mimerensis* в прижизненном положении. Новые данные показывают, что эти растения образовывали плотные моновидовые лесные сообщества на хорошо увлажненных участках ландшафта, сходные с сообществами более поздних древовидных плауновидных. *«Bergeria» mimerensis* представляли собой достаточно крупные растения, с основаниями стволов до 20 см диаметром, предположительно 2-4 м высотой (Berry, Marshall, 2015).

К птеридофитам-дериватам тримерофитовых ближе неустановленного систематического положения относятся остатки, определенные Чирковой-Залесской как *Dawsonites arcuatus* var. *schuguricus* Tschirkova-Zalesskaya (1957, табл. XXIV, фиг. 124; рис. 80); не исключена принадлежность этих спороношений археоптеридам.

Наиболее важным компонентом пашийской флоры Среднего – Нижнего Поволжья (как и Восточно-Европейской платформы вообще) являются впервые появляющиеся на этом уровне археоптериевые прогимноспермы с сильно рассеченными листовыми пластинками (Чиркова-Залесская, 1957; Юрина, 1988; Петросян, 1991; табл. IV, фиг. 2-6). Встреченные в Поволжье остатки этих растений Чиркова-Залесская отнесла к четырем новым видам: *Archaeopteris acuta* Tschirkova-Zalesskaya, *A. elschanica* Tschirkova-Zalesskaya, *A. jakuschkiana* Tschirkova-Zalesskaya и *A. tatarica* Tschirkova-Zalesskaya. Первые три вида (четвертый установлен по спороношениям) отличаются главным образом особенностями морфологии листьев; в то же время, есть вероятность, что мы имеем дело здесь не с разными видами, а с внутривидовым варьированием, известным у некоторых ранних археоптерид (см. Berry, 2008). Изменчивость морфологии листовой пластинки заметна у экземпляров (из одного местонахождения), отнесенных Чирковой-Залесской (1957) к *A. acuta*, сравните изо-

бражения табл. XXX, фиг. 148, 149 с табл. XXXII, фиг. 158 (промежуточные формы табл. XXX, фиг. 147, 151); первый член этого ряда близок к *A. jakuschkiana* (табл. XLI, фиг. 195), последний – к *A. elschanica* (табл. III, фиг. 10-11). Для решения вопроса возможной синонимии видов, выделенных Чирковой-Залесской, а также их корректного сравнения с другими ранними археоптеридами, необходим дополнительный материал; имеющиеся в нашем распоряжении экземпляры из Саратовской области мы условно относим к *A. acuta*. Остатки археоптерид с сильно рассеченными листовыми пластинками встречаются в пашийских отложениях Поволжья в значительном количестве, они известны в Саратовской, Самарской, Волгоградской областях и в Республике Татарстан, также указаны (без изображений) в других частях рассматриваемого региона.

В отличие от древовидных псевдоспорохновых, археоптериды представляли собой первые настоящие деревья с крупными пикноксилическими стволами и хорошо развитыми корневыми системами, сопоставимыми со стволами и корневыми системами хвойных. Также, с «плосковетками» некоторых хвойных были сходны по структуре системы ветвления этих растений, на которых по спирали располагались листья, похожие на перышки папоротников; спорофиллы были близки вегетативным листьям, несли спорангии на адаксиальной стороне (Taylor et al., 2009).

Разные виды ранних археоптерид с сильно рассеченными листьями относят либо к самому роду *Archaeopteris*, либо к таким родам, как *Svalbardia* Høeg, *Thamnocladites* Stockmans, *Tanaitis* Krassilov, Raskatova et Istchenko и др. (Krassilov et al., 1987; Berry, 2008; Taylor et al., 2009; Jurina, Raskatova, 2014; и др.). На настоящий момент большинство древнейших археоптерид недостаточно изучено, чтобы их можно было с уверенностью относить к тому или иному из этих таксонов. Сами признаки, по которым разграничивают данные рода, достаточно неопределенны. Так, например, для наиболее важного из родов ранних археоптерид, *Svalbardia*, как основное отличие от *Archaeopteris* О.А. Хёг (Høeg, 1942) указывал трехмерную структуру систем ветвления (спиральное расположение листьев и ветвей). Впоследствии было установлено, что листья располагаются спирально также у *Archaeopteris* (первоначально предполагали, что у этого растения они располагались двурядно, на основании чего ветки *Archaeopteris* отождествляли с вайями папоротников). В настоящее время основным отличием *Archaeopteris* от *Svalbardia* обычно считают характер расположения ветвей, двурядный и спиральный соответственно (напр., Beck, Wight, 1988). Установить тип расположения ветвей можно только при наличии достаточно крупных фрагментов растений (собственно с достоверностью – только при сохранившемся анатомическом строении, когда можно точно проследить эмиссию сосудистых следов ветвей по отношению к листовым следам); вероятно изменение этого признака в онтогенезе растений. Как разграничительный признак предлагалась также сформированность/несформированность листовой пластинки (сильное рассечение листа, расположение сегментов в разных плоскостях), но в ряду изменения листьев археоптерид от сильно рассеченных до цельных можно провести только условную границу; у *Svalbardia scotica* Chaloner и вероятно также *S. avelinesiana* Stockmans отмечается значительное варьирование степени рассечения листьев (Perry, 1989; Berry, 2008). Расположение сегментов сильно рассеченной листовой пластинки в разных плоскостях в породе в случае археоптерид вероятно является артефактом сохранности, что видно при сравнении листьев, по-разному ориентированных на плоскостях скола. Находки в живетских отложениях принадлежащих ранним археоптеридам крупномерных остатков древесины и оснований стволов in situ (см. обзор Cornet et al., 2012; Berry, Marshall, 2015), опровергают предположение, что ранние археоптериды могли иметь габитус, отличавшийся от габитуса классических *Archaeopteris*; крупные, шириной более 15 см, остатки петрифициро-

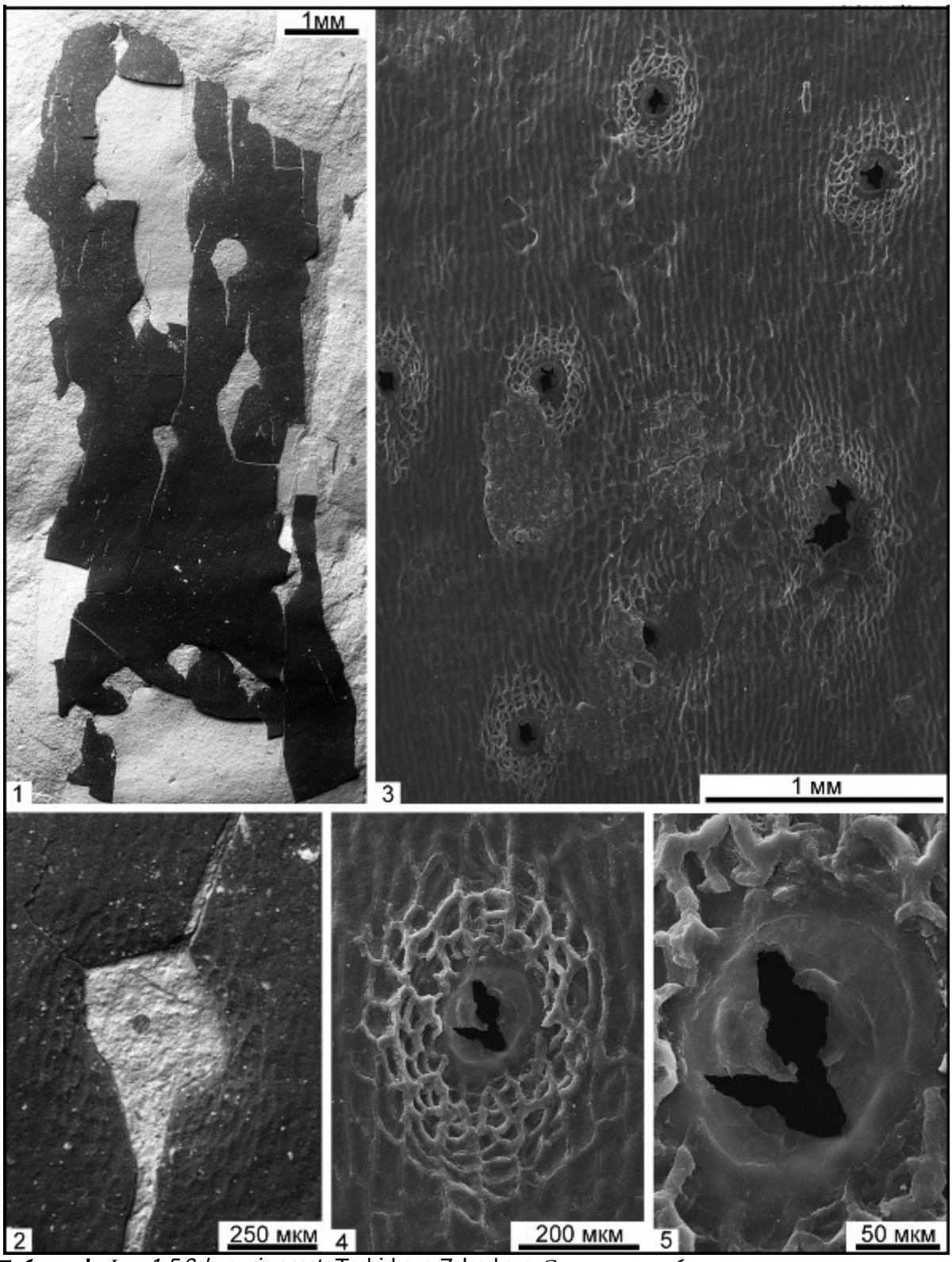

Таблица I. *Фиг. 1-5 Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, Саратовская область,
СЭМ: *1* – фрагмент кутикулы с отверстиями на месте разрушенных устьиц; *2* – деталь фиг. 1, видно характерное дробление клеток вблизи разрушенного устьичного аппарата; *3* – эпидермальное строение, внутренняя поверхность кутикулы; *4* – тот же экземпляр, частично разрушенный устьичный аппарат, видна расколотая «капсула» (сильно кутинизированный передний дворик устьица), «мембрана» (зона тонкой кутикулы с невыраженными клеточными очертаниями, соответствующая кутинизации клеток, примыкающих к замыкающим клеткам) и зона дробления клеток вокруг устьичного аппарата; 5 – деталь фиг. 4, «капсула» и «мембрана».
Фиг. 1, 2 – скв. Приволжская 24, глубина 2807-2809 м, воробьевская свита; *3-5* – скв. Сплавнушинская 18, глубина 3238-3240 м, старооскольская серия

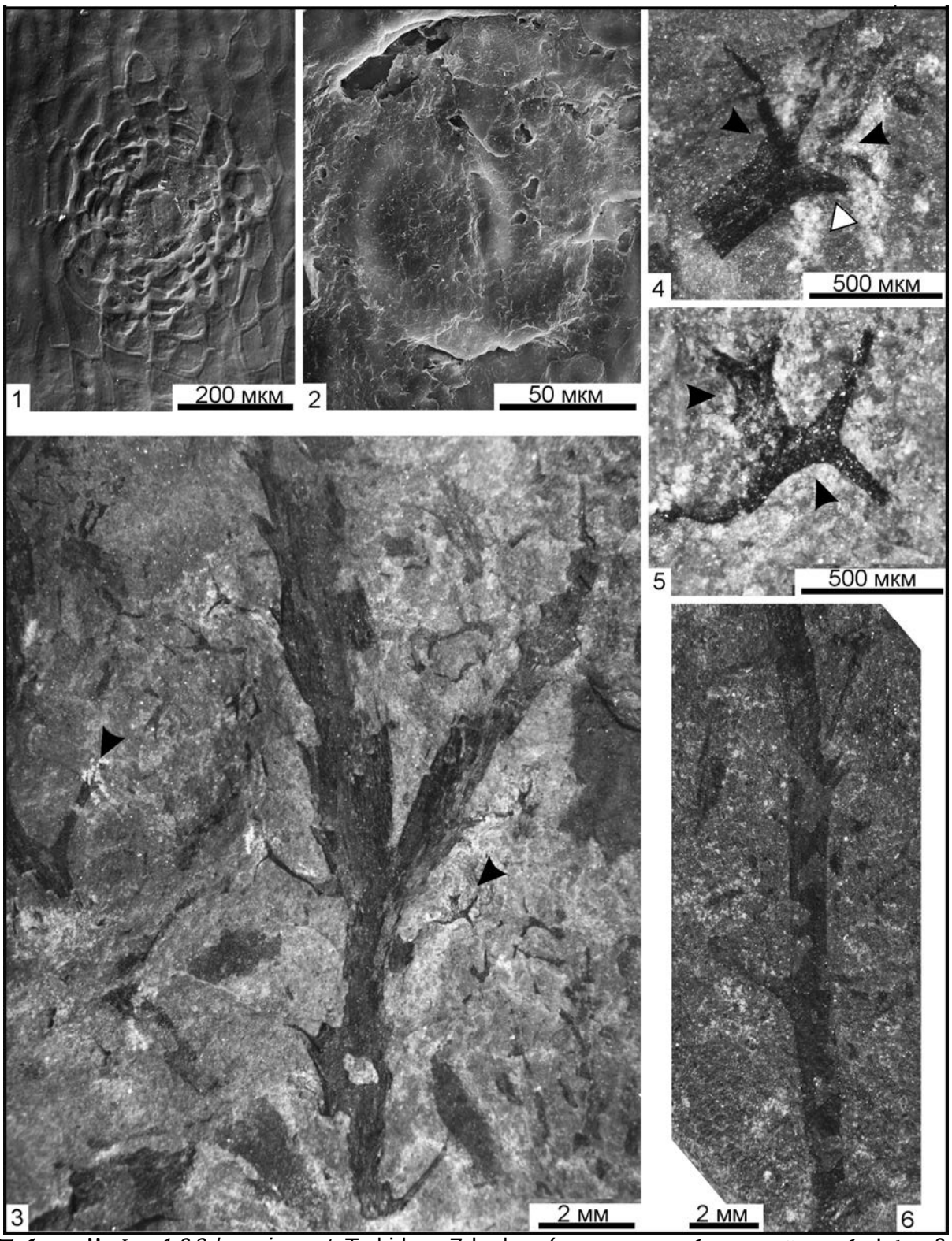

Таблица II. *Фиг. 1-2 Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya (экземпляр, изображенный на табл. I, фиг. 3-5), СЭМ: *1* – сохранившееся в объеме устьице, хорошо видны границы замыкающих клеток и положение апертуры; *2* – деталь фиг. 1, замыкающие клетки.

Фиг. 3-5 Leclercqia complexa Banks, Bonamo et Grierson, Саратовская область, скв. Соколовогорская 37, глубина 1997-1999, ардатовская свита: *3* – разветвленная ось, стрелками показаны листья, увеличенные на фиг. 4, 5; *4* – деталь фиг. 3, лист в боковом положении, видны центральный отогнутый вниз сегмент (белая стрелка) и два боковых дихотомирующих у основания сегмента (черные стрелки); *5* – деталь фиг. 3, лист, вид сверху, видны два боковых дихотомирующих сегмента (черные стрелки), центральный сегмент скрыт матриксом. *Фиг. 6 Pteridorachis* sp., псевдомоноподиально разветвленная ось; Саратовская область, скв. Сплавнушинская 16, глубина 3122-3124 м, пашийско-тиманский интервал

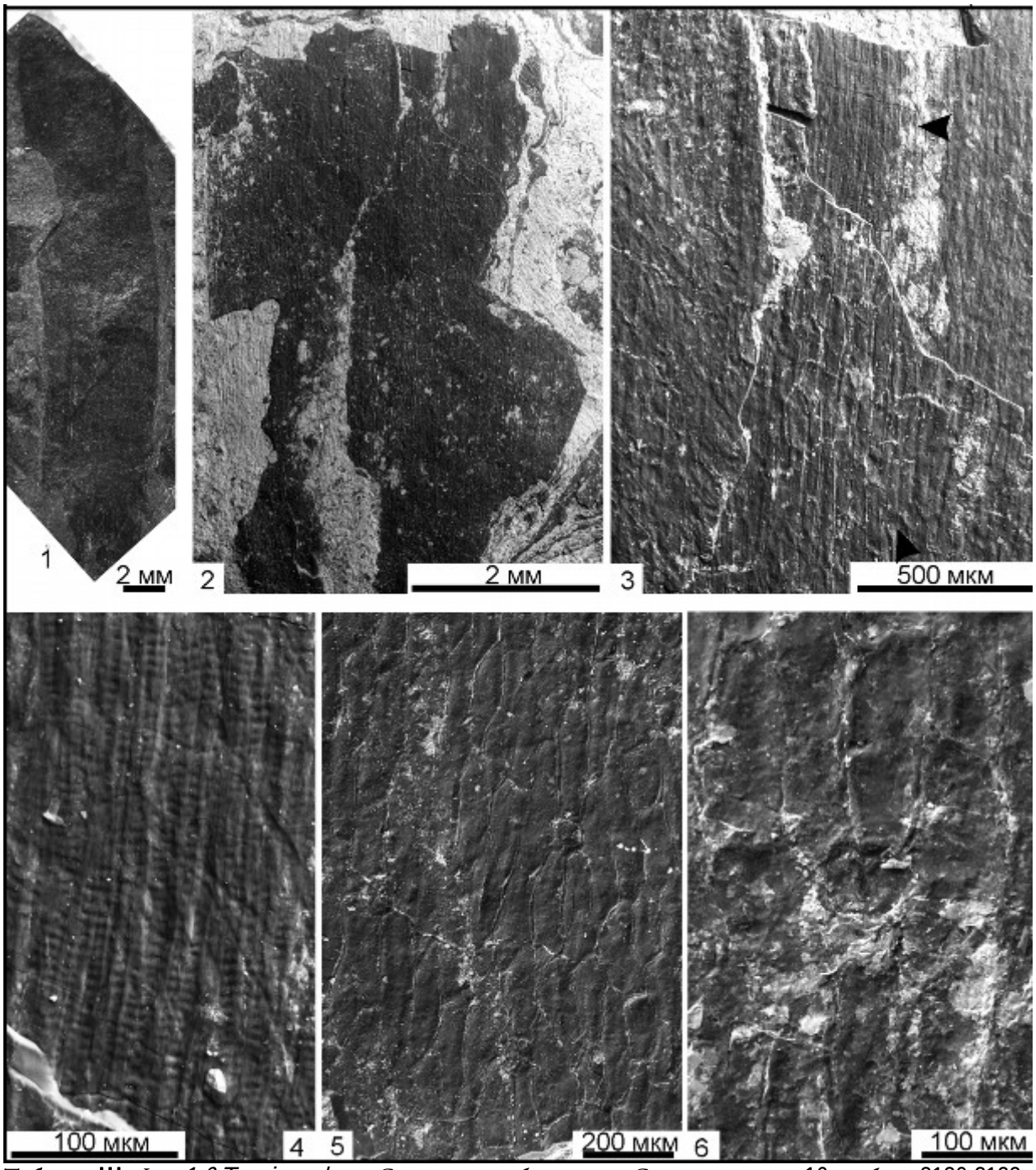

Таблица III. *Фиг. 1-6 Taeniocrada* sp., Саратовская область, скв. Сплавнушинская 16, глубина 3120-3122 м, пашийско-тиманский интервал: *1* – фрагмент уплощенной оси, виден смещенный влево тонкий проводящий пучок; *2-3* – фрагмент оси с сохранившимся анатомическим строением проводящего пучка (отмечен стрелкой), СЭМ; *4* – деталь фиг. 3, трахеиды проводящего пучка, СЭМ; *5* – эпидермальное строение, поверхность оси, видны устьица, СЭМ; *6* – тот же экземпляр, устьице, СЭМ

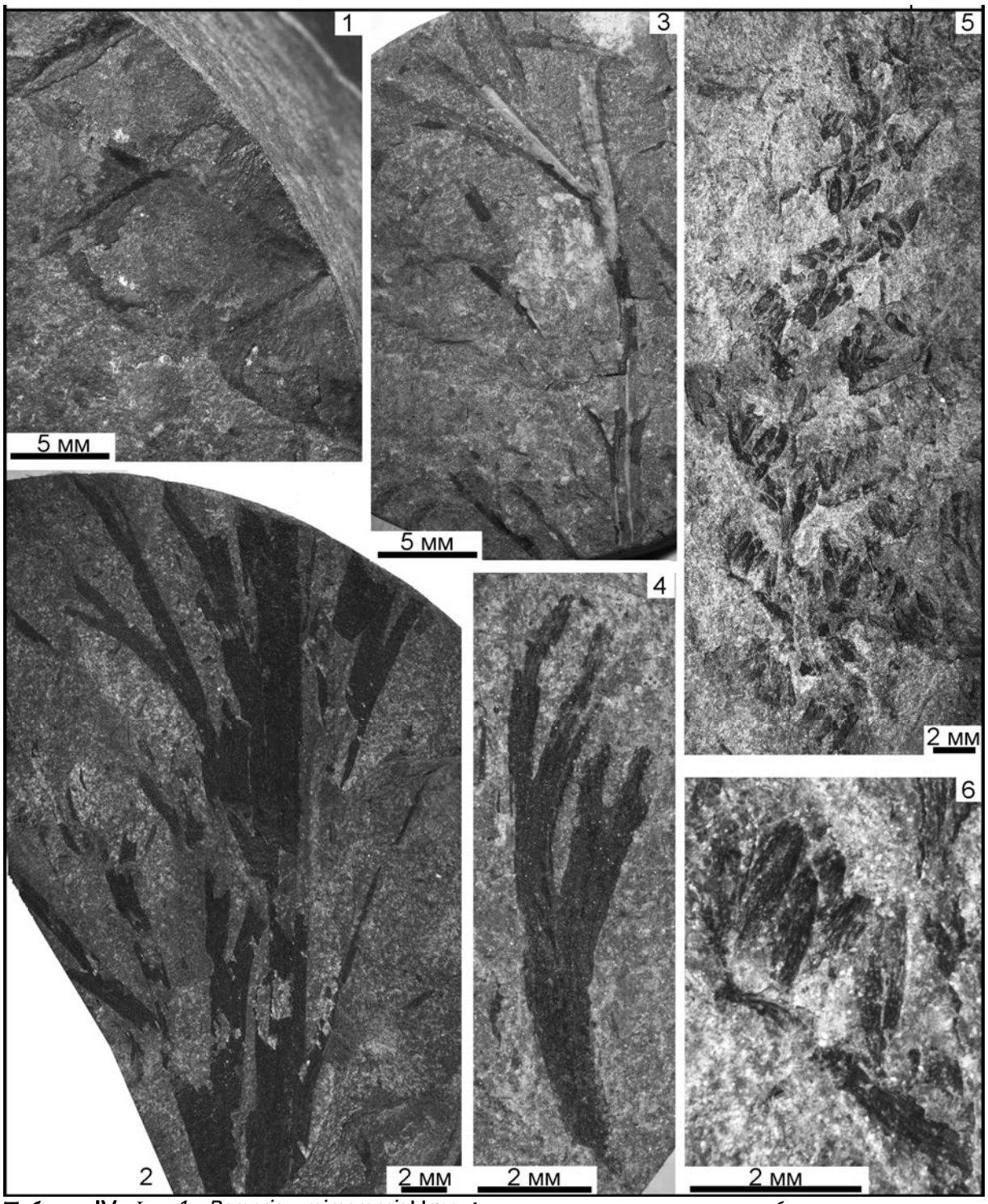

Таблица IV. *Фиг. 1 «Bergeria» mimerensis* Høeg, фрагмент коры с поперечно-ромбическими листовыми основаниями; Самарская область, скв. Байтуган 6, глубина 2017-2027 м, предположительно пашийские отложения.

Фиг. 2-4 Archaeopteris acuta Tschirkova-Zalesskaya, Саратовская область, пашийско-тиманский интервал: *2* – ось с крупными сильно рассеченными листьями, скв. Шалинская 3, глубина 1768-1772 м; *3* – тонкая ось с рассеченными листьями, скв. Вольновка 11, глубина 2162-2165 м; *4* – фрагмент листа, оттуда же.

Фиг. 5, 6 Archaeopteris ex gr. *acuta*, Саратовская область, скв. Баландинская 3, глубина 1943-1949 м, пашийско-тиманский интервал: *5* – фертильная ось со спорофиллами; *6* – деталь фиг. 5, спорофилл, несущий спорангии на адаксиальной стороне

ванных стволов, а также хорошо развитые корневые системы археоптерид в палеопочвах наблюдались авторами в отложениях пашийского возраста Воронежской области. Дополнительные сложности в разграничении родов археоптерид возникали из-за существовавшей тенденции относить остатки из верхнедевонских отложений к *Archaeopteris*, а из среднедевонских отложений – к *Svalbardia* (и другим родам); «стратиграфическая» концепция таксонов часто идет вразрез с морфологической, кроме того, на ней сказываются изменения в датировках отложений, – от местных до глобальных, таких как пересмотр объема ярусов Международной стратиграфической шкалы.

Обилие остатков археоптерид в пашийских отложениях Поволжья указывает на широкое распространение здесь лесных сообществ, образованных этими растениями. Археоптериды существенно превосходили по уровню развития растения «среднедевонской» флоры; мощные корневые системы данных растений, в отличие от слабо развитых корневых систем древовидных псевдоспорохновых и плауновидных, давали им возможность осваивать наряду с хорошо увлажненными, также более сухие относительно возвышенные участки ландшафта (Снигиревская, 1984; Meyer-Berthaud et al., 2010; Mintz et al., 2010; и др.). Флора пашийско-тиманского времени в значительной степени повторяла старооскольскую, однако в более позднее время очевидно именно распространение археоптерид привело к полной перестройке растительных сообществ и вымиранию таких среднедевонских групп растений, как псевдоспорохновые и анеурофитовые, а также к окончательному исчезновению рудиментов «раннедевонской» флоры вроде *Schuguria*. С экспансией археоптерид связывают также резкое усиление биологического выветривания, повлекшее за собой глобальные изменения окружающей среды (см. Morris et al., 2015 и ссылки в этой работе).

Франский ярус, семилукский-воронежский горизонты. Из семилукско-воронежского интервала (средняя-верхняя части франского яруса) растительные остатки известны в Нижнем Поволжье на трех стратиграфических уровнях, – из семилукской, петинской и воронежской свит, которым соответствует VI (петинский) флористический комплекс Чирковой-Залесской (Чиркова-Залесская, 1957; Юрина, 1988). Интервал слабо охарактеризован ископаемыми растениями; в монографии Чирковой-Залесской имеются изображения нескольких образцов, происходящих из петинских отложений Волгоградской области (Арчеда). Здесь встречены остатки декортицированных осей плауновидных, которые могут быть отнесены к *Knorria* (Чиркова-Залесская, 1957, табл. XXXVII, фиг. 177-178; рис. 13, 20-21; вероятно также табл. XXXVI, фиг. 174-175) и остатки археоптерид с цельной листовой пластинкой *Archaeopteris* cf. *archetypus* Schmalhausen (там же, табл. XL, фиг. 190-191; рис. 114-116). Последняя находка свидетельствует о распространении в петинское время в регионе лесов из археоптерид более эволюционно продвинутых, чем археоптериды пашийско-тиманского возраста. В списках флоры интервала указаны остатки птеридоспермов, определяемые Чирковой-Залесской как *Moresnetia zalesskyi* Stockmans. Остатки данных растений достоверно известны из петинских отложений Воронежской области (Чиркова-Залесская, 1957), хотя их принадлежность роду *Moresnetia* Stockmans сомнительна; вероятно, этим растениям принадлежат фрагменты листьев из одновозрастных отложений, обычно относимые к видам *Sphenopteridium* Schimper (Юрина, 1988). Ранние птеридоспермы такого облика представляли собой сравнительно небольшие растения, об их габитусе можно судить по реконструкции *Elkinsia* Rothwell, Scheckler et Gillespie, – наиболее полно изученному из позднедевонских птеридоспермов (Taylor et al., 2009); предполагают, что они занимали нарушенные местообитания, где образовывали моновидовые заросли или росли под пологом археоптерисовых лесов (Cressler et al., 2010; Prestianni, Gerrienne, 2010).

Насколько можно судить по имеющимся ограниченным данным, флора живета – франа Среднего – Нижнего Поволжья была близка одновозрастной флоре остальной территории Восточно-Европейской платформы; о более древней флоре ничего сказать нельзя. При современном уровне изученности речь может идти скорее не о сходстве таксономического состава, а об общем облике флоры и тенденциях ее развития. Из наиболее важных общих черт флоры Восточно-Европейской платформы, отмечаемых в Поволжье, можно назвать значительное сходство старооскольской и пашийской флоры, массовое появление остатков археоптерид с сильно рассеченными листовыми пластинками в основании пашийских отложений, а также появление остатков сходных с *Moresnetia* семенных растений и археоптерид с цельными листовыми пластинками в середине франа. Наибольшее сходство флора Поволжья и Приуралья обнаруживает с флорой центральных (Воронежская и Курская области) и северо-восточных районов Восточно-Европейской платформы, для которых также характерно широкое распространение *Schuguria* в отложениях старооскольско-пашийского интервала и важная роль в комплексах этого времени плауновидных.

Список литературы

Броушкин А.В. Новая интерпретация скульптуры *Bergeria mimerensis* Høeg (плауновидные, девон). *Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского Сегмента*. Сыктывкар: Ин-т геологии Коми НЦ УрО РАН, 2002, с. 18-20.

Броушкин А.В. Плауновидные *Bergeria mimerensis* и *Protolepidodendropsis pulchra* из девонских отложений Шпицбергена. *Палеонтология и природопользование*. Тез. докл. XLIX сессии ВПО, СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003, с. 42-44.

Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду. *Ранняя колонизация суши*. Сер. «Гео-биологические процессы в прошлом», М.: ПИН РАН, 2012, с. 112-119.

Броушкин А.В., Горденко Н.В. Структура проводящих элементов *Orestovia Ergolskaya*. *Палеострат-2015*, М.: ПИН РАН, 2015, с. 20-21.

Броушкин А.В., Горденко Н.В., Ремизова М.В., Соколов Д.Д. О структуре устьиц *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya. *Палеострат-2014*, М.: ПИН РАН, 2014, с. 17-18.

Гоманьков А.В., Космакова А.В., Леонов М.В. Новые данные о морфологии девонских растений рода *Orestovia*. *Топорковские чтения*. Вып. VI. Рудный: Рудненский индустриальный ин-т, 2004, с. 229-240.

Зональная стратиграфия фанерозоя России. Науч. ред. Т.Н. Корень. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006, 256 с.

Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев: Наук. думка, 1981, 160 с.

Лебедев О.А., Захаренко Г.В., Броушкин А.В., Александрова Г.Н., Ярошенко О.П., Збукова Д.В., Багиров С.В., Гришин С.В., Большиянов И.П. Новое уникальное местонахождение среднедевонской ихтиофауны и флоры в Михайловском карьере КМА (Курская область). *Палеострат-2015*, М.: ПИН РАН, 2015, с. 52-53.

References

Algeo T.J., Scheckler S.E., Maynard J.B. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 213-236.

Allen J.P., Gastaldo R.A. Sedimentology and taphonomy of the Early to Middle Devonian plant-bearing beds of the Trout Valley Formation, Maine. *Wetlands Through Time*. Ed. S.F. Greb, W.A. DiMichele. Geological Society of America Special Paper, 2006, v. 399, pp. 57-78.

Banks H.P., Bonamo P.M., Grierson J.D. Leclercqia complexa gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1972, v. 14, no. 1-2, pp. 19-40.

Beck C.B., Wight D.C. Progymnosperms. *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Ed. C.B. Beck. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988, pp. 1-84.

Berry C.M. The Middle Devonian plant collections of Francois Stockmans reconsidered. *Geologica Belgica*, 2008, v. 12, no. 1-2, pp. 25-30.

Berry C.M., Fairon-Demaret M. The Middle Devonian flora revisited. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 120-139.

Berry C.M., Marshall J.E.A. Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. *Geology*, 2015, v. 43, no. 12, pp. 1043-1046.

Broushkin A.V. Lycopods *Bergeria mimerensis* and *Protolepidodendropsis pulchra* from the Devonian of Spitsbergen. *Paleontology and nature management*. Abstr. XLIX Session of All-Russia Paleontological Society, St.-Petersburg: VSEGEI Publishing House, 2003, pp. 42-44. (in Russian)

Broushkin A.V. New interpretation of the sculpture of *Bergeria mimerensis* Høeg (lycopods, Devonian). *Structure, substance, history of the lithosphere of the Ti-*

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987, 403 с.

Основы палеонтологии. Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963, 699 с.

Петросян Н.М. Современное состояние изученности девонских растений Русской платформы. *Стратиграфия и палеонтология девона, карбона и перми Русской платформы.* Л.: ВСЕГЕИ, 1991, с. 34-41.

Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Девонская система. Л.: ВСЕГЕИ, 1990, 60 с.

Сенкевич М.А. Ископаемые растения верхнего девона Тимана. *Палеонтологический сб.* Л.: Гостоптехиздат, 1959, № 3, с. 107-119.

Снигиревская Н.С. Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса. *Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва*, 1984, т. 27, с. 28-38.

Снигиревская Н.С. О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям. *Палеонтол. журн.*, 1993, № 4, с. 133-137.

Снигиревская Н.С. О так называемой лепидодендропсисовой флоре Донецкого бассейна и ее геологическом возрасте. *Бот. журн.*, 1987, т. 72, № 12, с. 1561-1571.

Соболев Н.Н., Евдокимова И.О. Общая стратиграфическая шкала девонской системы: состояние и проблемы. *Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства.* М.А Федонкин (отв. ред). М.: ГИН РАН, 2013, с. 139-148.

Тихий В.Н. Флора девона и нижнего карбона Поволжья и Заволжья. *Докл. АН СССР*, 1948, т. 61. № 1, с. 109-112.

Чиркова-Залесская Е.Ф. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957, 140 с.

Чиркова-Залесская Е.Ф. Ископаемые растения терригенного девона Урало-Поволжья. *Докл. АН СССР*, 1954, т. 94, № 1, с. 129-132.

Чиркова-Залесская Е.Ф. О возрасте красноцветных терригенных отложений девона Сибири. *Вопр. биостратиграфии континентальных толщ.* М.: Госгеолтехиздат, 1959, с. 152-156.

Юрина А.Л. Флора среднего и позднего девона Северной Евразии. М.: Наука, 1988, 176 с.

Algeo T.J., Scheckler S.E., Maynard J.B. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 213-236.

Allen J.P., Gastaldo R.A. Sedimentology and taphonomy of the Early to Middle Devonian plant-bearing beds of the Trout Valley Formation, Maine. *Wetlands Through Time*. Ed. S.F. Greb, W.A. DiMichele. Geological Society of America, 2008, pp. 1-20.

Broushkin A.V., Gordenko N.V. Flora of the Middle Devonian of the Pechora Basin. *Paleontological Journal of the Pechora Basin. Stratigraphy and Paleontology of the Devonian and Carboniferous of the Pechora Basin and Adjacent Areas. Proceedings of the Pechora Paleontological Conference*. Syktyvkar: Institute of Geology of Komi Scientific Center, Ural Department of Russian Academy of Sciences, 2002, pp. 18-20. (in Russian)

Broushkin A.V., Gordenko N.V. Earliest vascular plants and their influence on environment. *Early colonization of land*. Series "Geobiological systems in the past", Moscow: PIN RAS, 2012, pp. 112-119. (in Russian)

Broushkin A.V., Gordenko N.V. New data on Orestovia Ergolskaya (enigmatic Devonian plants with thick cuticle, "spongiophyts"; Kuznetsk Basin, Siberia). *8th EPPC 2014*. Padova: CLEUP, 2014, p. 33.

Broushkin A.V., Gordenko N.V. Structure of the conducting elements of *Orestovia* Ergolskaya. *Paleostrat-2015*. Moscow: PIN RAS, 2015, pp. 20-21. (in Russian)

Broushkin A.V., Gordenko N.V., Remizowa M.V. Epidermal structures of Orestovia-like plants from the Middle Devonian of the Voronezh Region (European Russia). *8th EPPC 2010*. Budapest: Hungarian Natural History Museum, 2010, p. 68.

Broushkin A.V., Gordenko N.V., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. On the structure of stomata of *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya. *Paleostrat-2014*. Moscow: PIN RAS, 2014, pp. 17-18. (in Russian)

Channing A., Edwards D. Wetland megabias: ecological and ecophysiological filtering dominates the fossil record of hot spring floras. *Palaeontology*, 2013 v. 56, no 3, pp. 523-556.

Channing A., Edwards D. Yellowstone hot spring environments and the palaeo-ecophysiology of Rhynie chert plants: towards a synthesis. *Plant Ecology and Diversity*, 2009 v. 2, no. 2, pp. 111-143.

Cornet L., Gerrienne P., Meyer-Berthaud B., Prestianni C. A Middle Devonian Callixylon (Archaeopteridales) from Ronquières, Belgium. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2012, v. 183, no. 1-4, pp. 1-8.

Cressler W.L., Prestianni C., LePage B.A. Late Devonian spermatophyte diversity and paleoecology at Red Hill, north-central Pennsylvania, USA. *International Journ. of Coal Geology*, 2010, v. 83. № 2-3. P. 91-102.

Decision of the Interdepartmental regional stratigraphic meeting on the Middle and Upper Paleozoic of the Russian platform with regional stratigraphic schemes. Devonian system. Leningrad: VSEGEI Publishing House, 1990, 60 p. (in Russian)

Fundamentals of Paleontology. Algae, Bryopsida, Psilopsida, Lycopsida, Arthropsida, Pteropsida. Moscow: Academy of Science of the USSR Publishing House, 1963, 699 p. (in Russian)

Gensel P.G., Andrews H.N. Plant life in the Devonian. N.Y.: Praeger Press, 1984, 380 p.

Giesen P., Berry C.M. Reconstruction and growth of the early tree Calamophyton (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): organic connection of Calamophyton branches and Duisbergia trunks. *International Journ. of Plant Sciences*, 2013, v. 174, no. 4, p. 665-686.

ety of America Special Paper, 2006, v. 399, pp. 57-78.

Banks H.P., Bonamo P.M., Grierson J.D. Leclercqia complexa gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1972, v. 14, no. 1-2, pp. 19-40.

Beck C.B., Wight D.C. Progymnosperms. *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Ed. C.B. Beck. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988, pp. 1-84.

Berry C.M. The Middle Devonian plant collections of Francois Stockmans reconsidered. *Geologica Belgica*, 2008, v. 12, no. 1-2, pp. 25-30.

Berry C.M., Fairon-Demaret M. The Middle Devonian flora revisited. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 120-139.

Berry C.M., Marshall J.E.A. Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. *Geology*, 2015, v. 43, no. 12, pp. 1043-1046.

Broushkin A.V., Gordenko N.V. New data on Orestovia Ergolskaya (enigmatic Devonian plants with thick cuticle, "spongiophyts"; Kuznetsk Basin, Siberia). *8th EPPC 2014*. Padova: CLEUP, 2014, p. 33.

Broushkin A.V., Gordenko N.V., Remizowa M.V. Epidermal structures of Orestovia-like plants from the Middle Devonian of the Voronezh Region (European Russia). *8th EPPC 2010*. Budapest: Hungarian Natural History Museum, 2010, p. 68.

Channing A., Edwards D. Wetland megabias: ecological and ecophysiological filtering dominates the fossil record of hot spring floras. *Palaeontology*, 2013 v. 56, no 3, pp. 523-556.

Channing A., Edwards D. Yellowstone hot spring environments and the palaeo-ecophysiology of Rhynie chert plants: towards a synthesis. *Plant Ecology and Diversity*, 2009 v. 2, no. 2, pp. 111-143.

Cornet L., Gerrienne P., Meyer-Berthaud B., Prestianni C. A Middle Devonian Callixylon (Archaeopteridales) from Ronquières, Belgium. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2012, v. 183, no. 1-4, pp. 1-8.

Cressler W.L., Prestianni C., LePage B.A. Late Devonian spermatophyte diversity and paleoecology at Red Hill, north-central Pennsylvania, USA. *International Journ. of Coal Geology*, 2010, v. 83. № 2-3. P. 91-102.

Gensel P.G., Andrews H.N. Plant life in the Devonian. N.Y.: Praeger Press, 1984, 380 p.

Giesen P., Berry C.M. Reconstruction and growth of the early tree Calamophyton (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): organic connection of Calamophyton branches and Duisbergia trunks. *International Journ. of Plant Sciences*, 2013, v. 174, no. 4, p. 665-686.

Gossmann R., Schweitzer H.-J., Schultka S., Giesen P. New evidence on the morphology of the Early Devonian genus Taeniocrada in the Rhenish Slate Mountains. *Terra Nostra*. no. 2. Abstracts: IPC/IOPC 2008, p. 98.

Greb S.F., DiMichele W.A., Gastaldo R.A. Evolution of

Gomankov A.V., Kosmakova A.V., Leonov M.V. New data on Devonian plants of the genus *Orestovia*. *Toporkov Memorial Lectures*. Issue VI. Rudnyi: Rudnenskii Industrial Institute, 2004, pp. 229-240. (in Russian)

Gossmann R., Schweitzer H.-J., Schultka S., Giesen P. New evidence on the morphology of the Early Devonian genus Taeniocrada in the Rhenish Slate Mountains. *Terra Nostra*. no. 2. Abstracts: IPC/IOPC 2008, p. 98.

Greb S.F., DiMichele W.A., Gastaldo R.A. Evolution of wetland types and the importance of wetlands in earth history. *Wetlands Through Time*. Ed. S.F. Greb, W.A. DiMichele. Geological Society of America Special Paper, 2006, v. 399, p. 1-40.

Høeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitsbergen. *Norges Svalbard-og Ishavs-Undersøkelser Skrifter*, 1942, no. 83, pp. 1-228.

Hotton C.L., Hueber F.M., Griffing D.H., Bridge J.S.. Early terrestrial plant environments: An example from the Emsian of Gaspe, Canada. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 179-212.

Hueber F.M. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, v. 79, no. 3, p. 474-499.

Istchenko T.A., Istchenko A.A. Middle Devonian flora of the Voronezh anteclise. Kiev: Naukova Dumka, 1981, 160 p. (in Russian)

Jurina A.L. Middle and Late Devonian floras of northern Eurasia. Moscow: Nauka, 1988, 176 p. (in Russian)

Jurina A.L., Raskatova M.G. Svalbardia from Givetian of Cental Russia (Voronezh Region): leaf morphology and spores from sporangium. *The Palaeobotanist*, 2014, v. 63, no. 2, pp. 99-112.

Kennedy K.L., Gensel P.G., Gibling M.R. Paleoenvironmental inferences from the classic lower devonian plant-bearing locality of the campbellton formation, New Brunswick, Canada. *Palaios*, 2012, v. 27, no. 6, pp. 424-438.

Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Washington: Smithsonian Institution Press, 1997, 441 p.

Krasilov V.A., Polevova S.V. Devonian thalloid plants (Orestoviaceae) and associated spore tetrads. *The Palaeobotanist*, 2012, v. 61, no. 2, pp. 359-372.

Krassilov V.A., Raskatova M.G., Istchenko A.A. A new archaeopteridalean plant from the Devonian of Pavlovsk, U.S.S.R. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1987, v. 53, no. 1-2, pp. 163-173.

Lebedev O.A., Zakharenko G.V., Broushkin A.V., Aleksandrova G.N., Yaroshenko O.P., Zbukova D.V., Bagirov S.V., Grishin S.V., Bol'shiyanov I.P. New unique locality of the Middle Devonian ichthyofauna and flora in the Mikhailovsky open-pit mine of the Kursk Magnetic Anomaly (Kursk Region). *Paleostrat-2015*. Moscow: PIN RAS, 2015, pp. 52-53. (in Russian)

Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. Moscow: Nedra, 1987, 403 p. (in Russian)

wetland types and the importance of wetlands in earth history. *Wetlands Through Time*. Ed. S.F. Greb, W.A. DiMichele. Geological Society of America Special Paper, 2006, v. 399, p. 1-40.

Høeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitsbergen. *Norges Svalbard-og Ishavs-Undersøkelser Skrifter*, 1942, no. 83, pp. 1-228.

Hotton C.L., Hueber F.M., Griffing D.H., Bridge J.S.. Early terrestrial plant environments: An example from the Emsian of Gaspe, Canada. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Ed. P.G. Gensel, D. Edwards. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001, pp. 179-212.

Hueber F.M. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, v. 79, no. 3, p. 474-499.

Jurina A.L., Raskatova M.G. Svalbardia from Givetian of Cental Russia (Voronezh Region): leaf morphology and spores from sporangium. *The Palaeobotanist*, 2014, v. 63, no. 2, pp. 99-112.

Kennedy K.L., Gensel P.G., Gibling M.R. Paleoenvironmental inferences from the classic lower devonian plant-bearing locality of the campbellton formation, New Brunswick, Canada. *Palaios*, 2012, v. 27, no. 6, pp. 424-438.

Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Washington: Smithsonian Institution Press, 1997, 441 p.

Krasilov V.A., Polevova S.V. Devonian thalloid plants (Orestoviaceae) and associated spore tetrads. *The Palaeobotanist*, 2012, v. 61, no. 2, pp. 359-372.

Krassilov V.A., Raskatova M.G., Istchenko A.A. A new archaeopteridalean plant from the Devonian of Pavlovsk, U.S.S.R. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1987, v. 53, no. 1-2, pp. 163-173.

Meyer-Berthaud B., Soria A., Decombeix A.-L. The land plant cover in the Devonian: A reassessment of the evolution of the tree habit. *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. Ed. M. Vecoli et al. Geological Society of London Special Publication, 2010, v. 339, pp. 59-70.

Mintz J.S., Driese S.G., White J.D. Environmental and ecological variability of Middle Devonian (Givetian) forests in Appalachian Basin paleosols, New York, United States. *Palaios*, 2010, v. 25, no. 2, pp. 85-96.

Morris J.L., Leake J.R., Stein W.E., Berry C.M., Marshall J.E.A., Wellman C.H., Milton J.A., Hillier S., Mannolini F., Quirk J., Beerling D.J. Investigating Devonian trees as geo-engineers of past climates: Linking palaeosols to palaeobotany and experimental geobiology. *Palaeontology*, 2015, v. 58, no. 5, pp. 787-801.

Perry I. The fossil flora of Shetland and surrounding areas. PhD thesis, Bristol University, 1989, 239 p.

Prestianni C., Gerrienne P. Early seed plant radiation: an ecological hypothesis. *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. Ed. M. Vecoli et al. Geological

Meyer-Berthaud B., Soria A., Decombeix A.-L. The land plant cover in the Devonian: A reassessment of the evolution of the tree habit. *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. Ed. M. Vecoli et al. Geological Society of London Special Publication, 2010, v. 339, pp. 59-70.

Mintz J.S., Driese S.G., White J.D. Environmental and ecological variability of Middle Devonian (Givetian) forests in Appalachian Basin paleosols, New York, United States. *Palaios*, 2010, v. 25, no. 2, pp. 85-96.

Morris J.L., Leake J.R., Stein W.E., Berry C.M., Marshall J.E.A., Wellman C.H., Milton J.A., Hillier S., Mannolini F., Quirk J., Beerling D.J. Investigating Devonian trees as geo-engineers of past climates: Linking palaeosols to palaeobotany and experimental geobiology. *Palaeontology*, 2015, v. 58, no. 5, pp. 787-801.

Perry I. The fossil flora of Shetland and surrounding areas. PhD thesis, Bristol University, 1989, 239 p.

Prestianni C., Gerrienne P. Early seed plant radiation: an ecological hypothesis. *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. Ed. M. Vecoli et al. Geological Society of London Special Publication, 2010, v. 339, pp. 71-80.

Petrosjan N.M. Current state of knowledge of the Devonian plants of the Russian platform. *Stratigraphy and paleontology of the Devonian, Carboniferous, and Permian of the Russian platform*. Leningrad: VSEGEI, 1991, pp. 34-41. (in Russian)

Rowe N., Speck T. Hydraulics and mechanics of plants: Novelty, innovation and evolution. *The evolution of plant physiology. From whole plants to ecosystems*. Ed. A.R. Hemsley, I. Poole. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2004, p. 297-325.

Schultka S., Hass H. Stockmansella remyi sp. nov. from the Eifelian: new aspects in the Rhyniaceae (sensu Hass et Remy, 1991). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1997, v. 97, no. 3-4, pp. 381-393.

Schweitzer H.-J. Die Devonfloren Spitzbergens. *Palaeontographica*, 1999, Abt. B. Bd 252. Lfg 1-4, s. 1-122.

Schweitzer H.-J. Über Bergeria mimerensis und Protolepidodendropsis pulchra aus dem Devon Westspitzbergens. *Palaeontographica*, 1965, Abt. B. Bd 115. Lfg 4-6, s. 117-138.

Senkevich M.A. Fossil plants from the Upper Devonian of Timan. *Paleontological collected papers*. Leningrad: Gostoptechizdat, 1959, no. 3, pp. 107-119. (in Russian)

Snigirevskaya N.S. On the interpretation of *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (Middle Devonian, Voronezh Anteclise) as a higher plant. *Paleontological Journal*, 1993, no. 4, pp. 133-137. (in Russian)

Snigirevskaya N.S. On the so-called Lepidodendropsis flora of the Donetsk Basin and its geological age. *Botanical Journal*, 1987, v. 72, no. 12, pp. 1561-1571. (in Russian)

Snigirevskaya N.S. Root systems of archaeopterids in the

Society of London Special Publication, 2010, v. 339, pp. 71-80.

Rowe N., Speck T. Hydraulics and mechanics of plants: Novelty, innovation and evolution. *The evolution of plant physiology. From whole plants to ecosystems*. Ed. A.R. Hemsley, I. Poole. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2004, p. 297-325.

Schultka S., Hass H. Stockmansella remyi sp. nov. from the Eifelian: new aspects in the Rhyniaceae (sensu Hass et Remy, 1991). *Rev. Palaeobot. Palynol*., 1997, v. 97, no. 3-4, pp. 381-393.

Schweitzer H.-J. Die Devonfloren Spitzbergens. *Palaeontographica*, 1999, Abt. B. Bd 252. Lfg 1-4, s. 1-122.

Schweitzer H.-J. Über Bergeria mimerensis und Protolepidodendropsis pulchra aus dem Devon Westspitzbergens. *Palaeontographica*, 1965, Abt. B. Bd 115. Lfg 4-6, s. 117-138.

Stein W.E., Berry C.M., Hernick L.V.A., Mannolini F. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, 2012, v. 483, no. 7387, pp. 78-81.

Stein W.E., Mannolini F., Hernick L.V.A., Landing E., Berry C.M. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 2007, v. 446, no. 7138, pp. 904-907.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. N.Y.: Academic Press, 2009, 1230 p.

Upper Devonian of Donbass. *Annual of the All-Union Paleontological Society*, 1984, v. 27, pp. 28-38. (in Russian)

Sobolev N.N., Evdokimova I.O. General stratigraphic scale of the Devonian system: current state and problems. *General Stratigraphic Scale of Russia: current state and ways of perfection*. M.A. Fedonkin (resp. ed.). Moscow: GIN RAS, 2013, pp. 139-148. (in Russian)

Stein W.E., Berry C.M., Hernick L.V.A., Mannolini F. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, 2012, v. 483, no. 7387, pp. 78-81.

Stein W.E., Mannolini F., Hernick L.V.A., Landing E., Berry C.M. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 2007, v. 446, no. 7138, pp. 904-907.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. N.Y.: Academic Press, 2009, 1230 p.

Tikhy V.N. Flora of the Devonian and Lower Carboniferous of the Volga and Trans-Volga regions. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*, 1948, v. 61, no. 1, pp. 109-112. (in Russian)

Tschirkova-Zalesskaya E.F. Division of terrigenous Devonian of the Ural-Volga region based on fossil plants. Moscow: Academy of Science of the USSR Publishing House, 1957, 140 p. (in Russian)

Tschirkova-Zalesskaya E.F. Fossil plants of terrigenous Devonian of the Ural-Volga region. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*, 1954, v. 94, no. 1, pp. 129-132. (in Russian)

Tschirkova-Zalesskaya E.F. On geological age of the red-colored terrigenous Devonian deposits of Siberia. *Questions of biostratigraphy of continental strata*. Moscow: Gostoptechizdat, 1959, pp. 152-156. (in Russian)

Zonal stratigraphy of the Phanerozoic of Russia. Ed. T.N. Koren'. S.-Petersburg: VSEGEI Publishing House, 2006, 256 p. (in Russian)

DEVONIAN FLORA OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA REGION

Broushkin Anatoly Valerievich

Scientist researcher; Department of paleobotany, Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences; 123, Profsoyuznaya street, Moscow, 117997, Russia; articulatae@mail.ru

Gordenko Natalia Vladislavovna

Cand. Geologo-Mineralogical sci., senior researcher; Department of paleobotany, Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences; gordynat@mail.ru

Key words
Devonian
fossil plants
Middle and Lower Volga region
Palaeobotany

Abstract. At present, the Devonian flora of the Middle and Lower Volga region is poorly understood, mainly at the level of preliminary determinations. In this paper, published information on the flora of the region is analyzed, supplemented by data on available collection materials; brief characteristics of the most important plants are given. As far as one can judge from the scant data available, the Devonian flora of the Volga region was most similar to that of the central and north-eastern parts of the East European platform.

Received for publication 18.07.2015