Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук

На правах рукописи

✓*подпись*

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-квалификационной работы (диссертации)

«ДЕВОНСКИЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ»

по направлению подготовки
06.06.01 Биологические науки
направленность (профиль)
03.02.01 Ботаника

Аспирант: **Любарова Анна Павловна**

Научный руководитель: **к.г-м.н., ст.преподаватель, Снигиревский Сергей Михайлович**

26 июня 2025 г.

Санкт-Петербург

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования.

В девонскую эпоху произошли важнейшие структурные преобразования в строении сосудистых растений, в частности – возникновение вторичного роста. Эти преобразования оказали большое влияние на процессы заселения суши растениями, увеличения их биоразнообразия, формирования новых типов ландшафтов, растительных сообществ и эволюции почв.

Изучению девонских древесных растений посвящено большое количество работ, однако, монографическое изучение остатков древесных растений девонского возраста на территории Восточно-Европейской равнины до настоящего времени не проводилось. Изучение девонских древесных растений Восточно-Европейской равнины имеет большое значение для познания истории формирования наземной растительности и возникновения первых лесных экосистем.

Цели и задачи исследования.

Цель исследования – монографическое изучение девонских древесных растений Восточно-Европейской равнины: их таксономического состава и их роли в процессах формирования почв и лесных экосистем

Для достижения цели исследования были поставлены следующие задачи:

1) Детально изучить и описать морфологическое и анатомическое строение древесных растений, определить их таксономическую принадлежность.

2) Изучить онтогенетическую изменчивость анатомических признаков древесины на конкретных примерах.

3) Реконструировать древесные растительные сообщества и условия их существования в позднем девоне по данным палеоксилологии с привлечением сведений по палеопочвам.

Научная новизна результатов.

Исследование вносит существенный вклад в изучение древесных растений девонского периода Восточно-Европейской платформы, так как таксономический состав и анатомическое строение древесных растений из девонских отложений России ранее никогда не подвергались монографическому исследованию. Единственное детальное анатомическое исследование верхнепалеозойских (пермско-карбоновых) растений было выполнено В.Г. Лепехиной в 1965 году.

В ходе исследования автором были обнаружены многочисленные новые местонахождения ископаемых древесин (Шкурлатовский карьер в Воронежской области, Северный и Средний Тиман, полуостров Канин), а также детально обработаны богатые материалы из коллекции Н.С. Снигиревской (девон Донбасса).

Впервые детально изучены корневые системы археоптерисовых растений, включая уникальный ископаемый позднедевонский лес на реке Волонга (Северный Тиман), где найдены инситные корни *Callixylon zalesskyi* и *C. trifilievii*. Получены новые данные о строении корневых систем, их морфологических особенностях, изучены палеопочвы и содержащиеся в них инситные корневые системы (Северный Тиман, Донбасс). Установлен габитус надземных частей археоптерисовых растений.

На основании уникальной находки из окрестностей Санкт-Петербурга и серии образцов из коллекций БИН РАН (девон Донбасса) созданы две новые реконструкции этих растений, учитывающие особенности кроны, характер веткопадности и структуру корневой системы.

Особое внимание уделено ранее не излучавшемуся материалу по строению сердцевины и закладке лучей в молодой (ювенильной) древесине представителей рода *Callixylon* на примере трех образцов из разных местонахождений. Полученные данные позволят уточнить диагностические признаки рода и выявить новые особенности его анатомического строения.

С участием автора описан новый вид древесных растений *Petrosjania salarina* Snigirevsky et Lyubarova 2021.

Теоретическая и практическая значимость проведенных исследований.

Работа содержит новые данные о таксономическом составе и анатомическом строении древесных растений девонского периода Восточно-Европейской платформы.

Выявленные особенности строения корневых систем и надземных органов археоптерисовых растений представляют большой теоретический интерес для понимания механизмов адаптации растений к наземным условиям существования и формирования первых лесных экосистем. Новые данные о структуре сердцевины и закладке лучей у представителей рода *Callixylon* создают основу для дальнейших исследований онтогенетических преобразований в строении древесных растений палеозоя.

Практическая значимость исследования состоит в том, что собранный обширный материал и полученные данные могут быть использованы реконструкций условий осадконакопления и палеоэкологическиих обстановок на территории Восточно-Европейской платформы.

Результаты работы представляют интерес для специалистов в области палеоботаники, геологии и эволюционной биологии. Материалы исследования могут быть использованы при подготовке учебных курсов по палеонтологии, палеоботанике и эволюции растений, а также при проведении практических занятий со студентами биологических и геологических специальностей.

Методология и методы исследования.

Проведенное исследование основано на обширном материале, собранном автором в ходе полевых работ в различных регионах Восточно-Европейской равнины с 2017 по 2023 годы. Основные сборы материалов осуществлялись: на Северном Тимане, полуострове Канин и в Шкурлатовском карьере (Воронежская область).

Всего за период исследований было изучено около 250 шлифов, изготовлено 25 препаратов для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и проанализировано более 1000 образцов ископаемых растений. Детально описаны геологические разрезы с сохранившимися в них остатками древесных растений в нескольких регионах, включая Северный Тиман, полуостров Канин, Шкурлатовский и Стойленский карьеры. Коллекции хранятся в лаборатории Палеоботаники БИН РАН, а также в Палеонтологическом Музее СПбГУ.

Для исследования анатомического строения ископаемых древесин применялись комплексные микроскопические методы. Подробное описание методологии представлено в Главе 1. При изучении материалов использовались как классические методы исследования шлифов в световом микроскопе, так и современные методы сканирующей электронной микроскопии.

Положения, выносимые на защиту.

На основе новых находок из окрестностей Санкт-Петербурга и коллекционного материала БИН РАН выполнены две реконструкции археоптерисовых растений, демонстрирующие их экологическую пластичность: на каменистых почвах это были относительно низкорослые деревья с моноподиально (или псевдомоноподиально) ветвящимися стволами, характеризующиеся глубоко уходящей корневой системой с дополнительными воздушными корнями и наличием опадающих ветвей; на мягких или рыхлых, хорошо дренированных субстратах вдоль краев речных долин — высокие деревья с прямыми стволами и корневой системой, напоминающей корневую систему современных сосен, где горизонтальные придаточные корни образовывали вертикальные корни только в пределах проекции кроны на поверхность почвы.

Переизучение *Cladoxylon tanaiticum* выявило новые данные о его анатомическом строении, характере ветвления и особенностях проводящей системы; впервые описаны анатомические особенности и взаимное расположение меристемных сегментов.

Критическая ревизия *Caracuboxylon bakhasuense* установила синонимичность *C. arnoldii* и *C. bakhasuense*; предложено выделение лектотипа; выявленные признаки указывают на связь таксона с молодыми формами растений рода *Archaeopteris*.

Впервые установлены особенности формирования широкой сердцевины и лучевой системы у представителей рода *Callixylon*, предполагается биологическая природа данной особенности, подчеркивается её важность для интерпретации ископаемых остатков праголосеменных.

Проведено первое детальное исследование корневых систем археоптерисовых растений из нового местонахождения на реке Волонга, где обнаружены инситные корни *Callixylon zalesskyi* и *C. trifilievii*. Выявлены новые анатомические особенности корней и корневых систем из Донецкого бассейна, проведен их сравнительный анализ с современными хвойными.

Апробация результатов исследования.

Основные результаты работы были представлены в 2021–2025 гг. на различных научных мероприятиях, включая международные конференции, семинары и сессии Палеонтологического общества при РАН. В 2021 году материалы исследования докладывались на LXVII сессии Палеонтологического общества в Санкт-Петербурге, где была представлена работа по палеоботанической характеристике девонских отложений бассейна р. Цильма (Средний Тиман) (Снигиревский С. М., Любарова А. П., 2021), а также на Палеоботаническом онлайн семинаре, где обсуждались вопросы, связанные с позднедевонской флорой и палеопочвами Северного Тимана (Снигиревский С. М., Любарова А. П., 2021). В 2022 году новые данные о возрасте девонских отложений в среднем течении р. Пёши (Северный Тиман) были представлены на LXVIII сессии Палеонтологического общества при РАН, посвященной 100-летию со дня рождения Александра Ивановича Жамойды, которая проходила в Санкт-Петербурге (Снигиревский С.М., Безносов П.А., Глинский В. Н., Любарова А.П., Зубрицкий А.С., 2022). Также в 2022 году на V (XIII) международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге была представлена работа, посвященная новым данным о позднедевонском растении *Cladoxylon tanaiticum* (Любарова А. П., Снигиревский С. М., 2022). В 2023 году новые данные о находках девонских растений на территории Павловского карьера (Воронежская область) были озвучены на Международном молодежном научном форуме «ЛОМОНОСОВ» (Любарова А.П., 2023). Кроме того, в рамках международного

сотрудничества результаты исследования были представлены на Международном семинаре по изучению биоразнообразия на базе Варзобской горно-ботанической станции (Таджикистан, Душанбе, 16 мая 2021 года), где в общих чертах обсуждались палеоботанические исследования лаборатории Палеоботаники БИН РАН, включая особенности строения девонских древесных растений Восточно-Европейской равнины и их палеоэкологическое значение. В 2025 году на VI(XIV) международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге, состоявшейся 21–25 апреля, были представлены результаты реконструкции *Archaeopteris* на основе уникальной находки из верхнедевонских отложений (р. Сясь, Ленинградская область) (Любарова А. П., Снигиревский С. М., 2025).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

Материалом для исследовательской работы послужили коллекции ископаемых растений, собранные с участием автора в 2017-2023 годах во время экспедиционных работ на Северный Тиман (2017, 2019 гг.), полуостров Канин (2018 г.), Воронежскую область (2022, 2023 гг.), Курскую область (2023 г.) и Белгородскую область (2021, 2022 гг.). Исследования выполнялись, в том числе, при поддержке грантов Российского научного фонда № 22-27-00370 и № 23-24-00105. В ходе полевых работ были выполнены стратиграфические привязки, описаны вмещающие породы, отобраны образцы древесины и проведена их маркировка и упаковка для обеспечения сохранности при транспортировке.

Значительный объём материала для работы составили коллекции ископаемых растений, собранные сотрудниками БИН РАН Н.С. Снигиревской и С.М. Снигиревским во время полевых работ на территории Донецкого угольного бассейна в 1979-1980 гг. Коллекции хранятся в Палеозойском секторе Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) и полностью каталогизированы (Snigirevsky, Lyubarova, 2021). Инвентарные номера коллекций: BIN 55, BIN 1142–1147, BIN 1177–1179, BIN 1487–1489, BIN 1493, BIN 1500, BIN 1502–1515, BIN 1519–1520, BIN 1690, BIN 3211. Образец ствола археоптерисового дерева был передан сотрудником СПбГУ В.Н. Глинским. Часть коллекций ископаемых растений находится на временном хранении в БИН РАН, переданные из Палеонтологического музея СПбГУ.

Материал представлен углефицированными, пиритизированными, окремненными и кальцитизированными древесинами различной степени сохранности. Помимо древесин, присутствуют образцы, представляющие собой фрагменты ризоидов и корневых систем, а также отпечатки генеративных и вегетативных частей растений.

Для изучения образцов применялась классическая методика изготовления прозрачных шлифов, разработанная А.Ф. Гаммерманом совместно с соавторами (Gammerman et al., 1946). Подготовка шлифов осуществлялась в Лаборатории исследования минерального сырья (ЛИМС) и лаборатории пробоподготовки и пробообработки СПбГУ.

Микроскопическое исследование анатомических структур проводилось с использованием светового микроскопа Carl Zeiss Axio Scope.A1 и сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM–6390 LA в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН, а также на цифровом микроскопе Keyence VHX 1000 и сканирующем электронном микроскопе в РЦ "Рентгенодифракционные методы исследования" и РЦ "Микроскопии и микроанализа" СПбГУ. Описание анатомического строения древесины выполнено с

применением унифицированной терминологии согласно работам А.А. Яценко-Хмелевского (1954), Е.С. Чавчавадзе (1979) и IAWA Committee (2004).

Глава 2. Физико-географическое положение местонахождений

Выбор обширного региона исследования обусловлен неравномерным распространением выходов девонских пород на территории Восточно-Европейской равнины, геоструктурно соответствующей Русской плите древней Восточно-Европейской платформы. Исследуемые образцы происходят из отложений разного происхождения и возраста:

- Плявинский горизонт, нижнефранский подъярус (восточная часть Ленинградской области, обнажение на правом берегу реки Сясь у деревни Колчаново) (рис. 1, 1);

- Раздольненская свита, «серый девон», фаменский ярус (Донбасс, р. Мокрая Волноваха, сборы С.Н. Снигиревской и С.М. Снигиревского 1979 и 1980 г.) - (коллекция БИН РАН-1178, 1498, 1505) (рис. 1, 2);

- Воробьевско-ардатовская и ястребовская свиты (живетский ярус среднего девона и франский ярус верхнего девона (Павловский карьер, Воронежская область) - (коллекция БИН РАН-3216) (рис. 1, 3);

- Кумушкинская и груборучейская свита, нижнефранский подъярус: в межбазальтовых прослоях и угольных линзах и в прибрежно-морских терригенных отложениях (Северный Тиман, пр.бер.р. Кумушка-Волонга) - (коллекция ПМ-СПбГУ-88) (рис. 1, 4);

- Устьбезмошицкая свита, верхнефранский подъярус: в терригенных отложениях комплекса дельтовых песчаников, алевролитов и глин (западный склон Северного Тимана, среднее течение р. Волонга, восточное побережье Чешской губы Баренцева моря)- (коллекция ПМ-СПбГУ-88, 89 и БИН РАН-3212) (рис. 1, 4);

-Разрез среднего-верхнего девона (р. Цильма, от руч. Заостровного (ниже устья до дер. Нонбург, Средний Тиман) - (коллекция БИН РАН-3213) (рис. 1, 5).

Более детальное описание каждого конкретного местонахождения приведено в соответствующей части работы.

Рис. 1. Схема расположения местонахождений. Красная пунктирная линия – граница Восточно-Европейской равнины. Основа карты из (Маккавеев, Петрушина, 2023).

Глава 3. Новая реконструкция *Archaeopteris* на основе уникальной находки из верхнедевонских отложений (р. Сясь, Ленинградская область)

3.1. История вопроса.

Данная глава посвящена анализу систематического положения, морфологии и эволюционной истории археоптерисовых (отдел Archaeopteridophyta Snigirevskaya, 2000), уникальной группы вымерших растений позднего девона. Археоптерисовые (отдел Archaeopteridophyta Snigirevskaya, 2000) ранее рассматривались, и многими исследователями рассматриваются до настоящего времени, в пределах отдела Progymnospermopsida Beck, 1960, или «праголосеменных». Эти растения не имеют аналогов в современном растительном мире и представляют собой систематическую группу, просуществовавшую очень короткий срок в геологическом смысле – только поздний девон, то есть около 26 миллионов лет (Стратиграфический…, 2006). Их появление, начало расцвета и доминирования датируются самым концом живетского века среднего девона, а полное вымирание происходит в самом начале раннего карбона (ранний турнейский век). Археоптерисовые обладали пикноксилической древесиной с окаймленными порами, которую Ч. Бэк рассматривал как проводящую систему, имеющую «голосеменной» характер (Beck, 1970), что, видимо, было наиболее благоприятно для растений засушливых местообитаний. Среди других признаков, характеризующих археоптерисовые, можно выделить: способность камбия к ритмической деятельности; метельчатые собрания

спороношений; отчетливо выраженную гетероспорию (Снигиревский, Снигиревская, 2008); образование настоящих листьев и ветвей, которые закладывались в спиральной последовательности, но не были пазушными, как у сосудистых растений (Снигиревская, 1995; Trivett, 1993).

Первоначально род *Archaeopteris* был описан Д. Доусоном (J.W. Dawson) в 1871 году из верхнедевонских отложений США по остаткам листьев; позже М.Д. Залесский ([1909]1910, 1911) описал древесины верхнедевонских растений из Донбасса под родовым названием *Callixylon*. На протяжении десятилетий папоротникоподобная листва *Archaeopteris*, несущая спорангии, и древесные стволы *Callixylon* считались представителями двух разных групп растений. Однако в 1960 году Бек обнаружил анатомическую связь между ними (Beck, 1960), что привело к выделению группы Progymnospermopsida (Beck, 1960) — вымершей группы, характеризующейся двусторонним сосудистым камбием, подобно семенным растениям, но размножающейся спорами.

Находки археоптерисовых широко распространены в среднем-позднем девоне и раннем карбоне на территории Китая, Урала, Тимано-Печорской провинции, Донецкого бассейна, Западной Европы, Африки, Северной Америки и Канады. За последние сто лет описано не менее 16 видов, однако определение видов внутри рода *Callixylon* остается сложной задачей из-за недостаточной информации о первичной сосудистой архитектуре и внутри- и межвидовой изменчивости. Важным шагом в систематизации рода стала работа Орловой и Юриной (2011), которые предложили разделение видов на четыре морфотаксономические группы.

За последние примерно 150 лет палеоботаники предлагали различные реконструкции растения *Archaeopteris*. Эти реконструкции претерпели ряд эволюционных преобразований, превратившись из папоротникоподобного растения в настоящее дерево, напоминающее сосну или гинкго. Однако существующие реконструкции всё чаще перестают соответствовать новым исследованиям.

Наши новые находки, а также анализ нескольких публикаций коллег позволили нам предложить две новые реконструкции деревьев *Archaeopteris* (Snigirevsky et al., 2025, в печати).

3.2. Материал и местонахождение.

Данная часть посвящена описанию местонахождения и характера ископаемого материала. В мае и ноябре 2014 года в районе посёлка Колчаново (Ленинградская область) сотрудниками СПбГУ В.Н. Глинским и Д.В. Пинахиной был обнаружен крупный фрагмент древесины рода *Callixylon,* происходящий из верхнедевонских отложений нижнего франа.

Образец был тщательно препарирован и определён в коллекцию Палеонтологического музея СПбГУ.

Находка сделана в обнажении по правому берегу реки Сясь (местонахождение Яхново). Ископаемое дерево найдено у основания слоя, соответствующего Снетногорским горизонтам. Его стратиграфическая принадлежность уточнена В.Н. Глинским по окаменелостям позвоночных (*Psammosteus maeandrinus* и *Bothriolepis cellulosa).*

Изучение анатомической структуры растения осложнялось замещением клеток железосодержащими минералами. Лишь после длительного анализа фрагментов ствола удалось выявить небольшой участок с сохранившейся проводящей системой, позволивший определить образец как *Callixylon* cf. *trifilievii* Zalessky.

3.3. Описание материала.

Данная часть содержит подробное описание фрагмента ствола *Callixylon* cf. *trifilievii*. Образец сохранился в нелитифицированных песчано-глинистых породах, подвергшихся активному воздействию грунтовых вод. Сильное ожелезнение, вторичная кристаллизация и деформации привели к сплющиванию ствола, однако его общий габитус сохранился, что делает находку уникальной для археоптерисовых растений.

Для анализа был создан трехмерный цифровой макет фрагмента с использованием портативного 3D-сканера. Длина сохранившегося ствола составляет 187 см, ширина у основания — 16 см, а в верхней части — 7 см. В образце выделяются три (возможно, четыре) узла, каждый из которых характеризуется наличием боковых ветвей или их следов.

Первый узел представлен рубцом от опавшей ветви, второй — сохранившейся ветвью, расходящейся под углом 50°, и третий — ветвью, отходящей под углом около 60°. У основания ствола также обнаружен фрагмент боковой ветви, интерпретируемый как воздушный корень. Продольные ребра на поверхности ствола, вероятно, указывают на расположение проводящих тканей.

Анатомическая структура древесины сохранилась плохо, но анализ показал наличие когортоидной поровости на трахеидах вторичной ксилемы. Трахеиды варьируют в диаметре от 25 до 40 мкм, поры многорядные, с косыми апертурами шириной до 5 мкм. Несмотря на ограниченные данные о первичной структуре, комплекс наблюдаемых признаков позволяет идентифицировать образец как *Callixylon* cf. *trifilievii* Zalessky.

3.4. Обсуждение.

В разделе «Обсуждение» анализируются новые данные о характере ветвления многолетних ветвей деревьев *Archaeopteris,* полученные на основе изучения новой находки. Отмечается, что первые удалось наблюдать как сохранившиеся многолетние ветви, так и рубец от опавшей зрелой ветви, что подтверждает способность археоптерисовых к

веткопадности. Ранее свидетельства многолетних ветвей устанавливались лишь по анатомии проводящих пучков.

Значительный вклад в реконструкцию вегетативного тела *Archaeopteris* внесли исследования C. Trivett (1993), которая предложила модель моноподиального ствола с последовательностью ветвей возрастающей сложности. Анализ проводящих пучков также выявил латеральное происхождение ветвей у *Callixylon erianum* из позднего девона Марокко (Meyer-Berthaud et al., 2000).

Особое внимание уделяется обнаружению основания возможного воздушного корня, интерпретируемого как структура «чин-чин», характерная для современных гинкго (Snigirevskaya, 1994). Это наблюдение указывает на возможность клоновой регенерации у археоптерисовых, ранее не описанной для этой группы. Исследования P.W. Barlow и E.U. Kurczyńska (2007) предполагают, что «чин-чин» может быть эволюционным экспериментом в развитии бокового камбиального роста, начавшимся уже в позднем девоне.

Комплекс новых характеристик, а также учет многочисленных новых публикаций и еще не опубликованных данных, позволяют приступить к созданию новых реконструкций древесных растений рода *Archaeopteris*.

3.5. Обзор предыдущих и двух новых (исправленных) реконструкций деревьев *Archaeopteris*.

Раздел посвящен анализу эволюции реконструкций деревьев *Archaeopteris* и представлению двух новых реконструкций, основанных на современных данных. Изначально археоптерисовые рассматривались как папоротники, что отразилось в реконструкции A.Ch. Seward (1931), изображавшей небольшое растение с явным сходством с папоротниками. После установления связи между листвой *Archaeopteris* и древесиной *Callixylon* (Beck, 1960) реконструкция приобрела древесный облик, напоминающий голосеменные, особенно сосну. Однако эта модель, вероятно, была создана под влиянием современных хвойных и не учитывала строение корневой системы.

Н.С. Снигиревская (1984а) предложила альтернативную реконструкцию, близкую к гинкго, с учетом корневой системы, но без отражения веткопадности, характерной для многих видов *Archaeopteris*. Впоследствии появились более специализированные реконструкции, такие как модель E.B. Daeschler и W.L. Cressler III (2011), подчеркивающая сходство с елью, и реконструкция Снигиревского и Снигиревской (2016), учитывающая рубцы от ветвей, но игнорирующая габитус кроны.

Важным отличием предложенных реконструкций является морфология корневых систем. В моделях Ч. Бека и Daeschler-Cressler корни имеют постепенный переход к стволу

и сходство с современной сосной, тогда как реконструкции Н.С. Снигиревской демонстрируют крупные выступающие корни. Эти различия объясняются условиями произрастания: на щебнистых, хорошо дренированных почвах формировались корни первого типа, а на мягких или рыхлых — второго.

На основе новых находок на реке Сясь и анализа ранее известных данных предложены две новые реконструкции. Первая учитывает крону узкой вазообразной формы, веткопадность и корневую систему, сформированную на каменистом субстрате. Вторая отражает деревья, произраставшие на мягких, хорошо дренированных почвах, с высотой до 8–10 м. Обе реконструкции основаны на комплексном подходе, включающем данные о кроне, рубцах от ветвей и корневых системах. Возможно, различия в облике этих деревьев отражают разные экобиоморфы или даже биологические роды (Chitaley и Cai, 2001; Taylor et al., 2009).

Глава 4. Сравнительный анализ образцов древесины *Callixylon* из различных местонахождений (Северный Тиман, Донецкий бассейн и Воронежская область).

4.1. Описание материала.

Глава 4 посвящена сравнительному анализу образцов древесины рода *Callixylon* из разных местонахождений (Северный Тиман, Донецкий бассейн, Воронежская область), демонстрирующих необычно широкую сердцевину — редкую особенность для представителей данного рода. Несмотря на географическую разобщенность и различия в размерах, все образцы объединены общим типом формирования широких лучей, исходящих от сердцевины. Эта особенность рассматривается как возможное свидетельство адаптационных механизмов или специфических экологических условий произрастания.

Первый образец (ПМ СПбГУ 88-19) происходит из верхнедевонских отложений Северного Тимана. Он представлен углефицированной древесиной с частично сохранившейся первичной ксилемой и широкой сердцевиной. Второй образец (БИН РАН 1492/1) из Донецкого бассейна (верхний девон) характеризуется окремнённым стеблем с выраженными мезархными тяжами первичной ксилемы и деформированной сердцевиной. Третий образец (БИН РАН 3216/100) из Воронежской области (средний девон) демонстрирует лигнифицированную древесину с четко различимыми пучками первичной ксилемы и минерализованной сердцевиной.

Анализ анатомии образцов выявил общие черты: когортоидная поровость на трахеидах вторичной ксилемы, широкие лучи и переходные зоны между сердцевиной и

древесиной. Однако наблюдаются различия, связанные с условиями захоронения и минерализации тканей.

4.2. Сравнение и обсуждение.

Подглава посвящена сравнительному анализу трех образцов древесины рода *Callixylon* и обсуждению особенностей их анатомического строения. Образцы различаются по стратиграфической приуроченности (живетский, франский и фаменский ярусы), условиям захоронения и степени сохранности (углефицированная, окремненная и лигнифицированная древесина). Однако у всех образцов наблюдается частичное или полное разрушение крупной паренхимной сердцевины, что позволяет предположить деструкцию сердцевины до попадания в осадок. Заполнение образовавшейся полости осадком происходило постепенно, не вызывая значительных нарушений во вторичной древесине.

Образцы были определены согласно ревизии Орловой и Юриной (2011): образец ПМ СПбГУ 88-19 отнесен к группе erianum (вид *C. zalesskyi*), образец 1492/1 определён как *Callixylon* cf. *trifilievii*, а образец 3216/100 — как *C. trifilievii*. Особое внимание уделяется сравнению с видом *C. brownii*, который, будучи морфологически близким к *C. trifilievii*, отличается строением первичной ксилемы. Возникает вопрос о возможной синонимии этих видов, что требует дальнейшего изучения большего числа образцов.

Анализ литературы показывает, что исследования анатомии сердцевины у древних растений остаются недостаточно изученными. Современные работы (Shunn & Gee, 2023; Tomescu & McQueen, 2022) подчеркивают важность сердцевины для понимания онтогенетических изменений и эволюции древесных растений. Сердцевина выполняет ключевые функции: участие в удлинении и расширении ствола на ранних этапах развития, а также запасающую роль после формирования вторичной ксилемы.

Таким образом, изучение сердцевины у представителей рода *Callixylon* имеет важное значение для понимания закономерностей развития сердцевины и ее роли в онтогенезе праголосеменных. Дополнительные исследования взаимосвязи между анатомией сердцевины и процессами фоссилизации создадут основу для более корректной интерпретации ископаемых остатков.

Глава 5. *Caracuboxylon bakhasuense* Zalessky et Tchirkowa 1930: история изучения и особенности анатомического строения.

5.1. История вопроса.

Подглава посвящена описанию находок и систематическому положению рода *Caracuboxylon,* впервые описанного М.Д. Залесским и Е.А. Чирковой в 1930 году на основе материалов из верхнедевонских отложений южного Донбасса. Типовые местонахождения расположены по берегам реки Мокрая Волноваха, где ранее были описаны важные таксоны позднедевонской флоры, включая *Archaeopteris* и *Callixylon*. Авторы первоначального описания (Zalesskij, Cirkova, 1930) рассматривали *Caracuboxylon* как представителя группы Cordaitales, отмечая его близость к роду *Callixylon* из семейства Pityeae. Сам род *Callixylon* Залесский в то время также относил к кордаитовым. Несмотря на общие черты с *Callixylon,* такие как наличие мезархных пучков первичной ксилемы, Залесский и Е. Ф. Чиркова сочли необходимым выделить новый род *Caracuboxylon* (с двумя видами, причем без указания на типовой вид и на типовой материал: *C.bakhasuense* Zalessky et Tchirkowa и *C.arnoldii* Zalessky et Tchirkowa) в самостоятельное семейство Caracuboxyleae Zalessky et Tchirkowa внутри группы Cordaitales. Описание, выполненное на французском языке в советском издании, осталось практически неизвестным мировой научной общественности.

Современное исследование осложняется тем, что из типового материала сохранилось лишь несколько шлифов, которые предполагается рассматривать в качестве лектотипов. Остатки типового материала в настоящее время хранятся в коллекции Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (BIN 55); оригинальный типовой материал был утрачен во процессе передачи из Геологического института АН СССР.

В ходе изучения коллекций 1980-х годов, собранных, в том числе вторым автором, под руководством Н.С. Снигиревской в тех же типовых местонахождениях, нами был обнаружен материал анатомической сохранности, идентичный по набору признаков таксону, описанному Залесским и Чирковой.

5.2. Описание материала

Раздел посвящен детальному описанию образцов *Caracuboxylon bakhasuense,* происходящих из верхнедевонских отложений южного Донбасса. Материал включает типовые образцы (БИН РАН №55) и новые находки (образцы 1502-11 и 1503-3), собранные в районе реки Мокрая Волноваха.

Образцы демонстрируют хорошо сохранившуюся структуру стебля, включая сердцевину, ксилемное кольцо и кору. Сердцевина характеризуется наличием крупных

паренхимных клеток с диаметром 20–260 мкм, которые часто радиально уплощены. Ксилемное кольцо состоит из 12–27 мезархных пучков первичной ксилемы, окруженных вторичной ксилемой. Толщина кольца варьирует от 300 до 1600 мкм. Отдельные пучки могут быть как одиночными, так и сдвоенными.

Кора разделена на внутреннюю и внешнюю зоны. Во внутренней коре преобладают крупные тонкостенные клетки, а во внешней — более мелкие клетки с утолщенными стенками. В некоторых образцах наблюдается спаргановая структура внешней коры, характеризующаяся вертикальными пластинами склеренхимы.

Отличительной особенностью является процесс отделения листовых следов, происходящий в несколько этапов. Листовые следы делятся на два или четыре пучка при переходе через кору, что указывает на сложную систему ветвления. Трахеиды вторичной ксилемы имеют окаймленные поры, расположенные группами или непрерывно по радиальным стенкам (когортоидный тип).

Наблюдаемые различия между образцами (размеры клеток, степень развития вторичной ксилемы) могут быть связаны с онтогенетическими изменениями или положением фрагментов на растении.

5.3. Сравнение и обсуждение.

На основании анализа образцов БИН-55/2, БИН-1502/11 и БИН-1503/3 предполагается, что все три образца относятся к одному таксону. Данное заключение основано на общности анатомического строения, несмотря на различия в размерах отдельных структурных элементов и степени их сохранности. Образцы БИН-1502/11 и БИН-1503/3 представляют собой более крупные и лучше сохранившиеся фрагменты стеблей, чем типовой материал БИН-55/2.

Вслед за предположением Н.С. Снигиревской об идентичности *C. bakhasuense* и молодых веточек *Archaeopteris archetypus* Schmalhausen, мы провели сравнительный анализ с некоторыми представителями праголосеменных (*Actinopodium* Høeg, *Siderella* Read, *Actinoxylon* Matten), а также рассмотрели известные анатомические вариации внутри рода *Archaeopteris* (*Callixylon*), фокусируясь на типах поровости и организации стелы.

Обсуждается вопрос о том, что различия между двумя описанными М.Д. Залесским и Чирковой видами – *C. bakhasuense* и *C. arnoldii,* носят преимущественно количественный, но не качественный характер, что позволяет предположить их возможную синонимию. В типовых образцах и новых материалах сравниваются ключевые диагностические признаки рода, включая: цилиндрическую лопастную сифоностелу, мезархное расположение пучков первичной ксилемы, характер отделения листовых следов, поровость трахеид вторичной

ксилемы (расположенных как группами, так и по всей поверхности трахеид), а также специфическую организацию коры с выделением зон и наличием спаргановой структуры.

Примечательно, что по топографии тканей *Caracuboxylon* имеет сходство со строением окончательно сформированных однолетних стеблей представителей современного семейства Pinaceae. Основная схожесть заключается в значительной доле площади поперечного среза, приходящейся на сердцевину и паренхиматозную ткань первичной коры, тогда как доля древесины составляет лишь около 1/6–1/8 от общей площади среза.

Глава 6. Морфолого-анатомическая характеристика *Cladoxylon tanaiticum* Snigirevsky, 1992: новые данные

6.1. История изучения.

Рассматривается история изучения группы Кладоксилеевых (Cladoxylopsids) — важной группы ископаемых растений, известной с начала XX века и играющей ключевую роль в дискуссиях о происхождении папоротников и членистостебельных. Подчеркивается нестабильность современной таксономической классификации, обусловленная высокой изменчивостью анатомических и морфологических признаков. Приводятся данные современных филогенетических исследований, выделяющих три основные эволюционные линии, и описываются ключевые анатомические особенности группы. Отдельно анализируется история описания рода *Cladoxylon*, начиная с его первого упоминания Ф. Унгером в 1856 году, и перечисляются наиболее достоверно установленные виды.

6.2. Происхождение материала.

В данном разделе приводится история описания вида *Cladoxylon tanaiticum* Snigirevsky, 1992, впервые валидно опубликованного в сборнике «Проблемы палеонтологии» (Снигиревский, 1992). Несмотря на ограниченный тираж издания (565 экземпляров) и его малую известность среди мирового сообщества палеоботаников, вид соответствует требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры (статья 36.3), поскольку включает ссылку на голотип (BIN 1178/16) (статьи 8.5, 9.1, 9.13) и диагноз на русском языке (Снигиревский, 1992, с. 174). Отмечается техническая ошибка в заголовке оригинальной статьи: указанный возраст отложений следует считать позднедевонским, а не нижнедевонским.

Изображения типового материала — образцов и шлифов (поперечных и радиальных) — были перефотографированы с использованием современного оборудования и повторно опубликованы в последующей работе (Снигиревский, Любарова, 2021, табл. IV, рис. 1–5).

6.3. Описание материала

Раздел посвящен детальному описанию морфологии и анатомии голотипа вида *C. tanaiticum* (образец №1178/16 БИН РАН), собранного из верхнедевонских отложений Донбасса. Материал представляет собой окремненный фрагмент стебля длиной около 32 см с двумя узлами и тремя междоузлиями. Для анализа было выполнено 11 срезов: шесть поперечных, один радиальный и один тангентальный из нижней части образца, а также по одному срезу каждого типа из апикальной части.

Внешнее строение характеризуется округлой формой стебля со слабой уплощенностью одной стороны, наличием продольной ребристости и чечевичковидных бугорков. Диаметр стебля варьирует от 2,2-2,6 см в области междоузлий до 4,0 см в области узла. Ветвление моноподиальное, с парными боковыми ветвями.

Анатомическое строение демонстрирует центральную область с сильно рассеченной первичной ксилемой, окруженную корой. Выявлены значительные тафономические деформации, особенно в нижней части образца. Проводящая система представлена сегментами первичной ксилемы, количество которых возрастает от 19 в нижней части до 42 в средней части оси. Отмечается способность сегментов к делению путем образования новых элементов (Y-образные и V-образные конфигурации). Протоксилемная нить присутствует у многих сегментов. Флоэма расположена хаотично, но в некоторых участках четко сближена с сегментами ксилемы, формируя полосы ткани между соседними ребрами ксилемы. Её клетки имеют диаметр 60-120 мкм с тонкими темными стенками.

Кора представлена тонкостенными клетками паренхимы гомогенной структуры без механической ткани. Между крупными паренхимными клетками видны межклетники меньшего диаметра. На внутренней стороне клетки достигают размеров 40–150 мкм, к периферии их размер уменьшается.

Особое внимание уделено исследованию боковых следов двух типов: трехлопастных малых следов и крупных следов с сегментами ксилемы, отделенных от центральной оси паренхимой коры. Анализ зон отхождения боковых побегов выявил различные этапы их расхождения и отделения.

Вторичные изменения включают наличие многочисленных спор, глинистого матрикса и возможных признаков активности грибов, что свидетельствует о существенных посмертных преобразованиях до начала процесса окаменения.

6.4. Палеоэкологические замечания

Раздел посвящен палеоэкологическим условиям захоронения и особенностям сохранности голотипа *C. tanaiticum*. Ископаемые остатки обнаружены в пепловых витрокластических туфо-алевролитах зеленого цвета с содержанием кварца, полевого шпата и биотита (минералогический анализ выполнен Н.И. Новичковой). По данным Н.С. Снигиревской (1984б), захоронение происходило в непосредственной близости от мест произрастания растений, вероятно, в мелких озерных водоемах среди приподнятых участков суши.

После гибели материнского растения стебель *C. tanaiticum* длительное время находился в воде, что привело к гниению сердцевины и кортекса, формированию внутренних лакун и осадочных структур между меристелами. В этих лакунах обнаружены споры и грибоподобные структуры, вероятно, связанные с разложением тканей. Полное замещение древесины кремнеземом, вероятно, связано с поступлением богатых SiO_2 растворов, что обеспечило исключительную сохранность материала.

Анализ захоронений показал, что стебель *C. tanaiticum* был плотно прижат к стволу *Callixylon trifilievii*, что первоначально позволило предположить лианообразный облик растения (С.М. Снигиревский, 1984а; поддержано А.Л. Тахтаджяном в устной консультации, 1980). Это мнение было развито в последующих публикациях (Snigirevsky, 1992) и согласуется с наблюдениями А.Ч. Съюорда (1931) о сходстве расположения меристематической ткани у *C. scoparium* и современных лазящих растений. Данный вид рассматривается как пример редких позднедевонских растений с “climbing strategies” (Xu et al., 2011).

6.5. Выводы

В ходе настоящего исследования были получены новые данные об анатомическом строении и природе вида *Cladoxylon tanaiticum* Snigirevsky, 1992.

Особое внимание уделялось узловым зонам и точкам отхождения боковых ветвей. Впервые описан характер ветвления и взаимодействие элементов проводящей системы в различных частях стебля. Выявлены особенности расположения меристемных сегментов, их морфологическая изменчивость и способность к делению. Установлено, что после гибели растения его стебель подвергся значительной деструкции, сопровождавшейся разложением мягких тканей и последующим заполнением внутренних полостей глинистым материалом. Обнаружены следы спор и возможных спорангиев, что указывает на активные посмертные процессы внутри образца до его окаменения. Полученные данные позволяют предположить, что *Cladoxylon tanaiticum* обладал лианообразным обликом, что подтверждает ранее высказанные гипотезы (Snigirevsky, 1992; Seward, 1931). Расположение групп древесинной ткани и характер ветвления сходны с современными тропическими

лианами, что делает этот вид уникальным примером девонского растения с лазящей стратегией. Результаты исследования создают основу для будущей ревизии рода *Cladoxylon*.

Глава 7. Корневые системы археоптерисовых растений из Донецкого бассейна

7.1. История вопроса.

Раздел посвящен истории изучения корневых систем археоптерисовых растений, чья эволюция оказала значительное влияние на формирование наземных ландшафтов, геохимические циклы и глобальный климат (Algeo and Scheckler, 1998; Beerling and Berner, 2005). Однако исследование их корневых систем сталкивается с ограниченным количеством находок, особенно тех, что сохранились в органической связи со стволами.

Большинство описанных образцов корней имеют диаметр менее 15 мм и были отнесены к видам *Callixylon petryi*, *Callixylon* cf. *zalesskyi* или обозначены как *Callixylon* sp. (Arnold, 1930; Beck, 1953; Andrews et al., 1965). Arnold (1930) предположил, что типовой экземпляр *Callixylon bristolense* мог представлять собой корень. Andrews et al. (1965) сообщили о находках корней из верхнедевонских отложений острова Элсмир в Канаде, обнаруженных в ассоциации с побегами *Archaeopteris fissilis* и *A. obtusa*. Исследователи заключили, что высока вероятность принадлежности этих корней данным растениям.

Значительный вклад внесли Meyer-Berthaud et al. (2013), изучившие пять крупных образцов корней (диаметром 25–90 мм) из верхнедевонских отложений Марокко. В древесине трех образцов были обнаружены радиальные поры с горизонтальным отверстием — признак, специфичный для корней. Также во вторичной флоэме выявлены волокна. Авторы описали два механизма формирования корней: редкое дихотомическое ветвление и эндогенное образование боковых корней, расположенных вдоль рядов долей протостелы.

Прямые свидетельства паттернов ветвления корней получены на основе анализа *Eddya sullivanensis* (Beck, 1967) и *Callixylon trifilievii* из Донецкого бассейна (Снигиревская, 1984). Обе работы предполагают временную природу главного корня у археоптерисовых, однако реконструкция Бека (1967) противоречит его собственным выводам, изображая стержневой корень.

Строение протостелы служит ключевым диагностическим признаком различия корней и побегов. У мелких корней *C. petryi* и крупных корней *C. trifilievii* протостела характеризуется четырьмя лопастями с двумя тяжами протоксилемы (Beck, 1953; Снигиревская, 1984). Наиболее крупные образцы, описанные на сегодняшний день,

относятся к фаменскому возрасту и идентифицированы как *C. trifilievii* (Снигиревская, 1984а, 1984б; Snigirevskaya and Lemoigne, 1990).

7.2. Описание материала

Раздел посвящен описанию корневых систем археоптерисовых из Донецкого бассейна, собранных в 1980 году во время палеоботанической экспедиции под руководством Н.С. Снигиревской в районе поселка Раздольное (Старобешевский район). Остатки обнаружены в зеленых пепловых туффитах раздольненской свиты, относящейся к позднему франу верхнего девона (Ротай, 1963). В процессе сбора материала окаменелые стволы и корни по частям извлекались из породы, была сделана серия последовательных расчисток. Образцы древесин часто покрыты прилипшими к ним фрагментами туфов, что придает им зеленый оттенок. При этом каждый извлеченный фрагмент, получавший свой номер, наносился на схемы, по которым проводилась их монтировка в лабораторных условиях.

Результаты монтировки образцов выявили ряд сложностей, обусловленных значительным промежутком времени между моментом сбора материала и его современным изучением. Дополнительные трудности возникают из-за недостаточной четкости полевой документации. В некоторых случаях фрагменты, изначально, возможно, принадлежавшие единой корневой системе, были промаркированы под разными номерами и рассматриваются как отдельные образцы.

Описываются четыре ключевых образца. Образец 1505/47 представлен изогнутым фрагментом длиной 80 см с характерной когортоидной поровостью на радиальном срезе и преимущественно однорядными лучами на тангентальном срезе. Образец 1505/49 (длина 48 см) демонстрирует отсутствие колец прироста во вторичной ксилеме и заполненные темноцветным веществом лучи. В образце 1503/2 (длина 9,5 см) выявлена протостела с асимметричным ростом древесины и зоной склерифицированной дилатированной флоэмы. На продольных срезах видны следы четырех боковых корней. Образец 1503/6 (длина 25 см) характеризуется слабо выраженной первичной ксилемой и четким переходом от вторичной ксилемы к флоэме, где клетки достигают диаметра до 80 мкм.

Анализ образцов выявил общие черты: асимметричную организацию проводящих тканей, наличие склерифицированной флоэмы и признаки формирования долгоживущих боковых корней.

7.3. Сравнение и обсуждение

Раздел посвящен таксономической интерпретации и сравнительному анализу корневых систем археоптерисовых из Донецкого бассейна. Согласно классификации Орловой и Юриной (2011), образцы 1505/47 и 1505/49 относятся к группе «erianum», что

подтверждается наличием лучевых трахеид в сердцевинных лучах. Эти образцы демонстрируют сходство с видами *Callixylon erianum*, *C. petryi* и *C. bristolense*, признанными синонимами (Орлова, Юрина, 2011). Однако недостаток данных об анатомии стелы у *C. petryi* затрудняет точное определение.

Образцы 1503/2 и 1503/6 соответствуют диагностическим признакам группы «trifilievii». Для них характерна тетрархная протостела, ранее описанная для рода *Callixylon* (Снигиревская, 1984; Beck, 1953). В образце 1503/2 протостела отличается крупными размерами, а в образце 1503/6 наблюдается сильная асимметрия структуры с четырьмя пучками протоксилемы, что может быть связано с положением корней внутри системы.

Строение флоэмы в исследуемых образцах выглядит нетипично: она представлена сильно утолщенными клетками, что указывает на их роль в механической поддержке. Подобные особенности известны у каменноугольных родов *Eristophyton* и *Stanwoodia* (Decombeix et al., 2014) и наблюдаются у аневрофитовых праголосеменных (Beck, 1957; Scheckler and Banks, 1971).

Наблюдаются параллели с современными сосновыми, где возрастные изменения в корнях включают формирование ложных колец и асимметрию роста (Еремин, Чавчавадзе, 2015). Аналогичные закономерности описаны для корней *Picea abies* и *Picea sitchensis*, где внешние условия влияют на распределение ресурсов и активность камбия (Malik et al., 2019; Coutts et al., 1999).

Таким образом, в ходе анатомического изучения корней археоптерисовых были выявлены важные особенности их организации. Наблюдается явная асимметричная организация проводящих тканей, что может быть связано с адаптацией к условиям роста. Флоэмная ткань представлена толстостенными, сильно склерифицированными клетками, что отличает её от структуры флоэмы ранее известных представителей рода *Callixylon*. Хотя развитие волокон во вторичной флоэме широко распространено среди каменноугольных семенных растений, наш материал демонстрирует необычную особенность: вместо отдельных волокон вся ткань флоэмы представлена сильно утолщенными клетками, что может быть адаптацией к механическим нагрузкам или специфическим условиям роста.

7.4. Находки ископаемых лесов на территории Среднего и Северного Тимана

Раздел посвящен исследованию девонских лесов на территории Тиманского кряжа, которые представляют собой уникальные примеры ранних наземных экосистем. Современные исследования корневых систем девонских растений значительно расширили понимание формирования древних лесов (Stein et al., 2020; Qin et al., 2024). В недавних публикациях А. Л. Юрина отмечала, что девонские леса не установлены в России (Юрина, 2022, 2024). Однако это не совсем верно. Более корректно сказать, что девонские леса на

территории России установлены, но слабо изучены. Наши исследования подтвердили наличие как минимум двух ископаемых лесов в девонских разрезах Тиманского кряжа.

Первый, «Лес на реке Цильма» (франский ярус), был найден С.М. Снигиревским в 2020 году на левом берегу реки Цильма. На площади около 200 м² сохранилось 25 корневых систем *in situ*, диаметром 60–90 см, сформированных в песчаниках без признаков палеопочвенной переработки.

Второй лес, «Лес на реке Волонга» (фаменский ярус), был впервые описан геологом Г. М. Фирером в 1940-х годах, а в 2016 году детально изучен (Lyubarova and Snigirevsky, 2020). В разрезах обнаружены корневые системы и окаменелая древесина видов *Callixylon zalesskyi* и *C. trifilievii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты и выводы:

1.Автором выявлены новые материалы из местонахождений (Шкурлатовский карьер, Воронежская область, Северный и Средний Тиман, полуостров Канин) и проведена детальная обработка богатых коллекций Н.С. Снигиревской (девон Донбасса). В ходе исследования изучено около 250 шлифов, изготовлено 25 препаратов для СЭМа и проанализировано более 1000 образцов ископаемых растений.

2.Установлен габитус надземных частей археоптерисовых растений на основании уникальной находки из окрестностей Санкт-Петербурга и образцов из коллекций БИН РАН (девон Донбасса), что позволило создать две новые реконструкции этих растений. Показано, что облик археоптерисовых зависел от условий произрастания: на каменистых почвах они формировали невысокие деревья с глубокой корневой системой и воздушными корнями, а на мягких субстратах — высокие прямые стволы с корневой системой, схожей с современной сосной. Вертикальные корни развивались только в пределах проекции кроны. Полученные данные демонстрируют экологическую пластичность археоптерисовых.

3.Переизучение материала по *Cladoxylon tanaiticum* позволило выявить новые данные об анатомическом строении вида, установить характер ветвления и особенности взаимодействия элементов проводящей системы. Впервые у данного вида описаны анатомические особенности и взаимное расположение меристемных сегментов, их изменчивость и способность к делению. Полученные данные частично подтверждают лианообразный облик *Cladoxylon tanaiticum*, что согласуется с предыдущими гипотезами и

подчеркивает его уникальность как девонского растения с лазящей стратегией. Результаты исследования создают основу для дальнейшей ревизии рода *Cladoxylon*.

3.Критическая ревизия *Caracuboxylon bakhasuense* выявила синонимичность *C. arnoldii* и *C. bakhasuense*. Предложено выделение лектотипа на основе сохранившихся материалов в шлифах. Также, из-за утраты типового материала, предлагается возможность использования в качестве неотипов двух новых образцов. Установленные общие признаки стелярной организации, характер поровости и топографии тканей указывают на связь *Caracuboxylon* с молодыми формами *Archaeopteris*.

4.Впервые изучено строение сердцевины и лучей у представителей рода *Callixylon* на примере трёх образцов из разных местонахождений. Несмотря на различия в условиях захоронения, выявлена общая закономерность формирования широкой сердцевины и лучей, что указывает на биологическую природу данной особенности. Разрушение сердцевины происходило до захоронения, а её анатомическое строение подтверждает принадлежность образцов к разным видам (*C. zalesskyi, C. trifilievii* и *C.* cf. *trifilievii*). Результаты подчеркивают значимость изучения закономерностей развития сердцевины и её роли в онтогенезе праголосеменных, а также важность исследования взаимосвязи между анатомией сердцевины и процессами фоссилизации для корректной интерпретации ископаемых остатков.

6.Впервые детально изучены корневые системы археоптерисовых растений, включая новый ископаемый лес позднего девона на реке Волонга (Северный Тиман), где найдены инситные корни *Callixylon zalesskyi* и *C. trifilievii*. Исследована корневая система нового вида *Petrosjania salarina* Snigirevsky et Lyubarova 2021, характеризующаяся лентовидными ризоидами с ограниченной глубиной проникновения (10–15 см). Анализ образцов из Донбасса выявил их принадлежность к группам erianum и trifilievii рода *Callixylon*, а также новые анатомические особенности: тетрархную протостелу, асимметричное развитие тканей и нетипичную склерифицированную структуру вторичной флоэмы. Проведено сравнение с современными хвойными, подчеркивающее роль внешних условий в формировании асимметрии у корневых систем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Еремин В. М., Чавчавадзе Е. С. Анатомия вегетативных органов сосновых (Pinaceae Lindl.). – Брест, 2015. – 691 с.
2. Залесский М. Д. Изучение анатомии *Dadoxylon Tchihatcheffi* Göppert sp. // Тр. Геолкома. – 1911. – Нов. сер. – Вып. 68. – С. 1–29.
3. Залесский М. Д. Изучение анатомии *Dadoxylon Tchihatcheffi* Göppert sp. // Тр. Геолкома. – 1911. – Нов. сер. – Вып. 68. – С. 1-17.

4. Залесский М. Д. Сообщение о новой форме *Dadoxylon* с пучками первичной ксилемы вокруг сердцевины из верхнедевонских осадков Донецкого бассейна // Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. – 1909. – Нов. сер. – Т. XXIII; Протоколы заседаний ИМОИП. – Приложения. – С. 52-55.

5. Залесский М. Д., Чиркова Х. Наблюдения над двумя новыми растениями из верхнего девона Донецкого бассейна // Изв. АН СССР. VII сер. Отд. физ.-мат. наук. – 1930. – № 10. – С. 1009–1016.

6. Лепехина В.Г. Пикноксилические гимноспермы из позднего палеозоя Кузнецкого бассейна // Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1965. 12 с.

7. Маккавеев А. Н., Петрушина М. Н. Восточно-Европейская равнина // Большая российская энциклопедия: научно-образовательный портал – URL: https://bigenc.ru/c/vostochno-evropeiskaia-ravnina-e8ecd2/?v=8970790. – Дата публикации: 10.11.2023

8. Орлова О. А., Юрина А. Л. Род *Callixylon* Zalessky (Archaeopteridophyta): основные критерии выделения видов и ревизия его видового состава // Палеонтологический журнал. – 2011. – № 5. – С. 102-109.

9. Ротай А. П. Геологические работы в Донецком бассейне летом 1928–1929 г. – М.: Гос. научно-техн. горно-геолого-нефтяное изд-во, 1934.

10. Снигиревская Н. С. К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции Археоптерисовых // Бот. журн. – 1984a. – Т. 69, № 5. – С. 705-710.

11. Снигиревская Н. С. Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. – 1984b. – Т. 27. – С. 28–41.

12. Снигиревская Н. С. Новые отделы Archaeopteridophyta и Archaeospermatophyta и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений // [Журнал]. – 2000. – Т. 85, № 7. – С. 134–144.

13. Снигиревская Н. С., Снигиревский С. М. Некоторые новые данные о девонских спорах in situ и комментарии к номенклатуре дисперсных спор // Палинология: стратиграфия и геоэкология: сб. науч. тр. XII Всерос. палинологической конф. – СПб.: ВНИГРИ, 2008. – Т. I. – С. 108-115.

14. *Снигиревский С. М., 1992.* Новый вид рода *Cladoxylon* (Cladoxylaceae) из позднего девона Донбасса.//Вопросы палеонтологии, т. X, с. 173-180. --- с. 174-180; рис. 1; табл. I, фиг. 1-4; табл. II, фиг. 1-2.

15. Снигиревский С. М., Снигиревская Н. С. Находки ископаемых остатков древних растений на Северо-Западе Русской платформы // Биосфера. – 2016. – Т. 8, № 1. – С. 79-99.

16. Стратиграфический кодекс России. 3-е изд. / Отв. ред. А.И. Жамойда. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. – 96 с.

17. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. – Л.: Наука, 1979. – 192 с.

18. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. – М.-Л., 1954. – 337 с.

19. Algeo T. J., Scheckler S. E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events // Philosophical Transactions of the Royal Society London, Ser. B. – 1998. – Vol. 353, № 1365. – P. 113-130.

20. Andrews H. N., Phillips T. L., Radforth N. W. Paleobotanical studies in arctic Canada. I. Archaeopteris from Ellesmere Island // Can J Bot. – 1965. – Vol. 43. – P. 545–556.

21. Arnold C. A. The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of central and western New York // Pap Mich Acad Sci. – 1930. – Vol. 11. – P. 1–50.

22. Barlow P. W., Kurczyńska E. U. The anatomy of the chi-chi of *Ginkgo biloba* suggests a mode of elongation growth that is an alternative to growth driven by an apical meristem // Journal of Plant Research. – 2007. – Vol. 120. – P. 269-280.

23. Beck C. B. A new root species of *Callixylon* // Am J Bot. – 1953. – Vol. 40. – P. 226–233.

24. Beck C. B. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon* // Science. – 1960. – Vol. 131, № 3412. – P. 1524–1525.

25. Beck C. B. *Eddya sullivanensis*, gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York. – E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 1967.

26. Beck C. B. *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York // Am J Bot. – 1957. – Vol. 44. – P. 350–367.

27. Beerling D. J., Berner R. A. Feedbacks and the coevolution of plants and atmospheric CO2 // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2005. – Vol. 102, № 5. – P. 1302-1305.

28. Chitaley S., Cai C. Permineralized *Callixylon* woods from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio, USA and that of Kettle Point, Ontario, Canada // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2001. – Vol. 114. – P. 127–144.

29. Coutts M. P., Nielsen C. C. N., Nicoll B. C. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers // Plant and Soil. – 1999. – Vol. 217. – P. 1-15.

30. Daeschler E. B., Cressler W. L. Late Devonian paleontology and paleoenvironments at Red Hill and other fossil sites in the Catskill Formation of North-Central Pennsylvania // From the shield to sea: Geological trips from the 2011 Joint Meeting of the GSA Northeastern and North-Central Sections / Eds.: R.M. Ruffolo, C.N. Ciampaglio. – Geol. Soc. Amer. Field Guide 20, Boulder, CO, 2011. – P. 1-16.

31. Decombeix A.-L., Galtier J., Meyer-Berthaud B. Secondary phloem in Early Carboniferous seed plants: anatomical diversity and evolutionary implications // International Journal of Plant Sciences. – 2014. – Vol. 175, № 8. – P. 891-910.

32. Gammerman A. F., Nikitin A. A., Nikolaeva T. L. Key for the determination of woods by microscopic characters, with an album of microphotographs. – 1946. – 143 p.

33. Høeg O. A. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. – Norg. Svalb.-og. Ishavs-Undersøk; Skr. № 83. – Oslo, 1941. – 228 p.

34. IAWA Committee. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. – IAWA J. – 2004. – Vol. 25(1). – P. 1–70.

35. Lyubarova, A. P., and Snigirevsky, S. M. 2020. New investigations of the Upper Devonian fossil woods from the north of the European part of Russia. Acta Palaeobotanica, 60(1):143-155.

36. Malik I., et al. A study of the wood anatomy of *Picea abies* roots and their role in biomechanical weathering of rock cracks // Catena. – 2019. – Vol. 173. – P. 264-275.

37. Matten L. C. *Actinoxylon banksii* gen. et sp. nov.: a progymnosperm from the Middle Devonian of New York // Amer. Journ. of Bot. – 1968. – Vol. 55, № 7. – P. 773–782.

38. Meyer-Berthaud B., Decombeix A.-L., Ermacora X. Archaeopterid root anatomy and architecture: new information from permineralized specimens of Famennian age from Anti-Atlas (Morocco) // International Journal of Plant Sciences. – 2013. – Vol. 174, № 3. – P. 364-381.

39. Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Bousquet J.-L. The development of Archaeopteris: New evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk from southeast Morocco // American Journal of Botany. – 2000. – Vol. 87. – P. 456–468.

40. Read C. B. A Devonian flora from Kentucky // Journ. of Paleontol. – 1937. – Vol. 10, № 3. – P. 215–227.

41. Scheckler S. E., Banks H. P. *Proteokalon*, a new genus of progymnosperm from the Devonian of New York State and its bearing on phylogenetic trends in the group // Am J Bot. – 1971. – Vol. 58. – P. 874–884.

42. Seward A. C. Plant life through the ages. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1931. – 603 p.

43. Shunn K. C., Gee C. T. Cross-sectioning to the core of conifers: pith anatomy of living Araucariaceae and Podocarpaceae, with comparisons to fossil pith // IAWA Journal. – 2023. – Vol. 45(1). – P. 1-26.

44. Snigirevskaya N. S., Lemoigne Y. Nouveau gisement Devonien a *Callixylon* dans le centre de la Siberie: consequences pour la phytogeographie, la climatologie et les relations continentales au Devonien Superieur // Comptes Rendus de l'Acade mie des Sciences Paris, Serie II. – 1990. – Vol. 311. – P. 1557–1562.

45. Snigirevskaya N. S., Snigirevsky S. M., 1994a. Razdolnoye. Upper Devonian. In: Fossil plants localities to be protected. Proc. Komarov Botanical Inst., Issue 12, pp. 62-63. (in Russian)

46. Snigirevskaya, N. S. 1994. A unique mode of the natural propagation of *Ginkgo biloba* L. — the key to the problem of its survival. Acta palaeobotanica, 34(2):215–223.

47. Taylor T. N., Taylor E. L., Krings M. Palaeobotany. The biology and evolution of fossil plants. – 2nd ed. – Academic Press, Elsevier Inc., 2009. – 1230 p.

48. Tomescu A. M. F., McQueen C. R. A protoxylem pathway to evolution of pith? An hypothesis based on the Early Devonian euphyllophyte Leptocentroxyla // Annals of Botany. – 2022. – Vol. 130(6). – P. 785-798.

49. Unger F., 1856. Teil II. Schiefer- und Sandsteindlora. In: Richter R., Unger F. Beitrag zur Paläontologie des Thüringer Waldes // Denkschr. math.-naturw. Cl. Acad. Wiss. Wien, Bd. 11, S. 139-186.

50. Xu Hong-He, Berry C. M., Wang Yi, Marshall J. E. A., 2011. A new species of Leclercqia Banks, Bonamo et Grierson (Lycopsida) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China, with a possible climbing habit.//Intern. Journ. of Plant Sci., Vol. 172, № 6, pp. 836-846.

51. Zalesskij M. (Zalessky M. D.), Čirkova H. (Tchirkowa H.), 1930. Observations sur deux végétaux nouveaux du Dévonien supérieur du bassin du Donetz.//Bull. Acad. Sci. URSS, VII^{me} ser., Cl. des Sci. Phys.-Math., № 10, pp. 1009-1016.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АСПИРАНТОМ ПО ТЕМЕ НКР

Lyubarova A. P., Snigirevsky S. M. New investigations of Upper Devonian wood from the north of the European part of Russia // Acta Palaeobotanica. - 2020. - №60(1). - С. 143-155. https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2021.12.5

Snigirevsky S. M., **Lyubarova A. P.** The NS Snigirevskaya's collections of fossil plants in Komarov Botanical Institute with an account of her life and work // Палеоботаника. - 2021. - №12. - С. 5-33. https://doi.org/10.1134/S0031030123060096

Snigirevsky S. M., **Lyubarova A. P.** New Fossil Plant from the Late Devonian Strata of Northern Timan (Russia) // Paleontological Journal. - 2023. - №53(6). - С. 681-691. https://doi.org/10.1134/S0031030123060096

Сданы в печать:

Snigirevsky S. M., **Lyubarova A. P.**, Glinsky V. N., Pinakhina D. V., Shekhanov M. Two new reconstructions of Archaeopteris trees: two different genera or various ecobiomorphs? // Biological Communications. – 2025. – In press.