

С. В. МЕЙЕН

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
ПРОБЛЕМЫ
ПАЛЕОБОТАНИКИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ, ГЕОХИМИИ И ГОРНЫХ НАУК

С. В. МЕЙЕН

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Ответственный редактор
академик Б. С. СОКОЛОВ



МОСКВА "НАУКА" 1990

Academy of Sciences of the USSR

Department of Geology, Geophysics,
Geochemistry and Mining sciences

S.V. Meyen

THEORETICAL PROBLEMS OF PALAEOBOTANY

Теоретические проблемы палеоботаники / С.В. Мейен. М.: Наука, 1990. — 287 с. — ISBN 5-02-004720-1.

Книга выдающегося палеоботаника и биолога С.В. Мейена (1935—1987) — итог многолетних исследований по изучению морфологии, систематики, фило- и флорогении ископаемых растений и тесно связанных с этим проблем теории эволюции и морфологии растений, рассматриваемых автором на конкретном палеоботаническом материале. В сборник вошли работы, опубликованные начиная с 1967 г. Многие из них издаются на русском языке впервые.

Для палеоботаников, ботаников, эволюционистов и лиц, интересующихся общими проблемами палеоботаники. Некоторые статьи сборника могут быть использованы студентами и преподавателями геологических и биологических специальностей вузов.

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР А.Л. КНИПЕР

Редакционная коллегия:
М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, Ю.Б. Гладенков,
А.В. Гоманьков (автор-составитель, ответственный секретарь),
М.В. Дуранте, академик **В.В. Меннер**

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ

The book by S.V. Meyen (1935—1987), outstanding palaeobotanist and biologist is a result of his studies of many years in morphology, systematics, phylo- and florogenesis of fossil plants and also in closely related problems of the theory of evolution and morphology of plants which were considered by him in the context of the concrete palaeobotanical material. Papers issued after 1967 were selected. Many of them are published in Russian for the first time.

For palaeobotanists, botanists, specialists in the theory of evolution and all persons who is interested in the general problems of palaeobotany. Some of the presented papers may be used by students and teachers of geological and biological specialities of colleges.

Editor-in-chief
corresponding member of the USSR Acad. Sci. A.L. KNIPPER

Editor Board:
M.A. Akhmetiev, A.B. Herman, Yu.B. Gladenkov,
A.V. Gomankov (author-compiler, scientific secretary),
M.V. Durante, academician **V.V. Mennner**

Responsible Editor
Academician B.S. SOKOLOV

М 1904000000-411 517-90, I
042(02)-90

© Издательство "Наука", 1990

ISBN 5-02-004720-1

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сергей Викторович Мейен внес большой вклад в развитие целого ряда естественных наук. Однако особенно плодотворной, продолжавшейся лишь чуть свыше четверти века его короткой творческой жизни, была непрерывающаяся работа над изучением растительного мира прошлого, составившая эпоху в отечественной и мировой палеоботанике. Творческое наследие его в этой области настолько велико, что редколлегия сборника столкнулась с определенными трудностями при окончательном выборе статей для публикации. Казалось бы, в него должны были войти все основные теоретические разработки автора, и в первую очередь созданная им новая система голосеменных, построенная не только на неонтологическом, но и главным образом, на ископаемом материале, в корне меняющая представление об истории этой, одной из крупнейших, группы наземных растений, а также предложенная им в последние годы жизни гипотеза происхождения покрытосеменных растений от беннеттитовых путем гамогетеротопии. В сборник необходимо было бы поместить и обоснование теории фитоспединга, в которой автор уловил общие тенденции развития растительного мира планеты — смещение надродовых таксонов в ходе эволюции из низких широт в высокие, а также ряд других флорогенетических изысканий автора. Однако при таком отборе работ нельзя было бы в полной мере отразить вклад Сергея Викторовича в изучение ведущих групп растений верхнего палеозоя, его идеи о временных и пространственных соотношениях палеозойских внеэкваториальных флор — ангарских и гондванских, взгляды на их эволюцию. Палеозойские флоры всегда оставались в центре внимания Сергея Викторовича, какие бы другие проблемы его ни занимали, и им посвящена добрая половина всех работ, вышедших из-под пера автора.

Учитывая, что данное издание рассчитано в основном на советского читателя, в окончательный вариант сборника было решено наряду с некоторыми теоретическими работами поместить публикации С.В. Мейена, посвященные отдельным группам ангарских растений (лепидофитам, птеридоспермам и др.) и менее известные в Союзе, так как они были опубликованы в зарубежных изданиях. Они сопровождаются обширным иллюстративным материалом, чрезвычайно важным для палеоботаников, занимающихся непосредственно изучением ангарских флор. Сокращение количества теоретических статей, помещаемых в сборник, в какой-то мере оправдано тем, что многие из проблемных положений автора органически вошли в подготовленную им незадолго до кончины фундаментальную сводку "Основы палеоботаники" (М.: Недра, 1987) и в депонированное приложение к ней.

Хотелось бы обратить внимание на то, что взгляды Сергея Викторовича на систематику многих палеозойских растений по мере работы над материалом менялись, и в предлагаемых читателю статьях систематика может отличаться от той, которую он первоначально принимал. В тех случаях, когда в работах С.В. Мейена описывались новые виды, в данном издании по номенклатурным

соображениям они не могли даваться как новые. В этих случаях используются отсылки к оригинальным работам, которые указываются в синонимике.

В подготовке сборника к печати, редакции переводов, подготовке библиографии и иллюстраций, с частичной перекомпановкой последних, приняли участие коллеги и ученики С.В. Мейена — сотрудники лаборатории палеофлористики ГИН АН СССР М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, А.В. Гоманьков и М.В. Дуранте. Весь объем машинописных работ выполнен вдовой Сергея Викторовича — М.А. Мейен.

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ПАЛЕОБОТАНИКИ

В соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры (МКБН) первой палеоботанической работой, учитываемой в номенклатурных построениях, является монография К. Штернберга "Флора древних эпох". Ее опубликование отнесено на 31 декабря 1820 г. Эта исходная дата обнародования палеоботанических названий и может быть принята официальным днем рождения палеоботаники. Справедливость такого решения можно оспаривать, ибо описания видов в вышедших ранее работах Шлотгейма широко используются палеоботаниками. Но признание работ Шлотгейма сделает официальную историю палеоботаники немногим длиннее.

Итак, палеоботанике полтора века. Как и каждая наука, она накопила изрядную сумму фактов и обобщений, выработала определенный комплекс взглядов, методов, технических приемов. Оглядываясь теперь на пройденный путь, интересно подвести какие-то итоги, попытаться проанализировать, чему научили палеоботаников полтора столетия. Разумеется, здесь нет смысла вспоминать даже в самых общих чертах интереснейшую фактическую информацию. Всем хорошо известно значение для систематики и эволюционной теории открытия псилофитов, птеридоспермов, кордаитов, беннеттитов, прогимноспермов. Не менее существенны сведения, полученные по истории флор. И все же, подводя итоги развития той или иной отрасли науки за большой промежуток времени, несравненно важнее бросить ретроспективный взгляд на методические или, беря еще шире, методологические вопросы, ибо главная задача любого исторического анализа — выбор правильного направления дальнейших исследований путем обобщения методического опыта и в особенности допущенных ошибок. К сожалению, общие методические вопросы занимают в палеоботанической литературе удивительно мало места. Принимая то или иное таксономическое и номенклатурное решение, палеоботаники часто руководствуются неписаными традициями, теоретическая подоплека которых разработана слабо. Поэтому приходится составлять представление о подходе палеоботаников к решению некоторых важных методических проблем не на основе их высказываний, а главным образом путем анализа конкретных примеров.

Речь в данной статье пойдет о следующих палеоботанических проблемах: объем и понимание вида; форм-роды и орган-роды; принципы выделения надродовых таксонов; номенклатурные и таксономические следствия внедрения новой техники исследования; некоторые общие эволюционные вопросы.

ВИД В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

Пресловутая дискуссия о проблеме вида почти не коснулась палеоботаники, и это вполне понятно, так как виды, выделяемые на основании растительных остатков, скорее отражают различные морфологические типы, чем биологические виды в любом их понимании. В особенности это касается ископаемых

древесин, спор и пыльцы. Поэтому проблема вида в палеоботанике, в сущности, сводится не к выявлению какой-то общебиологической категории, а к определенному методическому подходу. Строго говоря, эта проблема в том виде, как она ставится в неонтологии, также является больше семантической. В проходящих дискуссиях отчетливо чувствуется неосуществимое желание исследователей иметь жесткие и раз и навсегда заведенные критерии вида. Дело это не только неблагодарное, но и нереальное, если учесть виды-двойники, существование агамии, апомиксиса и т.д. Поэтому предложенные в литературе определения вида приходится рассматриваться как более или менее удачные афоризмы, а не как некий принцип, которому можно следовать в таксономической работе. Тем более невозможно сколько-нибудь четко сформулировать, что целесообразно понимать под видом в палеоботанике. Все обычно решалось опытом и тактом исследователя, и подход к проблеме определялся преимущественно практическими соображениями.

Прежде чем принимать те или иные критерии вида для данной группы растений, палеоботаник вынужден признать, что виды, которые он выделит, в подавляющем большинстве случаев непригодны для филогенетических построений. В общебиологическом плане они позволяют судить лишь о морфогенетических тенденциях или разнообразии структур. Основная задача, которую преследует палеоботаник, выделяя вид, не фиксация в дискретных единицах всего наблюдаемого разнообразия морфологических и анатомических типов, а выделение каких-то таких группировок однородных растительных остатков, которые можно с максимальной пользой применять при стратиграфических, палеофлористических или иных построениях. В палеоботанике известны случаи крайнего дробления видов. Например, в верхнем палеозое Ангариды установлено 80 видов филлотек, подавляющее большинство которых не подтверждено дальнейшими исследованиями. Но можно привести и обратные примеры, когда виды утратили сколько-нибудь отчетливые морфологические рамки и получили неестественно широкое географическое и геологическое распространение. Противопоставляя подобные случаи, исследователи нередко говорят об "узком" и "широком" понимании вида. Однако в действительности получается, что "узкие" виды не удается определить повторно никому, кроме их авторов, а "широкие" виды получаются столь расплывчатыми, что теряют коррелятивное значение.

В 1932 г. Т. Гаррис (Harris, 1932), изучая нильссонии из рэт-лейасовых отложений Гренландии, обратил внимание на то, что листья, собранные в одном слое, морфологически и по микроструктуре можно связать с каким-то одним типом. Полиморфность группы возрастает с вовлечением материала из других местонахождений. Выделяя виды, Гаррис учитывал наряду с эпидермально-морфологическими признаками и приуроченность остатков к одному слою или группе слоев. В сущности, Гаррис при выделении видов опирался на группировки, позже названные "монотопными рядами" (Мейен, 1966). Такой ряд составляется экземплярами, собранными в одном слое и по морфологии и микроструктуре связанными друг с другом постепенным переходом. Применение монотопных рядов оказалось исключительно плодотворным при изучении верхнепалеозойских кордаитов, вегетативных побегов верхнепермских филлотек, коры каменноугольных и пермских лепидофитов, юрских птеридоспермов и в других случаях.

Методика построения и анализа монотопных рядов прямо противоположна подходу, часто применяемому палеоботаниками: изучая отпечатки, собранные в одном слое, они больше внимания уделяют не сравнению их друг с другом с тем, чтобы выделить среди них естественные группировки и решить, каким признакам следует отдать предпочтение, а поэкземплярному сравнению отпечатков с изображениями, имеющимися в литературе, и пользуются заранее заданными систематическими критериями.

По-видимому, монотопные ряды могут с успехом применяться и в палинологии, при этом с их помощью можно будет вскрыть конвергентные формы микрофоссилий. В современной палинологии все большее распространение получают различные формальные классификации, в которых каждому признаку придается более или менее строго определенное таксономическое значение. В этом сила и слабость современной палинологии. Сила в том, что по комплексу признаков легко найти подходящий таксон для любого экземпляра. Слабость — в принципиальном несоответствии основным закономерностям распределения признаков между таксонами разного родства. Как известно, один и тот же признак в разных группах растений в подавляющем большинстве случаев имеет неодинаковое значение. Например, количество семядолей — ведущий признак в систематике покрытосеменных — обнаруживает значительные вариации в пределах одного вида хвойных. Онтогенетический тип устьиц выдерживается чуть ли не у всех порядков голосеменных и может варьировать у одного вида покрытосеменных. У папоротников рассеченность листа может выдерживаться в пределах семейства (все известные диксониевые перистосложные), а может сильно варьировать в пределах рода (*Asplenium*) и даже вида (некоторые *Marattia*). Очевидно, подобная неравноценность признаков должна быть свойственна и микрофоссилиям. А это означает, что, строго фиксируя систематическую значимость признаков, мы заведомо идем на таксономическое разъединение спор и пыльцы родственных растений и, наоборот, в пределы одного рода или вида включаем растения, не связанные столь близким родством. Этих ошибок можно, по-видимому, избежать, если больше внимания обращать на внутривидовую изменчивость спор и пыльцы, изучая ее как путем построения монотопных рядов, так и анализируя содержимое спорангиев (пыльников).

Путем построения монотопных рядов можно вскрывать случаи конвергентного сродства. Конвергентными будут формы, попадающие на пересечение монотопных рядов.

ПОНЯТИЕ РОДА В ПАЛЕОВОТАНИКЕ

Разделение рода ископаемых растений на формальные и приближающиеся к естественным было введено еще А. Броньяром в 1822 г. После выделения категорий орган-рода и форм-рода и введения их в МКБН проблема казалась решенной. Но в действительности, как выяснилось позже, в практической работе отграничение тех и других оказалось условным, а часто и надуманным.

Противоречивость принятой концепции рода в палеоботанике уже рассматривалась Ф. Стафлём (Stafleu, 1967) и В.А. Красиловым (1967, 1969). Красилов указал некоторые источники этих противоречий: широкое развитие у растений гетеробатмии и, что примерно то же, невысокая целостность индивида со слабыми корреляционными цепями, связывающими органы в онто- и филогенезе. Разграничивая орган-роды и форм-роды (в любом их понимании), исследователи старались одним символом отразить степень близости соответствующих группировок к естественной системе. В МКБН (1959—1964) предполагается, что орган-роды могут быть отнесены к какому-либо семейству, тогда как форм-роды — нет. Недостатки этого критерия правильно отмечены Красиловым. Он предлагает рассматривать в качестве орган-родов таксоны с достаточно детализированным диагнозом, позволяющим видеть в них эквиваленты естественных родов. Но и это предложение не снимает всех трудностей, так как для его осуществления надо знать общий облик растений или хотя бы соотношение генеративных и вегетативных частей — случай довольно редкий в палеоботанике.

Иногда мы знаем о тех или иных ископаемых растениях очень много, и их вполне можно считать полноценными орган-родами в любом понимании. И все

же в дальнейшем выясняется, что наше представление было ложным. Роды *Svalbardia* и *Archaeopteris* казались хорошо изученными. Первый род в составе самостоятельного семейства *Svalbardiaceae* относили к порядку *Protopteridiales*, а второй род — к порядку *Archaeopteridiales*. Между тем спорношения обоих родов практически неразличимы, и теперь мы имеем все основания полагать оба рода близкородственными (может быть, даже синонимичными) и принадлежащими не к прапапоротникам, а к прогимноспермам. Они имели стволы *Callixylon*, детально изученные еще в 1911 г. М.Д. Залесским, а затем и другими палеоботаниками. Эти стволы относили к своеобразным кордаитам (сем. *Pityacae*). Таким образом, три типичных орган-рода, уверенно относимые к разным порядкам и даже классам, оказались возможными представителями одного рода.

Очевидно, что при любом понимании орган-рода и форм-рода природу и истинное соотношение указанных девонских родов нельзя было предусмотреть и все рассуждения на этот счет были бы беспредметными. Приведенный случай учит многому. Во-первых, прекрасно зная о гетеробатмии и слабости корреляционных цепей у растений, палеоботаники все же не могут отрешиться от некоторых корреляций, кажущихся единственно возможными. Например, они не представляли себе пикноксильный ствол в сочетании с мега- и микро-спорангиями прапапоротникового типа. Поэтому им не приходило в голову, что *Archaeopteris* и *Callixylon* — части одного растения. Во-вторых, введенные Броньяром признаки отграничения формальных родов по типу жилкования и степени рассечения листа невольно проникли в сознание палеоботаников как признаки, достаточные для разделения и естественных родов. Поэтому при всем сходстве спорношений стерильные перья *Archaeopteris* и *Svalbardia* легко отнесли к разным родам, а затем, исходя из внешнего сходства, *Archaeopteris* сблизили с *Rhacopteris* и *Anisopteris*, а *Svalbardia* — с протоптеридиевыми. В-третьих, как и в случае с видовыми определениями, разобранными выше, исследователи, решая вопрос о родовом определении, меньше внимания уделяли другим растениям данной или смежной по возрасту флоры, с которыми можно было провести сравнение, поступившись канонизированными морфологическими критериями систематического различия, чем сходным растениям, изображенным в литературе и происходящим из другой флоры. Именно поэтому *Archaeopteris* сравнивали не со *Svalbardia* (несмотря на присутствие переходных форм), а с кульмскими *Anisopteris* и вестфальскими *Rhacopteris*.

Если проследить судьбу орган-родов и форм-родов, мы увидим любопытные трансформации. Роды *Glossopteris*, *Odontopteris*, *Lonchopteris*, *Clathropteris*, *Phlebopteris* и другие, первоначально считавшиеся формальными, почти не изменили своего объема и теперь рассматриваются как более или менее естественные группировки, хотя и частью рангом выше рода. В то же время описанные Броньяром роды, размещенные по семействам и являвшиеся, таким образом, орган-родами, оказались или сборными (*Sphenophyllum*, *Stigmaria*, *Noeggerathia*, *Poacites*), или принадлежащими совсем к другим надродовым таксонам (*Sigillaria* включалась в папоротники, *Clathraria* — в однодольные и т.д.). В МКБН указывается, что форм-роды искусственны в разной степени. То же относится и к орган-родам. Более того, можно сказать, что между типичными форм-родами и орган-родами существует сложная интерградация, причем провести где-либо четкую разграничительную линию невозможно. Но спрашивается, нужны ли и эта разграничительная линия, и сами понятия орган- и форм-рода? Ведь не случайно же палеоботаники (кроме некоторых палинологов) практически никогда не соблюдают совет 41А МКБН и, устанавливая новый род, и не указывают, к какой категории его следует отнести.

При введении в официальную номенклатуру двух рассматриваемых категорий родов, видимо, преследовалась задача отразить специфику палеоботанического материала по сравнению с рецентным и меру его однородности в отношении к

филогенетической системе. Категории орган- и форм-рода, видимо, должны были: 1) узаконить возможность введения для различных органов одного и того же растения разных родовых названий; 2) узаконить распространение бинарной номенклатуры на фрагментарные остатки, на которых нельзя проследить признаки, необходимые для систематизации в рамках филогенетической классификации; 3) предостеречь специалистов от обращения с родами ископаемых растений наравне с ныне живущими родами.

Тем не менее орган- и форм-роды остались практически лишь на страницах кодекса и в статьях, посвященных вопросам номенклатуры и таксономии растительных остатков. Обе категории, несмотря на широкую известность, оказались нежизненными в практической работе и, по-видимому, ненужными¹. Показательно, что в палеозоологии можно легко найти сходные по объему таксоны, но аналогичные понятия никогда не вводились. Может быть, все дело в том, что специфика палеоботанического материала не требует выработки различных узаконенных категорий родового ранга, которых из-за разнообразия сохранности и изученности палеоботанических объектов потребуются бесконечное множество (и все они будут нестабильными). Вместо этого в статью 3 МКБН можно ввести примечания, указывающие на специфику палеоботанических родов, а именно на допустимость введения для одного растения более чем одного родового названия (по причине разрозненности остатков или разных типов сохранности) или, наоборот, на возможность включения в один род однотипных растительных остатков, исходные растения которых могли не принадлежать к одному роду и даже таксону более высокого ранга.

При определении как орган-, так и форм-рода МКБН обращается с ними как с целостными категориями, в пределах которых отношение составляющих членов к естественной системе одинаково (т.е. известна или нет принадлежность к семейству всех видов рода). В действительности очень часто принадлежность к семейству доказана лишь для части видов рода или даже для одного вида (не обязательно типового). Разные виды, всеми исследователями относившиеся к одному роду, вполне могут оказаться представителями разных семейств. Например, в пределах рода *Callipteris*, относимого к *Medullosaceae*, по-видимому, есть представители *Peltaspermaceae*, но выделить соответствующие виды в отдельный род мы пока не вправе. Представители разных семейств, возможно, кроются и среди многих других родов (*Podozamites*, *Sphenophyllum*, *Schizoneura* и др.), которые по МКБН должны рассматриваться как полноценные орган-роды. Складывается ситуация, которую в обобщенном виде можно представить так. Род А составлен видами a_1 (типовой вид), a_2 , a_3 и т.д. Выясняется, что a_1 и, следовательно, А принадлежит к семейству Х. В этом случае a_2 , a_3 и другие виды могут быть включены в Х лишь условно, по аналогии с a_1 , хотя на них не наблюдались характерные признаки Х (а именно присутствие признаков Х на всех видах А и есть основная гарантия целостности рода), касающиеся, например, генеративных органов или анатомии вегетативных частей. Осторожность требует в этом случае выделить все виды А, кроме a_1 , в отдельный род. Сложнее положение, если принадлежность к Х установлена для a_2 . Тогда a_2 надо выделять в род В, а a_1 , a_3 и т.д. оставлять в А. Если затем выяснилось, что a_1 и a_2 действительно принадлежат к одному роду, то А включается в Х, а род В упраздняется как младший синоним А. Одновременно все виды А, кроме a_1 и a_2 ,

¹ Критика концепции орган- и форм-рода велась ранее и с противоположных позиций, особенно палинологами. Указывалось, что следует максимально "разгрузить" формальные классификации и привязать ископаемые формы к естественной системе. Подчеркивалось, что по ископаемым остаткам мы устанавливаем роды и виды растений, а не некие группировки, часто объединяемые лишь по признакам сходства. Критика этих воззрений достаточно подробно дана А.Н. Сладковым (1967).

выделяются в самостоятельный род *C*. Иными словами, установление принадлежности к семейству одного вида палеоботанического рода влечет введение нового родового названия для всех остальных видов того же рода, у которых необходимые признаки семейства не удалось наблюдать. Тем самым стабильность родовых названий сводится к минимуму.

Правда, у нас есть возможность эту стабильность сохранить. Для этого надо рассматривать род *A* как формальный (тогда его виды могут относиться к разным семействам), несмотря на то что a_1 — достоверный представитель семейства *X* и *A* по МКБН — типичный орган-род. Эти простые примеры показывают, что в условиях недоказанной целостности рода (а это наиболее обычная ситуация, ибо кто может поручиться, что данный морфологический тип листа, стебля и т.д., выделяемый как род, свойствен лишь одному семейству) принятие категорий орган-рода и форм-рода отнюдь не содействует стабильности родовых названий при строгом таксономическом и номенклатурном подходе. Обе категории имеет смысл оставить лишь в смысле операциональных терминов, не узаконенных кодексом.

НАДРОДОВЫЕ ТАКСОНЫ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

Рассматривая принципы выделения надродовых таксонов в палеоботанике, приходится учитывать прежде всего соотношение естественной и искусственной классификаций. Вначале отметим, что сами термины "естественная" и "искусственная" не вполне правомерны. Всякая классификация естественна, если она основывается на комплексе реально наблюдаемых признаков. Поэтому, как и в неонтологии, может быть, вернее говорить о фенетической и филетической (филогенетической) классификациях ископаемых растений. В основу первой можно класть распределение наблюдаемых морфологических признаков, а в основу второй — косвенные соображения о филогении (большей частью основанные на интуитивной вероятностной оценке сходства) и, следовательно, о родстве таксонов. В силу неповторимости эволюции филогенетическая классификация мыслится максимально стабильной, а отсюда и наиболее ценной для систематики. В действительности в наших филогенетических реконструкциях несравненно больше пробелов, чем достоверно выявленных связей. Отсюда не поддающееся учету разнообразие предложенных в литературе филогенетических классификаций. Таким образом, ни о какой стабильности филогенетической классификации говорить не приходится. Наоборот, трудно представить себе что-либо более нестабильное в систематике, чем надродовые таксоны растений в понимании разных авторов и одних и тех же авторов в разные годы. Поэтому понятны существующие стремления ослабить зависимость надродовых классификаций от филогенетических гипотез (см.: Любищев, 1968).

Однако не в этом заключаются основные ограничения, которые специфика ископаемого материала накладывает на исключительное использование филогенетической классификации. В задачу каждой классификации входит учет разнообразия предметов и явлений таким образом, чтобы мы могли: 1) данный предмет и явление с максимальной объективностью отнести к той или иной категории на основании наблюдаемых признаков или, наоборот, 2) исходя из принадлежности данного предмета и явления к некоей категории, судить об обладании им определенным набором признаков. Первую сторону (или задачу) классификации можно назвать инвентаризаторской, а вторую — прогностической, причем обе стороны тесно связаны. Имеющиеся варианты филогенетической классификации хуже или лучше, но справляются с обеими задачами, только имея дело с современными растениями. В палеоботанике же мы сплошь и рядом сталкиваемся с невозможностью подобрать подходящий надродовой

таксон для данного ископаемого растения в силу ли своеобразия признаков или по причине недостаточной полноты сохранности. И, наоборот, имеется масса примеров, когда то или иное растение было отнесено к какому-либо надродовому таксону на основании необходимой части тела растения, а открытие других частей в дальнейшем показывало ошибочность принятого решения. Последний случай связан с неоправдавшимся прогнозом тех признаков, которые не были известны сразу, а лишь предполагались по аналогии, в силу привычных корреляций. Иными словами, и инвентаризаторская и прогностическая ценность существующей филогенетической классификации применительно к ископаемым растениям оказалась довольно низкой. Сказанное особенно относится к палеозойским и раннемезозойским растениям. Впрочем, и более поздние растения постоянно преподносят сюрпризы при более детальном исследовании.

Случаи, когда палеоботаники ошибались относительно положения растения в филогенетической схеме (любого варианта), неисчислимы. Даже имея на вооружении микроскопическую технику, они не могли предвидеть, что пикноксилы *Callixylon* принадлежат тому же растению, что и "прапапоротник" *Archaeopteris*. Этот и многие другие аналогичные случаи, начиная с отнесения Шлоттгеймом листья каламитов к казуаринам, являются скорее правилом, чем исключением в палеоботанической практике. В основе всех этих ошибок лежит тот факт, что филогенетическая система, более или менее удовлетворительно справляющаяся с учетом разнообразия современных растений и тех ископаемых форм, общий облик и строение фруктификаций которых известны достаточно хорошо, малопригодна для растительных остатков, представляющих собой недостаточно специфичную часть растения. В силу конвергенции и параллелизма сходные органы могут быть у неродственных растений, а в силу гомологичной изменчивости можно наблюдать у разных надродовых таксонов и сходные наборы морфологических признаков. При этом члены разных рядов изменчивости могут быть более сходными, чем члены одного ряда. Например, по строению вайи простоперистые *Dicroidium hughesii* (O. Feistm.) Goth. ближе к папоротникам *Danaeopsis*, чем к другим видам своего рода.

Эти и подобные случаи показывают, что применявшиеся до сих пор методы надродовой таксономии ископаемых растений несовершенны и требуют пересмотра. Имея в руках отдельные части разных растений, прижизненное сочетание которых неизвестно, мы, как правило, не можем судить об их систематическом положении. Специальные подсчеты показывают, что мы не знаем положение (с точностью до семейства) примерно 75% родов палеозойских и мезозойских растений СССР, а для многих из них не может быть указан порядок и даже класс. Обычно на эти трудности смотрят как на временные, но опыт показывает, что из-за трудоемкости детальных палеоботанических исследований и запутанности номенклатуры количество родов, которые удается поместить в филогенетическую классификацию, растет значительно медленнее, чем родов *incertae sedis*. Поэтому необходимы меры, чтобы разместить такие роды по надродовым таксонам, не дожидаясь их привязки к филогенетической классификации. В основе этих таксонов должно лежать соотношение признаков, непосредственно наблюдаемых на остатках, а не косвенные соображения о возможных филогенетических связях родительских растений. При создании этой классификации, видимо, придется помещать разные виды одного рода в разные инфратурмы и субтурмы. Больше того, коль скоро задача такой классификации — облегчить поиск в литературе описанных ранее растений с заданными признаками, может быть, целесообразно всю классификацию делать по принципу не дихотомической иерархии, а объемной решетки. Тогда поиск нужного рода или вида можно будет вести по любой категории признаков.

Сказанным не исчерпываются трудности надродовой таксономии ископаемых растений. В основе многих семейств лежат роды, установленные по веге-

тативным частям, и, хотя с этими семействами принято связывать некий тип спороношений, строение последних было установлено не для типового вида соответствующего типового рода. В то же время есть определенные данные, что листья (или облиственные побеги) сходного облика и того же палеоботанического рода могут принадлежать другому семейству и даже порядку. Например, типовым родом сем. Sphenophyllaceae является Sphenophyllum. Его типовой вид, *S. emarginatum* Brongn., установлен по стерильным облиственным побегам. Позже в органической связи с такими побегами Р. Зейллер, а затем У. Белл нашли спороношения, но различного типа. Соответствуют ли эти спороношения Sphenophyllostachys и Bowmanites, которые считаются свойственными Sphenophyllaceae, неизвестно. Еще сложнее обстоит дело с сем. Calamitaceae, тип которого (Calamites) установлен для сердцевинных отливов, а их связь не только с генеративными органами, но и с определенной лиственной частью все неопределенна. Тем не менее почему-то считается, что этому семейству свойственны стробилы типа Calamostachys или близкие по строению, хотя с равной степенью вероятности это может быть, например, Calamoscarpon или Kallostachys.

Аналогичное положение наблюдается с семействами Podozamitaceae, Lepidodendraceae, Sigillariaceae, Glossopteridaceae. Придаваемый этим семействам объем можно оспаривать, так как их типификация непригодна для установления постоянной связи с названием определенного типа фруктификаций. Еще большие номенклатурные трудности возникнут при ревизии семейств, спороношения которых вовсе не известны. Это Caenodendraceae, Prelepidodendraceae, Pseudoborniaceae, Pityaceae и др.

Указанные выше роды (Sphenophyllum, Calamites) фактически являются формальными и заведомо объединяют представителей разных семейств, но в силу принятых номенклатурных норм они рассматриваются орган-родами. То, что эти и им подобные роды являются типовыми, практически не дает возможности упорядочить надродовую таксономию значительной части палеозойских и многих мезозойских растений, но отметить существующую типификацию и упразднить существующие семейства на основе анализа фертильных органов невозможно. Поэтому не случайно большое количество стробилос с изученным по минерализованным остаткам анатомическим строением не может найти места в существующей классификации. В то же время роды, установленные по отпечаткам вегетативных частей, распределены по семействам.

Складывается любопытная ситуация. Все виды Sphenophyllum вместе с типовым видом автоматически включаются в Sphenophyllaceae, хотя листва типа Sphenophyllum характеризует также сем. Tristachyaceae и, может быть, порядок Cheirostobales, для которых "не осталось" видов, установленных по облиственным побегам. То же можно сказать о включении всех Calamites вместе с Annularia и Asterophyllites в сем. Calamitaceae. Все виды Lepidodendron включаются вместе с типовым видом *L. dichotomum* Stern. в сем. Lepidodendraceae, хотя никто не знает, свойственны ли этому виду стробилы Lepidostrobos или Lepidoscarpon (типовой род семейства Lepidoscarpaceae).

Основная причина подобной несуразности в том, что типификация надродовых таксонов велась по вегетативным частям, морфологический тип которых свойствен более чем одному семейству, порядку и даже классу. По-видимому, настало время включить в МКБН новые положения, которые бы: 1) предотвращали выбор типовых родов тех, которые установлены по вегетативным частям, 2) ограничивали приоритет семейств, типовые роды которых не могут быть достоверно связаны с фруктификациями какого-нибудь одного типа, или 3) вообще ограничивали приоритет семейств ископаемых растений.

НОМЕНКЛАТУРНЫЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЕ ВНЕДРЕНИЯ НОВОЙ ТЕХНИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Применение специальных физических и химических методов исследования ископаемых растений приобрело в последние 10—15 лет широкий размах и позволило получить более полное представление об их структуре и систематике. Но одновременно возник целый круг таксономических и номенклатурных проблем, частью уже рассмотренных выше.

Таксономия и номенклатура ископаемых растений характеризуются несколькими важными особенностями, вызванными спецификой ископаемого материала. Во-первых, до захоронения растения обычно расчленились на органы, установить связь которых нелегко, в частности прижизненное соответствие фертильных и стерильных частей. Это привело к возникновению проблемы рода в палеоботанике. Во-вторых, не на каждом имеющемся экземпляре одного и того же органа данного вида мы можем изучить нужную сумму признаков. Иными словами, если при изучении современных растений любой экземпляр может быть подвергнут исследованию с заданной деятельностью, если он достиг требуемой стадии зрелости, то с ископаемым материалом положение чуть ли не обратное. Трудно найти два одинаковых по сохранности экземпляра. В МКБН это второе обстоятельство остатков вызывает наибольшие таксономические и, следовательно, номенклатурные осложнения при введении новых технических приемов. Последние вовлекают в анализ новые группы признаков, распределение которых в материале, изучавшемся предыдущими исследователями, неизвестно. Поэтому отождествление вновь изученных экземпляров с описанными в литературе или осложняется, или становится полностью невозможным. Складываются новые таксономические группировки, и в большинстве случаев трудно судить, какое место в них занимают номенклатурные типы ранее установленных таксонов. Хорошо, если удастся тот же комплекс технических приемов применить к типовому материалу (если не к типу, то к синтипам или паратипам), но чаще это не удается. Выбрать же заменяющий тип мы не имеем права.

Таким образом, внедрение новой техники усложняет как саму типификацию, так и дальнейшее использование номенклатурных типов. Поскольку типификация является непременным условием стабильности номенклатуры, указанная особенность ископаемого материала приобретает решающее значение. Но в литературе ей уделялось мало внимания. Правда, еще в 30-х годах Т. Гаррис и Р. Флорин предложили разделять номенклатуру листьев, у которых известно или нет строение кутикулы. Аналогичный подход применялся и другими палеоботаниками. Это, безусловно, наиболее радикальное решение проблем, возникающих с внедрением нового (в данном случае эпидермально-кутикулярного) метода. Но, поступая так каждый раз, мы неизменно усложним номенклатуру. Уровней детальности изучения материала много, и для каждого уровня придется составлять независимую номенклатуру.

Альтернативное, но не всегда осуществимое решение — введение серии типоидов в соответствии с предложениями В. Реми и Р. Реми (подробнее о типоидах см.: Мейен, 1968). Назначение типоидов — продемонстрировать признаки, отсутствующие на номенклатурном типе. Типоиды имеют, таким образом, не номенклатурный, а таксономический смысл, но все же несут и некоторую номенклатурную нагрузку. В результате разные признаки данного вида типифицируются с разной степенью определенности и только признаки, видимые на голотипе, типифицируются окончательно. Разумеется, выбор типоида может быть отменен, если более детальные исследования докажут его принадлежность к другому виду, чем номенклатурный тип. Метод типоидов, конечно, чреват таксономическими и номенклатурными просчетами, но, по-

видимому, это единственная возможность иметь стабильную и не усложненную сверх меры номенклатуру в условиях все более широкого внедрения разнообразной исследовательской техники.

Проникая на все более глубокие структурные уровни ископаемых остатков, мы неизбежно начинаем и мыслить иначе. Когда-то палеоботаники убедились, что растения, удивительно похожие на *Adiantum*, *Anemia*, *Casuarina*, *Yucca*, *Zostera* и поэтому названные *Adiantites*, *Aneimites*, *Casuarinites* (= *Annularia*), *Yuccites*, *Zosterophyllum*, никакого отношения к современным родам не имеют и лишь искусно имитируют их листву и побеги. Связь этого поверхностного сходства с параллелизмом и конвергенцией была установлена благодаря счастливым находкам (различных органов в органической связи) и совершенствованию техники. Исследователи должны были насторожиться. Недаром, говоря о сходстве папоротников и птеридоспермов, А. Сьюорд писал, что это — продукт эволюции, как будто нарочно созданный, чтобы служить предостережением палеоботаникам, которые часто принимают внешнее сходство за органическое родство.

Нельзя сказать, чтобы предостережение Сьюорда было очень эффективным. Случай, когда палеоботаники относили растения к той или иной группе на основании лишь поверхностного сходства, не поддаются учету. Часто следствием были крупные биогеографические и стратиграфические ошибки. Например, отнесение *Pursongia* к глоссоптеридам служило подкреплением ошибочного мнения о близком родстве пермских флор Ангариды и Гондваны. Отнесение к одному роду ангарских и еврамерийских каллиптерид (видимо, принадлежащих к разным семействам) повлекло в свое время ошибку в проведении границы карбона и перми в Сибири.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВОПРОСЫ

Хотя за истекшие полтора века собраны огромные материалы по истории растительного мира, палеоботанические данные мало использовались для решения эволюционных вопросов. В основном они привлекались для показа конкретной истории растений, в меньшей степени — для установления отдельных эволюционных тенденций. Не случайно в статьях и сводках по основным общебиологическим проблемам палеоботанические наблюдения почти не фигурируют. Исключения довольно редки.

В данном разделе не будем останавливаться на всех аспектах применения палеоботанических фактов к пониманию эволюционных вопросов, а только на некоторых из них, прежде всего на тех, которые заставляют критически пересмотреть ряд положений, зачастую считающихся общепринятыми. Речь пойдет о кодексе примитивности, значении латентных потенций и некоторых смежных вопросах.

При выработке филогенетической классификации таксона любого ранга систематик вынужден хотя бы мысленно составить кодекс примитивности признаков. Определение примитивности и продвинутости признаков производится по-разному. Например, если род А близок роду В, то предполагается, что более примитивной секцией рода А будет та, в которой наблюдается больше сходства с В. Эти рассуждения основываются на обычных представлениях о дивергенции. В других случаях исходят из косвенных соображений, обращаясь к общим морфогенетическим теориям. После открытия псилофитов теория колосом Потонье, преобразовавшаяся в теломную теорию, стала чуть ли не установленным фактом. Получили всеобщее признание и такие морфологические модусы, как планация, перевершинивание, инкурвация и т.д. Работами других исследователей была показана возможность редуccionной соматической эволюции (от деревьев к травам). Эти теоретические взгляды находили

отражение в конкретных филогенетических схемах, хотя, казалось бы, рассуждения должны были идти в обратном направлении — от конкретных филогенезов к общим закономерностям. Мысль исследователей попала в своеобразный порочный круг. На основе обобщенной (и, как мы теперь знаем, сомнительной) схемы филогенеза высших растений, выведившей основные группы их из псилофитов типа ринии, были сформулированы и генеральные линии эволюции в пределах каждой группы. Построенные филогенетические схемы опирались на специально подобранные ряды ископаемых растений, родство которых неясно.

Все эти предложенные в литературе схемы не стоило бы оспаривать, если бы они не оставляли в стороне огромное количество установленных палеоботаниками родов. Другими существенными недостатками этих схем являлись: 1) недооценка или игнорирование параллелизма (в известной сводке В. Циммермана "Филогения растений" термин "параллельное развитие" употребляется лишь один раз) и латентных потенциалов и 2) придание большинству морфогенетических модусов однонаправленности чуть ли не во всех случаях. Неотении и фетализации придавалось значение в происхождении крупных групп, но роль этих явлений в формировании таксонов низкого ранга практически сводилась к минимуму.

Между тем все шире разворачиваются детальные палеоботанические исследования и все чаще приходится сталкиваться с явлениями параллелизма, захватывающего ткани, органы и целые системы их. Эти явления, видимо, осуществляются как новообразование или как реактивация латентных потенциалов. Сходный эффект, видимо, может вызывать неотения и особенно фетализация (в понимании Л. Болъка). Прежде чем придавать неотении и фетализации ведущее значение в происхождении таксонов такого ранга, как покрытосеменные, логично предположить, что они играли огромную роль в становлении более мелких таксонов. Признание этого факта означает возможность возврата ключевых фенотипических особенностей в состояние, неотличимое (доступными нам средствами) от предкового. Насколько широко распространены эти процессы и насколько крупные системы органов они могут захватывать, мы не знаем. Достоверность такого хода эволюции как будто доказана изучением ископаемых тетрапод (Шишкин, 1968). Тем более вероятно широкое развитие этих процессов у растений с их слабыми корреляционными цепями (в онто- и филогенезе).

Раз так, то, составляя кодекс примитивности, мы должны делать выбор между примитивными и фетализированными признаками. Никаких критериев их различия предложить нельзя, кроме анализа тератологических явлений и конкретных филогенезов. Продолжая рассуждения в том же направлении, мы приходим к выводу, что все выведенные В. Циммерманом и его последователями морфогенетические модусы (элементарные процессы) — планация, перевершинивание, срастание, редукция, инкурвация, а также процессы, различаемые в эволюции тканей, могут быть обратимыми. По-видимому, обратимы и некоторые направления специализации структур и особенностей, намеченные А.Л. Тахтаджяном (1966) для цветковых. Соответственно иначе придется оценивать и явления гетеробатмии, которые часто понимают (несмотря на четкую формулировку А.Л. Тахтаджяна) как одновременное достижение разными частями растения данного уровня эволюционной продвинутости. В действительности любой пример гетеробатмии при желании может быть истолкован двояко, а именно одни и те же признаки могут быть приняты за примитивные или за вернувшиеся в силу фетализации в состояние, неотличимое от анцестрального. По-видимому, подобные возвраты часто осуществляются не путем постепенного перехода в длинном ряду поколений, а через быструю смену немногих альтернативных состояний, обладающих наибольшей устойчивостью.

Приведенные рассуждения не могут быть наглядно показаны на конкретных филогенетических рядах ископаемых форм. Тем не менее данные палеоботаники, добытые в последние годы, наводят на предположения такого рода. Например, мы познакомились с уже упомянутой выше группой прогимноспермов. К ней, помимо *Archaeopteris*, относятся *Protopteridium*, *Aneurophyton*, *Svalbardia*, *Tetrazylopteris*, относившиеся к папоротникам, *Protospitys*, включавшийся в кордаиты или птеридоспермы, и *Ginkgoophyton* (= *Eddya*). По рассечению вегетативных частей мы видим здесь полный набор форм — от простых листьев, сидящих по правильной спирали на неветвящейся оси (*Eddya*), до сложно ветвящейся с сильным рассечением конкретных перышек (*Svalbardia*, некоторые *Archaeopteris*). Хотя стратиграфическое распределение представителей прогимноспермов во многом неясно из-за сборности некоторых родов, все же можно считать, что весь этот комплекс определился еще в среднем—позднем девоне. Потомками прогимноспермов обоснованно считаются цикадофиты и кониферофиты, также характеризующиеся самым различным рассечением вегетативных частей. При этом нет оснований предполагать, что формы с большим рассечением вегетативных частей взяли начало от прогимноспермов с меньшим рассечением или наоборот. Соответственно нет оснований видеть здесь проявление направленной редукции ветвления или обратного процесса. Среди каждой крупной группы цикадофитов, птеридоспермов и папоротников мы встречаем виды с самым различным рассечением вегетативных частей, причем опять же распределение этих видов в разрезе не дает основания предполагать существование какой-либо однонаправленной тенденции ни в одном случае. Показательно, что среди многих современных папоротников встречаются в пределах одного рода листья от простых до дваждыперистых, причем любой вариант при желании можно назвать более примитивным. Этот пример показывает, что степень рассечения листа — легко обратимый в ходе эволюции признак. Подобные соображения можно привести и по другим морфогенетическим модусам.

Наблюдения последних лет все с большей определенностью показывают независимость появления в ходе эволюции массивов вторичной ксилемы, например, у древовидных плауновидных, членистостебельных, прогимноспермов и прапапоротников. В то же время у форм, которые выводятся из этих групп, вторичная древесина может отсутствовать. Иными словами, присутствие или отсутствие этого признака может быть свидетельством и примитивности и продвинутой растении. Поэтому спор о направлении соматической эволюции от деревьев к травам или наоборот в любой группе растений в значительной степени беспредметен, если в его основе не лежит анализа палеонтологических документов.

Эти примеры приведены здесь, чтобы показать необходимость более широкого применения палеоботаники к решению эволюционных вопросов как общего порядка, так и касающихся обоснования отдельных филогенетических ветвей. Более того, в силу широкого распространения фетализаций и вторичного появления признаков, неотличимых от анцестральных, мы можем считать составленной для данной группы кодекс примитивности доказанным только тогда, когда он документирован палеоботаникой, тератологией или исторической географией растений (для таксонов низкого ранга). Обратимость если не всех, то многих морфогенетических элементарных процессов может быть связана с реактивацией латентных потенциалов, которая, видимо, могла осуществляться по прошествии огромных промежутков времени.

Изучение этих и других эволюционных проблем на палеоботаническом материале до сих пор проводилось лишь от случая к случаю, хотя возможности для этого очень большие. Ископаемые растения в этом отношении довольно благодарный объект исследования, так как современная техника позволяет

проникнуть в глубокие анатомические структуры, которым можно легко подыскать современные аналоги, а это редко доступно при изучении других ископаемых организмов. Необходимым условием эволюционных палеоботанических исследований является тщательная монографическая обработка всех возможных представителей отдельных ключевых групп вместо сравнительно поверхностного изучения разных групп, составляющих данную флору. К сожалению, в силу сложившихся условий работы палеоботаников такие монографии, посвященные, например, одному, но широко распространенному роду, с ревизией видового состава, исчерпывающим анализом морфологии и микроструктуры, географического и геологического распределения чрезвычайно редки. Монографии, посвященные более крупным группам, выходят еще реже и часто во многом являются формальными синопсисами.

* * *

Таковы некоторые основные проблемы, стоящие перед палеоботаникой в середине второго столетия ее официального существования. Разумеется, за рамками статьи остались многие важные аспекты палеоботанических исследований. В частности, мы вовсе не касались стратиграфических, географических и экологических проблем.

В каждой науке накопление нового материала рано или поздно приводит к пересмотру основополагающих принципов. Последние полстолетия теоретическая палеоботаника развивалась примерно в одном направлении, в основании которого лежат, пожалуй, идеи Г. Потонье. Краеугольные камни нынешней теоретической палеоботаники — это теломная теория в ее разных вариантах, примат дивергентной эволюции, строгая монофилия. Новые факты не перечеркивают прежних идей, но они показывают ошибочность или недостаточность аргументации, выявляют огромную роль параллелизмов и, как следствие, ставят под сомнение некоторые принятые нормы таксономии и номенклатуры. Нельзя сказать, чтобы эти факты были достаточными для создания новых законченных концепций. Чаще они в значительной мере лишь порождают скепсис во взглядах, заставляют задуматься над проблемами, которые считались решенными еще совсем недавно.

Палеонтологический журнал. 1970. № 4.

PHYLLOTHECA-ПОДОВНЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКОЙ ФЛОРЫ АНГАРИДЫ

I. ВВЕДЕНИЕ

Род *Phyllothesa* — один из наиболее известных родов ископаемых членистостебельных, неизменно фигурирующий во всех палеоботанических сводках и курсах. Обычно считается, что этот род был особенно характерен для позднего палеозоя Гондваны и Ангариды, но продолжал существовать в юре (*P. bronngiartiana* Zigno) и даже в раннем мелу (*P. whaitsii* Sew.).

Первоначально отнесение ископаемых остатков к *Phyllothesa* основывалось главным образом на изучении стерильных побегов. Спороношения этого рода были исследованы весьма поверхностно. Их изображения публиковались несколько раз (Schmalhausen, 1879; Залесский, 1918; Gothan, 1927; Нейбург, 1948; и др.), но без детального описания спорангиофоров и спорангиев. В 1955 г. Д. Таунроу впервые привел детальное описание спороношений типового вида *P. australis*

Brongn. Оказалось, что спорангиофоры этого вида дважды ветвились и располагались одиночными мутовками сразу над основанием мутовки стерильных листьев; каждая ветвь спорангиофора заканчивалась пельтатной структурой с четырьмя свободными спорангиями.

Спороношения ангарских филлотек, относимые к роду *Tchemovia* Zal., были изучены автором (Мейен, 1964, 1969). Спорангиофоры этого рода неветвящиеся и расположены несколькими плотно сидящими мутовками в каждом из междоузлий. Путем приготовления серийных срезов в плоскости диска спорангиофора и в перпендикулярной плоскости были обнаружены следующие признаки.

1. Спорангиофоры не ветвятся.

2. Спорангии прикрепляются к диску спорангиофора всей плоскостью; дистально они расширяются и имеют по внутреннему краю вырезку; у щитка спорангии соединяются по прямой линии, ниже они скреплены неправильными выступами и карманообразными углублениями.

3. Толщина дистальной стенки спорангия та же, что и боковых (т.е. стенок между соседними спорангиями); весьма вероятно, что спорангии *Tchemovia* срастались друг с другом вдоль боковых стенок.

Таким образом, пельтатная структура *Tchemovia* может рассматриваться как синангий. Показательно, что спорангиофоры с опавшими спорангиями не встречаются.

Спороношения этого типа вполне достоверно связаны с ангарскими филлотеками (Нейбург, 1964). Своеобразие *Tchemovia*, имевшей в отличие от других членистостебельных синангии, не нуждается в дополнительном разъяснении. Очевидно и различие *Tchemovia* и спороносных побегов *P. australis* Brongn. Таким образом, очевидно, что род *Phyllothesa* объединяет в себе неродственные растения, если принимать его в обычном смысле. Это заставляет более внимательно отнестись к строению вегетативных побегов, включаемых в этот род. Детальное описание таких побегов гондванских представителей *Phyllothesa* дано Таунроу (Townrow, 1955) и Пантом и Кидваи (Pant, Kidwai, 1968). В настоящей статье автор попытался обобщить данные по морфологии вегетативных побегов ангарских филлотек. Эта задача необычайно трудна. Общее число ангарских верхнепалеозойских филлотек около 80. Их описания большей частью схематичны, а почти все иллюстрации несовершенны и не дают необходимых деталей. Типовой материал многих видов утрачен, и получить новый материал для выбора новых типов слишком трудно или невозможно. Имеющиеся образцы не всегда хорошей сохранности и часто не позволяют наблюдать ключевые признаки. Кроме того, недостаточно четко очерчены рамки некоторых смежных родов ангарской флоры, и сравнение с ними затруднено теми же причинами.

Поэтому автор не мог дать здесь исчерпывающую ревизию всех ангарских *Phyllothesa*-подобных растений. Настоящая статья освещает лишь основные черты их морфологии, таксономии и номенклатуры.

II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основной новый материал, изученный автором, состоит примерно из 100 образцов, собранных А.П. Степановым (Москва) в 1964 г. в верхах перми Тунгусского бассейна (правый берег р. Таймуры у фактории Кербо; дегалинская свита, верхняя подсвита). Остальной дополнительный материал происходит из других местонахождений Тунгусского бассейна, а также Кузбасса, Печорского бассейна, Среднего Приуралья, Верхоянских гор и Монголии. Был также изучен оригинальный материал к следующим публикациям: Schmalhausen, 1879; Залесский, 1918; Нейбург, 1948, 1964; Шведов, 1961; Рассказова, 1961а, б; Горелова, 1960; Горелова, Радченко, 1962; Сикстель, 1962; Вербицкая, Радченко, 1968. Во

время пребывания в Индии автор имел возможность ознакомиться с индийскими филлотеками в Лакхнау, Аллахабаде и Калькутте.

На изученных образцах фитолейма сохранилась плохо, поэтому получить кутикулярные препараты или целлоидиновые пленки не удалось. Образцы изучались под микроскопом при увеличении 12—100 раз в отраженном свете, иногда в ксилоле. Рисунки приготовлены с рисовальным аппаратом или по фотографиям. Все иллюстрации приготовлены автором.

Изображенные образцы и упомянутые в тексте оригиналы к работам Шмальгаузена, Залесского, Нейбург и Рассказовой хранятся в Геологическом институте АН СССР (Москва). Остальные оригиналы хранятся в ЦНИГР музее в Ленинграде и в музее Западносибирского территориального геологического управления в г. Новокузнецке.

III. НАБЛЮДЕНИЯ

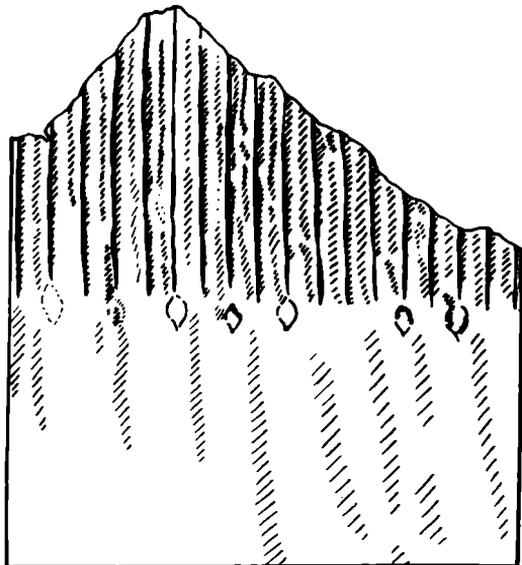
Растительные остатки, описанные в настоящей главе, происходят из одного местонахождения (Кербо) и одного слоя. Это более 70 образцов, на которых можно видеть и основной стебель, и боковые ветки вида *Phyllothesca turnaensis* Gogelova, что позволяет реконструировать общий облик этого растения.

Самый крупный образец (табл. I, фиг. 1; табл. XXXV, фиг. 10) основного стебля 55 мм в ширину. Он составлен правильным чередованием снизу вверх гладких и продольно-ребристых участков. Первые соответствуют междуузлиям и иногда обнаруживают неправильные расставленные складки. Ребристые участки соответствуют цилиндрическим, тесно прижатым к стеблю влагалищам, которые часто видны с внутренней стороны, отчего комиссуры выглядят узкими ребрами. Жилки в этом случае выглядят в виде пологих ребер или вовсе неразличимы. Образцы такого типа, найденные в Кербо, лишены веточных рубцов, но образец, изображенный Нейбург (1948, табл. 8, фиг. 4) и происходящий из Кузбасса, имеет такие рубцы у проксимального окончания комиссур (табл. I, фиг. 2, 3; рис. 1 в тексте). Внешняя поверхность таких крупных образцов может быть видна на других образцах (Рассказова, 1961а, табл. 9, фиг. 4, 5). Комиссуры выглядят здесь глубокими бороздками, а жилки — пологими ребрами, исчезающими к основанию влагалища.

Поверхность листа между комиссурами и средней жилкой часто грубо-поперечно-морщинистая (табл. II, фиг. 2, 3; табл. III, фиг. 1—4). На образцах хорошей сохранности можно видеть, что морщинистость связана с присутствием коротких, поперечно ориентированных очень мелких валиков и бугорков, встречающихся также на боковых стенках комиссур (табл. III, фиг. 1—3). Поэтому последние часто выглядят извилистыми. Эта извилистость рассматривается мной как признак, зависящий главным образом от сохранности материала.

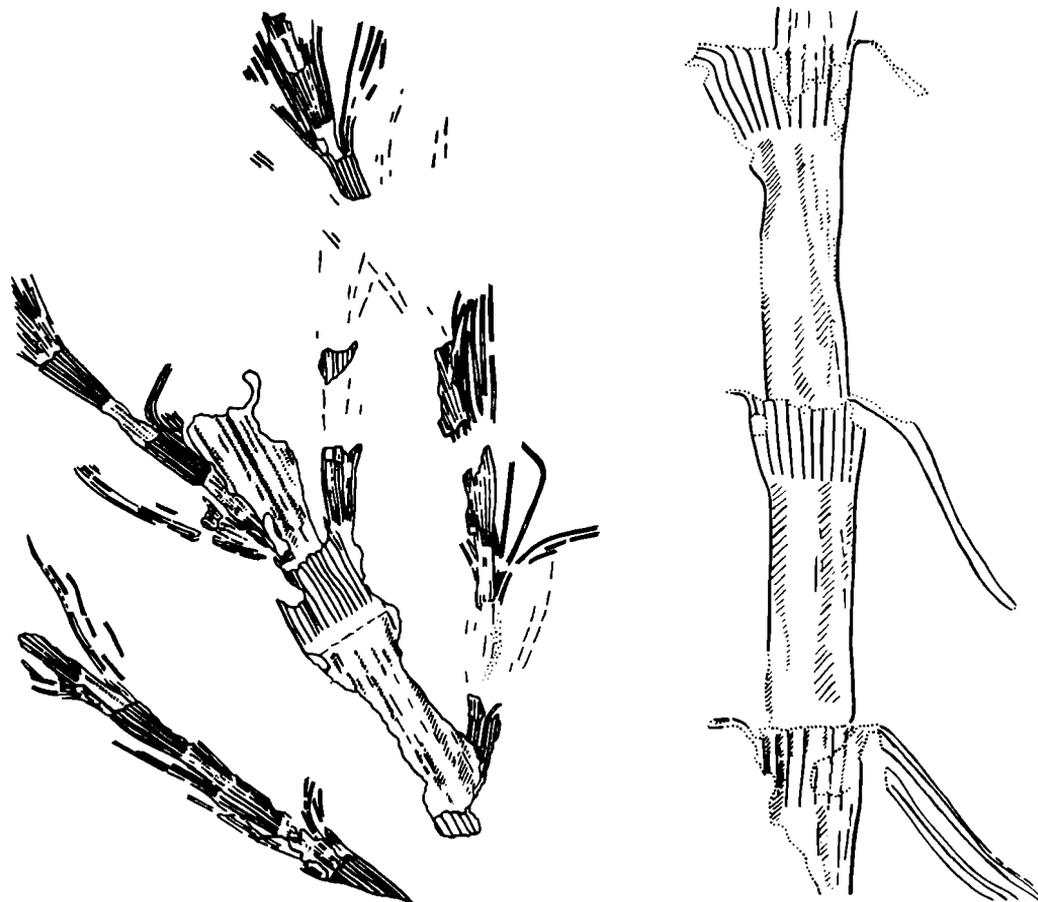
Более тонкие стебли (табл. II, фиг. 2—4; табл. III, фиг. 1—6; табл. IV, фиг. 1, 2; табл. V, фиг. 1—3; табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1) имеют в целом примерно такое же строение, но у них листья в цилиндрических влагалищах становятся уже, комиссуры резче и тоньше, жилки часто вовсе не выражены. Эти более тонкие стебли чаще несут ветки (табл. III, фиг. 5, 6; табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1; рис. 2 в тексте). Последние проходят между влагалищем и основным стеблем, а затем отклоняются под углом 30—45°. Наиболее тонкие стебли с ветками имеют в диаметре 4 мм (табл. V, фиг. 1, 2; табл. VII, фиг. 1). Имеются и более тонкие фрагменты основного стебля с цилиндрическими влагалищами (табл. V, фиг. 4; рис. 4 в тексте), но здесь нет боковых веток. Таким образом, у *P. turnaensis* наиболее интенсивно ветвится средняя часть стебля, имеющая диаметр 10—15 мм. В нижней части и в верхушке основного стебля ветки большей частью отсутствовали. Свободные части листьев на большинстве имеющихся экземпляров основного стебля отсутствуют, но в некоторых случаях они

Р и с. 1. *Phyllothesa turnaensis* Gorel. („*P. eliashevitschii*“ — Нейбург, 1948, табл. VIII, фиг. 4). Экз. №3249/1589; $\times 3$ (см. табл. 1, фиг. 2, 3). Кузбасс, верхняя пермь



Р и с. 2. *Phyllothesa turnaensis* Gorel. Главная ось с боковыми ветвями. Экз. № 3772/77; $\times 1,35$ (см. табл. IV, фиг. 2 и табл. V, фиг. 3). Местонахождение Кербо

Р и с. 3. *Phyllothesa turnaensis* Gorel. Свободные части листьев отогнуты. Экз. № 3772/157; $\times 2,25$ (см. табл. VII, фиг. 2, 3). Местонахождение Кербо

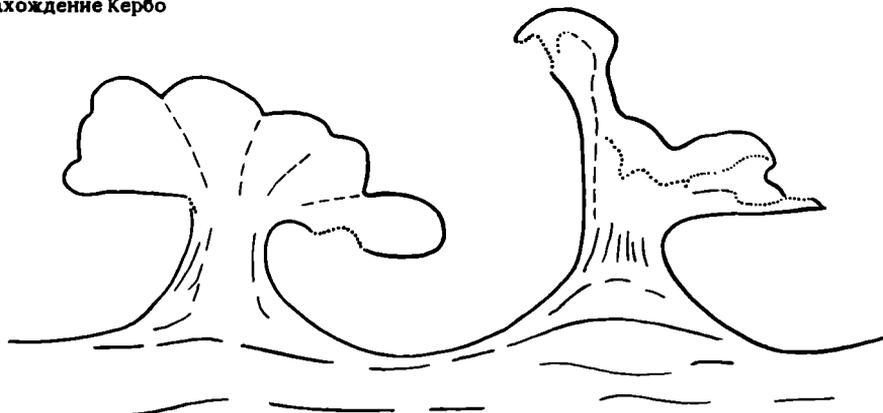




Р и с. 4 *Phyllothesa tumaensis* Goret. Тонкая неразветвленная главная ось с отчетливыми цилиндрическими влагалищами. Экз. № 3772/62—1; $\times 1,5$ (см. табл. V, фиг. 4). Местонахождение Кербо

Р и с. 5. *Phyllothesa tumaensis* Goret. Боковая ветвь. Экз. № 3772/64; $\times 3$ (см. табл. VII, фиг. 4; табл. VIII, фиг. 1). Местонахождение Кербо

Р и с. 6. *Phyllothesa tumaensis* Goret. Боковая ветвь. Экз. № 3772/86-1; $\times 3$ (см. табл. VIII, фиг. 2, 3). Местонахождение Кербо



Р и с. 7. *Tchemovia* sp. Фертильный экземпляр, найденный вместе с *P. tumaensis* в местонахождении Кербо и идентичный экземпляру, отнесенному Вербицкой к "*Gamophyllites stenophylloides*". Экз. № 3772/148; $\times 10$ (см. табл. VIII, фиг. 5; табл. IX, фиг. 3)

Таблица 1. Размеры

	Компонент	№ образцов в коллекции № 3772			
		62-1	63-3	64	69
Главный / стебель	Длина фрагмента, мм	72	45	13	80
	Ширина фрагмента мм	4	28	5	7,5
	Длина междоузлия, мм	28—30	—	—	21
	Длина влагалища, мм	3—5	15	—	6—7
	Число листьев на 1 см ширины влагалища	20	9	—	15
Ветки	Длина фрагмента, мм	—	—	105	—
	Длина междоузлия, мм	—	—	15	—
	Ширина междоузлия, мм	—	—	1,5—2	—
	Длина влагалища, мм	—	—	8—9	—
	Ширина влагалища у верхнего его края, мм	—	—	3	—
	Число листьев на 1 см ширины влагалища у верхнего его края	—	—	20	—
	Ширина листа в его свободной части, мм	—	—	0,3	—

сохранились (табл. IV, фиг. 3, 4; табл. VII, фиг. 2, 3). Иногда они вывернуты назад от верхней кромки влагалища (табл. VII, фиг. 2, 3; рис. 3).

Боковые ветки лучшей сохранности изображены на табл. IV, фиг. 2; табл. V, фиг. 1—3; табл. VII, фиг. 1, 4, 5; табл. VIII, фиг. 1—3; табл. IX, фиг. 1 и на рис. 2, 5, 6 в тексте. В большинстве случаев на отпечатках можно видеть лишь следующие друг за другом влагалища с короткими участками расположенных ниже их междоузлий. Междоузлия гладкие. Влагалища конические, с четкими валикообразными комиссурами, которые в проксимальной части становятся тоньше и резче. На некоторых отпечатках (табл. VII, фиг. 1, 5; табл. IX, фиг. 1) влагалища налегают друг на друга и междоузлия вовсе не видны. Определить точно верхний край влагалища чаще всего не удастся. В свободной части листа листья плавно отгибаются в стороны. Через лист проходит четкая средняя жилка. Длина листьев и форма их верхушек неизвестны.

В коллекции также имеются собранные в том же местонахождении изолированные влагалища с сохранившимися свободными частями листьев длиной до 60 мм и шириной около 1 мм (табл. III, фиг. 8; табл. VI, фиг. 6; табл. IX, фиг. 2; табл. X, фиг. 1; табл. XII, фиг. 1). Они обозначены автором как *Phyllothesa* sp., но возможно, что это дистальные части цилиндрических влагалищ из того же местонахождения, подобных изображенным на табл. I, фиг. 2 и табл. XXXV, фиг. 10. Примечательно, что свободные части листьев у таких цилиндрических влагалищ обычно не сохраняются.

Спороносные побеги, заведомо принадлежащие *P. turnaensis*, неизвестны. Такой побег, изображенный Гореловой и Радченко (1962) на табл. 7, фиг. 6 и воспроизведенный здесь на табл. VIII, фиг. 4, отличается от типичных *P. turnaensis* отчетливо ребристыми междоузлиями. Вместо с *P. turnaensis* в местонахождении Кербо встречаются спороношения лишь одного типа (табл. VIII, фиг. 5; табл. IX, фиг. 3; табл. XI, фиг. 1, 2; рис. 7 в тексте), определенные здесь как *Tchernovia* sp. Н.Г. Вербицкая (Вербицкая, Радченко, 1968, табл. 7, фиг. 1; Boureau, 1964, фиг. 358A) отнесла их к *Gamophyllites stenophylloides* Verb. (некоторые данные об этом виде см. ниже). Спорангиофоры расположены 10—12 мутовками и имеют толстую ножку (табл. IX, фиг. 3; рис. 7 в тексте). Стробилоиды приурочены не ко всем междоузлиям. На обр. № 3773/151 видны два стробилоида 40 мм длиной, разделенные стерильным интервалом 30 мм длиной. Выше стробилоидов идет 6 узлов, между которыми междоузлия стерильные. Влагалища в этих междоузлиях

№ образцов в коллекции №3772

	72	74—1	74—2	75	77	86—1	124	157
	100	65	—	77	56	—	92	90
	50	15	31	4	9,5	—	13	5
	24—27	19	—	16—22	30	—	28	20—22
	17—18	12—13	16	6	8	—	10	5
	6—7	13	8	20	15	—	10	16
—	18—20	—	85	60	65	—	—	—
—	?	—	8—12	13	12	—	—	—
—	2,5	—	2	2,5	1,5	—	—	—
—	?	—	?	7—8	8	—	—	—
—	3,5	—	3	3	3	—	—	—
—	24	—	24	18—24	24	—	—	—
—	0,5	—	0,4	0,4	0,4	—	—	—

не видны. Они или целиком покрывают междоузлие или сливаются с ним рельефом. Длина междоузлий в этой стерильной части побега около 15 мм. На обр. № 3773/148 (табл. VIII, фиг. 5; табл. IX, фиг. 3) за четырьмя стерильными междоузлиями (каждое по 30 мм) следует фрагмент одного стробилоида. Общий облик этих двух и сходных с ними побегов отличается от описанных выше полностью стерильных побегов (помимо присутствия стробилоидов) нечеткостью влагалищ. Подобные различия допустимы в пределах одного вида (подобно современным хвощам), но до получения более убедительных данных нецелесообразно помещать эти фертильные и стерильные побеги в один вид.

Phyllothea tumaensis Gorelova

(Табл. I, II, III, фиг. 1—6; табл. IV; табл. V, фиг. 1—4; табл. VI, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 1—3; табл. IX, фиг. 1; табл. XXXV, фиг. 10. Рис. 1—6).

1956. *Phyllothea tumaensis* Gorel. in: Андреева и др., с. 173, табл. 34, фиг. 1, 2.

1948. *Phyllothea eliaschewitschii* Radcz. (partim): Нейбург, с. 44, табл. 8, фиг. 4.

1961a. *Equisetina laevis* Rassk. (partim): Рассказова, с. 60, табл. 8, фиг. 1 (?), 2 (?), 5; табл. 9, фиг. 3—5.

1962. *Phyllothea tumaensis* Gorel. (partim): Горелова, Радченко, с. 71, табл. 7, фиг. 1—5, 7.

?1968. *Koretrophyllites typicus* Radcz. (partim): Вербицкая, Радченко, с. 15, табл. 3, фиг. 5.

1968. *Gamophyllites stenophylloides* Verb. (partim): Там же, с. 19, табл. 5, фиг. 4, 5.

Д о п о л н е н н ы й д и а г н о з. Побеги моноподиально ветвящиеся. Главный стебель несет цилиндрические влагалища, которые не достигают следующего выше узла. Комиссуры резкие и глубокие. Поверхность листа во влагалище покрыта поперечно ориентированными мелкими валиками и бугорками (на более крупных стеблях) или гладкая (на более мелких стеблях). Междоузлия гладкие или с редкими продольными неправильными складками. Боковые ветки расположены главным образом в середине основного стебля. Их влагалища конические, иногда перекрывают следующей выше узел, так что междоузлия не видны. Свободные части листьев более 20 мм. Средняя жилка отчетливая. Междоузлия этих веток гладкие. Фертильные побеги неизвестны.

IV. СРАВНЕНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Помимо сравнения *P. tumaensis* с другими видами рода и другими родами, этот раздел содержит некоторые новые данные обо всех этих таксонах, полученных автором во время переизучения их типового материала. Речь идет о таксонах *P.*

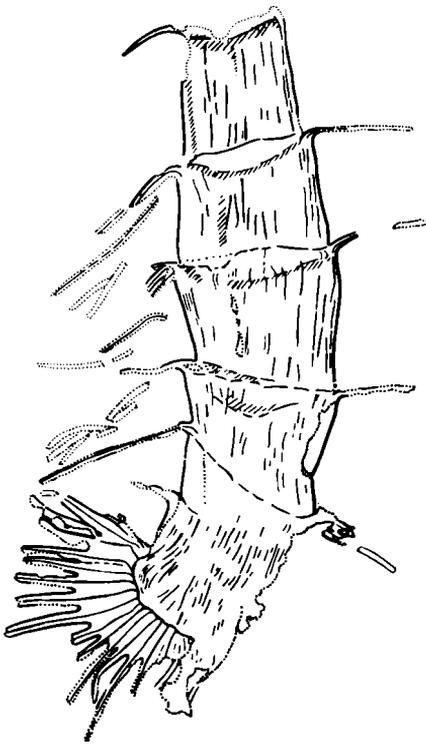
eliaschewitschii, *P. equisetitoides*, *P. grandis*, *P. magnivaginata*, *P. ninaeana*, *P. stellifera*, *P. deliquescens* и о родах *Koretrophyllites*, *Sorocaulus*, *Equisetina*, *Gamophyllites*, *Equisetino-stachys*, *Phyllopitys*, *Umbellaphyllites*.

I. СРАВНЕНИЕ С ДРУГИМИ ВИДАМИ

Морфология *P. turnaensis* известна значительно полнее, чем у других ангарских видов рода, у которых обычно описана лишь одна часть стерильного побега, а именно или основной стебель, или боковые ветки. Некоторые виды были описаны лишь по изолированным влагалищам.

P. turnaensis отличается от *P. eliaschewitschii* Radcz. (табл. IX, фиг. 5) (Радченко, 1934; Нейбург, 1948) прямыми, а не извилистыми комиссурами на основном стебле. Однако это отличие, может быть, кажущееся. Листья во влагалище крупных стеблей *P. turnaensis* несут на нижней (т.е. внешней) поверхности небольшие поперечно ориентированные ребрышки и выглядят поперечно-морщинистыми. Это придает извилистость и комиссурам. Интенсивность морщинистости листьев в таких крупных влагалищах значительно варьирует, и возможно, что *P. eliaschewitschii* представляет собой лишь крайний член этого ряда изменчивости. Образцы с заведомо извилистыми комиссурами в коллекции автора отсутствуют, типовой материал этого вида утрачен, поэтому проверить это предположение трудно. Образец (табл. I, фиг. 2, 3; рис. 1 в тексте), изображенный Нейбург (1948) на табл. 8, фиг. 4, имеет прямые комиссуры и помещен здесь в синонимике *P. turnaensis*.

P. equisetitoides Schmalh. (табл. V, фиг. 5; табл. VI, фиг. 2, 3; табл. IX, фиг. 4; табл. IX, фиг. 3; табл. XIII, фиг. 4, 5; рис. 8, 9 в тексте; Schmalhausen, 1879; Залесский, 1918; Рассказова, 1961a; Boureau, 1964) отличается от *P. turnaensis* более короткими междоузлиями и влагалищами, полностью покрывающими междоузлие на более крупных стеблях. Такое покрытие наблюдается у *P. turnaensis* только на боковых ветках. В отличие от *P. turnaensis* стебли *P. equisetitoides* никогда не ветвятся, и это, возможно, характерный признак. Реконструкция последнего вида, данная Е.С. Рассказовой (1961a, фиг. 1; Boureau, 1964, фиг. 365), показывает цилиндрические влагалища, которые переходят вверх в открытые диски, ориентированные под прямым углом к стеблю. У *P. turnaensis* такие диски отсутствуют. Однако, возможно, что реконструкция Рассказовой не совсем верна. Она не вытекает из изучения типовых образцов Шмальгаузена (1879, табл. 12, фиг. 1—4). Лектотип (Там же, фиг. 3; Залесский, 1918, табл. 15, фиг. 1; Рассказова, 1961a, табл. 2, фиг. 1; Boureau, 1964, фиг. 363) и два синтипа (Schmalhausen, 1879, табл. 12, фиг. 2, 4; Залесский, 1918, табл. 15, фиг. 2, 4) имеют свободные листья, подходящие почти к самому стеблю, открытый диск отсутствует (табл. V, фиг. 5; табл. VI, фиг. 2, 3; табл. IX, фиг. 4; табл. XI, фиг. 3; рис. 8, 9 в тексте). Исследование этих образцов убеждает, что структура влагалищ этого вида такова. В своей нижней (большей) части влагалище цилиндрическое или слегка расширяющееся вверх. В своей верхней части влагалище резко перегибается наружу вдоль четкого гребня (табл. VI, фиг. 2, 3; табл. IX, фиг. 4). Ширина этой открытой части влагалища 2—4 мм, что особенно хорошо видно на двух упомянутых выше синтипах. Здесь цилиндрические и слегка расширяющиеся вверх влагалища обнажаются в верхней части фрагментов, где основной стебель отсутствует. Этот перегиб влагалища виден на одном из синтипов (табл. VI, фиг. 2, 3; Schmalhausen, 1879, табл. 12, фиг. 1; Залесский, 1918, табл. 15, фиг. 3; Boureau, 1964, фиг. 364). Междоузлия *P. equisetitoides*, видимо, были ребристыми. Поэтому на отпечатках трудно проследить бороздки комиссур. Возможно, что влагалища были более открытыми в самых молодых частях стебля. В этом отношении показательно, что небольшие изолированные диски в отличие от крупных сохраняются неразорванными (Рассказова, 1961a, табл. 2, фиг. 6). Такое изменение влагалищ на



Р и с. 8. *Phyllotheca equisetitoides* Schmalh. Лектотип (Schmalhausen, 1879, табл. XII, фиг. 3) в правильной ориентации. Экз. № 103/1980-1; $\times 0,9$ (см. табл. V, фиг. 5). Тунгусский бассейн, верхняя пермь

Р и с. 9. *Phyllotheca equisetitoides* Schmalh. Экземпляр с отчетливым изгибом влагалища, расположенный на том же штufe, что и лектотип. Экз. № 103/1980-2 (см. табл. XI, фиг. 3 и рис. 14, г). Тунгусский бассейн, верхняя пермь

верхушке побега вполне сравнимо с тем, что мы видим у *P. turnaensis*, где влагалища боковых веток более открыты, чем на основном стебле. Судя по современным хвощам, влагалища верхушки основного стебля *P. turnaensis* могли быть похожими на влагалища боковых веток.

Сравнение *P. turnaensis* с *P. grandis* Rassk. (Рассказова, 1961а; Boureau, 1964) может быть опущено. Последний вид был основан на плохो сохранившихся образцах (один из них с противоотпечатком). Те части образцов, которые рассматривались Рассказовой как листья, имеют неясную продольную исчерченность и утолщения, очень похожие на узлы. Вполне возможно, что эти листья в действительности представляют ветки или корни. Структура влагалищ на этих стеблях неразличима. Поэтому это растение нельзя обоснованно отнести к какому-либо роду.

Вид *P. iniensis* Radcz. (Радченко, 1957; Boureau, 1964) не является действительно обнаруженным. Опубликована только одна фотография фертильного побега, отличающегося от побегов *P. turnaensis* сравнимого диаметра присутствием конических, а не цилиндрических влагалищ. Как показано ниже, целесообразно относить фертильные побеги ангарских филлотек к роду *Tchernovia*. Но относить к этому роду вид *P. iniensis* преждевременно, поскольку мы слишком плохо его знаем.

P. magnivaginata Radcz. (Горелова, Радченко, 1962) основан на очень фрагментарном материале. Его голотип (Там же, табл. 6, фиг. 7) утрачен. Это был отпечаток двух поврежденных междоузлий с узлом посередине, к которому

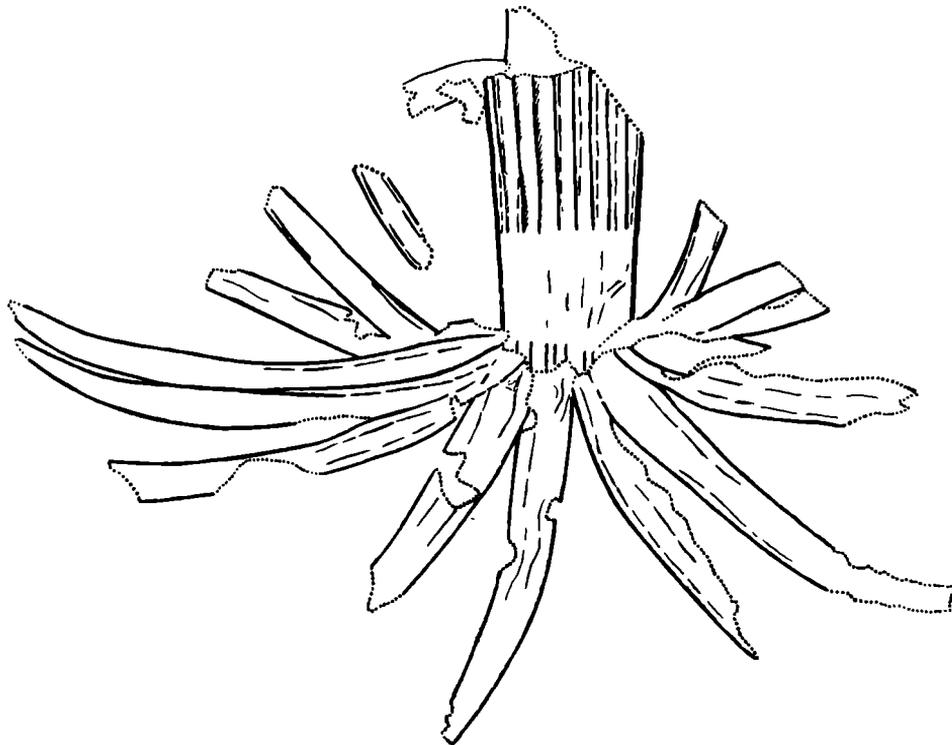
прикреплялся фрагмент влагалища. Остальные типовые образцы представляют собой только изолированные влагалища. Неотип (Там же, фиг. 10) и один из паратипов (Там же, фиг. 9) очень сходны с влагалищами, изображенными здесь на табл. III, фиг. 8; табл. VI, фиг. 6; табл. IX, фиг. 2; табл. X, фиг. 1; табл. XII, фиг. 1. Другой паратип — часть влагалища, очень сходного с таковым *P. equisetitoides* и изображенным Рассказовой (1961а, табл. 2, фиг. 4, 8). Последний паратип утрачен, его фотография несовершенна и не дает возможности составить представление об основных деталях строения. Возможно, что *P. magnivaginata* не представляет собой самостоятельного вида, а лишь объединяет изолированные и распостертые влагалища которые вполне могут принадлежать разным видам. Отличительные признаки этого вида, отмеченные в протологе, не кажутся достаточно существенными.

Весь типовой материал *P. pinaeana* Radcz. (Радченко, 1934) утрачен. Имеется лишь два плохо сохранившихся образца, изображенные Гореловой и Радченко (1962, табл. 6, фиг. 4, 5). Очертить отличительные признаки вида трудно. Его соотношение с *P. equisetitoides* неясно. Г.П. Радченко считает, что влагалища *P. pinaeana* широкие воронкообразные, охватывающие стебель наподобие воротничка, в то время как влагалища *P. equisetitoides* короче. Однако, как сказано выше, влагалища последнего вида длинные, иногда достигающие следующего узла, так что междуузлия видны лишь в редких случаях. Автору представляется, что эти длинные цилиндрические (или слегка расширенные сверху) влагалища были ошибочно приняты Г.П. Радченко за ребристые междуузлия. Та же ошибка, возможно, была сделана и при интерпретации *P. pinaeana*. Самостоятельность последнего вида еще следует доказать. Он вполне может быть синонимом *P. equisetitoides*. Другие возможные синонимы *P. pinaeana* — *P. turnaensis* и *P. stellifera* (см. ниже).

P. paucifolia Schm. (табл. III, фиг. 7; табл. V, фиг. 6; Schmalhausen, 1879; Залесский, 1918) описан по довольно большому количеству образцов, но сохранность их плохая и указать отличительные признаки вида трудно. Плохо видна структура влагалищ на основном стебле и боковых ветках. При рассмотрении иллюстраций в работах Шмальгаузена и Залесского надо иметь в виду, что они дают не совсем верное впечатление об образцах. Листья на их иллюстрациях выглядят значительно толще, чем в действительности. Дело в том, что листья окружены широкой полосой темной породы, которая выглядит как часть растительного остатка. Истинная ситуация видна только при смачивании образца ксилолом. Соотношение *P. paucifolia* с другими видами неясно.

Провести сравнение *P. turnaensis* с *P. phyllacantha* Radczenko (Горелова, Радченко, 1962) невозможно, поскольку единственный изображенный в литературе образец последнего вида (голотип) представляет собой лишь небольшой фрагмент с поврежденным влагалищем и частью прилежащего междуузлия. Самостоятельность вида еще нуждается в доказательстве.

P. stellifera Schm. (табл. VI, фиг. 4, 5; табл. X, фиг. 2, 3; рис. 10 в тексте; Schmalhausen, 1879; Залесский, 1918) очень близок к *P. turnaensis* и отличается от нее (1) меньшим количеством листьев в мутовке и (2) более широкими и короткими (?) листьями. Цилиндрическое влагалище *P. stellifera* не отделено от свободной части междуузлия так четко, как у *P. turnaensis*, поскольку комиссуры первого вида много тоньше. В отличие от *P. turnaensis* междуузлия *P. stellifera* часто отчетливо ребристые. Г.П. Радченко (Радченко, Шведов, 1940; Радченко, 1956) отнес *P. stellifera* к *Koretrophyllites*, считая, что листья этого вида свободны до основания. Эта ошибка, видимо, связана с тем, что цилиндрические влагалища *P. stellifera* плохо видны на фотографиях образцов Шмальгаузена в атласе Залесского (1918, табл. 16, фиг. 11—13), хотя на одной из фотографий (Там же, фиг. 11) четко видны комиссуры одного влагалища с оборванными листьями. Комиссуры хорошо видны на рисунках Шмальгаузена (1879, табл. 11, фиг. 11).



Р и с. 10. *Phyllotheca stellifera* Schmalh. Синтип (Schmalhausen, 1879, табл. XI, фиг. 11). Экз. № 103/1276; x2(см. табл. VI, фиг. 4). Тунгусский бассейн, верхняя пермь

Видимо, Радченко считает эти рисунки неверными. Показательно, что фотография Залесского, снятая с этого образца, репродуцирована Буро (Bougeau, 1964, фиг. 347, справа) в перевернутом виде. Правильную ориентацию см. у Шмальгаузена (1879) и на табл. VI, фиг. 4 и рис. 10 в тексте настоящей статьи.

По наличию отогнутой части влагалища (Шмальгаузен, 1879, табл. 11, фиг. 9, 10; Залесский, 1918, табл. 16, фиг. 12, 13) *P. stellifera* близка к *P. equisetitoides*, но отличается от нее более узкими побегами и значительно более четкими комиссурами. В отличие от *P. equisetitoides* влагалища *P. stellifera* отчетливо цилиндрические в их нижней (большей) части. Отогнутая часть влагалища *P. stellifera* много короче, чем у *P. equisetitoides*.

P. striata Schm. (Шмальгаузен, 1879; Залесский, 1918; Нейбург, 1964) установлен на фрагментных остатках, представляющих собой (1) сердцевинные отливы типа *Paracalamites*, (2) отпечатки внешней поверхности безлистных стеблей, сходных с *Paracalamitina* (?), (3) изолированные фрагменты влагалищ с очень короткими зубовидными листьями, (4) узловые диафрагмы, (5) изолированные диски спорангиофоров. Достаточных доказательств, что все эти остатки принадлежат одному растению, Шмальгаузен не привел. М.Ф. Нейбург (1964) отнесла сердцевинные полости, отпечатки безлистной внешней поверхности, узловые диафрагмы и изолированные спорангиофоры к родам *Paracalamites*, *Paracalamitina*, *Sciadisca* и *Tschernovia* соответственно. Она отнесла к *P. striata* боковые ветки с коническими влагалищами и изолированные влагалища с очень короткими (зубовидными) и длинными (линейными) листьями. Нейбург полагала, что *Paracalamites striatus* Schm., *Paracalamitina striata* Zal., *Sciadisca petschorensis* Zal. и *Tschernovia striata* Neub. могут принадлежать одному растению. Однако следует иметь в виду, что это мнение было выражено Нейбург в ее рукописи 1950 г.

Подготавливая свою рукопись к печати, она ее полностью перерабатывала, но кончина помешала довести до конца эту работу. Поэтому описание *P. striata* было помещено в монографию 1964 г. по рукописи 1950 г., хотя М.Ф. Нейбург, судя по ее отдельным заметкам, изменила мнение об объеме и характеристике этого вида (см. мое предисловие к монографии Нейбург).

В современном объеме вид *P. striata* является сборным и требует ревизии. Однако в любом случае он отличается от *P. turpaensis*. Изображенные Нейбург боковые ветви *P. striata* отличаются от таковых *P. turpaensis* более гладкими (Нейбург, 1964, табл. 42, фиг. 1) или, наоборот, более груборебристыми (Там же, табл. 40, фиг. 1) влагалищами. Влагалища главного стебля *P. striata* не такие длинные, как у *P. turpaensis* (за исключением образца, изображенного Нейбург на табл. 40, фиг. 6, 7), и обычно состоят из коротких, зубовидных листьев (Там же, табл. 40, фиг. 2—4; табл. 41, фиг. 2, 3). Влагалище с длинными листьями (Там же, табл. 40, фиг. 6, 7) отличается от таковых *P. turpaensis* тем, что свободные части листьев здесь плотно прижаты к стеблю. Возможно, что это влагалище принадлежит отдельному виду.

В литературе описаны еще следующие виды ангарских филлотек: *P. acerosa* Chachlov, 1964, *P. acicularia* Chachlov, 1964, *P. amorphia* Chachlov, 1964, *P. angustifolia* Chachlov, 1948a, *P. antiqua* Chachlov, 1964, *P. aperta* Zalessky, 1939, *P. arbusta* Chachlov, 1964, *P. bardensis* Zalessky, 1934, *P. batschatensis* Chachlov, 1931, *P. bella* Chachlov, 1938, *P. biarmica* Zalessky, 1937, *P. brevis* Chachlov, 1964, *P. campanularis* Zalessky, 1937, *P. congesta* Chachlov, 1964, *P. deliquescens* (Goepfert, 1845) Schmalhausen, 1879, *P. dolorosa* Chachlov, 1964, *P. elegans* Chachlov, 1934, *P. fertilis* Chachlov, 1935, (см. Нейбург, 1948, стр. 45), *P. glaber* Chachlov, 1964, *P. gracilis* Chachlov, 1964, *P. hirsuta* Chachlov, 1964, *P. horrida* Chachlov, 1964, *P. kemeroviense* Chachlov, 1948a, *P. krasnopeevae* Chachlov, 1933, *P. kuznetskiana* Chachlov, 1948, *P. lanceolata* (Radczenko, 1934) Chachlov, 1964, *P. lateralis* Schmalhausen, 1879, *P. longifolia* Chachlov, 1940, *P. ? longifolia* Sxtel, 1962, *P. macrostachya* Zalessky, 1934, *P. melnikovii* Chachlov, 1940, *P. neuburgiana* (Radczenko, 1934) Chachlov, 1964, *P. nobilis* Chachlov, 1964, *P. nuda* Chachlov, 1964, *P. octafolia* Chachlov, 1964, *P. paludosa* Chachlov, 1964, *P. parca* Chachlov, 1964, *P. peremensis* Zalessky, 1934, *P. ? pityophylloides* Chachlov, 1937 (cf. Neuburg, 1948: 292), *P. planifolia* (Radczenko, 1957) Chachlov, 1964, *P. polcaschtensis* Chachlov, 1938, *P. polygonia* Chachlov, 1964, *P. prokopieviensis* Chachlov, 1935 (cf. Neuburg, 1948: 45), *P. prostrata* Chachlov, 1937 (cf. Neuburg, 1948:292), *P. pulchra* Radczenko, 1940 (nomen nudum), *P. pusilla* Chachlov, 1964, *P. ramifer* Chachlov, 1964, *P. rariuscula* Chachlov, 1964, *P. schtschurowskii* Schmalhausen, 1879 (cf. Neuburg, 1948:48—50), *P. scyphiformis* Chachlov, 1964, *P. scyphulifera* Zalessky, 1937, *P. secunda* Chachlov, 1964, *P. socolowskii* (Eichwald, 1960) Schmalhausen, 1879, *P. speranskii* Chachlov, 1948, *P. spiciformis* Chachlov, 1948, *P. stachya* Zalessky, 1935 (cf. Neuburg, 1948: 41), *P. stenophylloides* Zalessky, 1939, *P. sylvensis* Zalessky, 1937, *P. tajmyrica* Chachlov, 1964, *P. tamariae* Chachlov, 1964, *P. tenella* Chachlov, 1964, *P. tenuifolia* (Neuburg, 1948) Chachlov, 1964, *P. tenuis* Chachlov, 1964, *P. tomiensis* Chachlov, 1931 (cf. Neuburg, 1948:45, 292), *P. torosa* Chachlov, 1964, *P. turumakitensis* Chachlov, 1964, *P. unica* Chachlov, 1964, *P. visenda* Chachlov, 1964.

Сравнение *P. turpaensis* с большинством из этих видов невозможно, поскольку они описаны и изображены совершенно неудовлетворительно. Типовой материал частью утрачен, а частью не был изучен автором настоящей работы. Поэтому лучше ограничиться комментариями некоторых видов. *P. batschatensis*, *P. elegans*, *P. octafolia* и *P. tenuifolia* принадлежат *Annularia*, *P. neuburgiana* принадлежит *Annulina*. Некоторые виды *Phyllothesa* были отнесены Радченко к *Koretrophyllites* (анализ этого рода дан ниже). *P. ? longifolia* Sixtel (non Chachlov) не ангарский вид. Он был описан из нижнего триаса Средней Азии (Фергана) и должен быть упразднен, поскольку его название преоккупировано. Вполне возможно, что его типовые образцы принадлежат *Neocalamites*. *P. stenophylloides* помещена Радченко (1966) в *Gamrophyllites* (характеристика этого рода дана ниже). Поэтому комбинация

G. stenophylloides Verb. (Вербицкая, Радченко, 1968) незаконна (преокупирована). То, что отнесение *P. stenophylloides* к *Gamophyllites* ошибочно, здесь не имеет значения. Датой действительного обнаружения вида *G. stenophylloides* Verb. следует считать 1968 г., хотя фотографии вида без описания и типификации были опубликованы раньше (Boureau, 1964).

Отдельно следует остановиться на виде *P. deliquescens*, который часто цитируется в литературе. Типовой материал этого вида утрачен, и составить о нем полное представление по имеющимся схематическим иллюстрациям (Goerper, 1845; Нейбург, 1948) трудно. В литературе к этому виду отнесены самые разнообразные стерильные и фертильные побеги (Шмальгаузен, 1879; Залесский, 1918; Нейбург, 1948; Boureau, 1964; и др.), и нет оснований считать какой-либо из них наиболее сходным с лектотипом (Goerper, 1845, табл. 25, фиг. 2; Нейбург, 1948, табл. 6, фиг. 2). В отличие от других ангарских филотек некоторые образцы, определенные как *P. deliquescens* (табл. XIV, фиг. 1; Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 1, 6; Залесский, 1918, табл. 14, фиг. 5; табл. 17, фиг. 1; Рассказова, 1961а, табл. 1, фиг. 1, 2 (?), имеют ребристый главный стебель без каких-либо остатков влагалищ и боковые ветки, сходные с таковыми *P. turnaensis*. Такие стебли без ветвей обычно помещаются в *Paracalamites* вместе с сердцевинными отливами. Фертильные ветки таких филотек могли быть идентичными с обр. № 103/2153 (противоотпечаток № 103/2216), описанным на с. 30, 33 (табл. XII, фиг. 4; табл. XIII, фиг. 3; табл. XIV, фиг. 2, 3; рис. 12 в тексте).

Лектотип *P. deliquescens* также имеет ребристый основной стебель с боковыми ветками, но структуру этих веток разобрать на его изображении невозможно. Вполне вероятно, что он был иным и больше напоминал образцы (табл. XI, фиг. 6; табл. XIII, фиг. 1, 2), изображенные Шмальгаузенем (1879, табл. 1, фиг. 1; табл. 10, фиг. 5), Залесским (1918, табл. 17, фиг. 8; табл. 29, фиг. 2), Нейбургом (1948, рис. 2 в тексте) и Рассказовой (1961а, табл. 1, фиг. 6). Эти образцы имеют безлистные и продольно-ребристые боковые ветки.

Членистостебельные обоих типов особенно свойственны нижней перми Северной Азии. Первый тип "*P. deliquescens*" с коническими влагалищами на боковых ветках ближе к *Phyllopteryx* (см. ниже), чем к типичным ангарским филотекам из верхней перми, подобным *P. turnaensis*, *P. equisetitoides* или *P. stellifera*, у которых имеются хорошо развитые влагалища на основном стебле.

В этой ситуации предпочтительнее воздержаться от дальнейшего отнесения каких-либо образцов, как стерильных, так и фертильных, к *P. deliquescens*, за исключением типовых образцов Гепперта. Фертильные образцы этого вида, описанные в литературе, могут быть определены как *Tchemovia* sp.

Имеется также 18 видов гондванских филотек, а именно: *P. ampla* Surange et Kulkarni, *P. angusta* Surange et Kulkarni, *P. australis* Brongniart (тип рода), *P. brookvalensis* Townrow, *P. carnososa* Tenison-Woods, *P. etheridgei* Arber, *P. griesbachii* Zeiller, *P. hookeri* Mc'Coy, *P. indica* Bunbury, *P. leptophylla* Kurtz, *P. minuta* Arber, *P. muelleriana* D. White, *P. patagonica* Feruglio, *P. namosa* Mc'Coy, *P. robusta* O. Feistmantel, *P. sahnii* Saksena, *P. uluguruana* Gothan, *P. zeilleri* Etheridge.

P. etheridgei и *P. sahnii* были отнесены к *Raniganjia* (Pant, Nautiyal, 1967). *P. hookeri*, *P. zeilleri*, *P. ramosa* и *P. leptophylla* рассматриваются как синонимы *P. australis* (Townrow, 1955; Pant, Kidwai, 1968). *P. robusta* была выделена в род *Stellotheca* (Surange, Prakash, 1962; см также некоторые комментарии этого рода в: Pant, Nautiyal, 1967). *P. muelleriana*, видимо, синоним *P. indica* (Townrow, 1955; Pant, Kidwai, 1968). *P. minuta* была отнесена на Таунроу (Townrow, 1955) к *Equisetites*. *P. carnososa* установлена на неопределемом материале (Seward, 1898, с. 291).

P. turnaensis отличается от *P. uluguruana* и *P. brookvalensis* значительно более длинными цилиндрическими влагалищами, *P. australis* и *P. indica* отличаются от *P. turnaensis* (и других ангарских видов) цилиндрическими, а не коническими влагалищами на боковых ветках и, наоборот, открытыми, а не прижатыми

влагалищами на основном стебле. *P. griesbachii* очень сходна с *P. indica* (Pant, Kidwai, 1968). Имеющиеся данные о *P. angusta* слишком неполны для каких-либо сравнений. *P. ampla* отличается от других гондванских видов рода своими большими размерами, но самостоятельность этого вида еще следует подтвердить другими признаками.

Сравнение *P. turnaensis* с мезозойскими (*P. brongniartiana* Zigno, *P. equisetiformis* Zigno, *P. asterophyllina* Sap., *P. whaitsii* Sew.) и карбоновыми еврамерийскими (*P. frondosa* Gr. Eu., *P. paulinensis* Mamay et Read, *P. rallii* Zeill.) представителями рода может быть опущено из-за очевидности отличий.

2. НОВЫЕ ДАННЫЕ О ДРУГИХ PHYLLOTHECA-ПОДОБНЫХ РАСТЕНИЯХ
АНГАРСКОЙ ФЛОРЫ (РОДЫ *SOROCAULUS*, *EQUISETINA*,
EQUISETINOSTACHYS, *KORESTROPHYLLITES*, *GAMOPHYLLITES* И *PHYLLOPITYS*)

Р о д *Sorocaulus* Radczenko, 1955

Согласно диагнозу, род *Sorocaulus* характеризуется следующими признаками: 1) листья сливаются группами по 2—5, концы листьев свободные; 2) в нижней части междоузлия ребристые, причем количество ребрышек соответствует количеству листьев; 3) несколько мутовок пельтатных спорангиофоров собраны в нижней части междоузлия, но не переходят на его ребристую часть.

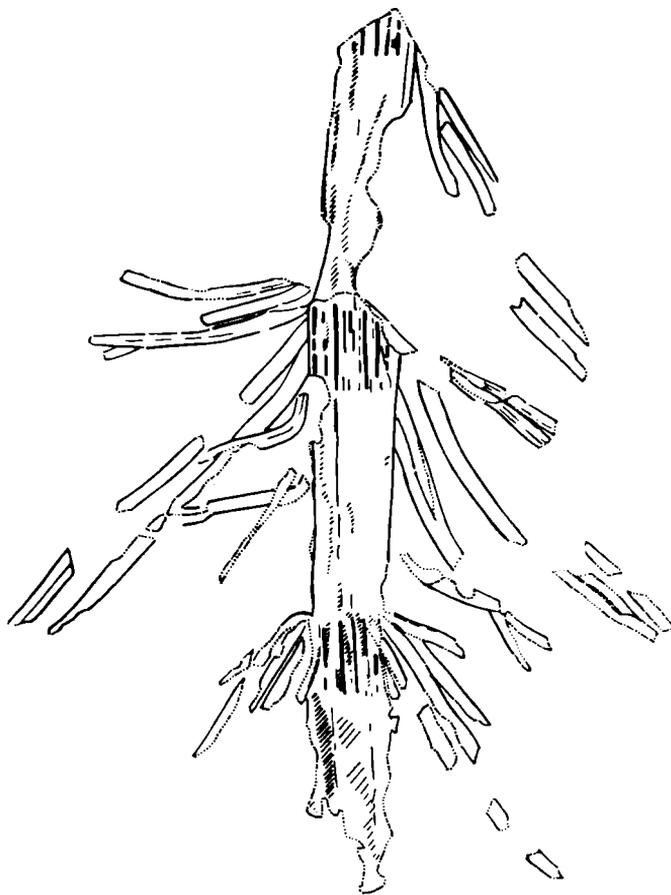
Изучая ангарские членистостебельные, автор не встретился с образцами, обладающими таким набором признаков. Между тем сочетание последних столь интересно, что заставляет более внимательно отнестись к роду *Sorocaulus*. Это тем более важно, что Г.П. Радченко включает ангарские филлотеки в семейство *Sorocaulaceae* (младший синоним *Phyllothecaceae* Gothan et Weyland, 1954).

Типовым видом *Sorocaulus* является *S. czekanowskii* (Schm.) Radcz., впервые описанный Шмальгаузен (1879) как *Equisetum czekanowskii* на основании единственного образца (табл. X, фиг. 4, 5; табл. XII, фиг. 2; рис. 11 в тексте), который следует считать голотипом. Фотография его была опубликована Залесским (1918, табл. 17, фиг. 4). Этот образец хранится в ГИН АН СССР. Другие образцы, изображенные Радченко (1955, 1956; Основы палеонтологии, 1963), утрачены. Однако имеются некоторые образцы Шмальгаузена, которые были помещены Радченко в синонимику рода *Sorocaulus* и его вида *S. schmalhauseni* Radcz. Кроме того, он (Радченко, Шведов, 1940) указал, какие образцы Шмальгаузена могут быть отнесены к *S. czekanowskii* и *S. schmalhauseni*. Синонимика *S. czekanowskii* приведена в сводке Буро (Boureau, 1964). К сожалению, все эти ссылки на образцы Шмальгаузена противоречат друг другу. Например, обр. № 103/2153 (противоотпечаток № 103/2216), определенный Шмальгаузен (1879, табл. 9, фиг. 16, 16а) как *Phyllothea deliquescens*, упоминается в синонимике *Sorocaulus schmalhauseni* (Радченко, Шведов, 1940, с. 19, 23; Boureau, 1964, с. 385), *Koretrophyllites setosus* Radcz. (Радченко, 1956) и *Phyllothea deliquescens* (Boureau, 1964, с. 398). Этот образец (табл. XII, фиг. 4; табл. XIII, фиг. 3; табл. XIV, фиг. 2, 3; рис. 12 в тексте) неоднократно изображался Залесским (1918, табл. 17, фиг. 5, 5а, 6), Нейбург (1948, табл. 6, фиг. 1), Г.П. Радченко (Основы палеонтологии, 1963, с. 510, рис. 37) и Буро (Boureau, 1964, фиг. 362) под названием *P. deliquescens*. Таким образом, Радченко помещает этот образец одновременно в три рода, а Буро — в два рода. Распределение образцов Шмальгаузена в синонимиках, приведенных в последних работах Г.П. Радченко и Буро, показано в табл. 2. Невозможно понять, какой из вариантов правильный. Тем не менее полезно пересмотреть эти образцы Шмальгаузена, когда либо помещавшиеся в синонимику *Sorocaulus*.

Обр. № 103/1981 (табл. X, фиг. 4, 5; табл. XII, фиг. 2; рис. 11 в тексте; Шмальгаузен, 1879, табл. 9, фиг. 15; Залесский, 1918, табл. 17, фиг. 4), голотип *Sorocaulus czekanowskii*. Как хорошо видно по приведенным фотографиям, этот образец довольно плохой сохранности. Автор изучил его под микроскопом и в

Т а б л и ц а 2. Распространение образцов Шмальгаузена в списках синонимов из более поздних публикаций

Шмальгаузен, 1879				Образцы Шмальгаузена, изображенные Залесским (1918)		Переопределения Радченко							
Определения	№№ образцов	Таб.	Фиг.			Таб.	Фиг.	Радченко и Шведов (1940)	Радченко, 1956		Радченко в кн.: Андреева и др., 1956	Радченко в "Основах палеонтологии"	Радченко в Bouček, 1964
									Описание Koretrophylites	Описание Sorocaulis			
							Ссылки на Шмальгаузена	Ссылки на Залесского					
Equisetum czekanowskii	103 1981	9	15	17	4	Sorocaulus czekanowskii			Sorocaulus czekanowskii			Sorocaulus czekanowskii	
Phyllotheca deliquescens	8103 2153 (103 2216)	9	16 16a	17	5,5a 6	S. schmalhauseni				Koretrophylites setosus	Phyllotheca deliquescens	S. schmalhauseni (p. 385); P. deliquescens (p. 398)	
	103 2204	..	17	17	7								
	103 2203	10	1	14	5								S. schmalhauseni
	103 2153a	..	2	..	2								
	8103 2158	..	3	..	3	K. setosus	Koretrophylites		Sorocaulus			K. setosus	
	103 2206	..	4	..	1								
	103 2152	..	5	17	8	S. schmalhauseni				K. setosus		S. schmalhauseni	
	103 2163	..	6		1								
	103 1977	..	10	14	4	Возможно Koretrophylites	Koretrophylites		Sorocaulus (?)				



Р и с. 11. *Phyllothea czekanowskii* (Schmalh.) S. Meyen [= "*Sorocaulus*" *czekanowskii* (Schmalh.) Radcz.]. Голотип (Schmalhausen, 1879, табл. IX, фиг. 15) в правильной ориентации. Экз. № 103/1981; $\times 1,5$ (см. табл. X, фиг. 4, 5; табл. XII, фиг. 2). Тунгусский бассейн, верхняя пермь

Р и с. 12. *Tchemovia* sp. Экз. 103/2153 (см. табл. XII, фиг. 4, 5; табл. XIV, фиг. 2, 3), отнесенный Шмальгаузенем (Schmalhausen, 1879, табл. IX, фиг. 16, 16а) к *Phyllothea deliquescens*, а Радченко (см. табл. 2) к *Sorocaulus*, *Koretrophyllites* или *P. deliquescens*; $\times 3$. Тунгусский бассейн, нижняя пермь

ксилоле. У него три узла, одно полное и два фрагментарных междуузлия. Если исходить из ориентировки этого образца, данной Шмальгаузенем, Залесским и Г.П. Радченко, то можно видеть выше места, отмеченного отхождением листьев, хорошо заметный интервал, о котором Г.П. Радченко (1956, с. 216) пишет: "Междуузлия... в нижней своей части несут отчетливые продольные ребрышки по числу листьев в мутовке, а верхнюю часть имеют гладкую или неправильно-крупноребристую". Эта картина хорошо видна на Голотипе. Радченко не дает какой-либо интерпретации ребрышек над узлом, и это понятно, так как другие членистостебельные не обнаруживают подобного изменения рельефа между-

узлий. Исследование голотипа *S. czekanowskii* показало, что эта ребристая часть междоузлия очень сходна с цилиндрическим влагалищем *Phyllothesa* и, видимо, таковым и является. В таком случае мы приходим к заключению, что этот образец был изображен Шмальгаузенем и Залесским в перевернутом виде. Отсюда следует, что листья от конца влагалища идут не вверх, а вниз. Заметим, что прикрепление листьев плохо видно на голотипе, за исключением одного листа, прикрепление которого подтверждает данную здесь интерпретацию.

Такое выворачивание листьев часто встречается среди ангарских и гондванских филлотек. Иногда листья направлены в разные стороны на одном и том же образце. Вывернутые листья можно видеть на изображениях "*Koretrophyllites*" *typicus* Radcz. (Вербицкая, Радченко, 1968, табл. 3, фиг. 6; табл. 4, фиг. 4), "*K. elevatinervis* Verb. (Там же, табл. 5, фиг. 4), "*Gamophyllites*" *stenophylloides* Verb. (Там же, табл. 5, фиг. 4, 5; табл. 7, фиг. 1а), т.е. на образцах, отнесенных в настоящей статье (см. ниже) к *Phyllothesa* (или *Tchemovia*). Сходная картина видна у *P. australis* Brongn. (Mc'Coy, 1947; Townrow, 1955, фиг. 1А, 1J) и *Equisetites minuta* (Arber) Townrow (Townrow, 1955, фиг. 5А). Вывернутые листья особенно характерны для побегов, у которых влагалища строго цилиндрические тесно прижатые к стеблю. На особенно толстых побегах мы обычно уже не видим листьев. Видимо, они обрывались до захоронения. До того, как оторваться, листья, видимо, подсыхали и поникали.

На голотипе *S. czekanowskii* не видно также бокового слияния листьев по 2—5, указанного Г.П. Радченко. Этот образец стерильный и поэтому не может типифицировать спороношение, свойственное этому роду и виду.

Обр. № 103/2153 (противоотпечаток № 103/2216), много раз воспроизведенный в литературе (см. выше), довольно плохой сохранности, что можно видеть на моих (табл. XII, фиг. 4; табл. XIV, фиг. 2, 3) и Залесского (1918, табл. 17, фиг. 5, 5а, 6) фотографиях. Рисунок этого образца опубликованный Шмальгаузенем, Нейбург, Радченко (в "Основах палеонтологии"), Буро и др., в сущности, представляет собой не очень удачную реконструкцию. Вместо аккуратных пельтатных спорангиофоров, показанных на этом рисунке, на образце видны преимущественно их ножки (рис. 12 в тексте), причем дисковидные части спорангиофоров или оторвались, или очень плохой сохранности. Деталей не видно. На этом побеге можно хорошо видеть конические влагалища, свободные части листьев и участок междоузлия, свободный от спорангиофоров. По общему облику этот образец неотличим от *Tchemovia*. Никаких оснований относить его к *Sorocaulus* нет.

Обр. № 103/2204 (табл. XII, фиг. 3; Шмальгаузен, 1879, табл. 9, фиг. 17; Залесский, 1918, табл. 17, фиг. 7) очень плохой сохранности. На нем видны два спороносных фрагмента, но деталей строения спороношения или влагалищ рассмотреть нельзя. По-видимому, это *Tchemovia*.

Обр. № 103/2203 (табл. XIV, фиг. 1; Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 1; Залесский, 1918, табл. 14, фиг. 5) представляет собой ребристый стебель типа *Paracalamites* примерно с 10 прикрепленными боковыми ветками. Их влагалища конические, каких-либо деталей не видно. Нет никаких признаков *Sorocaulus*.

Обр. № 103/2153а (табл. XI, фиг. 4, 5; Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 2; Залесский, 1918, табл. 14, фиг. 2) также представлен стеблем типа *Paracalamites*. Рисунок Шмальгаузена неточен. Никаких листьев и веток к этому стеблю не прикрепляется.

Обр. № 103/2158 (Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 3; Залесский, 1918, табл. 14, фиг. 3) хорошо изображен Залесским. На его фотографиях видны все сохранившиеся детали. Это филлотекоподобные стерильный побег с короткими влагалищами, детали строения которых неразличимы.

Обр. № 103/2152 (табл. XI, фиг. 6; табл. XIII, фиг. 1, 2; Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 5; Залесский, 1918, табл. 17, фиг. 8). От ребристого стебля типа *Paracalamites*

отходят безлистые придатки (ветки или корни?) с неправильными продольными складками. Эти придатки изображены Шмальгаузенем неточно.

Обр. № 103/2163 (Шмальгаузен, 1879, табл. 10, фиг. 6, 6а; Залесский, 1918, табл. 17, фиг. 1) — типичная *Phyllothesa* с коническими влагалищами на боковых ветках. Основной стебель плохо сохранился. Признаков *Sorocaulus* нет.

Таким образом, ни один из образцов Шмальгаузена, фигурировавших в синонимике *Sorocaulus*, не обнаруживает признаков рода. Сама реальность последнего мне представляется недоказанной. Вполне возможно, что к *Sorocaulus* были отнесены обычные филлотекы с отогнутыми вниз листьями. Это предположение косвенно подтверждается расположением спорангиев на побегах, отнесенных к *Sorocaulus* (Радченко, 1956, табл. 35, фиг. 3; Основы палеонтологии, 1963, с. 509, фиг. 34; Vougeau, 1964, фиг. 351). По мнению Г.П. Радченко, фертильная часть междуузлия лежит непосредственно над его ребристой частью (которая рассматривается здесь как влагалище). Весьма показательно, что у ангарских фертильных филлотек (*Tchernovia*) и *Phyllopitys* спороносная часть междуузлия расположена прямо под узлом, т.е. под влагалищем (Залесский, 1918, табл. 17, фиг. 5, 5а⁺; Нейбург, 1948, табл. 6, фиг. 1⁺; табл. 8, фиг. 3; Радченко, 1957, табл. 1, фиг. 7; Нейбург, 1964, табл. 39, фиг. 2⁺; табл. 41, фиг. 4⁺; табл. 42, фиг. 2, 3). В некоторых случаях (см. фигуры, отмеченные крестом) ниже спороносной части наблюдается еще гладкая часть междуузлия. Та же картина получится, если мы перевернем изображения фертильных побегов *Sorocaulus*, считая их листья вывернутыми.

Остается еще неясным упоминаемое Радченко боковое слияние листьев *Sorocaulus* на значительной части их длины. Это слияние не видно на голотипе *S. czekanowskii* даже под микроскопом и в ксилоле. Поэтому этот признак не может рассматриваться в качестве характерного по крайней мере для типового вида рода. Автор не встречался с подобным слиянием листьев у ангарских членистостебельных.

Таким образом, мы приходим к заключению, что род *Sorocaulus* должен быть упразднен, поскольку он был ошибочно основан. Верна ли приведенная здесь интерпретация или нет, этот род должен рассматриваться как незаконный. Такое заключение основано на переизучении голотипа типового вида. Конечно, нельзя исключать, что образцы, бывшие в распоряжении Радченко, заслуживают родового обособления, но были ошибочно отождествлены со шмальгаузеневским видом "*Equisetum*" *czekanowskii*. В этом случае род *Sorocaulus* может быть сохранен лишь путем исключения его типа, т.е. путем сложной номенклатурной процедуры, санкционируемой соответствующими официальными инстанциями. До осуществления этой процедуры автор воздерживается от отнесения каких-либо образцов к этому роду. Выделение семейства *Sorocaulaceae* нецелесообразно.

Р о д *Equisetina* Zalesky, 1939

Этот род был впервые введен для облиственных побегов членистостебельных из верхнекунгурских отложений Среднего Приуралья (Zalesky, 1939). Описание единственного вида *E. magnivaginata* Zal. сопровождается рисунками стеблей и груборебристых влагалищ, заканчивающихся наверху короткими свободными частями листьев. Сходные побеги есть в коллекции автора, но из-за плохой сохранности они ни подтверждают, ни отрицают предложенное Залесским описание вида.

В 1956 г. Г.П. Радченко привел новый диагноз рода, отнес к нему *Phyllothesa eliaschewitschii* Radcz. и описал два новых вида из верхней перми Кузбасса (*E. tenuistriata* и *E. brevifolia*). Позже он (Основы палеонтологии, 1963, с. 519—521) отметил, что у *Equisetina* листья "спаяны друг с другом непосредственно краями (а не с помощью комиссуральных складок) почти на всем протяжении их длины". Но в других работах (Радченко, 1956; Горелова, Радченко, 1962) он описывает

характер сутурных швов у разных видов. Какое различие он видит между сутурными швами и комиссуральными складками, неясно. Кроме того, термин "сутурный шов" — тавтология. Позже были описаны другие виды *Equisetina*, а именно *E. leninskiensis* Gorel. (Горелова, Радченко, 1962) из Кузбасса, *E. torulosa* Rassk. и *E. laevis* Rassk. (Рассказова, 1961а) из Тунгусского бассейна и *E. lata* Chachl. (Хахлов, 1964) из Норильского бассейна. Та же трактовка рода *Equisetina* была принята Буро (Boureau, 1964).

Правильность отнесения всех этих сибирских растений к *Equisetina* вызывает сомнения. По общему облику они очень сходны с *Phyllothesa turnaensis*, если мы примем во внимание весь ряд ее изменчивости. Во всяком случае, они ближе к последнему виду, чем к типовому виду *Equisetina magnivaginata* Zal. Г.П. Радченко (1956) и С.Г. Горелова (Горелова, Радченко, 1962) отмечают следующие отличительные признаки *Equisetina*. В отличие от *Phyllothesa* ее листья толстые, мясистые и короче междоузлий, верхушки листьев не прижаты к стеблю, средняя жилка утолщается книзу, "сутурные швы" (т.е. комиссуры) часто извилистые, особенно в верхней части влагалища. Здесь необходимо сделать несколько замечаний. Во-первых, все эти признаки не видны на рисунках *E. magnivaginata* и не фигурируют в описании, данном Залесским. Кроме того, Радченко и Горелова не приводят доказательств, что эти отличия родовые. Они вполне могут быть видовыми и даже менее того. Например, соотношение длины листьев и междоузлий значительно варьирует в пределах одного вида (например, *P. turnaensis*) и даже одного образца (*Equisetina laevis*) (Рассказова, 1961а, рис. 5; Boureau, 1964, фиг. 377). Извилистость комиссур, как показано в описании *P. turnaensis*, видимо, является артефактом. Толщина средней жилки не может быть достоверно определена на отпечатках, поскольку в рельефе влагалища обычно можно хорошо видеть только комиссуры, а средние жилки выглядят в виде очень пологих валиков (как у современного хвоща). Наконец, нецелесообразно включать в диагноз ископаемых родов (и видов), остатки которых представлены отпечатками или фитолеймами, такой признак, как "мясистость листьев". Как правило, мы не можем судить о ней. Конечно, иногда мы наблюдаем необычно толстую угольную корочку ископаемого листа и заключаем, что лист был мясистым. Но специальное изучение упомянутых сибирских *Equisetina* не убедило меня, что их фитолейма толще, чем у *Phyllothesa*. Поэтому я не вижу оснований относить эти сибирские виды к *Equisetina* и включаю их в *Phyllothesa*.

Что касается отнесения *Equisetina* и *Phyllothesa* к различным порядкам (Основы палеонтологии, 1963), то я не вижу каких-либо оснований относить оба рода к какому-нибудь надродовому таксону естественной системы (в пределах членистостебельных). Спорношения типичных *Equisetina* еще неизвестны, а *Phyllothesa* рассматривается здесь в качестве формального рода, объединяющего неродственные растения.

Видовая самостоятельность *E. tenuistriata*, *E. brevifolia*, *E. leninskiensis*, *E. laevis*, *E. torulosa* и *E. lata* еще должна быть доказана. Вполне возможно, что по меньшей мере частью они являются синонимами *Phyllothesa turnaensis* (см. ее синонимику). Но здесь нельзя быть уверенным, так как типовой материал или утрачен, или плохой сохранности. *E. torulosa*, видимо, относится к самостоятельному виду, но также нуждается в дополнительном изучении. Ее родовая принадлежность неясна.

Р о д *Equisetinostachys* Rasskazova, 1961

Были переизучены оригиналы *Equisetinostachys grandis* Rassk. Сохранность образцов неважная, детали строения спорношений не видны. Рисунки, даваемые Рассказовой (1961а, рис. 6), слегка идеализированы и, в сущности, представляют предположительную реконструкцию. Тем не менее она, видимо, была права,

считая, что у этого вида были довольно короткие листья и пельтатные спорангиофоры. Эти фертильные побеги могут быть отнесены к *Tschernovia*. Рассказова не сравнивает *E. grandis* и *Tschernovia*, поскольку в то время последний род был известен только по изолированным или собранным в группы спорангиофорам неопределенного систематического положения. Первоначальное положение типичных *Tschernovia* было описано Нейбург тремя годами позже. В настоящее время можно рассматривать *Equisetinostachys* позднейшим синонимом *Tschernovia*, но новая комбинация *T. grandis* (Rassk.) не может быть предложена, поскольку вид *Koretrophyllites grandis* Gorel. (см. ниже) также должен быть отнесен к *Tschernovia* и имеет приоритет. Поэтому вид Рассказовой следует переименовать. Я предлагаю для него название, *T. rasskazovae* S. Meyen, nom. nov. Этот вид отличается от других видов рода своими бочковидными стробилоидами, причем влагалища отчетливо цилиндрические.

Р о д *Koretrophyllites* Radczenko, 1955

Г.П. Радченко (Андреева и др., 1956) считает, что этот род один из наиболее распространенных представителей членистостебельных ангарской флоры. М.Ф. Нейбург (1957) подвергала сомнению самостоятельность рода, сравнивая его с *Corynophyllites* из верхнего кунгура Среднего Приуралья. Рассказова (1961a) и Шведов (1961) не придают роду *Koretrophyllites* столь большого значения. На примере *Phyllothesca stellifera* мы могли видеть, что по меньшей мере некоторые виды, относимые к *Koretrophyllites*, в действительности принадлежат *Phyllothesca*. Боковые ветки *P. turnaensis* неотличимы от некоторых *Koretrophyllites*. Все это заставляет подвергнуть ревизии доступные материалы по этому роду. Автором были изучены оригиналы к работам: Горелова, Радченко, 1962; Горелова, 1960; Вербицкая, Радченко, 1968; Рассказова, 1961a; Шведов, 1961. Остальной типовой материал, относящийся к видам в работах Радченко (1955, 1956; Андреева и др., 1956; и др.), видимо, утрачен.

Наиболее характерными признаками *Koretrophyllites*, по мнению Радченко (Вербицкая, Радченко, 1968), являются: 1) раструбовидное расширение междуузлий в верхней части и иногда их конусовидное сужение книзу; 2) отчетливое избегание листьев на нижерасположенное междуузлие; 3) постепенное сглаживание и, иногда, даже полное выклинивание продольных ребер в нижней части междуузлия; 4) неотчетливость узловой линии.

Сразу отмечу, что весь оригинальный материал типового вида *K. mungaticus* Radcz.¹ утрачен. В литературе приведены лишь весьма приблизительные рисунки с двух образцов, на которых невозможно проследить все интересующие нас сейчас детали. Поэтому весь приведенный ниже анализ основан на других видах рода, преимущественно позднепермских.

Как видно из описания *P. turnaensis* (см. выше), боковые ветки филлотек обнаруживают все упомянутые признаки *Koretrophyllites*. Они имеют высокие воронковидные влагалища (междуузлия в интерпретации Радченко), достигающие следующего узла или даже перекрывающие его. То же может быть видно у *P. equisetitoides* на главном стебле. Если у *P. turnaensis* влагалища на главном стебле цилиндрические и от их верхней кромки до следующего узла еще остается свободный промежуток междуузлия, то у *P. equisetitoides* влагалища слабо расширяются вверх и на отпечатках часто не видно междуузлий, а одни лишь следующие друг за другом влагалища. Такие образцы *P. equisetitoides*, если ни одно из влагалищ не оторвалось, как у лектотипа, неотличимы от некоторых типичных *Koretrophyllites*. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить

¹ Буро (Boureau, 1964) ошибочно указывает *K. typicus* Radcz. в качестве типового вида рода.

некоторые изображения² *P. equisetitoides* (Шмальгаузен, 1879, табл. 12, фиг. 2, 3⁺, нижняя часть обеих фигур; Залесский, 1918, табл. 15, фиг. 1⁺, 2, нижняя часть обеих фигур; Рассказова, 1961а, табл. 1, фиг. 1⁺, нижняя часть фигуры, 5; Boureau, 1964, фиг. 363⁺, нижняя часть фигуры), *Koretrophyllites grandis* Goret. (Горелова, 1960, табл. 6, фиг. 6; Горелова, Радченко, 1962, табл. 3, фиг. 9; Boureau, 1964, фиг. 342) и *K. typicus* Radcz. (табл. XIII, фиг. 4, 5; Рассказова, 1961а, табл. 4, фиг. 1, 2; табл. 5, фиг. 2; Boureau, 1964, фиг. 340D; Вербицкая, Радченко, 1968, табл. 4, фиг. 3) Между этими образцами нет существенных отличий, и большинство стерильных побегов *K. grandis* и *K. typicus* вполне может принадлежать *P. equisetitoides*. Фертильные побеги *K. grandis* (включая голотип) должны быть отнесены к *Tchernovia*. Таким образом, может быть предложена новая комбинация *T. grandis* (Gorelova) S. Meyen.

У одного из оригиналов *K. typicus* (Boureau, 1964, фиг. 340C; Вербицкая, Радченко, 1968, табл. 3, фиг. 5, 5а) верхняя часть стебля не сохранилась и видно внутреннюю поверхность влагалища с отчетливыми прямыми комиссурами. Цилиндрические влагалища с прямыми комиссурами особенно хорошо видны на образце (табл. XV, фиг. 1; рис. 13 в тексте), изображенном Рассказовой (1961а, табл. 5, фиг. 1) в перевернутом виде. Дистальная часть самого нижнего влагалища на этом образце (на верхней стороне фигуры в работе Рассказовой) отвернута (как у лектотипа *P. equisetitoides*) и надорвана. Эта часть была ошибочно интерпретирована ею как целое влагалище. Та же ошибочная интерпретация была сделана Г.П. Радченко (Вербицкая, Радченко, 1968) и Буро (Boureau, 1964) по другим образцам *K. typicus*. Они считают, что листья этого вида сливались лишь у самого основания.

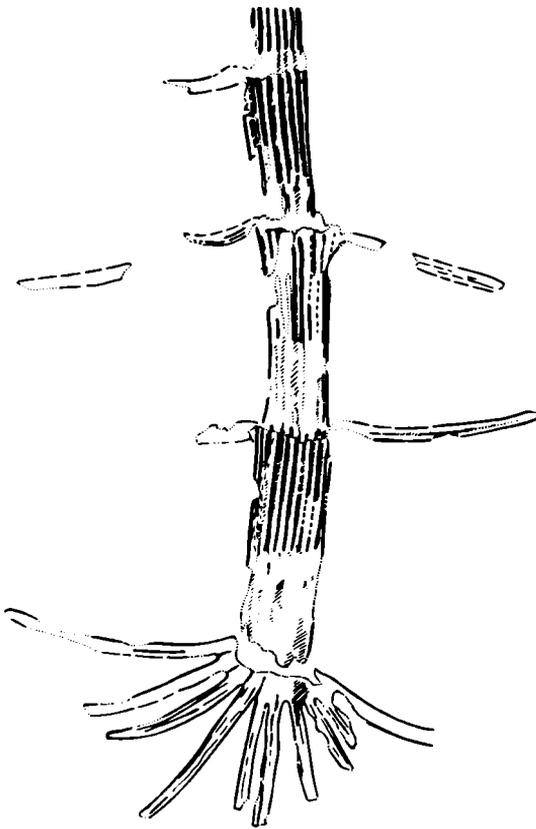
Большинство описанных в литературе видов *Koretrophyllites* основано на боковых ветках (или молодых побегах?) различных филлотек. Косвенно это предположение подтверждается тем, что эти боковые ветки встречаются в верхнепалеозойских отложениях Сибири очень часто, и это не нашло отражения в списках растений, составленных Г.П. Радченко, и в его описаниях ангарских членистостебельных. По-видимому, эти ветки были определены Радченко как *Koretrophyllites*. Довольно показательны, что, описывая боковые ветки *P. turanensis*, Горелова и Радченко (1962) отмечают, что листья на ветках слились на небольшом расстоянии. В действительности у этого вида хорошо развитые влагалища. Они длинные и часто доходят до следующего узла или дальше. По общему облику эти ветки очень сходны со следующими видами *Koretrophyllites*, описанными Гореловой и Радченко (1962): *K. tenuis* Goret., *K. mollifolius* Radcz., *K. multicostata* Radcz., *K. tomiensis* Radcz. К сожалению голотипы двух последних видов утрачены.

Все эти ошибки вполне понятны. Они объясняются тем, что филлотекы, особенно их боковые ветки, обладали влагалищами, которые часто перекрывали друг друга, как тубусы складной подзорной трубы (рис. 14, б в тексте). Узлы, даже если они открыты, часто плохо заметны и могут быть прослежены только по проксимальным окончаниям комиссур, которые иногда плохо различимы, особенно на боковых ветках. Обе особенности филлотек можно хорошо видеть и у современных *Equisetum*, у которых точное положение узлов на боковых ветках может быть вскрыто только продольными срезами. Положение узла на главном стебле некоторых *Equisetum* может быть замечено только по проксимальным окончаниям комиссур. Кстати, у многих современных хвощей, точно так же как и у ангарских филлотек, влагалища основного стебля цилиндрические и плотно прижатые к нему, тогда как влагалища боковых веток конические и отстоящие.

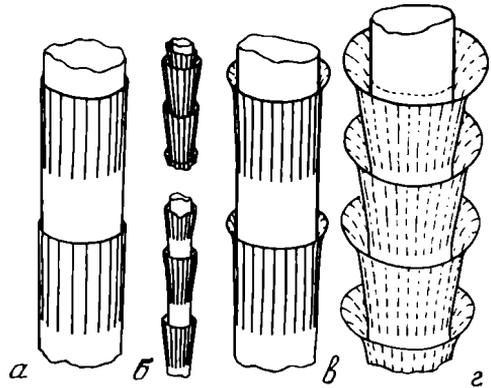
Уровень, рассматриваемый Радченко в качестве узла, в действительности

² Фигуры, отмеченные крестом, изображены в литературе в перевернутом виде. Правильную ориентировку см. на табл. V, фиг. 5 и на рис. 8 в тексте настоящей статьи.

Р и с. 13. *Phyllothea* aff. *stellifera* Schmalh. Экз. № 3087/955 (см. табл. XV, фиг. 1), отнесенный Рассказовой (1961а, табл. V, фиг. 1) к *Koretrophyllites* ? *tyricus*; ×3. Тунгусский бассейн, верхняя пермь



Р и с. 14. Схема строения влагалищ у ангарских филлотек на главной оси (а, в, г) и на боковых ветвях (б); свободные части листьев не показаны; сплошные и пунктирные вертикальные линии соответствуют комиссурам; а, б — *Phyllothea turmaensis*; в — *P. stellifera*; г — *P. equisetitoides* (в нижней части главной оси). Побеги, подобные изображенным на фиг. "б" (вверху) и "д", были описаны в литературе как "*Koretrophyllites*"



представляет собой верхнюю кромку влагалища, выше которой листья становятся свободными. Это подтверждается изучением оригиналов *Koretrophyllites* в ксилоле. При этом видно, что жилка листа свободно проходит через эту грань, не соединяясь с соседними жилками какими-либо ответвлениями, как это можно ожидать в узле. Точно так же в этом месте нет ничего, что напоминало бы соединения с проводящими пучками стебля. Таким образом, нарисованная Г.П. Радченко (Вербицкая, Радченко, 1968, рис. 1) схема ветвления проводящих пучков *Koretrophyllites* не подтверждается.

К сожалению, остальные виды *Koretrophyllites* изображены слишком схематически, чтобы судить об их соотношении с *Phyllothea*. Соотношение *Koretrophyllites* и *Coruphyllites* также остается неясным из-за несовершенного изображения последнего рода. Типовой материал *Coruphyllites* утрачен, а дополнительных образцов нет.

Все сказанное выше о *Koretrophyllites* не означает, что этот род должен быть упразднен уже сейчас. Во-первых, необходимо получить более детальные сведения о типовом виде *K. tungaticus*. Кроме того, в верхнем палеозое Северной Азии встречаются некоторые членистостебельные, имеющие простые свободные листья и соответствующие диагнозу *Koretrophyllites* по этому и другим признакам. Подрод *Neokoretrophyllites* не был изучен автором. Вполне возможно, что этот подрод заслуживает выделения в особый род.

Еще в 1934 г. Г.П. Радченко отметил специфичность некоторых ангарских членистотебельных, относимых к *Annularia*. В отличие от настоящих аннулярий их листья "спаяны при основании в косо расположенное на стебле влагалище, охватывающее в виде невысокой вороночки нижнюю часть междуузлия" (Радченко, 1934, с. 15). Слияние листьев у типичных ангарских и еврамерийских *Annularia* совершенно другое и выражается в образовании небольшого плоского диска. М.Ф. Нейбург (1948) сначала не придавала значения этому различию, но после изучения некоторых печорских образцов изменила свое мнение и выделила эти необычные аннуляриеподобные растения в род *Annulina* (Нейбург, 1954, 1964; Рассказова, 1961б; Биостратиграфия..., 1962).

В 1962 г. Г.П. Радченко установил новый род *Gamophyllites*, у которого "приосновные части листьев сращены друг с другом с помощью очень узких комиссуральных складок, образуя невысокое прямое цилиндрическое влагалище, тесно окружающее стебель. Узловые линии выражены нечетко (фиксируются по основаниям комиссуральных складок), так как основания листьев сливаются с поверхностью плоских продольных ребер нижерасположенного междуузлия" (Горелова, Радченко, 1962, с. 62). По мнению Радченко, выраженному с небольшим сомнением, *Annulina* отличается "от *Gamophyllites* косвенным положением узлов на стебле и таким же косвенным расположением на них невысоких воронкообразных (а не цилиндрических) влагалищ". Эта трактовка родов *Annulina* и *Gamophyllites* была принята Буро (Boureau, 1964).

Помимо типового вида (*G. iljinskiensis* Radcz.), род *Gamophyllites* включает три вида: *G. usjatensis* Radcz., *G. ? kuschekjakovenski* Gorel. (Горелова, Радченко, 1962) и *G. stenophylloides* Verb. (Вербицкая, Радченко, 1968). Как показано выше, последний вид следует переименовать, поскольку его название было преокупировано Радченко (1966), отнесшим вид Залесского *Phyllothecca stenophylloides* к *Gamophyllites*.

G. stenophylloides Verb. хорошо представлен в коллекции автора стерильными и фертильными побегами, происходящими из типового местонахождения (Кербо). Его плодоношения типа *Tchernovia* (табл. VIII, фиг. 5; табл. IX, фиг. 3; табл. XI, фиг. 1, 2; рис. 7). Если этот вид действительно принадлежит *Gamophyllites*, можно предполагать принадлежность этого рода к семейству *Tchernoviaceae*. Поскольку *Gamophyllites* и *Annulina* внешне очень близка, открывается возможность установления систематического положения *Annulina*. Это заставляет более тщательно сравнить упомянутые роды.

В описании *A. neuburgiana*, данным М.Ф. Нейбург (1964), указывается, что узловая линия у этого вида не является скошенной, как полагал Радченко. Эта поправка очень существенна по двум причинам. Во-первых, скошенные узлы весьма необычная морфологическая структура. Во-вторых, отпадает одно из отличий *Gamophyllites* и *Annulina*. Изучение *A. neuburgiana* (типовой вид) и *G. iljinskiensis* убеждает, что точное положение верхней кромки влагалищ установить очень трудно. Листья обоих растений довольно широкие, обычно рельефные, часто с подогнутыми краями. Соприкасаясь, края листьев образуют складку, которую трудно отличить от настоящей комиссуры. Более точное определение высоты влагалища может быть сделано на образцах, повернутых к наблюдателю боком. Такие образцы *Annulina neuburgiana* изображены Рассказовой (1961б, табл. 4, фиг. 1; табл. 5, фиг. 1; табл. 6, фиг. 1; Boureau, 1964, фиг. 356-3). Так же ориентирован на породе и голотип *G. iljinskiensis* (Горелова, Радченко, 1962, табл. 5, фиг. 1; Boureau, 1964, фиг. 357). Изучение под бинокуляром и в микроскопе его влагалищ не убедило меня в том, что его влагалища строго цилиндрические. Создается отчетливое впечатление, что листья у него с левой стороны срастаются на большую высоту, чем с правой. Структура листьев и их расположение по отношению к стеблю у *G. iljinskiensis* и *A. neuburgiana* одни и те

же. Отличительной чертой голотипа *G. iljinskiensis* является более грубая ребристость влагалищ, особенно в нижней части. Этот признак не кажется мне достаточным для родового разграничения. Таким образом, если исходить из типовых видов, роды *Annulina* и *Gamophyllites* оказываются синонимами. Старшим синонимом является *Annulina*. Однако это не означает, что все виды *Gamophyllites* следует отнести к *Annulina*. Помимо типового вида, это пока касается только *G. usjaitensis* Radcz. (Горелова, Радченко, 1962, с. 65, 67, табл. 6, фиг. 3). Систематическое положение *G. ? kuschejakovensis* Gorel. неясно. Фотография голотипа несовершенно. Два паратипа (Там же, табл. 4, фиг. 10, 11), видимо, принадлежат *Annulina*.

Вид *G. stenophylloides* Verb., впервые изображенный Буро (Boureau, 1964) без описания и типификации, не имеет отношения к *Annulina* и, следовательно, к *Gamophyllites*. У него высокие, хорошо развитые цилиндрические влагалища. Листья в своих свободных частях не сходны с листьями *Annularia* (как должно быть у *Annulina*) и принадлежат к типу, свойственному *Phyllothesa*. В частности, средняя жилка выражена хуже, пластинка гладкая, без поперечной морщинистости. Последний признак очень характерен для *Annulina* (и *Gamophyllites iljinskiensis*). Изучение типового материала *G. stenophylloides* Verb. показало, что его стерильные побеги следует отнести к *Phyllothesa*. Но новая комбинация *P. stenophylloides* незаконна, поскольку это название использовано Залесским (1939). Однако, введение нового названия, видимо, нежелательно, поскольку этот вид следует изучить на более обширном материале, чтобы понять его соотношение с другими видами *Phyllothesa*. Вербицкая (Вербицкая, Радченко, 1968) ошибочно выбрала два типа для этого вида, один для стерильных побегов и один для фертильных. Эти два образца следует рассматривать как синтипы, а один из них как лектотип. Стерильный "типовой образец" сходен с *P. turnaensis* и *P. stellifera*, но отличается от первого вида более широкими и длинными листьями, а от последнего более длинными листьями. Некоторые паратипы этого вида включены мной под вопросом в синонимику *P. turnaensis*. Фертильный "типовой образец" следует отнести к *Tchetnovia*, но комбинацию *T. stenophylloides* рекомендовать не следует, так как ее базиниум незаконный. По-видимому, желательно воздержаться от отнесения этих фертильных побегов к какому-либо виду до их более тщательного исследования. Вполне возможно, что эти побеги принадлежали тому же растению, что и стерильные *P. turnaensis*, встречающиеся в том же местонахождении и описанные в настоящей статье.

Р о д *Phyllopitys* Zalesky, 1918

На первый взгляд разбирать этот род в статье, посвященной *Phyllothesa*-подобным растениям, не имеет смысла. Базиниум рода (*Cyclopitys heeri* Schmalh.) был помещен Шмальгаузенем (1879) в *Taxodiaceae*. Залесский (1918) выделил этот вид в новый род *Phyllopitys*, который включался в хвойные (Zalesky, Tchirkova, 1935; Радченко, Шведов, 1940; Горелова, Радченко, 1962). Нейбург (1948) рассматривала это растение как "неопределенный систематической принадлежности", но отметила, что *P. heeri*, "в особенности отпечатки с мутовчатым расположением листьев, напоминают представителей хвощовых" (с. 255). Рассказова (1961б) считала *Phyllopitys* молодым побегом *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub. В.А. Хахлов (1964) отнес *Phyllopitys* к членистостебельным на основании находок спороношений. Он считает вид *P. heeri* сборным, но среди экземпляров, которые он исключает из него, находится и лектотип, выбранный Нейбург (1948) и ошибочно названный ею голотипом.

В 1960 г. автор нашел в нижней перми по р. Нижняя Тунгуска образец (табл. XIV, фиг. 4), на котором обычные веточки *P. heeri* прикреплены к побегу. Структура последнего, к сожалению, плохой сохранности, однако эта находка убедила, что *Phyllopitys* не имеет отношения к *Annulina* и хвойным. В 1966 г. Р.В. Соколова, Г.Е. Черняк и А.В. Коробицын нашли в Западном Верхоянье (р. Бытантай)

хорошие образцы *Phyllopitys heeri* (табл. XII, фиг. 5; табл. XV, фиг. 2, 3; табл. XVI, фиг. 1), на которых очень длинные (более 120 мм) боковые ветки прикрепляются к безлистному стеблю типа *Paracalamites* (12 мм шириной) с груборебристыми междуузлиями (около 40 мм длиной). Узлы не отмечены отчетливыми поперечными бороздами, но в этих местах ребра становятся менее выступающими.

Строение боковых веток особенно хорошо видно на образцах, изображенных Нейбург (1948). Автор изучал их под бинокляром в ксилоле и в сухом состоянии (табл. XII, фиг. 6; табл. XV, фиг. 4; табл. XVI, фиг. 3, 4; табл. XVII, фиг. 1, 2; табл. XVIII, фиг. 1). Стебель этих веток с 2—3 продольными ребрами. Листья прикреплены под прямым или острым углом. Они линейные, с четкой средней жилкой, по каждую сторону от которой листовая пластинка поперечно-морщинистая. Листья низбегающие, поэтому междуузлия (как отмечала Нейбург) выглядят окрыленными. Поперечная морщинистость может быть видна и в этой низбегающей части. Таким образом, место, от которого лист начинает круто отклоняться в сторону от побега, не является исходным узлом этого листа. К сожалению, остается неясным, сливались ли листья в их низбегающей части. По мнению автора, они сливались, так как в противном случае места отклонения листьев от стебля не были бы так равномерно распределены по стеблю.

Это предположение подтверждается изучением упомянутых верхоянских образцов. На некоторых из них (табл. XI, фиг. 75, 76) междуузлия слегка длиннее, чем обычно, и ребристая часть ниже уровня отхождения листьев не занимает все междуузлие. На определенном уровне стебель становится более гладким. Этот уровень, видимо, представляет собой узел. На образцах Нейбург эта более гладкая часть не видна. Весьма вероятно, что влагалища на ее образцах достигали вышеследующего узла и покрывали все междуузлие, как это имеет место на некоторых боковых ветках *Phyllothesa tumacensis*. Конечно, эта интерпретация морфологии *Phyllopitys* должна быть подтверждена изучением более обширного материала.

Некоторые верхоянские образцы *Phyllopitys* несут спороношения (табл. XV, фиг. 3; табл. XVI, фиг. 1), неотличимые от *Tchernovia*. Часть междуузлия, не покрытая влагалищем, несет четыре или более правильные мутовки пельтатных спорангиофоров. Имеющиеся образцы имеют только по два спорангиофора на мутовку на обращенной к наблюдателю стороне, так что общее количество спорангиофоров в мутовке было не более шести. Эти фертильные ветки напоминают *T. striata* Neub. (Нейбург, 1964, табл. 42, фиг. 2), но на печорских образцах мутовки спорангиофоров более многочисленны, а влагалища более гладкие. *Phyllopitys*, видимо, принадлежат к семейству *Tchernoviaceae*, но это утверждение еще нуждается в подтверждении.

Своими ребристыми и безлистными стеблями (типа *Paracalamites*) род *Phyllopitys* резко отличается от большинства упомянутых *Phyllothesa*-подобных растений. Но именно по этому заметному признаку он напоминает некоторые образцы, изображенные в литературе как *Phyllothesa deliquescens* и обладающие коническими влагалищами на боковых ветках. Как показано выше, нет никаких оснований относить эти растения к *P. deliquescens*. Они должны быть отнесены к отдельному виду. Но до введения нового названия следует убедиться, что такой вид уже не описан раньше, например в монографии Хохлова 1964 г. К сожалению, описания и иллюстрации в ней слишком несовершенны, чтобы быть уверенным в этом отношении. Кроме того, желательно выявить родовую принадлежность этих "*P. deliquescens*". По структуре влагалищ и листьев (без морщинистости) они близки к обычным ангарским филлотекам. Но по ребристому и безлистному побегу типа *Paracalamites* они ближе к *Phyllopitys*. Спороношения всех этих ангарских растений типа *Tschernovia*.

Таким образом, род *Phyllopitys*, видимо, вполне самостоятелен, но он нуждается в более детальном изучении на материале лучшей сохранности.

Учитывая изложенные выше данные об ангарских и гондванских *Phyllothesa*-подобных растениях, можно наметить основные морфологические типы среди них.

Среди ангарских представителей намечаются следующие типы:

1) побеги ветвистые; влагалища основного стебля цилиндрические (рис. 14, а), не доходящие до следующего узла; влагалища боковых веток конические (рис. 14, б), часто полностью прикрывающие междоузлия; листья гладкие — *Phyllothesa turpaensis*, *P. eliaschewitschii*, *Equisetina magnivaginata*;

2) побеги неветвистые; влагалища основного стебля слабokonические, часто доходящие до следующего узла (рис. 14, д); листья гладкие — *Phyllothesa equisetitoides*;

3) побеги неветвистые (?); влагалища цилиндрические, отогнутые у самого верха и не достигающие следующего узла (рис. 14, в); листья гладкие — *Phyllothesa sellifera*;

4) побеги неветвистые, очень мелкие; влагалища конические, не достигающие следующего узла; листья гладкие — *Phyllothesa ex gr. biarmica*;

5) побеги ветвистые; основной стебель безлистный, продольно-ребристый (типа *Ragacalamites*); влагалища боковых веток конические, более или менее прижатые к оси; листья или поперечно-морщинистые (*Phyllopitys*), или гладкие ("*Phyllothesa deliquescentis*" по Goeppert, требуется новое название).

Печорские представители, описанные М.Ф. Нейбург (1964) как *Phyllothesa striata*, стоят особняком. На их основных стеблях влагалища очень короткие и состоят из зубовидных листьев. Возможно, что боковые ветки того же растения имеют конические влагалища, часто перекрывающие расположенный выше узел или полностью покрывающие междоузлие.

Гондванские *Phyllothesa*-подобные растения значительно более однообразны и, в сущности, принадлежат к одному морфологическому типу. Они имеют конические, более или менее открытые влагалища на основном стебле и более плотно прижатые, почти цилиндрические на боковых ветках. Гондванские филлотеки сходны с ангарской *P. equisetitoides*, но у нее побеги неветвистые. *P. sahani* с распростертыми зонтиковидными влагалищами теперь отнесены к *Raniganjia*.

Таким образом, хотя морфологические типы ангарских и гондванских филлотек не совпадают, не следует рассматривать эти отличия как весьма значительные. Поэтому не приходится удивляться, что и те и другие филлотеки в течение почти 100 лет относились к одному роду. Тем не менее, как показано выше, их спороношения совершенно различны. Конечно, они были изучены на ограниченном материале. Но вполне определенно, что нет ангарских филлотек с ветвящимися спорангиофорами, расположенными одиночными мутовками на междоузлии, хотя возможно, что у некоторых видов спорангии и не сливались. Автору представляется, что на основании известных отличий в строении спороношений мы вполне можем отнести ангарские и гондванские филлотеки к разным семействам. В этом случае ангарские виды заслуживают выделения в отдельный род. Однако это решение неудобно в некоторых отношениях. Во-первых, многие ангарские филлотеки известны только по стерильным побегам и их родовое название будет следовать из косвенных соображений, а не из конкретных признаков, наблюдаемых на имеющихся образцах. Эти соображения заслуживают внимания, но у нас нет гарантий, что в будущем не окажется, что спороношения ангарских форм принадлежат к различным типам, каждый из которых заслуживает родового ранга. Кроме того, целесообразно разделять номенклатуру стерильных и фертильных частей ископаемых растений, если примерно одинаковые стерильные части могут соответствовать различным

Таблица 3. Распределение разными авторами ангарских *Phyllothesa* — подобных растений по семействам

	Gotlan & Weyland, 1954	Nemejc, 1963	Горелова и Радченко, 1962	Радченко в "Основах палеонтологии", 1963	Boureau, 1964
<i>Phyllothesa</i>	Phyllothecaceae				Phyllothecaceae
<i>Koretrophyllites</i>			Sorocaulaceae		
<i>Sorocaulus</i>					
<i>Equisetina</i>			Arthropsidea incertae sedis	Equisetaceae	Phyllothecaceae
<i>Gamophyllites</i>			Sorocaulaceae		
<i>Equisetinostachys</i>					
<i>Phyllopitys</i>			Coniferales		
<i>Corynophyllites</i>		Calamitaceae		Sorocaulaceae (?)	Sorocaulaceae

фертильным частям, и в этом нет ничего необычного, если одному роду листьев или облиственных побегов соответствует несколько родов спороношений. Например, род *Sphenophyllum*, применяемый к листьям и облиственным побегам, соответствует родам *Bowmanites*, *Tristachya*, *Koinostachys* и т.д., установленным по спороношениям. Точно так же номенклатуры стробилов листьев (*Annularia*, *Asterophyllites*) независима от номенклатурных стробилов (*Calamostrachys*, *Calamocarpon*, *Palaeostachya* и т.д.). Это единственный путь не ставить номенклатуру в зависимость от гипотетических оснований и умозрительных предположений общего порядка. Только таким путем можно обеспечить стабильность номенклатуры ископаемых растений.

Точно такая же ситуация возникает у *Phyllothesa*-подобных растений, и лучшее решение, видимо, будет следующим. Поскольку род *Phyllothesa* первоначально был введен для стерильных побегов, желательнее относить к нему только такие побеги, установленные в ангарской, гондванской или иной флоре. Фертильные побеги ангарских филлотек относятся к роду *Tchernovia* Zal. Для гондванских фертильных побегов был основан род *Gondwanostachys* S. Meyen (1967) с типовым видом *G. australis* (Townrow) S. Meyen. Эта номенклатурная процедура на родовом уровне представляется удобной и соответствует МКБН. Однако на надродовом уровне возникают некоторые осложнения.

Предложенные в литературе схемы надродовой классификации членисто-стебельных довольно различны. Хотя семейства и порядки, охраняемые номенклатурными правилами, переходят из одной публикации в другую, их объем и понимание значительно меняются. Общее число этих надродовых таксонов также изменчиво.

Упоминаемые в этой статье роды распределяются по семействам, как это показано в табл. 3, которая нуждается в некоторых пояснениях. Сем. *Sorocaulaceae* Radczenko, 1956 незаконно, поскольку оно было излишним при обнаружении (МКБН, статья 64-1). Вводя это семейство, Радченко (1956) включил в него род *Phyllothesa*, который является типом сем. *Phyllothecaceae* Gothan et Weyland, 1954.

Принимая во внимание результаты ревизии ангарских *Phyllothesa*-подобных растений, мы можем обсудить систематическое положение следующих родов: *Phyllothesa*, *Gondwanostachys*, *Tchernovia*, *Equisetina*, *Phyllopitys* и *Corynophyllites*. Остальные роды или незаконны (*Sorocaulus*, *Gamophyllites*, *Equisetinostachys*), или сомнительны (*Koretrophyllites* и его подрод *Neokoretrophyllites*). Мы не можем судить о систематическом положении *Equisetina* (sensu Zalessky, 1939, non

Radczenko, 1956), *Corynophyllites* и гондванских родов *Raniganjia* и *Stellotheca*, так как их спороношения неизвестны. Они должны рассматриваться как *Articulatae incertae sedis*. Так что остаются только роды *Phyllotheca*, *Gondwanostachys*, *Tchemovia* и *Phyllopitys*.

Формально два первых рода можно включить в сем. *Phyllothesaceae*, а два последних — в *Tchemoviaceae*. Однако здесь есть бессмыслица. Ангарские виды, описанные по стерильным побегам и законно отнесенные к *Phyllotheca* на основании их морфологии, входят в сем. *Phyllothesaceae* вместе с гондванскими представителями. Как показано выше, эти ангарские виды нельзя отнести к отдельному роду. В то же время нет оснований полагать их большую близость к гондванским видам, чем к ангарским, имеющим спороношения *Tchemovia*. Таким образом, нам надо помещать род *Phyllotheca* сразу в два семейства, для одного из которых он будет типовым. Это также бессмыслица. Прежде, чем предлагать решение этой проблемы, целесообразно рассмотреть существующие принципы номенклатуры надродовых таксонов ископаемых растений, поскольку наша проблема возникла вследствие основных положений палеоботанической номенклатуры.

4. О НОМЕНКЛАТУРЕ НАДРОДОВЫХ ТАКСОНОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Принципы выделения, номенклатуры и типификации надродовых таксонов ископаемых растений почти не рассматриваются в литературе. Без каких-либо пояснений предполагается, что эти принципы должны быть те же, что и для современных растений. Статьи и советы МКБН почти ничего не говорят на этот счет и только не рекомендуют выбирать форм-роды в качестве типов для таксонов естественной системы или помещать их в группы, названия которых позволяют думать, что речь идет о естественных таксонах. Согласно МКБН, форм-род отличается от орган-рода тем, что он не отнесен к какому-либо семейству. Соответственно, если кто-нибудь введет это семейство, род уже не будет формальным и не будет иметь отношения к упомянутой выше рекомендации (как в случае с *Phyllotheca*).

В последние 10—20 лет увеличение детальности палеоботанических исследований, в частности учет эпидермальных и анатомических признаков, и установление связи стерильных и фертильных органов заставляли палеоботаников пересмотреть многие роды ископаемых растений. Казалось бы, это должно способствовать упорядочению и совершенствованию номенклатуры надродовых таксонов. В действительности же происходит обратный процесс. Имеется большое количество разнообразных фруктификаций, изученных во всех деталях и в то же время с трудом размещающихся в существующих таксонах. Эти роды закрепляются в нашей памяти изолированно, хотя сопровождающие их стерильные остатки той же флоры распределены между семействами и порядками с определенностью. Например, мы знаем почти все необходимые детали о родах *Kallostachys*, *Peltastrobis*, *Litostrobis*, *Sphenostrobis*, *Mazostachys*, *Mesidiophyton*, *Manchurostachys* и др. и не имеем для них подходящих надродовых таксонов (кроме очень высокого ранга). В то же время, находя в той же флоре некоторые *Calamites*, *Annularia*, *Asterophyllites*, *Schizoneura*, *Sphenophyllum* и т.д., мы помещаем их в *Calamitaceae*, *Schizoneuraceae* или *Sphenophyllaceae* без дальнейших колебаний. Конечно, некоторые роды фруктификаций сейчас включены в семейства и порядки, но правильно ли это сделано? Например, почему *Manchurostachys* принадлежит *Schizoneuraceae* (Boureau, 1964)? Нет никаких данных, что спороношения *Aetophyllum*, предположительно принадлежащие *Schizoneura paradoxa* (типовой вид), имеют сходную структуру. Единственный аргумент для помещения *Manchurostachys* в *Schizoneuraceae* — это связь с листвой типа *Schizoneura*, которая очень сходна с европейской *S. paradoxa*. Но цену сходству мы можем видеть на примере

папоротников и птеридоспермов, цикадовых и беннеттитов, гинкговых и чекановскиевых, ангарских и гондванских филлотек, южной *Burkidia* и северной *Voltzia* и многих других растений.

Сходная ситуация рано или поздно возникает с такими семействами, как *Sphenophyllaceae* и *Calamitaceae*. Род *Sphenophyllum*, тип первого семейства, был введен для стерильной листвы, которая свойственна и *Tristachya*, т.е. сем. *Tristachyaceae* (Boureau, 1964) или порядку *Tristachyales* (Nemejc, 1963). Есть ли гарантия, что, например, *S. thonii* Mahr из стефана и нижней перми принадлежит *Sphenophyllaceae*, а не *Tristachyaceae*? Его спороношения неизвестны, так что он не может быть отнесен ни к одному семейству. Самое интересное, что типовой вид *Sphenophyllum* — *S. emarginatum* Brongn. (Vogellenner, 1967) основан на стерильных побегах, его предполагаемые спороношения (Zeiller, 1886; Bell, 1962) различного типа и не могут быть описаны в необходимых деталях. И если кто-нибудь станет утверждать, что спороношения типа *Sphenophyllostachys* не свойственны этому виду (и, следовательно, роду и семейству), никто не сможет возразить.

Типом сем. *Calamitaceae* является род *Calamites*, который был введен для сердцевинных полостей. В вопросе о типовом виде его есть разногласия. "Основы палеонтологии" (1963) указывают *C. nodosus* Sternb., E.O. Новик (1952) — *C. suckowii* Brongn., Эндриус (Andrews, 1955) — *C. cannaeformis* Schloth. Последний вид рассматривается Буро (Boureau, 1964; в этой работе тип рода не указан) как более поздний синоним *C. gigas* Brongn. Но это разногласие для нас сейчас не имеет значения, так как все эти виды основаны по сердцевинным полостям и свойственные им спороношения неизвестны. Если кто-либо сочтет необходимым разделить сем. *Calamitaceae* и выделить какой-то из родов спороношений (например, *Calamocarpon*) в самостоятельное семейство (подобно *Lepidocarpaceae*), он не сможет это сделать, так как до этого он должен представить доказательства, что типовой вид *Calamites* (будь то *C. nodosus*, *C. suckowii*, *C. cannaeformis* или *C. gigas*) не имеет спороношения типа *Calamocarpon*. Конечно, эта ситуация способствует стабилизации надродовой таксономии, но весьма эксцентрическим путем.

Необходимость разделения *Sphenophyllaceae*, *Calamitaceae* и других семейств, типами которых являются орган-роды, установленные по стерильным частям, еще не возникала, но это связано скорее со следованием традиции, чем с действительным единством этих семейств. В случае *Phyllothesacaeae* такая необходимость довольно очевидна, а реализовать ее невозможно в соответствии с правилами, поскольку тогда мы должны выделить стерильные побеги ангарских видов в новый род, хотя реальные признаки, наблюдаемые на образцах, для этого не дают оснований. Этот новый род может быть установлен только на основании косвенных соображений, а не морфологических признаков. Это также противоречит МКБН.

Этой проблемы можно было бы избежать, если бы типом сем. *Phyllothesacaeae* был род, введенный для фертильных частей (например, *Gondwanostachys*). Точно так же желательно иметь такие типовые роды для других существующих семейств ископаемых растений. МКБН не разрешает осуществить эту идею, но в то же время мы не можем следовать МКБН, если хотим разделить вовлеченные в анализ семейства. В чем же причина этого порочного круга и где выход из него?

Главная причина, безусловно, в том, что типовые роды этих семейств основаны на стерильных побегах, которые могут быть свойственны растениям совершенно разной систематической принадлежности. Иными словами, причина лежит в параллелизме вегетативных частей. К сожалению, параллелизм часто рассматривается как неприятное исключение из хорошего правила, а не как широко распространенная и весьма значительная эволюционная тенденция. Некоторые аспекты параллелизма обсуждаются ниже, а сейчас уместно закончить анализ сем. *Phyllothesacaeae*.

По мнению автора, лучшее решение вопроса таково. Гондванские и ангарские филлотеки включаются в отдельные семейства с типовыми родами, основанными на фертильных побегах. Это *Gondwanostachyaceae* S. Meyen, 1967 (типовой род *Gondwanostachys* S. Meyen) и *Tchernoviaceae* S. Meyen, 1967 (типовой род *Tchernovia* Zalessky). Род *Phyllothesa* не включается в какое-либо семейство, а рассматривается как формальный род для вегетативных частей (подобно *Pecopteris*, *Sphenopteris* и т.д.). Сем. *Phyllothesaceae* не может быть упрощено согласно МКБН, но его можно рассматривать как формальную группу (подобно инфратурме), объединяющую роды *Phyllothesa*, *Annulina*, *Raniganjia* и *Equisetina*.

Аналогичный процедуре в дальнейшем целесообразно подвергнуть и другие надродовые таксоны членистостебельных. В результате в этих таксонах (семействах, порядках) останутся только хорошо изученные роды с полной характеристикой. Остальные роды будут распределены по формальным группам типа инфратурмы и т.п. Иными словами, обычный принцип независимой номенклатуры стерильных и фертильных остатков, используемый на родовом уровне, может быть распространен на таксоны более высокого ранга. Система, которая получится в результате, будет довольно отличной от существующей, но, видимо, это единственный путь получить стабильную надродовую номенклатуру, не зависящую от параллелизма вегетативных частей. Кроме того, желательно включить в МКБН новые советы (или статьи), которые бы (1) предотвращали выбор типовых родов семейств среди тех, которые установлены по вегетативным частям, и (2) ограничивали приоритет семейств, типовые роды которых не могут быть достоверно связаны со спороношениями какого-нибудь одного типа.

5. О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ СРЕДИ ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ

До детального изучения спороношений не было сомнений, что ангарские и гондванские филлотеки действительно принадлежат к одному естественному роду. Даже предполагали, что ангарский вид *P. deliquescens* встречается в гондванской флоре. Теперь ясно, что замечательное сходство обеих географических групп филлотек — следствие параллелизма (или гомоплазии). Возможно, что обе группы филогенетически связаны с динантскими членистостебельными, также распадающимися на две группы с разной степенью ветвления спорангиофоров. Ангарские виды, видимо, были связаны с растениями, имеющими спороношения типа *Pothocites* или *Pothocitopsis*. Гондванские виды с их ветвящимися спорангиофорами сходны с *Protocalamostachys* (Walton, 1949). Но следует иметь в виду возможную синонимичность *Pothocites* и *Protocalamostachys*. Хотя в любом случае весьма вероятно, что предковые форм и ангарских и гондванских филлотек не имели влагалищ и были сходны с *Archaeocalamites*. Таким образом, можно полагать, что листья обеих групп редуцировались и сливались во влагалище независимо.

Эти морфологические тенденции, видимо, весьма обычны среди членистостебельных. Они повторились и у *Equisetum*. Боковое срастание листьев характеризует также другие роды и выражается в трех типах структур:

- 1) воронковидное (коническое) или цилиндрическое влагалище, более или менее плотно прижатое к стеблю;
- 2) влагалище состоит из двух или более лопастей ("солистьев"), расположенных по обе стороны от стебля или вокруг него;
- 3) распростертое зонтиковидное влагалище, плоскость которого ориентирована перпендикулярно побегу.

Независимое возникновение структуры первого типа хорошо видно на примере *Gondwanostachyaceae*, *Tchernoviaceae* и *Equisetaceae*. Второй морфологический тип свойствен родам *Schizoneura* и *Paraschizoneura* (Т.М. Гаррис отметил сходное слияние листьев у *Neocalamites*). Первый из родов, видимо, сборный. Споро-

ношения, ассоциирующиеся с триасовыми (*Actophyllum*), катазиатскими (*Manchurostachys*) и гондванскими (*Arber*, 1905, фиг. 4) схизоневрами, трудно сравнить, но весьма вероятно их принципиальное различие. Поэтому автор склоняется к мысли, что сходство этих схизоневр между собой и с ангарской *Paraschizoneura* связано с параллелизмом.

Третий морфологический тип известен у гондванской *Raniganjia* и был отмечен у ангарского *Umbellaphyllites*. Д.Ф. Ригби (*Rigby*, 1966) отнес к последнему роду два гондванских (австралийских) вида, а именно *U. minima* *Rigby* и *U. ivinii* (*Walkom*) *Rigby*. Пант и Наутийял (*Pant*, *Nautiyal*, 1967) отнесли последний вид к *Raniganjia*. Буро (*Boureau*, 1964) включил оба рода в *Phyllothesaceae*, но для этого нет достаточных оснований. Конечно, имеется большое внешнее сходство между обоими родами, но есть и значительные отличия, как реальные, так и предполагаемые. Во-первых, *Umbellaphyllites* имеет короткие цилиндрические влагалища, охватывающие стебель и отсутствующие у *Raniganjia*. Во-вторых, не доказано, что листья *Umbellaphyllites* действительно сливались краями в зонтиковидное влагалище. Когда листовая мутовка членистостебельного состоит из большого числа довольно широких листьев, плотно прижатых друг к другу, трудно решить, сливаются они или нет. Такие мутовки свойственны, например, *Annularia stellata* (*Schloth.*) *Wood* (*Remy W.*, *Remy R.*, 1959) и *A. stellatoides* *Neub.* (Нейбург, 1964, табл. 22, фиг. 1, 1а). В этом отношении они выглядят как *Umbellaphyllites*, но их листья, безусловно, свободные. По общему облику своих листьев *Umbellaphyllites annularioides* *Rassk.* (типовой вид) очень сходен с *Annulina neuburgiana* и даже может быть почти неотличим от нее (*Рассказова*, 1961а, табл. 3, фиг. 3, ср. с 1961б, табл. 4, фиг. 4). Оба рода имеют идентичное цилиндрическое влагалище, охватывающее стебель. По моему мнению, *Umbellaphyllites* объединяет образцы одного из видов *Annulina*, который отличается от типового вида *A. neuburgiana* лишь более многочисленными листьями в мутовке и их более плотным расположением. К сожалению, все имеющиеся образцы *Umbellaphyllites* плохо сохранились, чтобы приготовить целлоидиновые пленки или изучить их тонкую структуру иным путем. Типовые образцы и некоторые дополнительные образцы из другого местонахождения отпечатались на довольно грубой породе, и отпечатки покрыты железистой корочкой, скрадывающей все тонкие детали. Таким образом, выделение рода, видимо, было преждевременным и нуждается в подтверждении на более убедительном материале. Поэтому для типового вида *Umbellaphyllites* может быть предложена следующая новая комбинация: *Annulina? annularioides* (*Rassk.*) *S. Meyen* *comb. nov.* *U. minima* *Rigby* может быть отнесен к *Raniganjia*. Сходство *A. ? annularioides* и *Raniganjia* поверхностное, и здесь нельзя видеть пример параллелизма.

Следовательно, среди членистостебельных, вовлеченных в это обсуждение, имеется только два ряда форм, сходство которых связано с параллелизмом. Это (1) ангарские и гондванские филлотеки и представители *Equisetaceae* и (2) растения с листвой типа *Schizoneura* и *Paraschizoneura*. Систематическая принадлежность форм второго ряда еще не ясна, и мы не будем на нем останавливаться. Но о сходстве филлотекоподобных растений и *Equisetaceae* надо сказать несколько слов. Имеется сходство в изменчивости морфологических признаков в обеих группах. Побеги могут быть ветвистыми или нет; влагалища — цилиндрическими или коническими, прижатыми к стеблю или отстоящими, короткими или длинными, с короткими или длинными свободными частями листьев; междоузлия могут быть ребристыми или гладкими. Примечательно, что изменение формы влагалища от основного стебля к боковым веткам (или молодым побегам) совершенно одинаково у ангарских филлотек и современных хвощей, хотя их спороношения и проводящая система различны (проводящие пучки *Equisetum* чередуются в узлах, а у ангарских филлотек противопоставлены). Таким образом, перечисленные признаки появляются и варьируют у этих неродственных растений независимо. Тем не менее это именно те признаки, которые в первую

очередь используются для родовой классификации стерильных побегов ископаемых членистостебельных. Так что мы можем заключить, что эти признаки, будучи весьма изменчивыми, но все же удобными для разграничения форм-родов, не могут быть использованы для установления естественных соотношений родов и тем более для филогенетических реконструкций.

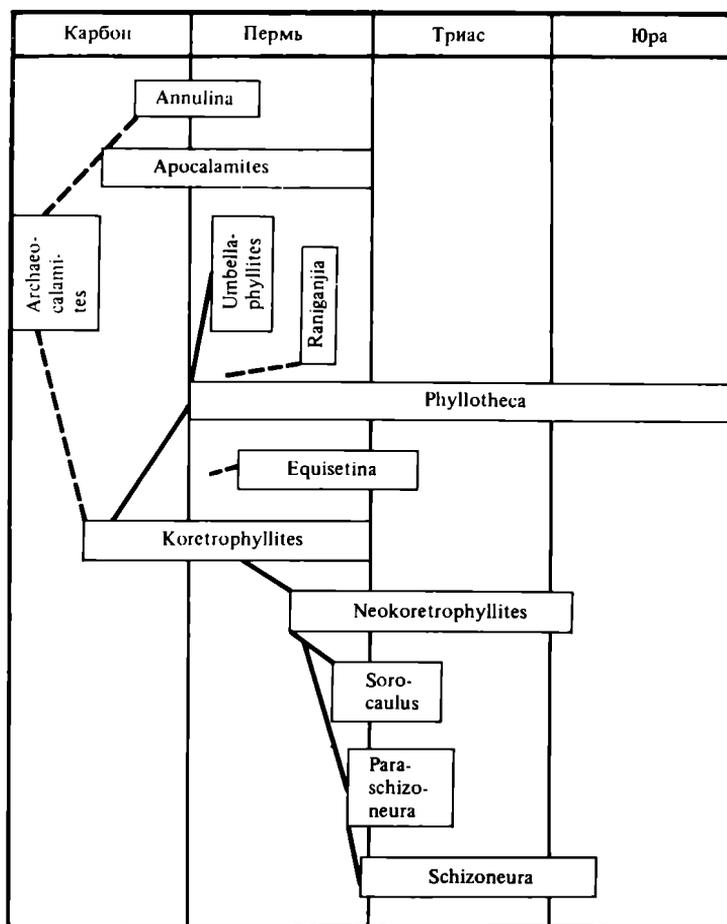
6. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ФИЛОГАНИИ ИСКОПАЕМЫХ ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ

Родам, разобранным в настоящей статье, отведено большое место в филогенетических построениях Г.П. Радченко (1957; Основы палеонтологии, 1963) и Буро (Boureau, 1964). Новые данные об этих растениях заставляют внести поправки в эти построения.

Из схемы, опубликованной в "Основах палеонтологии" (1963, с. 491), должно быть устранено сем. Sorocaulaceae и заменено двумя параллельными линиями, изображающими Tchemoviaceae и Gondwanostachyaceae.

В 1957 г. Г.П. Радченко предлагал другую схему эволюции членистостебельных. Он считал, что Equisetaceae выходят непосредственно из Asterocalamites (i.e. Archaeocalamites), а не через каламиты. В отличие от схемы, данной в "Основах палеонтологии", Радченко включает сюда род Apocalamites, введенный для гипотетических растений с аннуляриеобразной листвой, сердцевинными отливами

Таблица 4. Филетические соотношения Phyllothea-подобных растений по Е. Буро (E. Boureau, 1964)



Paracalamites и спороношениями Angarotheca. В той же работе было введено сем. Arosalamariaceae. Род Arosalamites номенклатурно неправомерен, поскольку он не представлен реальными растительными остатками в органической связи, а представляет собой лишь гипотетическую реконструкцию. То же может быть сказано о сем. Arosalamariaceae. И этот род и семейство не включены в "Основы палеонтологии".

Буро (Boureau, 1964) дал наиболее детальную схему систематики и филогении членистостебельных. В его схему, показывающую соотношение многих родов (табл. 4), надо внести много поправок. Буро рассматривает Koretrophyllites в качестве предка Equisetaceae. Но, как было показано выше, большинство, если не все виды Koretrophyllites в действительности принадлежат к Tchernovia или к формальному роду Phyllothesa. То же может быть сказано о предковом положении Koretrophyllites по отношению к Neokoretrophyllites, филлотекам и схизоневрам. Видимо, неверно помещать последние растения в единую филетическую ветвь и предполагать происхождение Schizoneura от Paraschizoneura. Последний род встречается только в верхней перми (казанский и татарский ярусы) Северной Азии. Гондванские схизоневры появляются в значительно более древних отложениях, может быть, среднего карбона. Род Arosalamites неправомерен и не может быть использован в филогенетических обобщениях. Систематическое положение Annullina и Equisetina полностью неизвестно. Umbellaphyllites и Sorocaulus, скорее всего, синонимы Annullina и Phyllothesa (или Tchernovia для фертильных побегов) соответственно. В схеме Буро не нашло отражения параллельное развитие членистостебельных разных палеофлористических областей.

Таким образом, новые данные о позднепалеозойских Phyllothesa-подобных растениях позволяют подвергнуть сомнению существующие филогенетические реконструкции, но эти данные недостаточны, чтобы предложить новую, лучше обоснованную схему. Нам необходимы обширные дополнительные данные о морфологии и анатомии большинства палеозойских членистостебельных, особенно их репродуктивных органов. Без этого любые филогенетические схемы будут скорее отражать соотношение морфологических типов, чем происхождение родов и надродовых таксонов.

В заключение автор выражает большую благодарность А.П. Степанову, собравшему коллекцию тунгусских филлотек, а также профессору Д.Д. Панту и доктору П.Ф. Кидваи за демонстрацию принадлежащих им коллекций и препаратов индийских филлотек. Я выражаю свою признательность Институту палеоботаники им. Бирбала Сани (Лакнау) и Геологической службе Индии (Калькутта) за то, что мне были присланы некоторые оригиналы. Я также очень благодарен доктору В.Г. Чалонеру за просмотр рукописи и большое количество ценных замечаний.

Palaeontographica. 1971. Abt. B, Band 133

ПАЛЕБОТАНИЧЕСКАЯ ТАКСОНОМИЯ И НОМЕНКЛАТУРА: НЕОБХОДИМОСТЬ НОВОГО ПОДХОДА

I. ВВЕДЕНИЕ

В течение последних 10 лет я занимался сравнительно-историческим анализом верхнепалеозойских флор Евразии с параллельным изучением соотношения родов, кажущихся близкими, из разных палеофлористических областей. Эта работа привела к необходимости пересмотреть многие сотни палеоботанических публикаций. Картина, которая мне открылась, повергла меня в ужас. Создается отчетливое впечатление, что таксономия и номенклатура верхне-

палеозойских растений близки к вавилонскому столпотворению. Я не знаю, насколько лучше обстоят дела с мезозойскими и кайнозойскими растениями, но не вижу причин для оптимизма и в их отношении. Вот некоторые конкретные подсчеты в подтверждение сказанному.

По данным Т.М. Гарриса (Harris, 1969), для облиственных побегов хвойных уже введено более 150 родов, из которых лишь небольшая часть может быть безопасно использована в практике. Я подсчитал, что для мешковой пыльцы уже введено более 200 родов, из которых более половины описано так, что использовать их без коренной ревизии невозможно. В последний индекс родовых названий Эндрюса (Andrews, 1970) включено не менее 5000 родов ископаемых растений. Предварительный обзор каменноугольных и пермских родов макрофоссилий показал, что более 40% родов должно быть упразднено по разным номенклатурным причинам, около 30% нуждается в переописании и ревизии и только 30% можно более или менее безопасно употреблять. Эти подсчеты, по-видимому, довольно оптимистичны, так как, зная я эти последние 30% родов лучше, я наверное, счел бы необходимой ревизию многих из них.

Положение с видами ископаемых растений еще менее удовлетворительное. Трудно поверить, что из общего количества видов *Phyllothea*, превышающего 100, только 15 заслуживают внимания. Общее количество видов *Noeggerathiopsis* также более 100, но после ревизии (Мейен, 1966) только 30 (отнесенные к родам *Cordaites* и *Ruflogia*) могут быть признаны валидными. Но и из них 24 оказались сборными, объединяющими представителей двух родов (*Ruflogia* и *Cordaites* s.l.).

Современное состояние с надродовыми таксонами кажется мне почти безнадежным. Соответствующие данные приведены в предыдущих работах (Мейен, 1970; Мейен, 1971). Я знаю лишь очень небольшое количество ископаемых семейств и порядков, которые могут быть рекомендованы для сводок и учебников. Со студенческих лет мы привыкли ко всем этим *Cordaitales*, *Sphenophyllales*, *Calamitales*, *Lepidodendraceae*, *Podozamitaceae* и т.д. Но, видимо, в силу привычки мы не обращаем внимания на то, что в основе этих и многих других таксонов лежат совершенно формальные роды, причем связь номенклатурных типов с фруктификациями не установлена. Естественность этих надродовых таксонов основана не на знании, а на вере.

В настоящей статье сделана попытка разобраться в причинах неблагоприятного положения в палеоботанической таксономии и номенклатуре и предложить некоторые меры, которые могут хотя бы замедлить дальнейшее движение к хаосу. Приведенные ниже соображения частью уже публиковались, но в разрозненном виде. Теперь они сведены в нечто более целостное.

II. ЕСТЕСТВЕННЫЕ, ИСКУССТВЕННЫЕ И ФОРМАЛЬНЫЕ КЛАССИФИКАЦИИ И ТАКСОНЫ

Задачи таксономии ископаемых растений можно сформулировать следующим образом:

1. Таксоны ископаемых растений должны по возможности приближаться к тем растениям, которые были бы установлены, зная исходные ископаемые растения не частями, а целиком.

2. Таксоны должны отражать наше знание распределения конкретных признаков, а не веру в возможное соотношение признаков, т.е. таксоны не могут покоиться на гипотетических основаниях.

3. Таксоны должны иметь максимальную устойчивость при введении новых классификационных признаков. С детализацией исследований совокупность таксонов должна дополняться, а не перестраиваться.

Для выполнения первого условия нам нужна естественная классификация растений. Для выполнения второго условия — умело построенные формальные

и искусственные классификации. Правильным сочетанием этих трех типов классификаций мы можем удовлетворить третьему условию. Прежде чем приводить доказательства этих положений, необходимо пояснить, какой смысл здесь вкладывается в понятия "естественной", "формальной" и "искусственной" классификаций, поскольку на этот счет нет единого мнения.

Можно считать твердо установленным эмпирическим фактом существования систематических группировок растений. При всем разнообразии классификационных схем в них можно легко видеть хорошо установившиеся группы растений. Ни один ботаник не перепутает печеночный мох и цикадовое, плаун и сложноцветное. Обычно систематики обсуждают вопросы ранга этих группировок, их границ и объема, но не сами эти группировки как таковые. Именно благодаря этому ботаники до сих пор успешно используют систему Энглера при составлении гербариев и флор, хотя сам порядок таксонов в этой системе не удовлетворяет очень многих.

Итак, объективное, независящее от нас распределение растений по группам существует. В этом смысле такие совокупности растений, как членисто-стебельные, цикадовые, хвойные, покрытосеменные и т.д., можно считать естественными. Причину такой группировки можно объяснить филогенетической дивергенцией, планом творения, закономерностями комплементарности признаков или сочетанием разных исторических обстоятельств и структурных законов. В данном случае это не имеет решительно никакого значения, так как это уже будет интерпретация фактов, а нас пока интересуют сами по себе факты. Но в любом случае, признав факт существования объективной группировки растений в таксоны разного ранга, мы должны ориентироваться на открытие и описание этих таксонов, этой группировки, а не на их создание. Итак, все, что мы открываем, можно считать естественным, а то, что мы создаем, — искусственным. Поскольку живые растения неисчерпаемы в разнообразии своих признаков и процесс их познания бесконечен, мы никогда не построим абсолютно естественную их классификацию и всегда будет привноситься в свои квалификации элемент произвола, т.е. искусственности. Поэтому, строго говоря, мы не можем четко разделить предложенные классификации на естественные и искусственные. Все эти классификации будут отличаться мерой естественности и искусственности. То же можно сказать и о таксонах. Некоторые таксоны, по видимому, являются в высшей степени естественными (например, *ArthropHYta*), другие — гораздо менее естественными (папоротники, птеридоспермы), третьи — преимущественно искусственными (*Calamitales*). Особенно велика мера искусственности таксонов в тех случаях, когда при их выделении мы руководствуемся соображениями удобства, распределяем растения по алфавиту, экономическим признакам и т.д.

Включать в таксономический анализ все необходимые признаки мы можем, только имея дело с современными растениями. Работая с ископаемым материалом, мы вынуждены довольствоваться тем, что сохранилось на образцах. По аналогии с другими растениями мы можем строить догадки о характере недостающих частей и пытаться на этой гипотетической основе сделать классификацию более естественной (как будет показано ниже, именно эти догадки явились основным источником таксономического и номенклатурного бедлама в палеоботанике). Но можно строить классификацию с минимумом подобных догадок, опираясь только на то, что достоверно известно, т.е. видно на образцах. Такая классификация в зависимости от того, насколько удачно отберем мы классификационные критерии, будет ближе или дальше от естественной. В эту классификацию мы неизбежно внесем элемент произвола, т.е. сделаем ее в разной мере искусственной. Такую классификацию, основанную на неполном знании, но все же именно на знании, а не на косвенных аналогиях и домыслах, можно назвать формальной. Поскольку ни одно растение и тем более

ни один таксон, будь то современный или ископаемый, нельзя изучить во всех деталях, каждая классификация несет больший или меньший оттенок формальности.

Таким образом, все классификации и соответственно все таксоны можно распределить на треугольной диаграмме. Углами треугольника будут ситуации, отвечающие абсолютной естественности, абсолютной формальности и абсолютной искусственности. Конкретные классификации или таксоны можно в этом случае изобразить точками, линиями или замкнутыми контурами, расположенными внутри треугольника на разных расстояниях от углов, в зависимости от меры их естественности, формальности и искусственности. Говорить, что данный таксон является, скажем, просто искусственным (формальным, естественным), мы не имеем права. Так можно говорить лишь условно, для краткости, вместо того чтобы сказать, что мера искусственности (формальности, естественности) таксона высока или, наоборот, незначительна. Измерить эту меру в каких-либо единицах, очевидно, невозможно, и оценки разных исследователей будут, безусловно, неодинаковыми.

Оценить меру естественности классификации можно мысленным экспериментом. Для этого надо попытаться представить, насколько изменится эта классификация с введением новых признаков или если мы узнаем те растения, от которых сохранились лишь фрагменты, целиком. Осуществить подобные реконструкции или домыслить детали мы, конечно, не можем. Но мы можем поставить такой эксперимент на прошлом, т.е. попросту извлечь уроки из прежних открытий. Для этого надо рассмотреть классификацию какой-либо группы до и после ее детального изучения, установить характер тех перемен, которые последовали за этим изучением, и на этой основе оценить основания, на которых выделялись таксоны первоначально. К таким мысленным экспериментам мы будем прибегать далее неоднократно.

Говоря о различных типах классификации, я умышленно не говорил о филогенетических классификациях. Дело в том, что такие классификации пока не существуют. Как справедливо заметил Вуджер (Woodger, 1945), основывая таксономию на филогении, мы ставим телегу перед лошадью. Все, что мы достоверно знаем о филогении, касается отдельных очень крупных таксонов и носит характер косвенных соображений. Например, мы знаем, что кониферофиты филогенетически связаны с прогимноспермами, но какова эта связь конкретно, т.е. связаны ли хвойные с прогимноспермами прямо, через кордаиты или через неведомую пока группу, мы не имеем ни малейшего представления. Точно такая же ситуация наблюдается и во всех других, даже считающихся общепринятыми, филогенетических линиях. Обычно, рассуждая о филогенезе в пределах таксона, исследователи строят его естественную классификацию, располагают его члены в определенной структурной последовательности и называют эту мысленную конструкцию филогенией таксона. Палеоботанические факты, если их удавалось получить, обычно разрушали эти "филогенетические" схемы или ставили их под сомнение. Но от этого количество предлагаемых "филогений" пока не уменьшилось. Причина этого — в неистребимой потребности исследователей принимать гипотезу за факт и умозрительное заключение за достоверное знание. Предлагая перестройку таксонов на основании филогенетических данных, исследователи в подавляющем большинстве случаев остаются в полном неведении об истинной филогении и в действительности опираются на признаки структуры (т.е. пытаются сделать классификацию более естественной), а не на историю таксона. Филогенетические гипотезы от этого не теряют своего интереса, но мы не имеем права смешивать их с фактическими данными, на которых только и может строиться (и фактически всегда строится) классификация. Подробнее об оценке филогенетического подхода в систематике и обзор соответствующей литературы см.: Любищев, 1968; Lubischew, 1963.

III. ОБЩАЯ ОЦЕНКА СУЩЕСТВУЮЩИХ КЛАССИФИКАЦИЙ И ТАКСОНОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Учитывая сказанное выше, попробуем оценить существующие классификации и таксоны ископаемых растений с точки зрения их естественности, обоснованности (т.е. в какой мере они основаны на позитивном знании, а не на косвенных соображениях) и стабильности (т.е. в какой мере они могут измениться при введении новых таксономических признаков).

подавляющее большинство общих классификаций ископаемых растений (я имею здесь в виду частные классификации отдельных органов, например спор, пыльцы, семян и др.) строилось так, как будто соответствующие растения были уже известны целиком. Недостающие в материале части растений домысливались по аналогии с другими, лучше известными растениями. Но потом, как правило, оказывалось, что эти домыслы ошибочны. Это происходило на заре развития палеоботаники, то же происходит и сейчас. Когда-то палеоботаники впервые столкнулись с растениями, внешне неотличимыми от папоротников. На них не было видно спорангиев, и последние были домыслены по аналогии с современными папоротниками. Так появились *Adiantites*, *Aneimites* и подобные им роды. Потом стало кое-что известно об анатомическом строении этих растений, которое наводило на мысль об их родстве с цикадовыми. Появилось обозначение "цикадовые с папоротниковой листвой". Потом обнаружили органическую связь таких листьев с семенами, и появилась группа птеридоспермов. После этого систематическое отсутствие спорангиев на листьях папоротникового облика стало основанием относить растения к птеридоспермам. Теперь уже домысливались не спорангии папоротникового типа, а семена (например, у всех *Mariopteris*, *Angaridium*, *Cardiopteridium* и т.д.). Недавно мы с удивлением узнали, что среди этих растений есть папоротники (например, среди *Mariopteris*).

Многие таксоны со времен Броньяра и Шимпера испытали подобные метаморфозы. Кордаиты были среди однодольных (пальм) и цикадовых, глоссоптериды — среди папоротников и птеридоспермов, чекановские — среди гинкговых, прогимноспермы — среди кордаитов, папоротников и прапапоротников.

Источник всех этих ошибок, а отсюда и таксономических перемен кроется в одном, а именно: исследователи судили о свойствах целого, зная лишь отдельные части, а недостающие части домысливали на основе привычного соотношения частей. Наблюдавшиеся корреляции между морфологическими типами органов считались единственно возможными. Сочетание папоротниковидной листвы с семенами казалось современникам Броньяра невозможным точно так же, как в наши времена казалось неприемлемым связывать воедино пикноксилитические стволы голосеменного типа с типично прапапоротниковой листвой (как у прогимноспермов). Это сопоставление двух примеров показывает, насколько мало изменились нормы мышления палеоботаников за полтора века. Суждение о целом по частям и абсолютизация известных морфологических корреляций остаются основной особенностью этого мышления. Эту логическую непоследовательность мы будем далее обозначать как "абсолютизация привычной корреляции".

Иного рода ошибка совершается тогда, когда какую-то особенность некоторых представителей группы мы считаем неперменным признаком этой и только этой группы. Например, большинство глоссоптерид имеет простые листья с сетчатым жилкованием. Однако из этого еще не следует, что (1) такое жилкование имеют все глоссоптериды и что (2) ни у какой другой группы не может быть таких же по морфологии листьев. Поэтому можно согласиться с помещением в число глоссоптерид простых (*Rhabdotaenia*) и сложных (*Pteronilssonina*) листьев, лишенных анастомозов, но с характерным кутикулярным строением (Pant, 1958; Pant, Srivastava, 1963).

Заметим, что раньше эти листья относили к цикадовым ("абсолютизация привычной корреляции"), хотя их следовало считать растениями *incertae sedis* без дальнейших фантазий. Такое приращение каждой группе неоправданной гомогенности в признаках, которые вполне могут обнаруживать значительный полиморфизм, в дальнейшем я буду обозначать как "неоправданная гомогенизация".

Оба типа ошибок, т.е. и "абсолютизация привычной корреляции", и "неоправданная гомогенизация", являются источником большей части таксономических ошибок и номенклатурной путаницы (если оставить в стороне просто ошибки в наблюдениях или недостаточную детальность исследования). Эти два типа ошибок редко проявляются в чистом виде, чаще они совершаются одновременно, причем первая ошибка делает таксоны ископаемых растений гетерогенными из-за неоправданного включения в них каких-то членов, а вторая ошибка, наоборот, делает таксоны неестественно гомогенными, так как члены их подбираются без учета возможного полиморфизма по некоторым признакам. Таким образом, оба типа ошибок снижают естественность классификаций и таксонов и соответственно повышают их формальность и искусственность.

Рассмотрим теперь некоторые конкретные примеры. Классификация ископаемых лепидофитов строится по следующим признакам: структура органов размножения, анатомия осей, характер листовой подушки, присутствие или отсутствие лигулы. При этом обычно выделяют следующие семейства (некоторые иногда возводят в ранг порядка): *Drepanophycaceae*, *Protolpidodendraceae*, *Prelepidodendraceae*, *Lepidodendraceae*, *Lepidocarpaceae*, *Sigillariaceae* и др. Первые два семейства основаны по большому комплексу признаков, а именно учтены как вегетативные, так и генеративные части. Сем. *Prelepidodendraceae* основано на одних лишь остатках коры. *Lepidodendraceae* отличается от *Lepidocarpaceae* по структуре стробилов, а от *Sigillariaceae* главным образом структурой коры. Спрашивается: на каком основании разъединены *Prelepidodendraceae* и *Lepidodendraceae*? Ответ: на основании одного лишь внешнего облика листовых подушек и их расположения. Иными словами, в основу характеристики семейства (!) положены признаки филлотаксиса и строения основания листа. Но где гарантия, что эти признаки не могут появиться независимо в разных семействах? В отношении филлотаксиса дать такую гарантию совершенно невозможно. Лишь у немногих семейств (как, например, у *Orchidaceae*) филлотаксис выдерживается у большинства представителей, но и здесь это не идеально константный признак. Еще меньше оснований полагаться на строение листовой подушки. Конечно, систематическая ценность признаков меняется от таксона к таксону, но выбор признака в качестве основного должен обосновываться наблюдениями по другим признакам. Ничего подобного в случае *Prelepidodendraceae* нет. Это типичный случай "неоправданной гомогенизации" (в одно семейство были подобраны однообразные отпечатки коры, хотя именно по признакам рельефа коры можно ожидать полиморфизм внутри семейства) и одновременно "абсолютизации привычной корреляции" (на других лепидофитах казалось доказанной корреляция признаков рельефа коры и генеративных органов; органы размножения были домыслены по аналогии с лепидодендронами, и сем. *Prelepidodendraceae* оказалось в порядке *Lepidodendrales*).

Противопоставление *Lepidodendraceae* и *Lepidocarpaceae*, как будет показано в следующих разделах, вовсе не имеет логического обоснования. Номенклатурные типы обоих таксонов принадлежат к разным морфологическим категориям (типовой вид рода *Lepidodendron* — отпечаток коры, а типовой вид рода *Lepidocarpon* — окаменелые стробилы), поэтому выделять такие семейства равносильно классификации собак на рыжих, злых и бесхвостых. Впрочем, вся классификация ископаемых лепидофитов может быть охарактеризована подобным образом. В этой классификации мы видим странную смесь таксонов совершенно формальных и в значительной мере естественных. Поэтому не случайно, все

попытки предложить сколько-нибудь дробную классификацию ископаемых лепидофитов оканчиваются неудачей, а вновь создаваемые надродовые таксоны имеют минимальную стабильность и лишь немногие в силу привычки переходят из одной книги в другую.

Другие группы ископаемых растений классифицированы более естественным образом, или, во всяком случае, в них формальные и естественные таксоны разделены значительно четче. Таковы, например, папоротники, основы формальной классификации которых были заложены еще Броньяром. Здесь никто не будет смешивать формальную группу *Pecopteridae*, скажем, с сем. *Osmundaceae*. Но такие случаи в палеоботанике крайне редки, и достаточно четкое разделение формальной и естественной классификаций проводится только в палинологии, хотя и здесь не все в этом смысле обстоит благополучно.

Из сказанного вытекает оценка классификаций и таксонов ископаемых растений в отношении их стабильности, которая очень низка. Во многих случаях стабильность таксонов связана больше со следованием традиции, чем с их обоснованностью. Часто эта стабильность связана с тенденцией, которую можно назвать "европейским центризмом". Дело в том, что многие таксоны вполне удовлетворительно выглядят при работе с европейским и отчасти с североамериканским материалом. Но как только конкретные классификационные критерии переносятся, скажем, на сибирский или гондванский материал, то сразу обнаруживаются многочисленные противоречия. Скажем, мы находим листья, вполне отвечающие по облику европейским, и вынуждены относить их к европейскому роду. Но сопутствующие фруктификации делают рискованным допущение, что европейские и сибирские (или гондванские) виды этого рода принадлежат к одному естественному семейству и даже порядку. Такая ситуация хорошо знакома палеоботаникам, изучающим ангарские и гондванские флоры верхнего палеозоя. Но возникающие перед ними проблемы знакомы европейским палеоботаникам лишь понаслышке, и существующие нормы таксономии и номенклатуры не кажутся европейцам нуждающимися в коренной перестройке.

Изучение верхнепалеозойских растений Ангариды и Гондваны явилось серьезным испытанием той классификации и тех таксонов, которые были введены на основе европейских материалов. Теперь мы можем твердо сказать, что этого испытания они не выдержали. Да и на европейском материале нетрудно показать серьезные недостатки принятых таксонов.

Значит, что-то было неверным в самой основе таксономического подхода к ископаемым растениям. О двух ошибках в логике уже говорилось выше. Но дело не только в логике. Очевидно, надо говорить о каких-то недостаточно учтенных закономерностях в распределении структурных особенностей у самих растений, коль скоро такие ошибки стали возможными. В других своих работах (Мейен, 1970, 1971; Мейен, 1971a, b) я попытался показать, что недостаточно учитывались соотношения структурного изоморфизма (параллелизма) и полиморфизма. Это соотношение подробно разбирается в моей специальной статье, готовящейся к печати. Здесь мы лишь кратко остановимся на некоторых положениях этой статьи.

1. Каждый признак растения не имеет абсолютной устойчивости и выступает в нескольких модальностях, объединяемых в полиморфические множества (ПМ).

2. Набор модальностей (ПМ) признака повторяется с разной степенью полноты от таксона к таксону. Поэтому можно считать эти ПМ закономерными.

3. Частота встречаемости разных членов одного и того же ПМ различна. Она меняется также от одной особи к другой, от популяции к популяции, от вида к виду, от рода к роду и т.д. Модальности, характерные для одного таксона (т.е. имеющие высокую частоту встречаемости), в другом таксоне могут встречаться очень редко, иногда только в виде отклонений ("терат"). Наоборот, модальности, редкие в одном таксоне, становятся нормой для другого таксона (это явление

обозначено мной как "правило Кренке" и соответствует предложенному Кренке (1933—1935) закону родственных отклонений).

4. При характеристике таксонов обычно используется ограниченный круг признаков и, следовательно, ограниченное количество ПМ. обычно считается, что таксоны разграничиваются по присутствию или отсутствию определенного признака. В действительности для этого гораздо чаще используется изменение частоты определенной модальности отдельных ПМ.

5. Таксономический диапазон одного и того же ПМ в разных таксонах различен (например, переход от простого листа к перистому иногда можно видеть на одной особи, а иногда только в пределах вида, рода или даже семейства). Иными словами, количество модальностей (т.е. изменчивость или диапазон ПМ) одного и того же признака в разных таксонах различно.

6. Систематическое значение одной и той же модальности (или признака) меняется от таксона к таксону (следствие пунктов 3 и 5).

Эти шесть пунктов являются следствиями общей теории систем в варианте, предложенном Урманцевым (1970, 1972), а именно двух выведенных им законов — закона полиморфизации и закона соответствия (или параллелизма). Как показано Урманцевым, полиморфизм и изоморфизм (т.е. параллелизм), в том числе и в живой природе, являются следствием системной природы объектов. Общность или, наоборот, различие внешней среды, генетических признаков и филогенетической истории способствует более полному проявлению полиморфизма или изоморфизма, но и без того живые существа в каждом своем признаке должны обнаруживать ту или иную степень полиморфизма, причем возникающие полиморфические множества должны обнаруживать в той или иной степени изоморфизм в каком-либо отношении. Мы опускаем доказательства соответствующих теорем, которые приведены в работах Урманцева. Конкретные примеры, подтверждающие выводы Урманцева на материале по морфологии растений, приведены в упомянутой моей статье.

Для настоящего обсуждения нам важны следующие выводы.

1. В силу закона полиморфизации каждый признак таксона может обнаруживать определенный полиморфизм, и, следовательно, какие-то члены таксона (пусть очень редкие, скажем, тератологические формы) будут характеризоваться редкими модальностями этого признака, вплоть до его нулевого значения (т.е. отсутствия признака).

2. В силу закона соответствия (параллелизма) наборы модальностей (т.е. направление изменчивости) каждого признака в разных таксонах должны обнаруживать больший или меньший изоморфизм вне зависимости от родственности этих таксонов или общности условий среды.

В применении к конкретному палеоботаническому материалу это означает, что, какой бы признак таксона мы ни брали, мы не имеем права утверждать, что этот признак в каком-то его конкретном и наиболее часто встречающемся выражении свойствен всем членам таксона. Если мы, например, установили, что глоссоптеридам свойственно сетчатое жилкование, то вполне можно ожидать появления среди глоссоптерид форм с открытым жилкованием (проявление закона полиморфизации). Согласно правилу Кренке, можно предполагать, что у какого-то другого родственного таксона открытое жилкование будет нормой, а сетчатое — редким отклонением. Родственников глоссоптерид мы пока не знаем. Но у нескольких групп голосеменных сетчатое жилкование встречается лишь у отдельных родов (медуллезовые птеридоспермы, цикадовые, беннеттитовые) или как редкое отклонение (единичные анастомозы известны у *Ginkgo* и прогимносперма *Eddya*).

С другой стороны, в силу закона соответствия, наблюдая в какой-то группе переход от простых листьев к перистым или от просто- к сложноперистым, мы можем ожидать аналогичный переход в какой-то другой, особенно родст-

венной, группе, если в ней есть, скажем, только простоперистые листья. Такие переходы можно видеть у различных папоротников, птеридоспермов, глоссоптерид, цикадовых, беннеттитов и др. (Meуep, 1971; Мейен, 1971). Систематизируя дисперсные листья, палеоботаники редко относят простоперистые и сложноперистые виды к одному роду. В действительности вполне возможен и часто наблюдается такой переход в пределах вида (на птеридоспермах он продемонстрирован у *Pachypteris lanceolata* — Долуденко, 1969; подобные переходы очень характерны для видов многих покрытосеменных).

Эпидермальные исследования показывают, что некоторые простоперистые *Compsopteris* по структуре кутикулы ближе к отдельным сложноперистым *Calopteris* subgen. *Feonia*, чем к другим *Compsopteris* (Мейен, Мигдисова, 1969; Meуep, 1970). Те же соотношения наблюдаются у *Scytophyllum* и *Lepidopteris* (Добрускина, 1969). Современная родовая систематика пельтаспермовых построена по общей морфологии листа: простые листья выделяются в роды *Tatarina* и *Pusongia*, простоперистые — в род *Scytophyllum*, сложноперистые — в род *Lepidopteris*. Из соображений удобства можно принять это деление, но в действительности мы не имеем права утверждать, что, скажем, *Lepidopteris ottonis* из верхов триаса и *L. martinsii* из низов верхней перми действительно относятся к одному естественному роду. Это можно утверждать, лишь изучив фруктификации пермского вида. Сейчас такое предположение можно сделать лишь на основании кутикулярных признаков и морфологии листы. Мы домысливаем фруктификации пельтаспермового типа у *L. martinsii* и относим этот вид к сем. *Peltaspermataceae*. Это отнесение нацело гипотетично, хотя и вполне правдоподобно (лично я согласен с ним). С другой стороны, у нас нет решительно никаких оснований относить оба вида к разным палеоботаническим родам в ожидании данных о фруктификациях.

Пример с этими родами птеридоспермов хорошо иллюстрирует дух палеоботанических классификаций. Мы классифицируем остатки по наблюдаемым признакам и вынужденно игнорируем как их возможную изменчивость, так и повторность изменчивости от группы к группе. Вполне возможно, что в истории пельтаспермовых происходила последовательная смена родов, в каждом из которых были листья с разной степенью расчлененности (аналогично *Pachypteris*, многим папоротникам и другим растениям).

Насколько ни резонно это предположение, мы не можем его реализовать в практической таксономии. Такие предположения не должны влиять и на номенклатуру. Но, как будет показано в следующих разделах, они должны учитываться при оценке формальности и естественности видов, родов и надродовых таксонов. Здесь мы должны принимать во внимание отсутствие данных о фруктификациях *Lepidopteris martinsii* и других видов рода (кроме *L. ottonis*). Поэтому считать *Lepidopteris* естественным родом нельзя. Мера его формальности, видимо, довольно значительна. Показательно, что в слоях с *L. martinsii* практически нет монокольчатной безмешковой пыльцы (свойственной *L. ottonis*). Вполне возможно, что пыльца растений, продуцировавших листву *L. martinsii*, была мешковой. Если это предположение подтвердится, род *Lepidopteris* станет формальным, хотя и не утратит своей валидности. Он всегда будет объединять листву соответствующего облика и микроструктуры.

Другой хороший пример, показывающий дух палеоботанических классификаций, можно выбрать среди покрытосеменных. Характерным признаком рода *Ulmus* является цельная анизобазальная пластинка листа. Кренке (1933—1935) убедительно показал, что анизобазальность листа *Ulmus* является следствием редукции перистого листа с чередующимся расположением боковых листочков. От этого сложного листа остался лишь терминальный листочек, который и описывается как цельный лист. На отдельных отклоняющихся формах *U. campestris* можно видеть сильно уменьшенные боковые листочки, причем если

они находятся в юкстапозиции, анизобазальность терминального листочка отсутствует, а если они чередуются, то анизобазальность налицо.

Открытие таких отклоняющихся сложных листьев у *U. campestris* показало, что среди ископаемых *Ulmus* должны быть виды со сложными листьями. Род *Ulmus* очень обычен в третичных флорах Евразии, но ни одного сложнолистного вида мы не знаем. Как справедливо заметил Кренке, все дело в том, что, найдя такие листья, палеоботаники не отнесут их к *Ulmus*, полагая, что к этому роду можно отнести лишь простые листья. Это прекрасный пример искусственной, но на этот раз уже неизбежной гомогенизации таксона (в этом случае уже не ископаемого, а современного). Преодолеть эту гомогенизацию можно только с помощью кутикулярных данных или в результате находок генеративных органов.

Таковы основные причины, ведущие к снижению естественности таксонов ископаемых (а отчасти и современных) растений. Как же с учетом этих причин должны мы решать вопросы таксономии и номенклатуры? Попытка ответить на этот вопрос содержится в следующих разделах статьи. Мы рассмотрим последовательно вид, род и надродовые таксоны в палеоботанике, проанализируем таксономические и номенклатурные следствия новой исследовательской техники, сделаем некоторые конкретные номенклатурные предложения.

Однако до этого необходимо четко оговорить еще одно обстоятельство, в равной мере имеющее отношение к таксономии и номенклатуре любых организмов (и не только организмов). При всей взаимозависимости таксономии и номенклатуры в их подходе к организмам есть одно коренное отличие. Таксоны могут быть связаны друг с другом постепенными переходами, обнаруживать сетчатое распределение признаков. Но эта сложная картина в конечном счете выражается в дискретных номенклатурных единицах, расположенных в иерархическом порядке. Другой практической номенклатуры у нас пока нет. Работая в области практической таксономии и номенклатуры, мы должны решать вопросы, аналогичные таким: "Где находится человек, в море или на суше, если он одной новой стоит в воде, а другой на берегу?" или "Как иерархически расклассифицировать учеников одного класса, учитывая одновременно рост, цвет волос и умение свистеть?" С постепенными переходами в ключевых признаках и с комбинаторным распределением признаков таксономист сталкивается постоянно. Но конечным итогом его работы должна быть иерархия дискретных номиналов. Задача еще больше усложняется в палеоботанике, так как здесь мы имеем дело с дисперсными органами и распределить все виды и роды в единую систему невозможно не только практически, но и теоретически.

Естественно, что, предвидя подобные номенклатурные проблемы, таксономист вынужден приспособлять к ним таксономические данные. Для этого он старается не обращать внимания на комбинативность признаков, учитывает только преобладающие модальности признаков, находя особи, переходные по структуре между двумя видами, он считает их гибридными, даже не имея для этого материалов по скрещиванию (хорошие примеры такой ложной гибридности у ив приводит Скворцов (1968)). Тем самым из дальнейшего таксономического анализа исключается большой и крайне интересный фактический материал. Так поступают таксономисты как традиционного, так и нумерического направления.

Особенно это касается фактов, обычно включаемых в сводки по тератологии. Ведь уродством считают чуть ли не любой случай появления редкой модальности признака, хотя со структурной точки зрения редкая модальность заслуживает не меньше внимания, чем наиболее часто встречающаяся модальность. В этом смысле редкая модальность имеет те же права на внимание, что и редкий и во многом необычный вид рода. Однако если не учитывать частоту модальностей, то многие таксоны сольются по ряду важных признаков (например, по количеству лепестков, характеру расчленения листа и т. д.).

Если у современных растений систематическое положение особи с редкой модальностью даже ведущего признака (например, двудольные с одной семядолей) может быть расшифровано по комплексу остальных признаков, то у ископаемых растений это сделать гораздо труднее.

Как же избежать этого противоречия между требованиями теоретической таксономии (учет всего разнообразия таксона, всех модальностей каждого признака, комбинаторности признаков) и практической таксономии + номенклатуры (учет лишь наиболее частных модальностей, разбиение континуума на ряд дискретных значений, фиксация этих дискретных единиц в номенклатуре и распределение таксонов в многоступенчатую иерархию)? По-видимому, избежать этого противоречия нельзя. Поэтому остается подробно описывать наблюдающуюся в природе ситуацию, тщательно оговаривать условность таксономических и номенклатурных решений, а в дальнейшей работе эту условность учитывать. Особенно это касается палеоботанической таксономии и номенклатуры.

IV. ПРОБЛЕМА ВИДА В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

Пресловутая дискуссия о виде почти не коснулась палеоботаники, и это вполне понятно, так как виды, выделяемые на основании растительных остатков, скорее отражают различные морфологические типы, чем биологические виды в любом их понимании. В особенности это касается ископаемых древесин, дисперсных листьев, спор и пыльцы. Поэтому проблема вида в палеоботанике, в сущности, сводится не к выявлению какой-то общебиологической категории, а к определенному методическому подходу. Строго говоря, эта проблема в том виде, как она ставится в неонтологии, также является больше семантической. В проходящих дискуссиях отчетливо чувствуется желание исследователей иметь жесткие и раз навсегда заведенные критерии вида. Дело это не только неблагодарное, но и нереальное, если учесть виды-двойники, существование агамии, апомиксиса и т.д. Поэтому предложенные в литературе определения вида приходится рассматривать как более или менее удачные афоризмы, а не как некий принцип, которому можно следовать в таксономической работе. Тем более невозможно сколько-нибудь четко сформулировать, что целесообразно понимать под видом в палеоботанике. Все обычно решалось опытом и тактом исследователя, и подход к проблеме определялся прежде всего практическими соображениями.

Прежде чем принимать те или иные критерии вида для данной группы растений, палеоботаник вынужден признать, что виды, которые он выделяет, в подавляющем большинстве случаев непригодны для суждений о естественном родстве соответствующих растений. В общебиологическом плане ископаемые виды позволяют судить лишь о морфологических тенденциях или разнообразии структур. Основная задача, которую преследует палеоботаник, выделяя вид, не фиксация в дискретных единицах всего наблюдаемого разнообразия морфологических и анатомических типов, а выделение каких-то таких группировок однородных растительных остатков, которые можно с максимальной пользой применять при стратиграфических корреляциях, палеофлористических реконструкциях или иных обобщениях. В палеоботанике известны случаи крайнего дробления видов. Например, в верхнем палеозое Ангариды установлено 80 видов филлотек, подавляющее большинство которых не подтверждено дальнейшими исследованиями. Но можно привести и обратные примеры, когда виды утратили сколько-нибудь отчетливые морфологические рамки и получили неестественно широкое географическое и геологическое распространение.

Противопоставляя подобные случаи, исследователи нередко говорят об "узком" и "широком" понимании вида. В действительности часто мы не можем говорить ни о каком понимании. Понятия "узкого" и "широкого" вида не имеют

прямого отношения к количеству выделяемых видов, а связаны лишь с детальностью их изучения и обоснования. Эти понятия неразрывно связаны с понятиями монотипического и политипического вида, а не просто с разной оценкой диапазона внутривидовой изменчивости.

Допустим, что при изучении большого материала по виду *Pecopteris anthriscifolia* (Goepf.) Zal. мы обнаружили, что соответствующие образцы можно разбить на ряд совокупностей, хорошо отличающихся морфологически и имеющих более ограниченное географическое и стратиграфическое распространение. Мы имеем право рассматривать этот вид в прежнем объеме, а указанным совокупностям придать ранг подвидов или вариететов. Это будет "широкое" понимание вида (т.е. принятие понятия политипического вида). Если же мы выделим эти совокупности в самостоятельные виды, то это будет "узкое" (монотипическое) понимание вида. В первом случае вид будет включать несколько номенклатурных типов (по одному у каждого подвида или вариетета), хотя лишь один из них будет типом самого вида. Во втором случае вид будет включать лишь один номенклатурный тип (голотип самого вида).

Случается, что один исследователь выделяет несколько видов, а другой на том же материале выделяет один вид и убедительно доказывает, что установленные первым исследователем виды не заслуживают даже внутривидового ранга. Бывает, наоборот, что в типовых образцах ранее установленного вида последующий исследователь видит гетерогенность в признаках, вовсе не замеченных его предшественником, и на этом основании разделяет этот вид на несколько видов. В обоих случаях ни о каком "узком" или "широком" понимании вида не может быть речи. Это просто примеры более или менее квалифицированного исследования.

В литературе (в частности, палинологической) обсуждался вопрос о критериях выделения вида. При этом предлагалось выделять роды на основании качественных, а виды на основании количественных признаков. К сожалению, следовать таким рекомендациям мы не можем, так как сами так называемые качественные признаки часто отличаются друг от друга лишь количественно. Всеми признается, что одномешковая пыльца качественно отличается от двумешковой. Тем не менее одни исследователи считают пыльцу *Vesicaspora* одномешковой, а другие — двумешковой. Различные элементы скульптуры экины, такие, как столбики, шипики, конусы и т.д., лишь количественно отделяются друг от друга, хотя при характеристике видов и родов с ними обычно обращаются как с качественными.

Поскольку заранее задаваться систематической ценностью признака мы не имеем права (см. раздел III), устанавливая, какие признаки следует считать видовыми, мы можем лишь в ходе исследования, точнее, в результате его. При этом, как и в неботанике, мы можем руководствоваться при выделении видов лишь одним критерием — нарушением сплошности в изменчивости каких-либо признаков.

В 30-х годах Т.М. Гаррис (Harris, 1932), изучая нильссонии из рэт-лейасовых отложений Гренландии, обратил внимание, что листья, собранные в одном слое, морфологически и по микроструктуре можно связать с каким-то одним типом. Полиморфность группы возрастает с вовлечением материала из других местонахождений. Выделяя виды, Гаррис учитывал наряду с эпидермально-морфологическими признаками и приуроченность остатков к одному слою или группе слоев. В сущности, Гаррис при выделении видов опирался на группировки, позже названные "монотопными рядами" (Мейен, 1966). Такой ряд составляется экземплярами, собранными в одном слое и по морфологии и микроструктуре связанными друг с другом постепенным переходом. Применение монотопных рядов оказалось исключительно плодотворным при изучении верхнепалеозойских кордаитов, вегетативных побегов верхнепермских филлотек, коры камен-

ноугольных и пермских лепидофитов, юрских птеридоспермов и в других случаях.

Методика построения и анализа монотопных рядов прямо противоположна подходу, часто применяемому палеоботаниками, которые, изучая отпечатки, собранные в одном слое, больше внимания уделяют не сравнению их друг с другом с тем, чтобы выделить среди них естественные группировки и решить, каким признакам следует отдать предпочтение, а поэкземплярно сравнивают отпечатки с изображениями, имеющимися в литературе, и пользуются заранее заданными систематическими критериями.

При составлении монотопных рядов обычно устанавливается сложная картина структурных взаимоотношений. Например, при изучении верхнепермских птеридоспермов рода *Tatarina* мной были изучены кутикулярные признаки примерно 500 экземпляров из пяти местонахождений. Пока препаратов было немного, я легко выделил несколько видов, которые четко отличались друг от друга. Но по мере увеличения количества препаратов границы видов стали размываться, обнаружилось переходные формы. Если количество таких переходных форм было невелико, то я оставлял виды самостоятельными. Но иногда приходилось идти на объединение ранее выделенных видов. Интересно то, что эти первоначально выделенные виды различались признаками, обычно считающимися вполне достаточными для видовой обособленности (прямые или мелкоизвилистые радиальные стенки, четкие или слабые папиллы, характер кутинизации побочных клеток и т.д.). Именно по этим, традиционно "видовым" признакам удалось обнаружить постепенные переходы. В каждом местонахождении оказался доминирующим какой-то один эпидермальный тип. Причем во всех местонахождениях этот доминирующий тип сопровождался некоторым количеством экземпляров с той же кутикулярной структурой, но с длинными трихомами. Интересно, что экземпляры, захороненные на одной плоскости напластования, оказывались чрезвычайно сходными по признакам кутикулы.

В случае подобных сложных взаимоотношений определение объема вида становится совершенно условным делом. Если приходится иметь дело с комплексами растений, содержащими большое количество видов одного или немногих родов (как в случае мхов, кордаитов, *Phylladoderma*, *Tatarina* и др. в пермской флоре Ангариды), такие сложные переплетения являются скорее нормой, чем исключением. Фиксируя это переплетение в дискретных таксонах, мы никак не отражаем всей сложности ситуации. Именно учитывая это, Н. Хьюз (Hughes, 1970) предложил отказаться от введения в подобных случаях обычных биномиалов и перейти на систему биозаписей.

При решении вопросов местной стратиграфии и для адекватного описания структурных соотношений в пределах определенного круга морфологически близких форм система биозаписей, по-видимому, может быть очень полезной (хотя и трудоемкой).

Процедура биозаписей, в сущности, сходна с методом монотопных рядов. В обоих случаях мы строим последовательные серии форм, связанных постепенным переходом. При анализе монотопных рядов можно видеть, что отдельные формы, принадлежащие к разным монотопным рядам, очень сходны. Без метода монотопных рядов мы сочли бы эти формы принадлежащими к одному виду. Такие случаи "пересечения" монотопных рядов показывают, что для некоторых групп растений (например, кордаитов) определение видовой принадлежности единичного экземпляра даже хорошей сохранности нельзя делать с полным основанием, поскольку этот экземпляр может быть членом разных монотопных рядов, принадлежащих к разным видам. Таким образом, не только установление, но и определение вида требует достаточного количества экземпляров с тем, чтобы установить не только присутствие или отсутствие какого-либо признака, но и совокупность его модальностей.

Проблема рода — одна из самых сложных в таксономии и современных ископаемых растений и, безусловно, самая сложная в номенклатуре ископаемых растений. На этом таксономическом уровне мы начинаем отходить от анализа конкретных особей и их элементарных совокупностей (популяций, ориктоценозов), затрудняется количественная оценка сходства и в большей мере, чем на видовом уровне, выступают различные косвенные соображения, хотя и важные, но все же в значительной мере субъективные. Если при анализе современных растений мы еще можем надеяться поставить родовую систематику на более объективную, например нумерическую основу, то в палеоботанике возможности для такого подхода очень ограничены. Тем не менее род относится к числу важнейших таксонов для фитогеографических, флоростратиграфических и филогенетических обобщений, основанных на ископаемом материале. Конечно, выработка строгой дефиниции рода (как и любой другой систематической единицы) и единого таксономического подхода к нему в палеоботанике — чистая утопия. Однако надо попытаться свести к минимуму разногласия по формальным, в частности номенклатурным, сторонам проблемы и четко разграничить используемые понятия.

Сложность и противоречивость проблемы рода в палеоботанике связаны со следующими двумя специфическими особенностями ископаемого материала: 1) до захоронения растения расчленились на части (мы будем условно называть эти части "органами"), прижизненное сочетание которых неясно полностью или частично; 2) на имеющихся остатках отсутствуют достаточно специфические признаки, позволяющие систематизировать эти остатки наравне с целыми растениями (иными словами, если бы мы знали растения целиком, то мы отнесли бы их к родам А, В, С и т.д.; но так как признаки, позволяющие надежно отграничить А, В, С и т.д. друг от друга, на имеющихся остатках достоверно неизвестны, то мы не можем однозначно выбрать для них подходящие роды, установленные для целых растений). В силу изоморфизма (параллелизма) однотипные органы могут быть у представителей разных родов, семейств и таксонов более высокого ранга. И наоборот, в пределах одного рода вариации какого-то органа могут быть очень большими, причем пределы этой вариации неопределенны. Перечисленные утверждения, ставшие трюизмами, мы будем рассматривать как *п о с т у л а т ы* в последующем анализе.

Указанные особенности ископаемого материала впервые были четко осознаны А. Броньяром, который, в сущности, и ввел нормы палеоботанической таксономии, ставшие теперь общепринятыми. Именно Броньяр осознал, учитывая первую особенность ископаемого материала, необходимость введения независимой номенклатуры органов, возможно принадлежащих одному растению. Броньяр понял, что каждое ископаемое растение должно быть описано как таковое и что в таксономической работе надо четко отделять наблюдаемые на ископаемых остатках признаки от интерпретаций и косвенных соображений (таксономических верований) о взаимоотношении исходных растений, которым принадлежали изучаемые дисперсные части. Эти теоретические воззрения А. Броньяра подробно освещены в статьях Ф.А. Стафле (Stafleu, 1966, 1967), который детально рассматривает и их дальнейшую судьбу (см. также: Faegri, 1963). Логическим завершением подхода Броньяра к выделению родов ископаемых растений было установление категории орган-рода и форм-рода и их введение в официальную номенклатуру.

Первоначально (в Стокгольмском и Парижском кодексах) обе категории просто разъяснялись и строгое разграничение их предложено не было. В наиболее полной формулировке Парижского кодекса (статья РВ1) можно видеть, что введение орган-рода связано с первой особенностью ископаемого

материала (дисперсность органов), а введение форм-рода — со второй особенностью (отсутствие специфических признаков на растительных остатках). К статье РВ1 были даны два примечания. Согласно первому из них, различные родовые названия могут присваиваться разным формам сохранности. Второе примечание давало практические критерии разграничения орган- и форм-родов. При этом указывалось, что разница между ними — в степени естественного сродства включенных в них видов. Недостаточная четкость формулировок и даже их логическая непоследовательность правильно отмечены К. Фегри (Faegri, 1963).

В Монреальском кодексе был сделан дальнейший шаг к разграничению орган- и форм-родов. Было указано, что орган-роды можно отнести к какому-либо семейству, тогда как форм-роды — нет. Критика этой формулировки уже была дана в литературе (Faegri, 1963; Stafleu, 1967; Красилов, 1967, 1969; Мейен, 1970). Другая важная особенность монреальской формулировки — в исключении из текста второй особенности ископаемого материала, т.е. той логической основы, на которой базировалось введение форм-родов со времен А. Броньяра. К анализу правомерности такого подхода мы теперь и приступим, используя абстрактную "алгебраическую" модель.

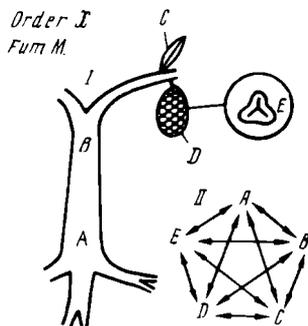
Представим себе некоторое растение (рис. 15), от которого нам достались корни, стволы, листья, стробилы и споры. Поскольку достоверное соединение органов неизвестно, мы вынуждены выделить роды А, В, С, D, Е соответственно (рис. 15, I). Допустим, что нам очень повезло: мы собрали все эти остатки в одном месте, их связь друг с другом почти очевидна и принадлежность каждого органа к семейству М не вызывает никаких сомнений. Таким образом, А, В, С, D и Е — идеальные орган-роды.

Допустим далее, что мы решили тщательно разобраться в систематике данных родов. Для этого нами составлена синоптическая таблица (рис. 16), в которой размещены известные виды этих родов и отмечены надродовые таксоны, к которым они отнесены. Виды a_1 , b_1 , c_1 , d_1 и e_1 — это те самые остатки, которые мы нашли. Но другие виды оказались изученными с разной полнотой, причем в одних случаях достоверно установлена их надродовая принадлежность, а в других случаях таких данных в литературе не оказалось ("Fam.?" ; "Order?"). Самой благополучной оказалась ситуация со стробилами (IV). Виды d_2 , d_3 и d_4 оказались достоверными представителями семейства М. Хуже обстоит дело со стволами (II). Виды b_2 и b_3 также принадлежат к семейству М, а вид b_4 был найден вне связи с какими-либо репродуктивными органами. К какому семейству он относится — неясно. Конечно, можно полагать (как это часто и делается) по аналогии с b_1 , b_2 и b_3 , что он принадлежит к М, но где гарантия, что подобные стволы не могли быть и у семейств N и O? Првада, принадлежность b_4 к порядку X возможна. Ситуация с листьями еще хуже. Вид c_2 оказался представителем семейства N, вид c_3 можно отнести к порядку X, но его семейство неизвестно, а для вида c_4 неизвестен и порядок. Хуже всего обстоит дело со спорами. Здесь вообще больше вопросительных знаков, чем достоверно выявленных связей.

В этой таблице соподчинение таксонов основано на твердых фактах. Конечно, можно убрать все знаки вопроса и отнести, например, b_4 к М по аналогии с b_1 , b_2 и b_3 . Но мы не будем делать этого, помня заповедь Броньяра — отделять наблюдения от интерпретации и таксономических верований.

Как же в свете подобных данных классифицировать роды А, В, С, D, Е? Согласно Монреальскому кодексу, род D — типичный орган-род. Род В формально тоже орган-род, но со знаком вопроса. Роды А и С — форм-роды, а о роде Е мы вообще ничего не можем толком сказать.

Допустим теперь, что виды a_3 , a_4 , b_4 и другие, которые или относятся к семействам N и O, или вообще неясного систематического положения, не были



Р и с. 15. Предлагаемая трактовка понятия орган-рода (объяснения см. в тексте)

Р и с. 16. Пример распределения видов, входящих в орган-роды разной степени формальности (показаны на рис. 15), по надродовым таксонам

I	Order X			Order?
	Fam. M		Fam. N	Fam. O
Genus A	sp. a ₁	sp. a ₂	sp. a ₃	sp. a ₄
II	Order X			
	Fam. M			Fam.?
Genus B	sp. b ₁	sp. b ₂	sp. b ₃	sp. b ₄
III	Order X			Order?
	Fam. M	Fam. N	Fam. ?	
Genus C	sp. c ₁	sp. c ₂	sp. c ₃	sp. c ₄
IV	Order X			
	Fam. M			
Genus D	sp. d ₁	sp. d ₂	sp. d ₃	sp. d ₄
V	Order X	Order X?	Order Z?	Order?
	Fam. M	Fam. M?	Fam.?	
Genus E	sp. e ₁	sp. e ₂	sp. e ₃	sp. e ₄

известны науке, когда мы проводили свои исследования. Тогда А, В, С, D, Е были бы типичными орган-родами. Соответственно открытие этих "неприятных" видов вызвало бы смену представлений и переоценку всех родов. Одновременно мы получили бы лишнее напоминание, что сходные органы могут быть у представителей разных семейств.

Но здесь уместно спросить, а нужна ли такая временная, ненадежная и условная категория, как орган-род, основанная на надежде, что дальнейшие открытия не обнаружат подобных органов у представителей других семейств? Кто может поручиться, что это открытие невозможно? История палеоботаники показывает, что в силу широкого развития изоморфизма (см. раздел III) так случается очень часто. В такой ситуации предложение Ф. Стафле (Stafleu, 1967) об упразднении орган-рода из палеоботанической номенклатуры кажется вполне резонным (хотя и по другим причинам). Но тогда мы лишаемся категории, основанной на первой особенности ископаемого материала, что, по-видимому, нецелесообразно.

Мне кажется, что у нас есть возможность и сохранить категорию орган-рода, и сделать это понятие достаточно стабильным и независимым от перипетий новых открытий. Для этого не надо ставить в один ряд два различных аспекта, а именно (1) взаимоотношение разных органов (типов сохранности) одного растения и (2) соотношение ряда однотипных органов, рассматриваемых как виды одного рода, с надродовыми таксонами разного ранга. Первый аспект изображен на рис. 15 (II), где показано предлагаемое понимание орган-рода: не как некоей независимо существующей таксономической единицы и не как отношение рода и надродового таксона, а как отношение двух и более родов между собой. Иными словами, род А является орган-родом по отношению к В, С, D и Е. То же можно сказать о любом из этих родов, если его рассматривать в пределах данной совокупности. Взятые отдельно, вне этой совокупности, роды

А, В и т.д. будут форм-родами, но формальными в разной степени. Из рис. 16 видно, что если расположить роды по возрастанию их формальности, то получится ряд D, B, C, A, K. Отразить все разнообразие ситуаций, представленных на рис. 16, с помощью одного символа невозможно. Во всяком случае, попытка, предпринятая в МКБН 1959 г. и отраженная в дефинициях орган- и форм-рода, не может быть признана удовлетворительной. Поэтому, видимо, целесообразно вернуться к более эластичным формулировкам орган-рода и форм-рода, данным в Парижском кодексе, но сделать их более законченными и логически выдержанными. Если при этом будет принято содержащееся в данной работе понимание орган-рода (ближе всего соответствующее его первоначальному пониманию), то должно быть также указано, что палеоботанический род может быть одновременно и орган- и форм-родом в зависимости от аспекта. Например, *Lycospora* является орган-родом по отношению к *Lepidostrobis*, но форм-родом по отношению к *Densosporites*.

Недостаточность принятых в МКБН дефиниций орган- и форм-рода состоит еще и в другом. При определении обеих категорий МКБН обращается с ними как с целостными единицами, в пределах которых отношение составляющих членов к естественной классификации одинаково, т.е. известна или нет принадлежность к семейству всех видов рода. Однако, как уже говорилось, очень часто принадлежность к семейству доказана лишь для части видов рода (рис. 16) или даже для одного вида (не обязательно типового). Разные виды, всеми исследователями относимые к одному роду, вполне могут быть представителями разных семейств. Таковы, например, роды *Sphenophyllum*, *Calamites*, *Schizoneura*, *Callipteris*, которые по МКБН должны рассматриваться как полноценные орган-роды.

Складывается ситуация, которую в обобщенном виде можно представить так. Род А составлен видами a_1 (типовой вид), a_2 , a_3 и т.д. Установлено, что a_1 и, следовательно, А принадлежат к семейству М. В этом случае a_2 , a_3 и другие виды могут быть включены в М лишь условно, по аналогии с a_1 , хотя на них не наблюдались характерные признаки (а именно присутствие признаков М на всех видах А и есть основная гарантия целостности последнего). Осторожность требует в этом случае выделить все виды А, кроме a_1 , в другой род. Сложнее, если принадлежность к М установлена для a_2 , который надо выделять в другой род. Если же затем выяснилось, что a_1 и a_2 действительно принадлежат к одному роду, то вновь выделенный род входит в синонимику А, а все виды, кроме a_1 и a_2 , выделяются в третий род и т.д. Иными словами, установление принадлежности к определенному семейству одного или части видов рода влечет выделение нового рода для видов, у которых признаки данного семейства неизвестны. Тем самым стабильность родов сводится к минимуму.

Одна из возможностей сохранить стабильность родов — рассматривать А как форм-род (тогда его виды могут относиться к разным семействам), хотя a_1 (типовой вид) — достоверный представитель М и, согласно МКБН, А — типичный орган-род. Вторая возможность — принять предлагаемую в данной статье трактовку орган-рода.

Эти простые примеры показывают, что в условиях недоказанной целостности рода (а это наиболее обычная ситуация, ибо кто может поручиться, что данный морфологический тип листа, стебля и т.д., выделяемый как род, свойствен лишь одному семейству) принятие данных в МКБН дефиниций орган- и форм-рода отнюдь не содействует стабильности родовых названий при строгом таксономическом и номенклатурном подходе.

Более того, если строго следовать дефиниции МКБН, то мы не сможем назвать ни одного орган-рода. В имеющейся дефиниции не пояснено, что значит "род относится к семейству" и какие формальные данные достаточны для такого отнесения. Неясно, необходимо ли получить сведения о типовом виде, или можно

продемонстрировать принадлежность к семейству любого вида, а остальные виды отнести к тому же семейству "за компанию". Неясно, как оценивать род, типовой вид которого достоверно относится к семейству (например, *Callipteris conferta*), а о других видах рода мы не знаем в этом смысле равным счетом ничего, но есть предположения, что среди них есть представители совсем других семейств.

Важно отметить и то, что, как было показано в разделах II и III, ископаемые растения мы никогда не сможем систематизировать наравне с нынеживущими. Поэтому все роды ископаемых растений (если только они не устанавливались по почти целым особям, как в случае *Rhynia* или некоторых водорослей) являются форм-родами, хотя и формальными в разной степени. Из этого утверждения не следует, что все описанные в литературе роды ископаемых растений сборные и включают представителей разных родов и более высоких таксонов. Дело в другом: все роды ископаемых растений формальны в том смысле, что мы не знаем, как бы изменился их объем, зная мы исходные растения целиком. У нас нет гарантии, что части, фигурирующие под данным родовым названием, не могли принадлежать к разным естественным родам или характеризовать лишь часть естественного рода.

Критикуя монреальскую дефиницию орган- и форм-рода, Стафле (Stafleu, 1967) высказал мнение, что, изучая гербарные образцы нынеживущих растений, мы создаем роды по отдельным частям растений, т.е. не что иное, как орган-роды. Это заключение мне кажется неверным. Между обращением с родами, установленными по отдельным веткам в гербарии, и с ископаемыми родами, основанными на фрагментах, есть принципиальная разница. Найдя дерево с теми же ветками, что были в гербарии, мы дадим ему тоже родовое название. Другое дело в палеоботанике. Обнаружив, что в стробилах *Cordaitanthus* заключена пыльца *Florinites* или *Potonicisporites*, мы не будем переименовывать ни стробилы, ни пыльцу (хотя так иногда поступали), так как такая же пыльца может быть в дальнейшем найдена и в стробилах, явно принадлежащих другому роду. (Пыльца *Florinites* известна и в микроспорангиях лебахий). Наоборот, вполне возможно, что некоторые стробилы, по всем признакам удовлетворяющие диагенезу рода *Cordaitanthus*, имеют пыльцу иного типа. Короче говоря, родовые названия, устанавливаемые для разных органов ископаемых растений, как правило, не теряют права на существование, если стала известной органическая связь между этими органами.

Таким образом, предлагается сформулировать примечание 1 статьи 3 МКБН примерно следующим образом:

"Названия видов и, следовательно, вышестоящих таксонов ископаемых растений обычно основаны на фрагментах, связь между которыми редко может быть доказана и которые не могут быть классифицированы наравне с целыми растениями из-за невозможности наблюдения ряда важных особенностей. Поэтому допускается введение независимых родовых названий (орган-родов) для разных частей (органов) и разных типов сохранности одного и того же растения. Допускается также введение общего родового названия (форм-рода) для морфологически однородных фрагментов, исходные растения которых могли принадлежать к разным родам и даже к таксонам более высокого ранга. В зависимости от аспекта родовое название ископаемого растения может быть и орган-родом и форм-родом. Оно будет орган-родом, если рассматривать его соотношение с родовыми названиями, введенными для частей (органов) иной морфологической природы или других типов сохранности. Оно будет форм-родом, если рассматривать его соотношение с родовыми названиями, введенными для частей (органов) той же морфологической природы и того же типа сохранности. Установление органической связи двух орган-родов не означает необходимости упразднения одного из них.

Пример. Род *Lycospora* Schopf, Willson et Bental (установлен для миоспор) является орган-родом по отношению к роду *Lepidostrobis* Brongniart (установлен для стробилов), но форм-родом по отношению к *Densosporites* (Berry) Butterworth et al. (установлен для миоспор).

Завершая обсуждение проблемы рода в палеоботанике, я еще кратко остановлюсь на родовых названиях реконструируемых ископаемых растений. Никаких принципиальных норм на этот счет не существует.

Мне кажется разумным принять соответствующее предложение Красилова (1969). Он предлагает воспользоваться названием одного из орган-родов реставрируемого растения, но для точности сопровождать название рода специальным обозначением "restitutio" (сокращенно rest.) и указывать автора и дату реставрации. Пример: *Nilssonia* Brongniart, 1825 rest. Harris 1941 (= *Nilssonia* + *Beania* + *Androstrobis*). Замечу кстати, что упомянутая статья Красилова содержит самое полное из когда-либо сделанных обобщение о методах реконструкции жизненных форм ископаемых растений.

VI. НАДРОДОВЫЕ ТАКСОНЫ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

О надродовых таксонах ископаемых растений в самом общем виде уже шла речь в разделе III. Рассмотрим связанные с ними вопросы более детально.

Принципы обоснования, номенклатуры и типификации надродовых таксонов ископаемых растений редко рассматриваются в литературе. Подразумевается, что семейства, порядки и т.д. ископаемых растений должны основываться по тому же принципу, что и у современных растений. Правила и советы МКБН почти ничего не говорят об этом и только рекомендуют не выбирать типы таксонов естественной классификации среди форм-родов. Если учесть дефиницию форм-рода, данную в МКБН, эта рекомендация автоматически становится нелогичной. Это равносильно тому, чтобы предоставлять право голоса только землевладельцам, а продавать земельные наделы только людям с правом голоса. Действительно, любой род, пока он не отнесен к семейству, является форм-родом, как бы полно мы его ни знали. Основывать на нем семейство не рекомендуется. Но где же тогда взять тип рода? Очевидно, в каком-то другом семействе. Но тогда речь должна идти лишь о разделении прежде установленных семейств. Ввести новое семейство на основе нового рода без нарушения рекомендаций МКБН невозможно. С другой стороны, если кто-либо введет семейство на основе какого-либо рода (любой степени формальности), последний сразу перестанет быть форм-родом и не будет иметь отношения к упомянутой рекомендации.

В последние 10—20 лет растущее изучение ископаемых растений в тонких деталях (анатомических или эпидермальных), а также установление связей между фертильными и стерильными частями привели палеоботаников к пересмотру многих родов. На первый взгляд это должно привести к регулированию и совершенствованию надродовой классификации. Однако в действительности наблюдается обратный процесс. Имеется много фруктификаций, изученных в деталях и все еще не помещенных в какой-либо надродовой таксон. Эти роды стоят особняком, в то время как сопровождающие их в захоронениях стерильные остатки уверенно распределены по семействам и порядкам. Например, мы знаем почти все необходимые детали родов *Kallostachys*, *Peltastrobis*, *Litostrobis*, *Sphenostrobis*, *Mazostrobis*, *Mesidiophyton*, *Manchurostachys* и т.д., но не имеем для них надродовых таксонов кроме как очень высокого ранга. Но, находя в тех же слоях *Calamites*, *Annularia*, *Asterophyllites*, *Schizoneura*, *Sphenophyllum* и т.д., мы без дальнейших колебаний относим их к *Calamitaceae*, *Schizoneuraceae* и *Sphenophyllaceae*. Конечно, некоторые роды фруктификаций включены в семейства и порядки, но правильно ли это сделано? Например, почему *Manchurostachys* принадлежит к *Schizoneuraceae* (Boureau, 1964, 1971)? Полагать, что фруктификации

Aetophyllum, по-видимому соответствующие *Schizoneura paradoxa* (типовой вид), имеют сходное с *Manchurostachys* строение, у нас нет оснований. Единственный аргумент для введения *Manchurostachys* в *Schizoneuraceae* — листва типа *Schizoneura*, сходная с *S. paradoxa*. Но мы уже имели возможность оценить такое сходство на примерах, представляемых папоротниками и птеридоспермами, цикадовыми и беннеттитами, гинкговыми и чекановиковыми, ангарскими и гондванскими филлотеками и т.д. (см. разделы II, III).

Сходная ситуация возникает с очень многими ископаемыми семействами. Вот несколько показательных примеров. Тип сем. *Sphenophyllaceae*, род *Sphenophyllum* был введен для стерильной листвы, которая характерна для рода *Tristachya* (= *Lilpopia*), являющегося типовым для сем. *Tristachyaceae* (Boureau, 1964) и порядка *Tristachyales* (Nemejc, 1963). Сразу замечу, что валидность и сем. *Tristachyaceae*, и порядка *Tristachyales* можно оспаривать. Действительно, кто доказал, что они не синонимичны *Sphenophyllaceae* и *Sphenophyllales* в их обычном понимании? Чтобы доказать это, надо удостовериться, что номенклатурные типы этих надродовых таксонов различны. Стерильные побеги *Tristachya* неотличимы от рода *Sphenophyllum*. Следовательно, вопрос должен решаться на фруктификациях. Но фруктификаций типового вида рода *Sphenophyllum* (т.е. *S. emarginatum* Brongn.) мы не знаем. Предполагается, что это были стробилы типа *Sphenophyllostachys* или *Bowmanites* (именно эти стробилы указываются характерными для *Sphenophyllaceae*), но я могу высказать сомнение в этом и сказать, что в равной мере стробилы *S. emarginatus* были типа *Tristachya*. Обсуждать здесь, в сущности, даже нечего, поскольку надежных фактов нет. Лично я верю, что стробилы *S. emarginatum* были ближе к *Sphenophyllostachys*, чем к *Tristachya*, но вера не является основанием для номенклатурного решения.

Соотношение *Sphenophyllaceae* и *Tristachyaceae* можно рассматривать и иначе. Поскольку фруктификации номенклатурного типа первого семейства неизвестны, мы можем оставить оба семейства. Но в этом случае у нас нет никаких оснований относить к *Sphenophyllaceae* роды по стробилам (*Sphenophyllostachys*, *Bowmanites* и т.д.). Таким образом, строго следуя МКБН, мы должны или упразднить *Tristachyaceae*, оставив роды по стробилам в сем. *Sphenophyllaceae*, или сохранить *Tristachyaceae*, но вывести роды по стробилам из *Sphenophyllaceae*. Прежде чем делать выбор из этих двух возможностей, рассмотрим другие примеры.

Типом сем. *Calamitaceae* является род *Calamites*, введенный для сердцевинных отливов. Существует разногласие по вопросу о типовом виде рода (Meyen, 1971), но, следуя индексу Эндрюса (Andrews, 1970), мы остановимся на *C. cannaeformis* Schloth. Допустим, кто-то найдет целесообразным разделить сем. *Calamitaceae* и выделить какие-либо фруктификации (например, *Calamosagron*) в независимое семейство (подобно *Lepidocarpaceae*). Но сделать это невозможно, так как прежде надо доказать, что типовый вид *Calamites* не имеет таких фруктификаций. Сейчас считается, что сем. *Calamitaceae* свойственны стробилы типа *Calamostachys*, *Palaeostachya* и т.д. Но в действительности мы знаем только одно. Растения с такими стробилами имели сердцевинные отливы типа *Calamites*. Какие фруктификации сопровождали типовый вид *C. cannaeformis*, никто не знает. Это мог быть любой из перечисленных родов стробилов, в том числе и *Calamosagron*. Мы связываем с *Calamitaceae* стробилы типа *Calamostachys* только из-за того, что они первыми были найдены в органической связи со стволами, имеющими сердцевину *Calamites*. Это, конечно, очень оригинальный случай применения правила приоритета, но едва ли в таком подходе есть логика.

Совершенно та же ситуация складывается с семействами *Lepidodendraceae* и *Lepidocarpaceae*. Мы не знаем фруктификаций номенклатурного типа первого семейства (род *Lepidodendron*, вид *L. dichotomum* Sternb.) и только верим, что это были *Lepidostrobus*.

Еще сложнее обстоит дело с другими семействами и порядками. Например, в

верхнем палеозое Ангариды и Гондваны многочисленны листья, которые по наблюдаемым на них признакам могут быть отнесены только к роду *Cordaites* (Мейен, 1966). Некоторые сибирские виды, например *C. latifolius*, отличаются от настоящих еврамерийских кордаитов лишь второстепенными деталями. На основании находок подобных листьев обычно заключают, что *Cordaitaceae* были широко распространены в Сибири. Действительно, такие листья встречаются здесь огромными массами. Вместе с этими листьями находят различные фруктификации, но ни одна из них даже отдаленно не напоминает *Cordaitanthus*. Также обстоит дело и в верхнем палеозое Гондваны. Совершенно очевидно, что отсутствие *Cordaitanthus*-подобных фруктификаций в Ангариде и Гондване не случайно. Единственный и очень шаткий довод в пользу существования *Cordaitaceae* в этих местах — присутствие *Cordaites*-подобной листы. Получается парадоксальное положение; мы обязаны отнести ангарские листья к роду *Cordaites* (и здесь не может быть другого решения), но с трудом верим в их принадлежность к сем. *Cordaitaceae*.

Подобной критике можно подвергнуть и многие другие семейства, например *Bothrodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Archaeocalamitaceae*, *Autophyllitaceae*, *Phyllothesaceae*, *Lyginopteridaceae*, *Medullosaceae*, *Glossopteridaceae*, *Podozamitaceae*, *Lebachiaceae*. Для ряда введенных в литературу семейств мы вообще ничего не знаем о фруктификациях (*Caenodendraceae*, *Prelepidodendraceae*, *Pseudoborniaceae*, *Pityaceae* и др.). Ревизовать их на основании данных по фруктификациям будет вообще невозможно.

Таким образом, у очень многих ископаемых надродовых таксонов наблюдается одно из следующих соотношений: 1) фруктификации вовсе неизвестны; 2) фруктификации известны у отдельных видов, но неизвестны у номенклатурного типа типового рода; 3) фруктификации известны у номенклатурного типа типового рода, но неизвестны у большинства остальных представителей таксона. Во втором и третьем случаях определенный тип фруктификации считается характерным для всех представителей соответствующего таксона лишь на основании косвенных аналогий, а именно на основании сходства вегетативных частей.

Во всех трех случаях семейства имеют значительную стабильность, которая, однако, совсем не свидетельствует о благополучном положении. Эта стабильность поддерживается привычкой и, что более важно, невозможностью привести классификацию в соответствие с новыми данными о растениях (особенно об их анатомии и структуре). Именно поэтому эти данные существуют сами по себе, а прежняя явно недостаточная и во многом нелогичная классификация сама по себе.

Основная причина этой несуразности в том, что соответствующие надродовые таксоны основаны на вегетативных частях, морфологический тип которых уже известен у разных надродовых таксонов (как у *Sphenophyllum* и *Phyllothesa*) или вполне может быть свойствен разным надродовым таксонам (как у *Schizoneura* и *Cordaites*). Иными словами, причина лежит в изоморфизме вегетативных частей. К сожалению, несмотря на огромное количество данных об изоморфизме у растений, вопреки непрерывным таксономическим ошибкам вследствие этого явления (см. разделы II и III) изоморфизм часто рассматривается как неприятное исключение из хорошего правила, а не как широко распространенная и большого значения структурная тенденция. И наоборот, уделяя достаточное внимание полиморфизму, исследователи ограничивают его возможность в ряде случаев и не считают возможным допускать полиморфизм некоторых признаков в пределах таксона.

По-видимому, единственным путем разрешения указанных таксономических и номенклатурных проблем является следующий. Принципы отдельной таксономии и номенклатуры для различных частей растения, принятые сейчас для родового уровня, должны быть распространены на все уровни. В единую с ныне

живущими растениями естественную классификацию должны включаться только хорошо изученные роды, у которых известно соотношение генеративных и вегетативных частей. На таких родах, названия которых введены для генеративных частей (их большее значение для систематики доказано многолетней практикой), и должны основываться ископаемые надродовые таксоны естественной классификации.

Роды, установленные для прочих частей, а также для недостаточно специфических генеративных частей (дисперсные миоспоры, мегаспоры, семена и т.д.), могут упоминаться в описании надродовых таксонов естественной классификации, но не могут являться их формальными членами, так как у нас никогда не может быть гарантии, что такие же части не были и у более чем одного таксона. Все эти роды должны классифицироваться по собственным надродовым таксонам разной степени формальности. Называть эти таксоны семействами, порядками или классами нецелесообразно, чтобы не внушать мысль об их естественности. Гораздо вернее присваивать этим таксонам статус антeturм, турм, субтурм, инфратурм и субинфратурм, аналогично тому как это принято в палинологии. Охраняться приоритетом они, по-видимому, не должны. Вопрос о применении к ним принципа типификации должен быть решен особо.

Тем самым мы уравнием в правах надродовые таксоны микро- и макрофоссилий. Такой подход кажется вполне оправданным. Действительно, по богатству признаками род по листьям *Cordaites* не имеет никаких преимуществ перед миоспоровым родом *Florinites*. Что касается таксономического диапазона последнего рода в естественной классификации, то вполне возможно, что он даже меньше, чем у листья рода *Cordaites*. Основное различие между макро- и микрофоссилиями не в богатстве признаков и не в таксономическом диапазоне форм-родов, а в размере и в том, что палинологи раньше, чем специалисты по макрофоссилиям, убедились в необходимости строить надродовую классификацию на конкретных наблюдаемых признаках, а не на косвенных аналогиях и не на вере в то, что данный морфологический тип свойствен только одному таксону естественной классификации, и причем всему этому таксону. В современной палинологии никто не будет относить к одному надродовому таксону, например, микро- и мегаспоры. Точно так же и палеоботаник не имеет права объединять в одно семейство листья *Cordaites*, семена *Cordaicarpus* и сердцевинные отливы *Artisia*, так как такие же листья, семена и отливы могут быть у других семейств. Но можно объединить *Cordaites* вместе с *Yuccites* и другими сходными родами в одну инфратурму, и не беда, что в нее попадут представители разных семейств и порядков.

Степень формальности инфратурм, субтурм и т.д. неизбежно будет различной. Некоторые из них (скажем, таксон, который придется ввести для любой листы типа *Sphenophyllum*, *Trizygia*, *Tristachya*) будут близки к естественному таксону. Другие, например объединяющие все семена с летучками, будут весьма формальными. Но это не страшно. Ведь задача такой классификации не объединять растения по принципу естественного сродства, а служить целям инвентаризации фактического материала и поиска в литературе необходимых данных.

Современная классификация макрофоссилий не справляется ни с той, ни с другой задачей. Она держит материалы под вводными в заблуждение вывесками. Нелегко разыскать в ней и растение с признаками, наблюдаемыми на образце, который надо определить. Многие растения вовсе не находят в ней никакого места, и соответствующие роды и виды могут лишь случайно зацепиться в памяти исследователя. Ни в какие справочники и курсы, построенные по существующей классификации, они не попадут. Можно гарантировать, что подавляющее большинство палеоботаников именно по этой причине не помнят таких родов, как *Tobleria*, *Phylladodesme*, *Involucres*, *Richthofenia*. Наверняка, найдя соответствующие растения вновь, они решат, что имеют дело с

новыми, а не давно описанными родами. Та же судьба ожидает и род, если его систематическое положение было определено неправильно. Например, род *Eskdalia* Kidston, 1903 долго числился среди папоротников (см., например: Himmer, 1927; Andrews, 1970). Поэтому, когда Залесский в 1909 г. описал род лепидофитов *Porodendron*, ему, наверное, не пришло в голову искать объект для сравнения среди папоротников. Только 60 лет спустя Б.А. Томас выяснил, что оба рода синонимы и что *Eskdalia* — типичный лигульный лепидофит. Если бы род *Eskdalia* сразу был помещен в субтурму или турму, объединяющую различные остатки стволов с листовыми рубцами, этой путаницы не было бы.

Некоторые ранее введенные семейства и порядки уже сейчас могут исполнять функцию формальных, надродовых единиц, другие, по-видимому, надо упразднить, как только вводящие в заблуждение. Порядки, поскольку они не охраняются приоритетом, упразднить легко. Сложнее обстоит дело с семействами. Самой радикальной и правильной мерой была бы отмена приоритета на ископаемые семейства (Мейен, 1970; Meyen, 1971). Но можно поступить иначе. Как было показано на примере *Sphenophyllaceae*, *Calamitaceae* и *Lepidodendraceae*, отнести к этим семействам роды, установленные по стробилам, нет оснований. Соответственно можно основать семейства *Sphenophyllostachyaceae* (или *Bowmanitaceae*), *Calamostachyaceae* и *Lepidostrobaceae*, и никто не сможет доказать, что эти семейства являются более поздними синонимами каких-либо ранее установленных семейств. В этом случае прежние семейства, естественно, вымрут или примут статус формальных надродовых единиц, правда зачем-то охраняемых приоритетом.

Первое решение кажется более оправданным. Я не вижу никакого смысла охранять приоритет *Sphenophyllaceae* и не охранять приоритет инфратурмы *Triletesacciti*. Но пока в МКБН не внесены соответствующие поправки, можно воспользоваться вторым путем. Соответственно можно предложить в качестве первого опыта следующие новые семейства¹.

CALAMOSTACHYACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Т и п: *Calamostachys* Schimper, 1869 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 42). Членистостебельные растения; стробилы (типа *Calamostachya*, *Palaeostachya*, *Mezostachys* и др.) терминальные, расположены на концах веток, состоят из чередующихся мутовок спорангиофоров (обычно пельтатных) и стерильных брактей; стробилы изо- или гетероспоровые; ось стробила артростелическая; по крайней мере некоторые представители имели строение стволов типа *Arthroptys*, *Calamodendron* или *Arthroxyton*, сердцевинные отливы типа *Calamites* и *Mesocalamites* (?), облиственные вегетативные побеги типа *Annularia*, *Asterophyllites* и *Calamioophyllum*, несущие ветви стволы типа *Calamitina*.

П р и м е ч а н и е. Новое семейство вводится отчасти взамен сем. *Calamitaceae* (типовой вид *Calamites*). Представители этого семейства, возможно, обладали стробилами *Calamostachys*, но достоверных данных о структуре спороношений отдельных видов *Calamites*, в том числе типового вида *C. cannaeformis* Schloth., не имеется. Поэтому *Calamostachyaceae* и *Calamitaceae* не являются синонимами. Последнее семейство, в сущности, должно рассматриваться как формальная надродовая единица, включающая сердцевинные отливы членистостебельных с чередующимися ребрами в узлах.

¹ Настоящая работа была закончена С.В. Мейеном около 1972 г., однако до сих пор оставалась неопубликованной, хотя предлагаемые в ней новые семейства были позднее действительно обнаружены (Мейен, 1978а). Текст работы воспроизводится здесь по рукописи, поэтому названия вводимых семейств сопровождаются знаком "fam. nov.". При дальнейшем цитировании они должны, очевидно, сопровождаться ссылкой на работу 1978 г., например: *Calamostachyaceae* S. Meyen, 1978. — Примеч. ред.

BOWMANTACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Т и п: *Bowmanites* Binney, 1871 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 38). Членистостебельные растения; стробилы (типа *Bowmanites*, *Sphenophyllostachys*, *Litostrobis*, *Koinostachys*, *Aspidostachys*, *Sphenostrobis*) терминальные, расположены на концах побегов или веток, состоят из оси с треугольной первичной стелой с экзархной протоксилемой; на оси мутовками сидят брактен, с которыми в различной степени сливаются (или остаются самостоятельными) простые или ветвящиеся спорангиофоры; стробилы изоспоровые; облиственные вегетативные побеги типа *Sphenophyllum*.

П р и м е ч а н и е. Новое семейство вводится отчасти взамен сем. *Sphenophyllaceae*, некоторые представители которого также имели стробилы типа *Bowmanites*. Однако оба семейства не являются синонимами, так как фруктификации номенклатурного типа *S. emarginatum* Brongn. неизвестны. Сем. *Sphenophyllaceae*, поскольку оно охватывает все виды рода *Sphenophyllum* (а листья типа *Sphenophyllum* имеют представители разных семейств), должно рассматриваться как формальная надродовая единица, объединяющая только вегетативные облиственные побеги.

LEPIDOSTROBACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Т и п: *Lepidostrobis* Brongniart, 1828 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 118). Плауновидные растения; стробилы (типа *Lepidostrobis*) расположены на концах осей, обоополье или однополье; спорофиллы несут на верхней поверхности крупные макро- или микроспорангии и лигулу; вегетативные оси типа *Lepidodendron* (но, видимо, не только этого типа); корневая система типа *Stigmaria*.

П р и м е ч а н и е. Новое семейство вводится отчасти взамен сем. *Lepidodendraceae*, некоторые представители которого имели стробилы типа *Lepidostrobis*. Однако оба семейства не являются синонимами, так как фруктификации номенклатурного типа (*Lepidodendron dichotomum* Sternb.) неизвестны (это могут быть, а могут и не быть *Lepidostrobis*). По-видимому, сочетание *Lepidodendron* и *Lepidostrobis* не является обязательным. Известны виды *Lepidodendron* (например, в верхнем карбоне и перми Катазии), вместе с которыми пока не находили стробилов *Lepidostrobis*. С другой стороны, *Lepidostrobis* известен в самых низах карбона и в верхнем девоне, где *Lepidodendron* никогда не указывались. Сем. *Lepidodendraceae* может рассматриваться лишь как формальная надродовая единица, охватывающая только вегетативные побеги. Возможность отнесения к этой формальной единице окаменелых стволов сомнительна. Многие такие стволы, если на них не сохранились характерные для *Lepidodendron* листовые подушки, в равной мере могут принадлежать к родам *Sigillaria*, *Lepidophloios* и др., относить которые к сем. *Lepidostrobaceae* или *Lepidodendraceae* пока нет оснований.

CORDAITANTHACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Т и п: *Cordaitanthus* O. Feistmantel, 1876 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 59; род является старшим синонимом более известного рода *Cordaianthus* Grand'Eury, 1877; см.: Fry, 1955). Голосеменные растения; фруктификации состоят из оси, несущей стерильные брактен, в пазухах которых сидят микро- и мегастробилы. Микро- и мегастробилы состоят из оси, несущей многочисленные спирально расположенные чешуи, которые в верхушке стробила замещаются микроспорофиллами или мегаспорофиллами с одиночными семязачатками. Пыльца (предпыльца или микроспоры) мешковатая. По крайней мере у части представителей семейства стволы были пикноксилемными со вторичной древесиной типа *Araucarioxylon*, листья типа *Cordaites* s.l., корни типа *Amyelon*, сердцевина в стволах типа *Artisia*.

Примечание. Новое семейство вводится отчасти взамен сем. Cordaitaceae, некоторые представители которого также имели фруктификации типа Cordaitanthus. Однако оба семейства не являются синонимами, так как фруктификации номенклатурного типа [Cordaites borassifolius (Sternb.) Unger] рода Cordaites неизвестны. Возможно, это были Cordaitanthus, но предъявить соответствующие доказательства невозможно. Род Cordaites, скорее всего, объединяет представителей разных семейств. Сем. Cordaitaceae можно рассматривать лишь как формальную группу, включающую только листья, морфологически близкие к Cordaites.

LEPTOSTROBACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Тип: Leptostrobus Heer, 1876 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 119; систематическое положение рода в этом справочнике указано неверно; см.: Красилов, 1969, 1970, 1972). Голосеменные растения; женские фруктификации (типа Leptostrobus) состоят из оси, на которой сидят двустворчатые капсулы с семязачатками внутри; мужские стробилы типа Ixostrobus (?); вегетативные побеги и листья типа Czekanowskia, Phoenicopsis и др.

Примечание. Сем. Leptostrobaseae вводится отчасти взамен сем. Czekanowskiaceae. Однако оба семейства не являются синонимами. Фруктификации типового вида *C. setacea* Heer остаются неизвестными, и этот вид не имеет даже надежной кутикулярной характеристики. То, что листья такого типа ассоциировались с фруктификациями *Leptostrobus*, вполне возможно, но недоказуемо (доказать принадлежность каких-либо облиственных побегов, связанных с *Leptostrobus*, к *C. setacea* нельзя из-за отсутствия кутикулы на голотипе последнего). Кроме того, сем. Czekanowskiaceae нуждается в дополнительном обосновании, так как его типовой род *Czekanowskia* является младшим синонимом *Solenites*. Фруктификаций последнего рода мы не знаем вовсе.

CYCADOCARPIDIACEAE S. MEYEN, FAM. NOV.

Тип: Cycadocarpidium Nathorst, 1886 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 65). Голосеменное растение; мегаспорофиллы состоят из пластинки с множественными параллельными жилками, у основания которой расположены два семязачатка; по крайней мере у некоторых представителей семейства листва была типа Podozamites.

Примечание. Сем. Cycadocarpidiaceae вводится отчасти вместо сем. Podozamitaceae. Типовой род последнего Podozamites, его типовой вид *P. distans*, для которого нет ни эпидермальной характеристики, ни данных об органах размножения. Важно, что род Podozamites распространен гораздо шире, чем Cycadocarpidium (Вахрамеев и др., 1970). Листья Podozamites, особенно в фрагментах, могут быть слуганы со многими другими родами (*Phylladoderma*, *Araucariodendron*, *Pelourdea*, *Glossophyllum* и др.). Эпидермальные данные уточнения объема Podozamites привлечь нельзя, так как типовой материал рода не изучен в этом отношении. Описанные в литературе листья Podozamites с сохранившейся кутикулой, в сущности, неверно относить к этому роду. Таким образом, мера естественности рода Podozamites очень невелика. Основывать на нем семейство совершенно нецелесообразно.

* * *

На основе этих новых семейств (кроме последнего) я предлагаю ввести новые порядки, а именно Calamostachyales, Bowmaniales, Lepidostrobales, Cordaitanthales, Leptostrobales, которые заменят принятые сейчас в естественной классификации порядки Calamitales, Sphenophyllales, Lepidodendrales, Cordaitales и Czekanowskiales. На

основе сем. *Arberiaceae* Rigby, 1972 следует ввести порядок *Arberiales* вместо порядка *Glossopteridales*.

В систему высших таксонов *Embryobionta*, принятых Кронквистом и др. (1966), соответственно должны быть внесены следующие исправления: 1) *Classis Sphenophyllatae* упраздняется, вместо него вводится *Classis Bowmanitatae*, *typus: Bowmanites* Binney, 1871; 2) *Subclassis Cordaitidae* упраздняется, вместо него вводится *Subclassis Cordaitanthidae*, *typus: Cordaitanthus* O. Feistmantel, 1876.

В дальнейшем в этой системе необходимо переименовать *classis Lyginopteridatae*. Его номенклатурный тип (род *Lyginopteris*) установлен для изолированных минерализованных стволов, анатомическая структура которых может быть встречена и среди прогимноспермов (Beck, 1970). Замечу кстати, что только недогадыванием можно объяснить помещение *Hueneia* в *Equisetophyta* (принадлежность *Hueneia* к протартикулятам давно оспаривалась, а теперь окончательно доказано, что это прапапоротник), а *Archaeopteridae* в *Polypodiatae* вместе с *Protopteridiidae*. Авторы, в сущности, пренебрегли данными о прогимноспермах (хотя и ссылаются на исследования Бека), о связи *Archaeopteris* с *Callixylon* и возможной принадлежностью *Protopteridium* к прогимноспермам. Во всяком случае, в качестве типового рода прапапоротников не имело смысла выбирать *Protopteridium*.

Если продолжить ревизию надродовых таксонов ископаемых растений, то следует переименовать и(или) перевести в статус формальных групп порядки *Pseudoborniales*, *Podozamitales*, *Nilssoniales*, семейства *Schizoneuraceae*, *Archaeocalamitaceae* (= *Asterocalamitaceae*), *Bothrodendraceae*, *Caenodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Prelepidodendraceae*, *Pityaceae*, *Lyginopteridaceae*, *Medullosaceae*, *Glossopteridaceae*, *Nilssoniaceae*, *Lebachiaceae*, взяв за основу новых порядков и семейств естественной классификации орган-роды, установленные по фертильным частям.

VII. НОМЕНКЛАТУРНЫЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ВНЕДРЕНИЯ НОВОЙ ТЕХНИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Если при изучении современных растений любой экземпляр может быть подвергнут исследованию с заданной детальностью, коль скоро он достиг требуемой стадии зрелости, то с ископаемым материалом положение чуть ли не обратное. Трудно найти два одинаковых по сохранности экземпляра. В МКБН это второе обстоятельство никак не учтено, хотя именно эта особенность ископаемых остатков вызывает наибольшие таксономические и, следовательно, номенклатурные осложнения при введении новых технических приемов. Последние вовлекают в анализ новые группы признаков, распределение которых в материале, изучавшемся предыдущими исследователями, неизвестно. Поэтому отождествление вновь изученных экземпляров с описанными в литературе или осложняется, или становится полностью невозможным. Складываются новые таксономические группировки, и в большинстве случаев трудно судить, какое место в них занимают номенклатурные типы ранее установленных таксонов. Хорошо, если удастся тот же комплекс технических приемов применить к типовому материалу (если не к типу, то к синтипам или паратипам), но чаще это не удается. Выбрать же заменяющий тип мы не имеем права.

Таким образом, внедрение новой техники усложняет как саму типификацию, так и дальнейшее использование номенклатурных типов. Поскольку типификация является непременным условием стабильности номенклатуры, указанная особенность ископаемого материала приобретает решающее значение. Но в литературе ей уделялось мало внимания. Правда, еще в 30-х годах Т.М. Гаррис и Р. Флорин предложили разделить номенклатуру листьев, у которых известно или нет строение кутикулы. Аналогичный подход применялся и другими палеоботаниками. Ежегодно в литературе описываются новые роды, которые, скорее всего, соответствуют родам ранее известным, но плохо описанным, недо-

статочно детально изученным или с типовым материалом недостаточно хорошо сохранившимся. Это, безусловно, наиболее радикальное решение проблем, возникающих с внедрением нового метода или с получением материала лучшей сохранности. Но, поступая так каждый раз, мы неизменно усложним номенклатуру. Уровней детальности изучения материала много, и для каждого уровня придется составлять независимую номенклатуру.

Альтернативное, хотя и не всегда осуществимое решение — введение типоидов в соответствии с предложениями В. Реми и Р. Реми (Remy, Remy, 1964; см. также: Мейен, 1968). Назначение типоидов — продемонстрировать признаки, отсутствующие на номенклатурном типе. Официальные типоиды имеют, таким образом, не номенклатурный, а таксономический смысл, но все же они могут нести и некоторую, правда неофициальную, номенклатурную нагрузку. Это означает, что если установлена гетерогенность таксона по какому-то признаку, причем этот признак на типе таксона наблюдать нельзя, то, разделяя таксон и решая, за какой частью его надо оставить старое название, исследователь руководствуется структурой типоида, т.е. в роли голотипа временно и только для такого случая выступает типоид. В результате разные признаки данного вида типифицируются с разной степенью определенности и только признаки, видимые на голотипе, типифицируются окончательно. Я не случайно употребил выражение "типифицировать признаки". Типоид, как и голотип, именно типифицирует, а не эталонирует признаки.

Разумеется, выбор типоида может быть отменен, если более детальные исследования докажут его принадлежность к другому виду, чем номенклатурный тип. Метод типоидов чреват таксономическими и номенклатурными просчетами, но, по-видимому, это единственная возможность иметь стабильную и не усложненную сверх меры номенклатуру в условиях все более широкого внедрения разнообразной исследовательской техники. Выбор типоидов особенно важен в тех случаях, когда решается судьба рода широко известного и важного с точки зрения стратиграфии, биогеографии и т.д. Если есть возможность дополнить характеристику типового материала такого рода с помощью типоидов и при этом не создать основы для путаницы в дальнейшем, то надо так и поступать, сохранив этот род. Конечно, не все роды, ставшие явно сборными, надо гальванизировать таким способом. Иногда более целесообразно оставить эти роды в виде формальных единиц, к которым можно, не рискуя, относить экземпляры недостаточно хорошей сохранности.

VIII. О ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ РОДОВЫХ НАЗВАНИЯХ, ОКАЗАВШИХСЯ ОМОНИМАМИ

Время от времени оказывается, что то или иное родовое название ископаемого растения является более поздним омонимом названия какого-нибудь (обычно малоизвестного) современного растения. В этих случаях ископаемые роды переименовываются. В литературе появляется очередной *nomen novum*. Например, *Hornea* переименовали в *Horneophyton*, *Lepidophyllum* — в *Lepidophylloides*, *Cardiopteris* — в *Fryopsis*, *Rhodea* — в *Rhodopteridium*, *Tristachya* — в *Lilpopia*. Это сделано в соответствии с МКБН. Однако нельзя сказать, чтобы это способствовало упразднению путаницы, ради чего, собственно, и переименовывают один из омонимов. Скорее наоборот. Такие роды, как *Cardiopteris*, *Rhodea* и *Tristachya*, успели широко войти в литературу, они имеют важное стратиграфическое, биогеографическое или систематическое значение, к ним давно привыкли. Предложенные переименования прошли мимо внимания некоторых палеоботаников. Другие просто не склонны употреблять новые названия. Это, конечно, неверно. Раз уж новые названия введены, их нельзя игнорировать.

Однако в связи с этой работой по переименованию мне хотелось бы заметить

следующее. На омонимичность многих родовых названий ископаемых растений указывал еще Г. Потонье. Я умышленно не указываю его работу и перечень соответствующих родов. Тем самым я хочу продлить век этих родов, к которым все привыкли еще больше, чем к *Rhodea* или к *Cardiopteris*. Потонье понимал, что переименование этих родов явится источником путаницы. Поэтому он предложил удерживать старые названия, перед которыми ставить "p-" (от *palaeo-*, *palae-*, *pra-*, *pro-*, *proto-*).

Сомнительно, чтобы предложение Потонье удалось реализовать. По-видимому, надо поступать в таких случаях иначе. Опыт палеоботанических исследований убедительно показал, что существование омонимов, подобных тем, которые привели к гибели упомянутые выше роды, вовсе не способствует путанице. Наоборот, строгое следование МКБН в этом своеобразном случае причиняет явные неудобства. Пренебрегать международными правилами нельзя, но и пользоваться ими надо осторожно. Совершенно ясно, что любой кодекс не может быть безупречным. Со времени Парижского кодекса 1867 г. в МКБН было внесено множество поправок, и все же в нем есть совершенно очевидные неточности и просто алогизмы (см. выше об отношении форм-родов к надродовым таксонам). В предисловии к русскому переводу МКБН И.А. Линчевский (1959, с. 9) справедливо пишет: "Пользуясь номенклатурным кодексом, ботаники никогда не должны забывать об одной из главнейших его целей — содействовать стабилизации номенклатуры".

В данном случае автоматическое следование правилам МКБН скорее создает путаницу, чем содействует стабилизации номенклатуры. Чтобы избежать этой путаницы, можно идти тремя путями: 1) воспользоваться предложением Потонье; 2) составить список ископаемых родов, оказавшихся омонимами малоизвестных современных растений, и рассматривать эти палеоботанические названия временно законсервированными; переименование же делать лишь тогда, когда возникает опасность путаницы; 3) просто иметь в виду существование этих омонимов, но, как в последнем случае, прибегать к переименованию лишь тогда, когда это совершенно необходимо. Первый путь едва ли целесообразен, ибо он создаст неудобства при составлении различных индексов. Второй путь наиболее рационален, но едва ли с ним согласится необходимое большинство членов IAPT (хотя имеет смысл попробовать опросить их). Поэтому пока остается третий путь: обратиться к палеоботаникам и ботаникам с призывом не выступать с переименованиями ископаемых родов немедленно, а вместо этого просто сообщить о существовании омонимов. Само переименование мы всегда успеем сделать. Конечно, если более поздний омоним недавно обнаружен, его можно сразу безболезненно переименовать. Но к давно введенным и широко известным родовым названиям, оказавшимся омонимами, надо относиться более терпимо.

КАМЕННОУГОЛЬНЫЕ И ПЕРМСКИЕ ЛЕПИДОФИТЫ АНГАРИДЫ

I. ВВЕДЕНИЕ

В течение большей части турне, всего визе и нижнего намюра (серпуховский ярус) лепидофиты являются главными растениями в ангарской флоре ("лепидофитовая формация" по: М.Ф. Нейбург, 1984). Однако систематика этих растений является достаточно спорной. Залесский (1918, 1933; Zalesky, 1932, 1936; Zalesky, Chirkova, 1935) относил их к родам *Lepidodendron*, *Demetria*, *Angarodendron* и *Lophiodendron*; Нейбург (1948, 1961) — к *Lepidodendron*, *Sublepidodendron*, *Lepidodendropsis*, *Lophiodendron*, *Demetria*, *Caenodendron*, *Sigillaria*, *Angarodendron*; Радченко (1955, 1956 а, б, 1957 а, б, 1960 а, б) — к *Lepidodendropsis*, *Prelepidodendron*, *Protasolanus*, *Ursodendron*,

Tomiodendron, Caenodendron, Abacodendron, Lophiodendron, Siberiodendron, Cyclostigma, Angarodendron; А.Р. Ананьев и Михайлова (1962) и Парфенова и Сухов (1962) — к Sublepidodendron, Lepidodendropsis, Demetria, Angarodendron; Рассказова (1962) — к Lepidodendron (?), Angarodendron. Многие виды трактованы по-разному, а некоторые из них помещены в два, три или даже в четыре различных рода. Например, *Lepidodendron ostrogianum* Zal. А.Р. Ананьев и Михайлова (1962) помещали в *Sublepidodendron*, а Радченко — в *Lepidodendron* subgen. *Tomiodendron* (1955) или просто в *Tomiodendron* (1956). Растение, описанное Шмальгаузенем (*Schmalhausen*, 1878) как *Lepidodendron wijkianum*, было впоследствии отнесено к *Cyclostigma distans* (Хахлов, 1940), *Sublepidodendron distans* (А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962), *Protasolanus distans* (Радченко, 1963) и *Ursodendron distans* (Горелова, 1973). Расхождения в систематике пермских ангарских лепидофитов являются менее значительными, хотя и здесь все же имеются некоторые спорные моменты (в частности, неоднозначные взаимоотношения между *Signacularia* и *Viatcheslavia*).

В рамках программы фитогеографических исследований верхнего палеозоя я произвел ревизию главных представителей ангарских лепидофитов. Некоторые результаты этого исследования уже опубликованы (Меуен, 1972; Мейен, 1974). Несмотря на общее мнение, многие ангарские лепидофиты обладают и лигульной ямкой, и внутрилиственной азренхимой (т.е. гомологом парихи). Первые идеи об общей морфологии листовых подушек оказались достаточно ошибочными. Соответственно современное представление о родах *Tomiodendron*, *Angarodendron* и *Ursodendron* испытало значительное изменение. Предложены новый род *Angarophloios* и ряд новых комбинаций. В упомянутых статьях я пытался показать, что общепринятая классификация вегетативных побегов лепидофитов на лигульные и безлигульные является неприемлемой. К сожалению, в это время я не знал, что Уолтон (*Walton*, 1930—1931) опубликовал короткую заметку с тем же заключением. Однако один аспект, о котором не упомянул Уолтон, состоял в том, что в вегетативных побегах живущих *Selaginella* лигулу можно видеть только в более молодом состоянии. То же самое могло бы быть верным и в случае ископаемых ликопсид, считавшихся безлигульными.

Настоящая статья является главной частью моего пересмотра, но все же не дает исчерпывающей родовой систематики ангарских лепидофитов. В отношении некоторых родов мне пришлось заключить, что они являются сомнительными, но в большинстве других случаев я предпочел только выявлять и формулировать таксономические и номенклатурные проблемы, попытавшись избежать существенных номенклатурных изменений.

Моя трактовка таксонов, описанных Хахловым (1940 а, б), является достаточно предварительной, поскольку их полный пересмотр, по-видимому, невозможен без получения дополнительного материала по типовым местонахождениям.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследован исходный материал из следующих публикаций: *Schmalhausen*, 1877, 1878; Нейбург, 1948, 1960; Смирнов, 1912; Радченко, 1960; А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962; Рассказова, 1962; Тефанова, 1971. Новый материал, исследованный здесь, собирали Т.Н. Процветалова в Кузнецком бассейне в 1953—1954 гг., В.Г. Ганелин на Омолонском массиве (северо-восточная часть СССР) в 1967—1969 гг. и А.Г. Шаров в Тунгусском бассейне в 1970 г. Все эти образцы, а также образцы, описанные Шмальгаузенем, Смирновым, Нейбург и Рассказовой, хранятся в Геологическом институте АН СССР (Москва).

Образцы изучались и фотографировались как сухими, так и погруженными в ксилол или спирт. Для оценки места прикрепления листовой пластинки и для реконструкции внешнего вида листа делались поперечные, продольные и тангентальные сечения облиственных побегов. Метод целлюлозных пленок Эшби

использовался для открытых участков коры и поверхности листовой подушки, ранее отпечатавшихся на матрице. Чтобы увидеть первоначальный рельеф образцов, теперь представленный отпечатками, готовились стереофотоснимки. Левый и правый фотоснимки пары менялись местами, тем самым давая положительный рельеф при рассмотрении под стереоскопом. На табл. XXXII, фиг. 3—5 показаны такие стереопары. Два левых фотоснимка дают истинный рельеф образца (при рассмотрении под стереоскопом), а два правых — положительный рельеф, соответствующий живому растению.

Рисунки готовились автором с помощью рисовального аппарата или путем прорисовки фотоснимков. Большинство фотоснимков получалось с пленки "Микрат-130" с использованием малоформатной камеры.

III. ТЕРМИНОЛОГИЯ

В связи с различным использованием в литературе одних и тех же терминов представляется необходимым дать объяснение того, как некоторые старые и новые термины используются в настоящей статье. Для наиболее часто используемых терминов даются аббревиатуры.

Листовая подушка (ЛП). Под этим термином описывается или самая нижняя часть листа, которая обычно расширяется и остается на стволе после опадения листа, или выпуклость на оси, видимая даже в декортицированных состояниях последней (Grierson, Banks, 1963). Я принимаю первый смысл этого термина, подобно большинству палеоботаников.

Дополнительная листовая подушка (ДЛП). Во многих липидофитах листовая подушка несет отчетливый поперечный гребень (рис. 17, а), соответствующий самой нижней части листовой пластинки. Дополнительная листовая подушка может соответствовать листовому рубцу, ложному листовому рубцу или ничего не обозначать.

Листовой рубец (ЛР), ложный листовый рубец (ЛЛР). Листовой рубец является частью листовой подушки, соответствующей слою опадания листа. Последний отсутствовал у многих лепидофитов, листья которых лишь подсыхали и опадали. Отпечатки листовой подушки таких образцов часто демонстрируют щель, соответствующую уходящей в породу листовой пластике. Чалонер (Chaloner, 1967) называет эту структуру "ложным листовым рубцом" (рис. 17, б, в). Вильсон (Wilson, 1930/1931) и Гавлена (Havlena, 1971) показали, что отделяющий слой может располагаться на некотором расстоянии от точки прикрепления листа (рис. 17, г). В таких случаях на отпечатке коры виден не листовый рубец, а только нижняя часть листа, уходящего в породу, т.е. ложный листовый рубец. Эту ситуацию чрезвычайно трудно отличить от той, когда листовый рубец вообще отсутствует. Поэтому во многих случаях нельзя определенно говорить об отсутствии листового рубца. С другой стороны, листовый рубец и ложный листовый рубец могут различаться. Последний никогда не показывает гладкую поверхность, имеющую след проводящего пучка и два рубчика парихн, которые предположительно будут сохраняться только на настоящих рубцах, отделяющим слоем.

Пазушная линия (ПЛ). Это верхний край сложного листового рубца, который часто пересекается слепком лигульной ямки.

Лигульная ямка (Л). У подавляющего большинства лигульных лепидофитов невозможно выявлять саму лигулу. Последняя обычно наблюдается только в петрифицированном материале. Однако слепки или остатки лигульной ямки на фитолейме очень часто сохраняются. В соответствии с работой Болина (Bohlin, 1971) некоторые лепидофиты (*Lepidodendron*, *Cyclostigma*) показывают треугольную структуру, прикрепленную к листовому рубцу и представляющую лигулу. Такие образцы отсутствуют в моей коллекции.

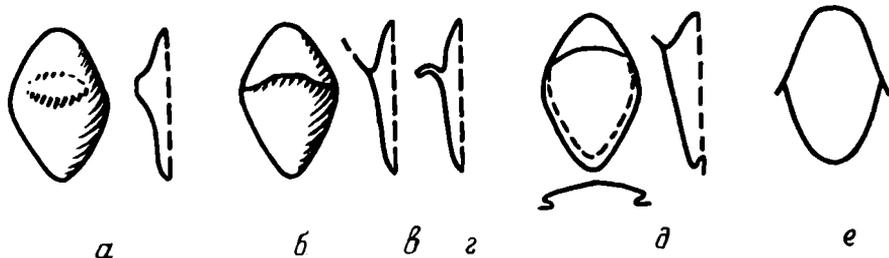


Рис. 17. Различная организация листовых подушек: а — листовая подушка, несущая дополнительную листовую подушку; б — листовая подушка с ложным листовым рубцом; в — то же, в разрезе; г — листовая подушка с листовым рубцом, расположенным далеко от основания листа; д — листовая подушка с ложным листовым рубцом, крыльями и пяткой; е — листовая подушка с угловыми складками, повернутыми вниз (у некоторых лепидофитов угловые складки повернуты вверх)

Пятка. Во многих лепидофитах нижняя граница листовой подушки является более отчетливой, чем верхняя. Иногда это объясняется тем, что стерильные листья, подобно спорофиллам, могут представлять хорошо развившуюся пятку (рис. 17, д, 48). Иногда эту пятку можно видеть прямо на отпечатках (табл. ХХХІІ, фиг. 3—5). Однако в противном случае ее присутствие может устанавливаться с помощью трансферпрепаратов или продольных сечений (см. описание *Angarophloios leclercqianus*).

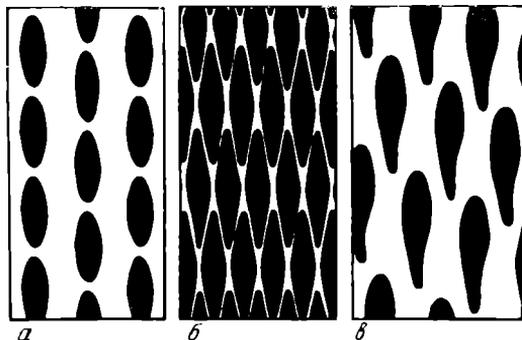
Крылья. *Tomiodendron ostrogianum*, *T. regulare*, *T. kemeroviense*, *Angarophloios leclercqianus* и другие виды, описанные ниже, имеют листовую подушку с боковыми продолжениями, которые я называю "крылья" (рис. 17, д). Пространство между крыльями и поверхностью коры часто заполняется породой. На отпечатках коры крылья часто уходят в породу, а поэтому внешний контур листовой подушки с крыльями наблюдаться не может. Такая листовая подушка выглядит более узкой, чем она была при жизни (рис. 30). Слой породы между крыльями и поверхностью коры часто разрушается. Поэтому очертания некоторых листовых подушек выглядят как объединенные мышами (рис. 29, 34), а ширина листовых подушек в пределах одного и того же ствола становится изменчивой (рис. 34, 37).

Угловые складки. Боковые углы поперечно удлинённых листовых подушек часто несут характерные складки (табл. ХХХІ, фиг. 5; табл. ХХІХ, фиг. 3; табл. ХХХ, фиг. 4; рис. 17, е, 42, а, 44).

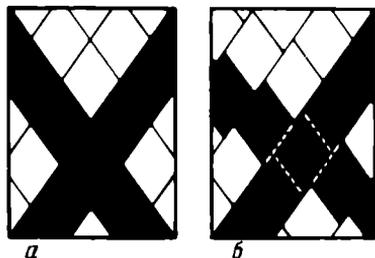
Подлистовой пузырь (ІВ — *infrafoliar bladder*). Листовые подушки многих лепидофитов несут углубление (на слепках и фитолеймах) или вздутие, соответствующее внутрилиственной аэренхиме *Lepidodendron* (Hirmer, 1927, с. 208, рис. 242, 243). Эта интерпретация подлистовых пузырей, прежде основанная на исследовании отпечатков и срезов, теперь подтверждается трансфер-препаратами (табл. ХХVІІ; фиг. 1—3). Подлистовые пузыри особенно хорошо видны у *Angarophloios* (табл. ХХІІ, фиг. 5; табл. ХХVІІ, фиг. 1—3; табл. ХХVІІІ, фиг. 1, 2; табл. ХХІХ, фиг. 2; рис. 37—39), но известны и у *Lophiodendron* (табл. ХVІІ, фиг. 6), *Tomiodendron* (табл. ХХ, фиг. 8; табл. ХХІ, фиг. 3; табл. ХХІІІ, фиг. 3; табл. ХХІV, фиг. 3; табл. ХІХ, фиг. 1; рис. 31) и *Angarodendron* (табл. ХХІІІ, фиг. 6; рис. 45, 48).

Кортикальные лакуны. Тяжи аэренхимы, сопровождающие листовые следы, часто разрушались в более старых стволах. Образующиеся полости (Снигиревская, 1964) заполнялись осадком во время фоссилизации, создавая систему утопщений (или прорывов фитолеймы) в декортицированных стволах. Остатки этих полостей, которые можно называть "кортикальными лакунами", иногда описываются как следы листьев.

Зоны роста. Некоторые ангарские лепидофиты (*Lophiodendron* — табл. ХVІІ, фиг. 5; *Angarodendron* — табл. ХХVІ, фиг. 7; табл. ХХХІІІ, фиг. 5; рис. 46) показывают регуляторное изменение размера и густоты листовых подушек вдоль



Р и с. 18. Типы листорасположения: а — сигиллариоидное; б — лепидодендроидное с отчетливыми ортостихами; в — лепидодендроидное без явных ортостихов



Р и с. 19. Листорасположение: а — с двумя ровными парастихами; б — с пересекающимися ступенчатой и ровной парастихами

ствола. Это явление, известное в каменноугольных *Lepidodendron*, триасовых *Pleuromeia* и других лепидофитах (Mägdefrau, 1968), может называться "зонами роста" (= Wechselzonen, Potonie, 1912; Hirmer, 1927).

Сигиллариоидное листорасположение (Gierson, Banks, 1963) предполагает расположение листьев в правильных ортостихах, причем расстояние между соседними ортостихами больше, чем между листовыми подушками в одном и том же вертикальном ряду (рис. 18, а).

Лепидодендроидное листорасположение (Gierson, Banks, 1963) означает расположение листьев, как в *Lepidodendron*, когда ортостихи и пересекающиеся парастихи хорошо выражены (рис. 18, б). Иногда ортостихи не выделяются или, видимо, отсутствуют (рис. 18, в).

Ровные парастихи формируются тогда, когда верхние и нижние края нескольких листовых подушек, относящихся к одной и той же парастихе, выстраиваются в двух параллельных ровных линиях. В некоторых лепидофитах с компактными листовыми подушками обе пересекающиеся парастихи являются ровными (Рис. 19, а). Такие лепидофиты показывают отчетливые ортостихи и горизонтальные ряды листовых подушек.

Скалариформные (ступенчатые) парастихи формируются, когда боковые края нескольких листовых подушек, относящихся к одной и той же парастихе, выстраиваются ступенчато (рис. 19, б). Этот тип листорасположения в отличие от предыдущего является диссимметричным.

IV. НАБЛЮДЕНИЯ

1. Р о д *Lophiodendron* Zalessky, 1936, emend. Meyen, 1976

Lophiodendron: Zalessky, 1936, с. 228; Нейбург, 1948, с. 77; Радченко, 1955, с. 97; Радченко, 1963, с. 436; Chaloner, Meyen, 1973, с. 174; Горелова, 1973, с. 68; Мейен, 1974, с. 105; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 99.

?*Rhombodendron*: Хахлов, 1947 б, с. 89; Хахлов, 1947 а, с. 96.

Lepidophloios: Хахлов, 1947 а, с. 98.

?*Dictyodendron*: Хахлов, 1947 а, с. 99.

Angarodendron: Нейбург, с. 80 (partim).

Lepidodendron: Нейбург, 1948, с. 67 (partim).

Т и п о в о й в и д. *Lophiodendron tyrganense* Zalessky, 1936; серпуховский ярус (нижний намюр), Кузнецкий бассейн.

Исправленный диагноз. Оси диаметром не более чем 5 см. Листовые подушки маленькие, ромбические, поперечно или продольно ориентированные, гексагональные или квадратные, несущие киль как ниже, так и (менее

часто) выше места отхождения листа. Нижний край листовой подушки отчетливый, верхний край неясный. Дополнительная листовая подушка является хорошо развитой и располагается в середине листовой подушки или немного выше. Дополнительная листовая подушка вместе с нижним килем формирует Т-образную структуру. Междоушечные полосы коры узкие, иногда с продольными морщинами. Лигульная ямка неизвестна. Листья линейные, приостренные, с нижним килем в проксимальной части. Парастихи ровные или ступенчатые. Подлиственной пузырь (если имеется) большой. Проводящий цилиндр протостелический.

Объяснение синонимии. См. раздел "Сравнение" при описании *L.tyrganense*.

Lophiodendron tyrganense Zalesky, 1936

Табл. XVII, фиг. 3—6; табл. XVIII, фиг. 2, 3; табл. XX, фиг. 1; табл. XXVI, фиг. 6

Lophiodendron tyrganense: Zalesky, 1936, с. 228—231, рис. 10, 10а, 11; Нейбург, 1948, с. 77—79, рис. 6, 6а, 7; Радченко, 1955, с. 96—97, рис. 114 (?), 115; Радченко, 1963, с. 435—436, рис. 19; Chaloner, Meyen, 1973, с. 174, табл. 2, фиг. 4; Горелова, 1973, с. 68, табл. 2, фиг. 3—5; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 100, табл. 12, фиг. 7—9.

Lepidophloios laricinum: Хахлов, 1947 а, с. 98, рис. 7.

Lepidophloios scoticus: Хахлов, 1947 а, с. 98, рис. 8(?), 9(?)

?*Dictyodendron tetragonum*: Хахлов, 1947 а, с. 99, рис. 10.

Lepidodendron ? anomalum: Нейбург, 1948, с. 70, табл. 46, фиг. 10, 10а; Мейен, 1974, с. 104, табл. 8, фиг. 3.

Angarodendron obrutschewii: Нейбург, 1948, с. 80—82 (partim), табл. 48, фиг. 10, 10а.

Лектотип. Образец, показанный в работе Залесского (Zalesky, 1936) на рис. 10, 10а (Нейбург, 1948, рис. 6, 6а); Кузнецкий бассейн., левый берег р. Чумыш выше устья ручья Козлушка, около д. Костенково; острогская свита, серпуховский ярус (нижний намюр), выше пограничного конгломерата. **Нотип.** Обр. № 988/4а, табл. XVII, фиг. 4; табл. XX, фиг. 1; то же местонахождение.

Исправленный диагноз. Листовые подушки шириной 4—6 мм, длиной 3—6 см, поперечно-ромбические, линзообразные, от квадратных до продольно-ромбических (в последнем случае немного более длинные, чем широкие). Дополнительная листовая подушка располагается выше середины листовой подушки, часто около верхнего края листовой подушки. Нижний киль наклонный или отсутствует, верхний киль отсутствует. Парастихи ровные в одном направлении и ступенчатые в другом; пересекающиеся ровные парастихи наблюдаются редко. Ортостихи не выражены, горизонтальные ряды отсутствуют. Междоушечные пространства (если они достаточно широкие) с грубыми продольными морщинами. Подлиственной пузырь большой.

Описание. Первоначальное описание осуществлялось по рисункам двух образцов с достаточно отличным обликом. Один из них (Zalesky, 1936, рис. 10, 10а) выбран Нейбург (1948) как лектотип. Рисунок другого синтипа воспроизводился в работах Радченко (1955, 1963), который составлял диагноз вида, основанный именно на этом образце. Он рассматривал Т-образную структуру на листовых подушках, наблюдаемую на синтипе (но отсутствующую на лектотипе), как главный диагностический признак вида, в то время как Нейбург считала наиболее характерной особенностью этого вида морщинистые междоушечные области. Эти морщины наблюдаются на лектотипе и отсутствуют на другом синтипе.

Другие образцы, полученные из типового местонахождения, показывают переход между обоими типами коры. Поскольку лектотип утерян, то в этой работе предлагается неотип (табл. XVII, фиг. 4; табл. XX, фиг. 1; Chaloner, Meyen, 1973, табл. 2, фиг. 4), который хорошо соответствует рисунку лектотипа. Фотоснимки с этого образца готовились в различном освещении. На табл. XX, фиг. 1

линзовидная листовая подушка (снизу) и поперечно-ромбическая (сверху) выглядят близко прижатыми друг к другу, как на рис. 10 из работы Залесского (Zallessky, 1936; см. также: Нейбург, 1948, рис. 6), а межподушечные морщины не видны. Фотография на табл. XVII, фиг. 4 показывает листовые подушки, разделенные интервалами с грубыми морщинами, ориентированными вдоль оси. Эта картина соответствует рис. 10 а из работы Залесского (Zallessky, 1936; см. также: Нейбург, 1948, рис. 6а). Линзовидные дополнительные листовые подушки располагаются в верхних углах листовых подушек, а их боковые оконечности слабо поворачиваются вниз. Нижний киль не показан на рисунке лектотипа и отсутствует на неотипе. Выступающая часть некоторых дополнительных листовых подушек разрушается и имитирует листовой рубец.

Образец на табл. XVII, фиг. 5 демонстрирует переход от линзовидных к почти квадратным листовым подушкам, причем последние, к сожалению, плохо сохранились. Хорошо сохранившиеся квадратные и продольные ромбические листовые подушки показаны на табл. XVIII, фиг. 2—4, причем образец на фиг. 3 имеет межподушечные морщины. Листовые подушки на фиг. 2 и 4 несут отчетливый киль. Они хорошо соответствуют второму синтипу *L.tyrganense*. Все эти образцы вместе со многими другими получены из одного и того же слоя, и поэтому я не имею оснований относить их к различным видам, особенно потому, что переход между различными типами листовых подушек может наблюдаться даже на одной оси. Такая изменчивость очертаний листовых подушек, по-видимому, связывается с зонами роста. Один и тот же слой давал оси с различными состояниями декорткации. Первая фаза декорткации (табл. XVII, фиг. 6) приводит к выявлению подлиствого пузыря, расположенного в середине листовой подушки отчетливых очертаний. При более глубокой декорткации (табл. XVII, фиг. 3) очертания листовых подушек становятся более расплывчатыми на фоне общей продольной морщинистости коры. Некоторые из этих неясных листовых подушек имеют некоторое подобие подлистных пузырей, которые, однако, покрываются с внутренней стороны оси углистым веществом. Видимо, это подтверждает идею о том, что внутрилистовая аэренхима присутствует только в листовых подушках в отличие от *Lepidodendron* и *Tomiodendron*, где эта ткань тянулась внутри оси. Не исключено, что такие пучки аэренхимы были во внутренней коре слишком тонкими, чтобы заполняться осадком. Подлистные пузыри плохо проявляются на поверхности листовых подушек. Они выглядят как пологие углубления и как таковые отмечались в описании Залесского. Нижний контур листовых подушек отчетливый, что может являться результатом недоразвития пятки.

В большинстве образцов (включая и лектотип, и неотип) ступенчатые парастихи сочетаются с ровными. Ни ортостихи, ни горизонтальные ряды не выражены (табл. XVII, фиг. 4, 6; табл. XVIII, фиг. 3; табл. XX, фиг. 1). Менее часто ступенчатая природа парастих плохо выражена (табл. XVII, фиг. 5; табл. XVIII, фиг. 4) или пересекающиеся парастихи являются ровными (табл. XVIII, фиг. 2). В любом случае для *L.tyrganense* характерны значительные вариации в листорасположении.

С р а в н е н и е. Раличия между *L.tyrganense* и *L.variabile* даются в описании последнего. Я не вижу никаких существенных различий между *L.tyrganense* и *Lepidodendron ? anomalum* Neub. (см. синонимию). Единственный образец *L.anomalum* (табл. XXVI, фиг. 6), описанный Нейбург, сохранился достаточно плохо. Его подлистные пузыри несколько меньше, чем у *L.tyrganense*. Образцы, описанные Гореловой (1973; Бетехтина, Горелова, 1975) как "*Aabacodendron*" *anomalum*, являются отличными; и я предпочитаю исключать их из *Lophiodendron*. Я также включаю в настоящий вид некоторые лепидофиты, обычно относимые к *Angarodendron*. Один из них описывала Нейбург из типового местонахождения *Lophiodendron* (см. синонимнику). То же может быть верным и для следующих

образцов: Нейбург, 1948, табл. 48, фиг. 4—6, 8; Zalessky, 1932, рис. 18, 20, 21; Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, табл. 12, фиг. 4, 5, 11—13.

Хахлов (1947 а, б) описал лепидофиты, сходные с *Lophiodendron*, под названиями *Rhombodendron minutum* Chachl. (Хахлов, 1947 б, рис. 4; Хахлов, 1947 а, рис. 6), *R. sibiricum* Chachl. (Хахлов, 1947 б, рис. 3; Хахлов, 1947 а, рис. 5), *Lepidophloios laricinus* Sternb. (Хахлов, 1947 а, рис. 7), *L. scoticus* Kidst. (Хахлов, 1947 а, рис. 8), *Dictyodendron tetragonum* Chachl. (Хахлов, 1947, рис. 10). На основании иллюстраций (к сожалению, плохо воспроизведенных) последние 3 вида являются близко сходными с *L. tyrganense*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Кузнецкий бассейн: 1) типовое местонахождение (см. "лектотип"); 2) Зенковская антиклиналь, выше конгломерата; 3) правый берег р. Большая Чесноковка около д. Верхотомское, ниже мощного аргиллита; 4) правый берег р. Артышта выше д. Шестакова, карьер песчаников, выше конгломерата; 5) р. Тырган около д. Бахаты, в 35 м ниже пограничного конгломерата.

Lophiodendron variabile S.Meyen, 1976

Табл. XVII, фиг. 7, 8; табл. XVIII, фиг. 5, 6; табл. XIX, фиг. 1—3; табл. XX, фиг. 2—5; табл. XXI, фиг. 1; табл. XXIII, фиг. 1, 2; табл. XXIV, фиг. 1, 2; табл. XXX, фиг. 1; табл. XXXV, фиг. 5; рис. 20—28.

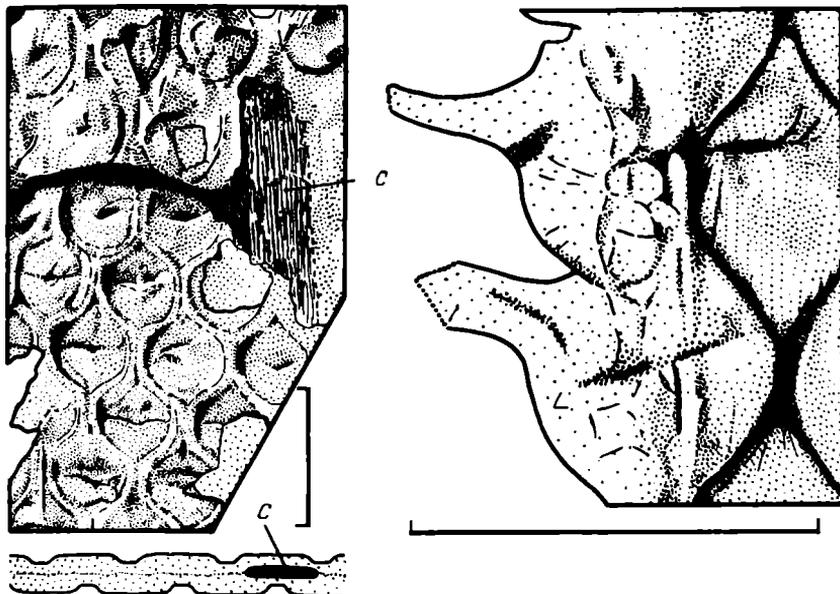
Lophiodendron sp.: Мейен, 1974, с. 106, табл. VII, фиг. 6. *Lophiodendron variabile*: Meyen, 1976, с. 117—120, табл. 1, фиг. 9—11; табл. 2, фиг. 12—20; табл. 3, фиг. 21—26; рис. 4—12.

Г о л о т и п. Обр. № 3791/45-1; Омолонский массив, верхнее течение р. Ирбычан (левый приток р. Гижига); серпуховский ярус (нижний намюр); хаямская свита.

Д и а г н о з. Листовые подушки шириной 1—3 мм, длиной 1—3,5 мм, гексагональные, от продольно удлинённых до квадратных или даже поперечно-ромбических, с округленными боковыми углами. Дополнительная листовая подушка располагается в середине листовой подушки или немного выше, нижний киль является более острым, чем верхний. Парастихи ровные; ортостихи и горизонтальные ряды четкие. Межподушечная поверхность гладкая. Листья линейно-ланцетовидные, с длинными приостренными верхушками. Оси протостелические.

О п и с а н и е. Большинство образцов (несколько сот) отбиралось в типовом местонахождении из отдельного слоя, и вследствие этого обилия материала мог наблюдаться большой интервал изменчивости. Ни в одном случае не наблюдалось ветвлений осей, так что эти лепидофиты (как, вероятно, и все виды *Lophiodendron*), видимо, не ветвились (подобно *Pleurogomeia*). Первоначальный диаметр осей был 6—40 мм (поперечное сечение сплюснутых отпечатков 1—6 мм).

Листовые подушки изменяются от ромбовидных, почти квадратных (рис. 21; табл. XVII, фиг. 8; табл. XIX, фиг. 2; табл. XX, фиг. 3, 5, 14, 18, 19; табл. XXIII, фиг. 1; табл. XXIV, фиг. 1; табл. XXX, фиг. 1) до гексагональных (рис. 20, 21, сверху; табл. XIX, фиг. 1, 3, сверху; табл. XXXV, фиг. 5), причем такие вариации наблюдаются в одном и том же стволе (рис. 21; табл. XIX, фиг. 2, 3; табл. XX, фиг. 4; табл. XXIII, фиг. 2; табл. XXXV, фиг. 5). Зоны роста развиты не сильно. Нижний край листовой подушки отчетливый и часто формирует общий контур с дополнительной листовой подушкой (рис. 21, снизу; табл. XX, фиг. 3). Верхний край листовой подушки обычно неотчетливый, так как поверхность листовой подушки выше дополнительной листовой подушки слабо вогнута и переходит в межподушечную поверхность. Продольное сечение листовой подушки может наблюдаться вдоль края побега с непадающими листьями (рис. 22; табл. XVIII, фиг. 6; табл. XIX, фиг. 1; табл. XX, фиг. 2; табл. XXIII, фиг. 1). Здесь листовые подушки выглядят отчетливо очерченными по всему контуру. Это результат компактного расположения, при котором каждая листовая подушка служит верхним ограничением для нижележащих листовых подушек. Дополнительная



Р и с. 20. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Голотип № 3791/45-1. Та же часть, что показана на табл. XXXV, фиг. 5. Сильно уплощенный ствол; верхняя часть рисунка демонстрирует первоначальный рельеф, нижняя — отпечаток противоположной стороны; уплощенный сосудистый цилиндр (С) располагается между обеими поверхностями; схематический разрез этого уплощенного ствола показан снизу. Длина линейки 5 мм



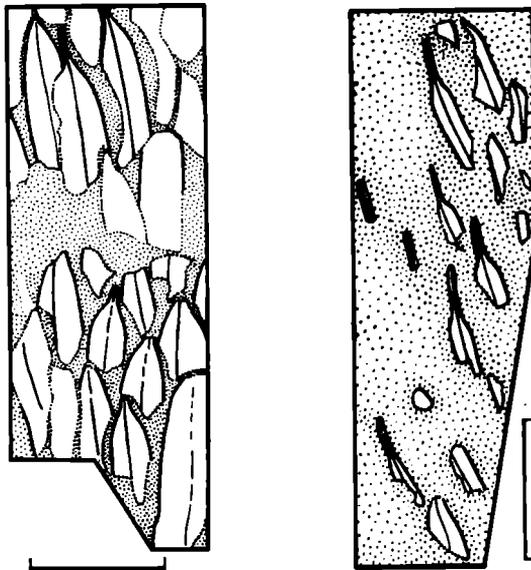
Р и с. 21. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Обр. № 3791/49-1. Вариации очертаний листовой подушки вдоль ствола (=табл. XIX, фиг. 2, табл. XX, фиг. 3). Длина линейки 5 мм

Р и с. 22. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Голотип № 3791/45-1. Левый край ствола с основаниями неопавших листьев (=табл. XIX, фиг. 1). Длина линейки 5 мм.

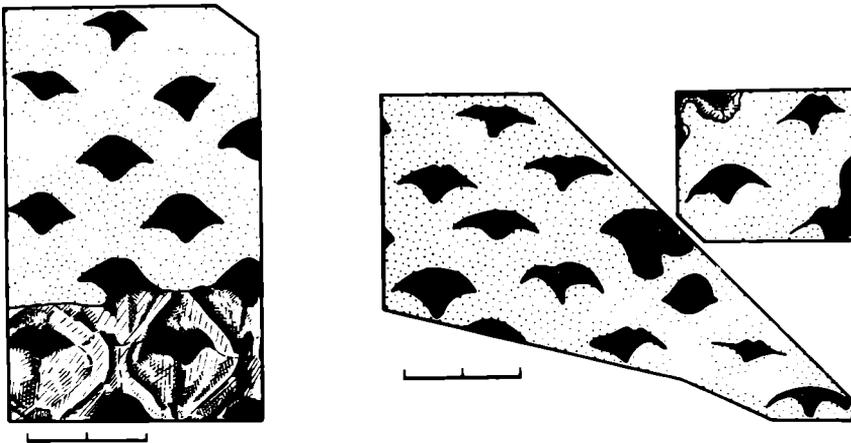
листовая подушка развита хорошо, хотя там, где она расширяется в своей средней части, она очень напоминает лиственный рубец. Ни лигульные ямки, ни внутрелистовые пузыри не отмечались.

Листья неопавшие, серповидные и изогнутые кверху (рис. 22; табл. XVIII, фиг. 6; табл. XIX, фиг. 1; табл. XX, фиг. 2; табл. XXIII, фиг. 1). Если листья отходят от задней части оси, то, будучи отпрепарированными, они демонстрируют отчетливую среднюю жилку и длинное мукро (рис. 23, 24; табл. XVIII, фиг. 5; табл. XX, фиг. 2; табл. XXI, фиг. 1). На тангенциальных сечениях побегов с неопавшими листьями можно видеть поперечные сечения листьев (рис. 25, 26; табл. XXIV, фиг. 2) с хорошо развитым килем снизу и осевым желобком на верхней стороне. Все эти образцы позволяют мне дать реконструкцию листа (рис. 27).

Поперечные сечения некоторых осей позволяют обнаруживать, что они протостелические (рис. 28; табл. XVII, фиг. 7). Стела может также наблюдаться в уплощенных мумифицированных осях. Одна из них показана на рис. 20 и на табл. XXXV, фиг. 5. Рельеф в верхней части рисунка и фотоснимка является положительным, в то время как внизу находится противоположная поверхность



Р и с. 23—24. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Образцы № 3791/87-2, 3791/7-1 (=табл. XVIII, фиг. 5; табл. XX, фиг. 2). Приостренные листья. Длина линейки 1 см (рис. 23) и 5 мм (рис. 24)



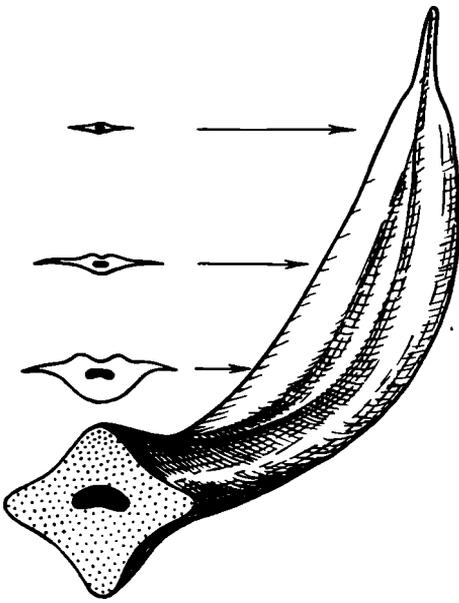
Р и с. 25—26. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Образцы № 3791/229, 3791/241. Сечение листьев (ср. табл. XXIV, фиг. 2; то же местонахождение). Длина линейки 2 мм

оси, представленная отпечатком на породе. Между этими двумя поверхностями располагается сильно уплощенная полоса угля с продольной штриховкой, которая может рассматриваться как проводящий цилиндр.

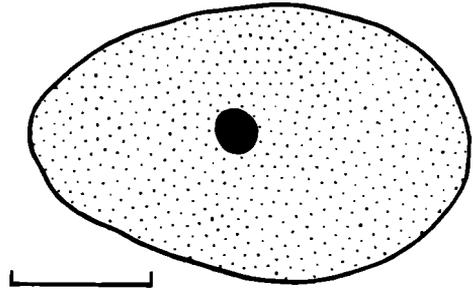
С р а в н е н и е. *L. variabile* отличается от *L. tyrganense* наличием ровных парастих, более низким положением дополнительных листовых подушек на листовых подушках, меньшими размерами листовых подушек, более отчетливыми киллями, гладкими межподушечными участками коры и преобладанием продольно удлинённых листовых подушек.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Северо-Восток СССР: 1) типовое местонахождение (см. "голотип"); 2) левый берег р. Парень около устья ручья Белые Снеги; 3) тот же берег в 1,3 км ниже того же ручья, хаямская свита.

Р и с. 27. *Lophiodendron variabile* S. Meyen.
Реконструкция листа



Р и с. 28. *Lophiodendron variabile* S. Meyen. Обр. № 3791/184-1. Поперечное сечение, показывающее стелу (=табл. XVII, фиг. 7). Длина линейки 5 мм



2. Р о д *Tomiodendron* Radczenko (1955) 1956, emend. S. Meyen, 1972

Tomiodendron: Радченко, 1956 а, с. 197; Радченко, 1957 б, с. 50; Радченко, (Основы палеонтологии. Водоросли ...), 1963, с. 437; Chaloner, 1967, с. 699; Meyen, 1972, с. 149; Мейен, 1974, с. 100; Горелова, (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 59—60 (partim); Chaloner, Meyen, 1973, с. 171; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 101—102.

Lophiodendron (*Tomiodendron*): Радченко, 1955, с. 104.

Lepidodendron: Zallesky, 1918, с. 29, 60 (partim); Залесский (Zalesskij, Āirkova), 1935, с. 1115; Хахлов, 1947, с. 87 (partim).

Demetria: Залесский (Zalesskij, Āirkova), 1935, с. 1115; Нейбург, 1948, с. 73 (partim); Радченко, 1955, с. 101; Радченко, 1957 б, с. 50.

?*Abacodendron*: Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 59, 60 (partim); Бетехтина, Горелова, 1975, с. 100 (partim).

?*Prelepidodendron*: Радченко, 1960 а, с. 18; Радченко (Основы палеонтологии. Водоросли...), 1963, с. 443 (partim).

Sublepidodendron: А. П. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 223 (partim).

Sigillaria ex gr. *Rhytidolepis*: Нейбург, 1948, с. 75.

Knorria: Нейбург, 1948, с. 72 (partim).

?*Siberiodendron*: Радченко, 1955, с. 106; Радченко, 1956 а, с. 194; Радченко, 1957 б, с. 54; Радченко (Основы палеонтологии. Водоросли...), 1963, с. 443; Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 59, 70; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 100.

Т и п о в о й в и д. *Lepidodendron ostrogianum* Zallesky, 1935; серпуховский ярус (нижний намур); Кузнецкий бассейн.

И с п р а в л е н н ы й д и а г н о з. Оси диаметром до 30 (?) см, несущие удлиненные, овальные, ромбовидные или стреловидные листовые подушки. Листорасположение сигиллариоидное или лепидодендроидное, листовые подушки сближены или расставлены. Верхняя часть листовых подушки осложнена пазушной линией неоппадающего листа. Пазушная линия пересекается лигульной ямкой. Подлистовой пузырь большой, удлиненный, прослеживается почти через всю листовую подушку ниже пазушной линии и особенно хорошо выражен на декортицированных осях. Листовая подушка имеет крылья.

Объяснение синонимии. Голотип этого типового вида *T. ostrogianum* утерян вместе с типовым материалом некоторых других видов, отнесенных к этому роду. Рассматривая эти виды в составе *Tomiodendron*, я основываюсь на

вновь полученных образцах, сходных с типовыми и поступающими из мест, близких как по возрасту, так и территориально. Среди видов, до сих пор включавшихся в *Lepidodendron*, только *L. ostrogianum* и *L. kemeroviense* относятся к *Tomiodendron*. Оба вида ниже описываются детально. *Demetria asiatica* Zal. также принадлежит к *Tomiodendron* и описывается ниже. *D. supera* не относится к *Tomiodendron* (см. описание *Angarodendron ? superum*). Некоторые образцы, отнесенные Гореловой (Горелова, Меньшикова, Халфин, 1973, табл. 3, фиг. 6, 10, 11; табл. 4, фиг. 13; Бетехтина, Горелова, 1975, табл. 13, фиг. 1—7) к *Abacodendron lutuginii*, могут также относиться к *Tomiodendron*, хотя нельзя исключать и то, что они относятся к *Angarophloios*. Все образцы из Сибири, описанные в литературе как *Prelepidodendron*, принадлежащие к *Tomiodendron*. Слово "partim" в ссылке на статью Радченко ("Основы палеонтологии. Водоросли..." 1963) вводится потому, что Радченко описывает весь род, хотя его иллюстрация показывает только сибирские образцы.

На основании понимания рода *Tomiodendron*, как это давал Радченко (1955, 1956а, 1957 б), Лежаль—Николь (Lejal-Nicol, 1972) относила к *Tomiodendron* некоторые девонские лепидофиты из Северной Африки. Поскольку взгляды Радченко оказались ошибочными, то родовую принадлежность африканских растений, видимо, следует пересмотреть. Их включение в род *Tomiodendron* в настоящее время представляется достаточно сомнительным.

Tomiodendron ostrogianum (Zalessky, 1936)
Radczenko (1955) 1956, emend. S.Meyen, 1972

Табл. XIX, фиг. 4; табл. XX, фиг. 8; рис. 29

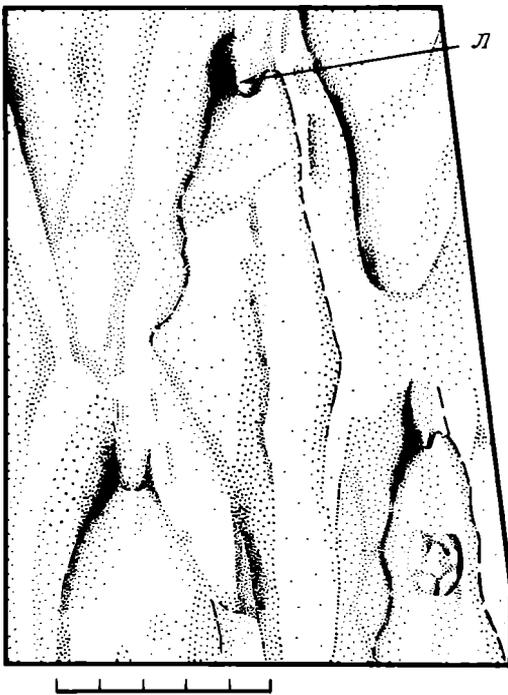
Lepidodendron ostrogianum: Залесский (Zalesskij, Сіркова), 1935, с. 1115, рис. 13; Нейбург, 1948, с. 68, табл. 46, фиг. 1, 2.

— *Tomiodendron ostrogianum*: Радченко, 1956 а, с. 199 (все изображенные образцы не относятся к настоящему виду); Мейен, 1972, с. 149; рис. 1; Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 73, табл. 3, фиг. 37, 47; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 101, табл. XVI, фиг. 67, 97; Мейен, 1974, с. 100, табл. 7, фиг. 3; рис. 2.

Г о л о т и п. Образец, изображенный в работах Залесского (см. синонимику) и Нейбург (1948, табл. 46, фиг. 2); Кузнецкий бассейн, правый берег р. Большая Чесноковка около д. Верхотомское; острогская свита, песчаник выше конгломерата; серпуховский ярус (нижний наюр). Неотип: обр. №2349/28а (табл. XIX, фиг. 4; рис. 29; Нейбург, 1948, табл. 46, фиг. 1; Мейен, 1972, рис. 1; Мейен, 1974, табл. 7, фиг. 3; рис. 2); то же местонахождение и, возможно, тот же слой.

И с п р а в л е н н ы й д и а г н о з. Листовые подушки шириной 2,5 мм и длиной 11—15 мм, удлинено-ромбовидные, с округленными боковыми углами, почти симметричные, максимальная ширина в середине, нижняя часть оттянутая и несколько более узкая, чем верхняя. Ложный листовый рубец располагается на самом верху листовой подушки. Лигульная ямка имеет длину менее чем 1 мм. Подлистовой пузырь удлинённый, шириной около 1 мм. Межподушечные области узкие (0,5—1 мм) и гладкие (?). Листовые подушки располагаются в правильных ортостихах и почти горизонтальных рядах. Пересекающиеся парастихи ровные, восходящие под углом 80—85°.

О п и с а н и е. Неотип (табл. XIX, фиг. 4; рис. 29) представлен отпечатком поверхности коры на песчанике, так что детали сохраняются плохо. Боковые контуры листовых подушек являются несколько неровными (средняя листовая подушка на рис. 29); именно поэтому подушки изменчивы по ширине. Это может объясняться присутствием крыльев и листовых подушек (как в *T. kemeroviense*, см. ниже). Степень выраженности лигульных ямок изменчива. Некоторые листовые подушки несут слабые следы подлистовых пузырей. На табл. XX, фиг. 8 показан образец другой степени сохранности, который имеет меньшие листовые подушки. Этот образец слегка декортицирован, а поэтому листовые подушки



Р и с. 29. *Tomiodendron ostrogianum* (Zal.) Radcz. Неотип №2349/28а. Верхняя часть листово-
вой подушки, увеличенная, чтобы показать
слежки лигульных ямок (л) (= табл. XIX фиг. 4).
Длина линейки 5 мм

сглаживаются, подлиственные пузыри
ясные. Междоушечные области име-
ют тонкую продольную штриховку.

С р а в н е н и е. *T. ostrogianum* от-
личается от других видов этого рода
своими правильными ортостихами и
хорошо заметными горизонтальными
(или почти горизонтальными) рядами
листовых подушек. Есть образцы, име-
ющие близко расположенные листовые
подушки, размещенные в слегка восхо-
дящих, а не строго горизонтальных
рядах. Эти образцы могут равно от-
носиться как к *T. ostrogianum*, так и к
T. kemeroviense, так что существует
возможность того, что эти виды могут
быть объединены после более де-
тального исследования. Однако, пока
не получен более полный монотипный
ряд, я бы предпочел сохранять их

раздельно. Остальные признаки, отличающие *T. ostrogianum* от других видов, да-
ются при их описании.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 1) типовое местонахождение (см. "голотип"); 2)
образец, показанный на табл. 3, фиг. 30, получен с правого склона долины р.
Большая Чесноковка, в 200 м выше ее устья; 3) обнажение II Т.Н. Проваловой
(1953), слой 46 — это обнажение может соответствовать типовому местонахож-
дению.

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov, 1947)
Radczenko (1955) 1956 emend. S. Meyen, 1976

Табл. XIX, фиг. 5; табл. XXI, фиг. 2, 3; табл. XXII, фиг. 1—3; табл. XXIII, фиг. 3, 4; табл. XXIV, фиг.
3; табл. XXV, фиг. 1; табл. XXIX, фиг. 1; табл. XXXII, фиг. 1, 2; табл. XXXIII, фиг. 1; табл. XXXIV,
фиг. 6; рис. 30—33.

Lepidodendron kemeroviense: Хахлов, 1947 б, с. 89, рис. 5 (голотип).

Tomiodendron kemeroviense: Радченко, 1956 а, с. 200 (пола); Радченко, 1957 б, с. 54, табл. 3, фиг. 4, 5;
Chaloner, 1967, с. 699, рис. 479 С, D; Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 73, табл. 5, фиг.
1—4; Мейен, 1974, с. 101, табл. 7, фиг. 4; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 101, табл. 15, фиг. 1—4; Meyen,
1976, с. 122—125, табл. 4, 5; табл. 6, фиг. 43—45; рис. 14—17.

Lepidodendron (Tomiodendron) kemeroviense: Радченко, 1955, с. 104, рис. 127.

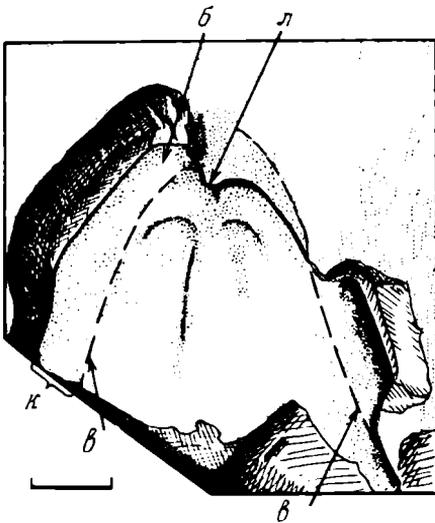
Lepidodendron (Tomiodendron) ostrogianum: Радченко, 1955, с. 104, рис. 125, 126.

Tomiodendron ostrogianum: Радченко, 1956 а, с. 199, табл. 36, фиг. 1, 2; Радченко, 1957 б, с. 54, табл. 3,
фиг. 2, 3, 6; Радченко ("Основы палеонтологии. Водоросли...") 1963, С. 437, рис. 22; Chaloner, 1967, с. 699,
рис. 478, 479 А, В; Горелова (Горелова, Меньшикова, Халфин), 1973, с. 73, табл. 3, фиг. 2, 5; табл. 4, фиг. 7
(?); Chaloner, Meyen, 1973, с. 172, табл. 1, фиг. 4; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 101, табл. 14, фиг. 5 (7), 8.

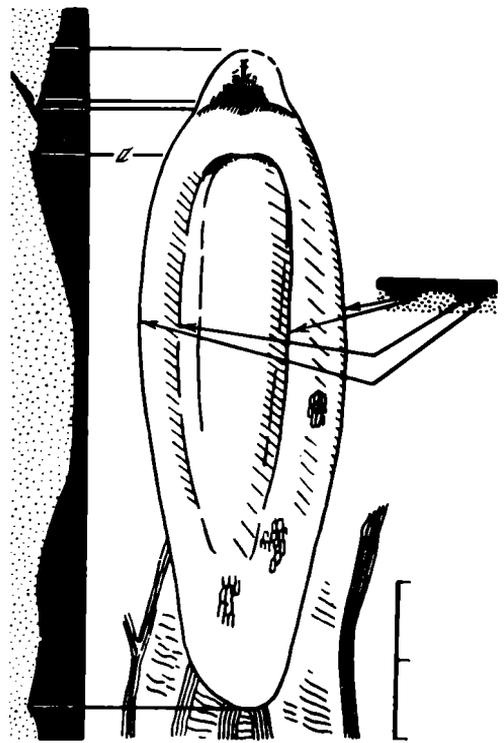
Sublepidodendron kemeroviense: А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 255, табл. С—33, фиг. 2—4 (фиг. 3
— голотип).

?*Клоптіа* sp "а": Нейбург, 1948, с. 72, табл. 46, фиг. 5,6.

Г о л о т и п. См. синониму — Хахлов, 1947 б; А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962;
Кузнецкий бассейн, устье р. Большая Чесноковка, карьер около д. Верхотомское;
острогская свита; серпуховский ярус (нижний наюр).



Р и с. 30. *Tomiodendron kemberoviense* (Chachl.) Radcz. Обр. № 873/80-1. Верхняя часть листовой подушки открыта, чтобы показать крылья и основание листа, уходящие в пору (табл. XXXIII, фиг. 1); к — крыло, б — базальная часть листовой пластинки, л — слепок лигульной ямки, в — внутренний контур крыльев, как он виден перед препарированием. Длина линейки 1 мм



Р и с. 31. *Tomiodendron kemberoviense* (Chachl.) Radcz. Обр. № 873/86. Схематический рисунок листовой подушки, показанный на табл. XXIV, фиг. 3; а — верхний край подлистового пузыря. Длина линейки 2мм

Исправленный диагноз. Листовые подушки шириной 2,5—4 мм, длиной 7—15 мм, ланцетовидные или узкие эллиптические, боковые углы округленные или отсутствуют. Листовые подушки асимметричны, с максимальной шириной около центра, нижняя оттянутая часть уже, чем верхняя. Ложный листовой рубец располагается на самом верху листовой подушки. Лигульные ямки длиной около 0,5 мм. Подлистовой пузырь шириной 1,2—2 мм, проходящий вдоль листовой подушки. Листовые подушки сближены или разделяются достаточно широкими (до 5 мм в пределах парастих) морщинистыми межподушечными участками. Ортостихи и горизонтальные ряды не выражены.

Описание. Настоящее описание основывается на монотипном ряду из обнажения около д. Верхотомское. Эта серия состоит из 25 образцов различной сохранности (табл. XIX, фиг. 5; табл. XXI, фиг. 2,3; табл. XXII, фиг. 1—3; табл. XXIII, фиг. 3, 4; табл. XXIV, фиг. 3; табл. XXIX, фиг. 1; табл. XXXII, фиг. 1, 2; табл. XXXIII, фиг. 1; табл. XXXIV, фиг. 6; рис. 30, 31). Вследствие последовательной декортикации можно получить представление об организации листовых подушек. Листовые подушки лучше сохранились на отпечатке, показанном на табл. XIX, фиг. 5; табл. XXXIV, фиг. 6. Часть листовой подушки выше пазушной линии представляет собой равносторонний треугольник высотой около 1 мм. Слепки лигульных ямок всегда разрушаются снизу, а поэтому общая длина лигульной ямки неизвестна. Подлистовой пузырь имеет длину 6 мм, ширину 1,5 мм, причем отчетливые верхние края и неотчетливые нижние представлены на отпечатках вздутиями и их проекциями на поверхностях коры. Подлиственные пузыри иногда продольно рассекаются тонкой непрерывной или прерывистой складкой (или канавкой), заканчивающейся на обоих концах

удлиненными ямками. Такая складка и более низкая ямка хорошо видны на табл. XXXIV, фиг. 6. Структура межподушечных интервалов сетчатая с удлиненными ячейками, а в последних сохраняется ячеистая структура. Листовая подушка на табл. XXIV, фиг. 3 и рис. 31 показывает менее отчетливую лигульную ямку и лучше сохранившуюся ячеистую структуру вне подлиствого пузыря, хотя в последнем ячейки не видны.

Листовые подушки другого отпечатка (табл. XXI, фиг. 2; табл. XXXII, фиг. 1) более широкие и более асимметричные, причем их края местами достаточно неровные (табл. XXXII, фиг. 1, нижняя часть листовой подушки сверху). Эти листовые подушки, по-видимому, имели крылья, перекрытые породой, так как иногда можно видеть тонкий слой осадка между крылом и поверхностью коры. Порода, перекрывающая нижнюю оттянутую часть листовой подушки, несет ту же сетчатую структуру, что и межподушечные интервалы (табл. XXI, фиг. 2; табл. XXXII, фиг. 1). Однако неясно, является ли это результатом сохранения пятки, или просто кора под нижней частью листовой подушки имела ту же структуру, как и межподушечные области. Некоторые из листовых подушек этого типа имеют неясные нижние контуры.

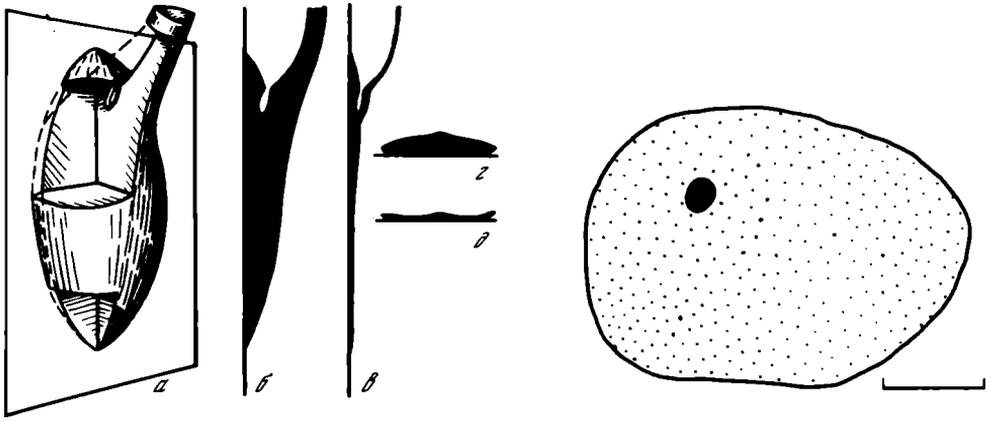
Образцы на табл. XXI, фиг. 3; табл. XXIII, фиг. 3, 4; табл. XXIX, фиг. 1 обнаруживают вариации листовых подушек во время последовательной декорткации. Верхние и нижние контуры листовых подушек исчезают первыми, а затем следуют боковые контуры. Тем временем подлистной пузырь выступает яснее (табл. XXIX, фиг. 1). Самая глубокая декорткация приводит к формированию углублений в коровых фитолеймах. Последние заполняются осадком и соответствуют подлистному пузырю (или, точнее говоря, кортикальным лакунам). Различные стадии декорткации иногда могут наблюдаться в пределах одной листовой подушки (табл. XXXII, фиг. 2), где верхняя часть показывает лигульную ямку (смещенную влево), средняя часть — подлистной пузырь, а нижняя — контур, сохранившийся только справа.

Для оценки интервала ширины листовых подушек в результате сохранения крыльев одна листовая подушка освобождена иглой (табл. XXXIII, фиг. 1; рис. 30). Результирующая ширина обоих крыльев оказалась равной 1,2 мм. Как упоминалось в диагнозе, ширина листовых подушек этих видов находится в интервале от 2,5 до 4 мм, так что по крайней мере часть этих вариаций может связываться с различной сохранностью их боковых частей. Листовая пластинка чуть выше листовой подушки оказалась шириной 1,5 мм, но она разрушается, входя в породу только на 0,5 мм. Тот же вывод сделан по продольным сечениям листовых подушек других образцов. Ни один из них не показывает листовые рубцы с проводящим пучком и рубчики парихн.

И диагноз этого вида, и реконструкция его листовой подушки (рис. 32) основываются на вышеупомянутом монотопном ряду, хотя голотип, вероятно, происходит из того же места и хорошо вписывается в эту серию. Фактически обр. № 873/126 (табл. XXIII, фиг. 3) близко напоминает голотип по очертаниям и расположению листовых подушек.

Другие монотопные ряды мало добавляют к вышеприведенному описанию. Образцы из хаямской свиты Омолонского массива (табл. XXV, фиг. 1) показывают более плотное размещение листовых подушек. Некоторые образцы (табл. XXV, фиг. 1) показывают продольные сечения листовых подушек, причем самые нижние части листовых пластинок, прикрепленных к боковому краю оси, тянутся в породу до 6 мм. Некоторые частично минерализованные стволы имеют сохранившуюся цилиндрическую стелу (рис. 33), которая достигает в диаметре 1,5 мм и, видимо, не обладает сердцевинной.

Среди образцов хаямской свиты имеются побеги с листьями (табл. XXXIII, фиг. 3, 4, слева), происходящие из того же слоя, что и *Lophiodendron variabile* и *T. keroviense*, хотя они могут относиться к первому, поскольку его побеги с листь-



Р и с. 32. *Tomiodendron kemeroviense* (Chachl.) Radcz. Реконструкция листовой подушки: а — вид под косым углом с вырезанными частями, чтобы показать крыло и лигульную ямку; б — продольное сечение перед уплощением; в — уплощенная листовая подушка; г — поперечное сечение перед уплощением; д — то же, при уплощении

Р и с. 33. *Tomiodendron kemeroviense* (Chachl.) Radcz. Обр. № 3791/255. Поперечное сечение ствола со стелой. Река Парень, правый берег, в 100 м ниже устья ручья Белые Снеги. Длина линейки 5 мм

ями уже известны (табл. XVIII, фиг. 5, 6; табл. XIX, фиг. 1; табл. XX, фиг. 2; табл. XXIII, фиг. 1; табл. XXXIII, фиг. 4, справа). Поскольку эти побеги отличаются от побегов *L. variabile*, они, по-видимому, являются молодыми *Tomiodendron*.

С р а в н е н и е. Следующие признаки рассматриваются здесь как диагностические для *T. kemeroviense*: листовые подушки среднего размера, расположенные таким образом, что ортостихи неразличимы; соответственно горизонтальные ряды отсутствуют; результатом такого листорасположения могут быть асимметричные очертания листовых подушек. Различия в листорасположении между этим и типовым видами в литературе пока не отмечены. Отличительной особенностью являются также более узкие и более расставленные листовые подушки *T. kemeroviense* (Радченко, 1955, с. 104—105; Радченко, 1956 а, с. 200; Горелова, Меньшикова, Халфин, 1973, с. 73; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 101). Ранее я считал, что это различие несущественное, и относил образцы с удлинненными и широко расставленными листовыми подушками к *T. ostrogianum* (Chaloner, Meyen, 1973, табл. 1, фиг. 4). К сожалению, я не уделял внимания тому факту, что эти виды (или по крайней мере их голотипы) различаются по листорасположению, так как ортостихи присутствуют у *T. ostrogianum*, но отсутствуют у *T. kemeroviense*.

Постепенный переход между более узкими и более широкими или между более близкими и более расставленными листовыми подушками можно видеть в монотопном ряду и даже в образцах, описанных в литературе и относимых к *T. ostrogianum* (Радченко, 1955, рис. 125, 126; Радченко, 1956 а, табл. 36, фиг. 1, 2; Радченко, 1957 б, табл. 3, фиг. 2, 3, 6). Вследствие отсутствия ортостих и расставленности их листовых подушек я теперь отношу все эти образцы к *T. kemeroviense*. Можно также регистрировать и менее, и более удлинненные листовые подушки в пределах отдельного образца (Радченко, 1956 а, табл. 36, фиг. 1), что достаточно понятно с учетом всего того, что уже сказано о сохранении крыльев.

Различия между двумя видами ранее виделись в расположении листовых рубцов и в длине кия (Радченко, 1955, 1956 а; Горелова, 1973). Поскольку листья этих растений были неоппадающими, то нельзя говорить о листовых рубцах на их листовых подушках. Исходя из иллюстраций (Радченко, 1956 а, табл. 36, фиг. 1,

1а), то, что называется листовым рубцом, в действительности является или надливой частью листовой подушки, или частью листовой подушки выше подлиствого пузыря. Эти части листовой подушки имеют одну и ту же структуру в обоих видах, и ни длина, ни резкость киля не могут использоваться для их разделения. В некоторых образцах осевая складка вдоль листовой подушки может интерпретироваться или как киль, или как желобок, а рельеф листовых подушек очень изменчив даже в пределах одной оси. Это легко объясняется присутствием подлиствого пузыря, который может различно заполняться осадком. Именно поэтому листовая подушка или сохранила свой первоначальный рельеф, или несла углубление вдоль подлиствого пузыря. Следовательно, единственным признаком, отделяющим *T. kemeroviense* от *T. ostrogianum*, является отсутствие в первом ортостих.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Кузнецкий бассейн: 1) типовое местонахождение (см. "Голотип"); 2) обнажение II Т.Н. Процветаловой (см. местонахождение 2 *T. ostrogianum*), слои 42, 43, 46, острогская свита, серпуховский ярус (нижний намюр). Северо-Восток СССР: 3) левый берег р. Ирбычан в ее верхних плесах; 4) правый берег р. Парень в ее верхних плесах, в 100 м ниже устья ручья Белые Снеги, хаямская свита, серпуховский ярус (нижний намюр).

Tomiodendron asiaticum (Zalessky, 1935) S. Meyen, 1974

Табл. XX, фиг. 6, 7

Demetria asiatica: Залесский (Zalesskij, Ćirkova), 1935, с. 1115; Нейбург, 1948, с. 73, табл. 46, фиг. 8, 9 (не табл. 47, фиг. 1); Радченко, 1955, с. 102, рис. 123, 124; Радченко, 1957б, с. 50, табл. 4, фиг. 6; А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 226, табл. С-34, фиг. 2 (?).

Tomiodendron asiaticum: Мейен, 1974, с. 107 (nota).

Г о л о т и п. См. синонимику — Zalesskij, Ćirkova, 1935; Нейбург, 1948, (табл. 46, фиг. 8); Кузнецкий бассейн, правый берег р. Большая Чесноковка около д. Верхотомское; острогская свита, песчаник чуть выше конгломерата (серпуховский ярус, нижний намюр). Н е о т и п: обр. № 2404/434, табл. XX, фиг. 6, 7 (Нейбург, 1948, табл. 46, фиг. 9); Кузнецкий бассейн, левый берег р. Томь ниже г. Кемерово, карьер строительных песчаников около д. Мозжуха; основание острогской свиты выше конгломерата, принятого в качестве границы (серпуховский ярус).

О п и с а н и е. Диагноз здесь не дается вследствие ограниченного количества материала и неясной связи этого вида с *T. kemeroviense*. Предыдущие диагнозы (см. синонимику) ошибочны в двух отношениях. Они упоминают о присутствии листовых рубцов на листовых подушках и не упоминают о присутствии лигульной ямки. Действительно, голотип утерян, но неотип происходит почти из того же горизонта и достаточно согласуется с голотипом по очертаниям, размеру и расположению листовых подушек. На основании рисунка Залесского (см. синонимику) межподушечные области в голотипе гладкие (признак, показанный голотипом). Залесский и последующие авторы ошибочно интерпретировали верхнюю часть листовой подушки как листовой рубец.

Неотипом является отпечаток маленького фрагмента коры, в котором листовые подушки овальные, длиной 7 мм, шириной 3,5 мм, расставленные и не образующие ортостихов. Межподушечные области гладкие. Боковые и верхние контуры листовых подушек отчетливые, но нижний контур неясный. Нижняя оттянутая часть листовой подушки несколько смещается вправо. Верхняя часть листовой подушки прямо под пазушной линией погружается в осадок и заполняется остатками минерализованной ткани. Вследствие этого пазушная линия перекрывается, а эта минерализованная ткань имитирует листовой рубец и покрывает лигульную ямку, причем последняя видна только на одной листовой подушке (табл. XX, фиг. 7). Продольная складка, идущая вдоль

листовой подушки, видимо, соответствует подлистовому пузырю с неотчетливым контуром.

С р а в н е н и е. Единственным отличием между *T. asiaticum* и *T. kemeroviense* являются гладкие межподушечные области у первого вида. Однако даже это отличие не является абсолютно надежным, поскольку в описанном выше монотопном ряду *T. kemeroviense* имеются образцы, показывающие слабо выраженные морщины коры. Может быть, рельеф межподушечной поверхности зависит от степени сохранности, поэтому независимый статус этих двух видов нуждается в дальнейшем подтверждении.

Образец, полученный из байновской свиты Тувы, т.е. из более древних отложений, помещен в синонимуку с вопросом. Он специфичен из-за наличия ленточных листовых подушек с острыми верхними и нижними углами и слабыми морщинами на межподушечной поверхности.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип и неотип.

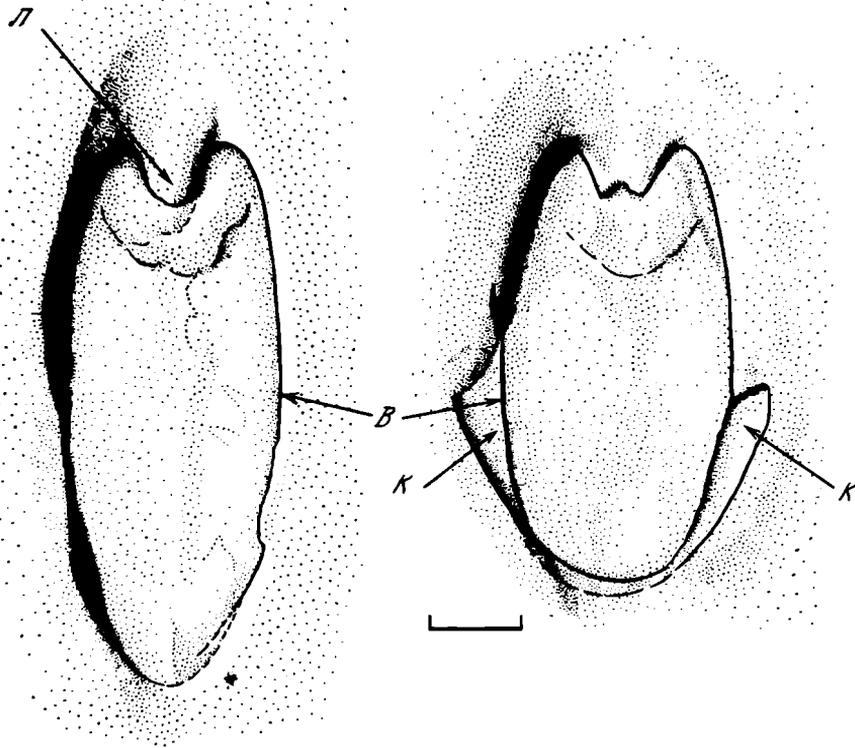
Tomiodendron regulare S. Meyen, 1976

Табл. XXV, фиг. 2; табл. XXX, фиг. 2; рис. 34

Tomiodendron sp.: Мейен, 1974, с. 106, табл. 7, фиг. 2.

Tomiodendron regulare: Мейен, 1976, с. 126—127, табл. 6, фиг. 46, 47; рис. 18.

Г о л о т и п. Обр. № 3791/176, отпечаток коры; Северо-Восток СССР, Омолонский массив, левый склон р. Парень в 1,3 км ниже устья ручья Белые Снеги; хаямская Свита (серпуховский ярус, нижний наюр); табл. XXV, фиг. 2; табл. XXX, фиг. 2; рис. 34.



Р и с. 34. *Tomiodendron regulare* S. Meyen. Голотип № 3791/176. Две листовые подушки с перекрытыми (левая листовая подушка) и частично открытыми (правая листовая подушка) крыльями (л); л — слепок лигульной ямки; в — внутренний контур крыльев (правая листовая подушка показана на табл. XXX, фиг. 2). Длина линейки 1 мм

Описание. Этот вид устанавливается по единичному образцу. Это отпечаток ствола шириной 4,5 см и длиной 11 см. Листовые подушки удлинённые, от ромбовидных до овальных, длиной 7 мм, шириной 2,5—4 мм (вариации, которые могут объясняться тем, что некоторые листовые подушки имеют свои крылья, перекрытые породой, (см. рис. 34, слева). Табл. XXX, фиг. 2 и рис. 34 (правая листовая подушка) показывают частично обнаженные крылья. Листовые подушки, видимо, имеют пятку, а подушки с перекрытой породой пяткой поэтому выглядят более короткими. Листовые подушки располагаются близко друг к другу в правильно расположенных ортостихах. Лигульная ямка очень большая с учетом размера листовой подушки. Ее слепок имеет длину 1—2 мм и ширину 1 мм около места прикрепления и обладает округленным дистальным концом. Плохо сохранившийся подлистовой пузырь занимает среднюю часть листовой подушки и имеет ширину 0,7 мм. Междоушечные области несут тонкую штриховку.

Сравнение. Настоящий вид отличается от других видов этого рода наличием сигиллариоидного листорасположения вместе с достаточно широкими листовыми подушками. Сигиллариоидным листорасположением *T. regulare* напоминает лепидофиты, описанные в литературе как *Siberiodendron tyrganicum* Radcz. (Радченко, 1957 б, табл. 4, фиг. 5) и *S. elongatum* Radcz. (Горелова, 1973, табл. 5, фиг. 8—11; Бетехтина, Горелова, 1975, табл. 15, фиг. 5—8). Горелова также относилась к последнему виду растение, описанное Нейбург (1948, с. 75, табл. 47, фиг. 3) как *Sigillaria* sp. ex gr. *Rhytidolepis*. Оно имеет очень узкие листовые подушки, расположенные в правильных ортостихах, которые ясно напоминают бороздки, разделяющие жилки сигиллярий. Другими словами, Нейбург неправильно интерпретировала интервалы между ортостихами как ребра, несущие несохранившиеся листовые рубцы.

Я не вижу никаких оснований относить эти лепидофиты к *Siberiodendron*, поскольку первоначальные характеристики этого рода, видимо, недостаточны (см. раздел У—6) и не могут исправляться вследствие того, что типовый материал утерян. Эти лепидофиты хорошо соответствуют *Tomiodendron*, хотя *T. regulare* отличается от них наличием значительно более узких листовых подушек.

Место нахождения. См. голотип.

Tomiodendron varium (Radczenko, 1960) S. Meyen, 1972

Табл. XXII, фиг. 4; табл. XXV, фиг. 3; табл. XXVI, фиг. 1—4; рис. 35, 36

Prelepidodendron varium: Г.П. Радченко, 1960, с. 18, табл. 4, фиг. 1, 1а (голотип), 2, 4; Радченко ("Основы палеонтологии. Водоросли..."), 1963, с. 443, рис. 42(?), 43, 44 (?).

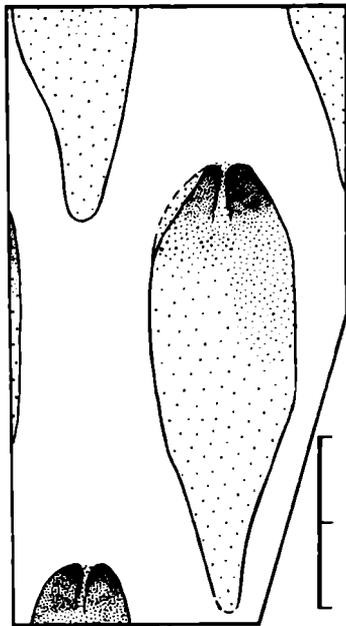
Tomiodendron varium: Meyen, 1972, с. 150, табл. 1, фиг. 2; рис. 2; Meyen, 1974, с. 16, табл. 7, фиг. 5.

? *Lepidodendropsis himmeri*: А.П. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 222, табл. С-32, фиг. 5.

Голотип. См. синонимику, табл. XXV, фиг. 3; табл. XXVI, фиг. 1; рис. 35.

Описание. В соответствии с работой Г.П. Радченко (1960, с. 19) наиболее постоянным признаком этого вида являются очертания листовых подушек, которые являются веретенообразными, "узкими, прямыми, симметричными, обратнойцевидными—веретенообразными, т.е. с более или менее округленным верхним концом и оттянутым острым нижним концом". "Очень неотчетливый листовый рубец располагается в верхнем конце подушки... Его очертания приближаются к округлым, но, возможно, иногда могут быть короткоэллиптическими. Диаметр этого рубца равен 0,5—0,7 мм". Затем упоминается о находке побега с филлоидами.

Повторное исследование этого типового материала показало, что листовые рубцы у *T. varium* отсутствуют. Увеличенные фотоснимки голотипа в сухом состоянии (табл. XXV, фиг. 3) и в спирте (табл. XXVI, фиг. 1) дают картину, достаточно отличную от сильно ретушированных первоначальных иллюстраций.



Р и с . 35. *Tomiodendron varium* (Radcz.) S. Meyen. Голотип № 10(243)/9259. Листовая подушка с лигульной ямкой в пазухе листа (=табл. XXI, фиг. 3; табл. XXVI, фиг. 1). Длина линейки 2 мм

Р и с . 36. *Tomiodendron varium* (Radcz.) S. Meyen. Обр. № 91(310)/9259. Отпечаток коры; левая листовая подушка показывает слепок лигульной ямки (л) и рубец (р), вероятно соответствующий парихнам (=табл. XXVI, фиг. 2—4). Длина линейки 2 мм

В любом случае отсутствуют листовые подушки с отчетливым листовым рубцом, несущим ясный рубец сосудистого пучка, как это было показано на ретушированных фотоснимках и рисунках (Радченко, 1960, табл. 4, фиг. 1; Основы палеонтологии. Водоросли..., 1963, с. 445, рис. 43). Эти ошибки особенно хорошо видны, когда голотип наблюдается в спирте (табл. XXVI, фиг. 1; рис. 35). Голотип обнаруживает следующие характерные особенности: 1) боковые стороны листовых подушек почти параллельны друг другу; 2) нижняя оттянутая часть листовых подушек располагается асимметрично; 3) листовый рубец отсутствует и имитируется верхней частью листовой подушки, заполненной несколько отличным осадком; 4) через этот осадок просматриваются очертания лигульной ямки; 5) отсутствуют следы проводящих пучков. Слепок лигульной ямки хорошо виден в обр. №169/9259 (Радченко, 1960, табл. 4, фиг. 3), одна из листовых подушек которого воспроизводится на табл. XXII, фиг. 4. Лигульная ямка несколько расширяется снизу, как это было и в голотипе. Все эти признаки голотипа еще лучше выражены на оригинале, показанном на табл. XXVI, фиг. 2—4 и на рис. 36, где некоторые листовые подушки несут продольные вздутия, вероятно соответствующие подлистным пузырям.

С р а в н е н и е. По очертанию листовых подушек, пазушному положению лигульной ямки и отсутствию листового рубца этот вид хорошо согласуется с диагнозом *Tomiodendron*. Один из типовых образцов (Радченко, 1960, табл. 4, фиг. 2) декортицируется и обладает выступающими слепками подлистных пузырей, как и в других *Tomiodendron*. Настоящий вид едва ли может относиться к *Prelepidodendron*, так как последний описывается в литературе как лишенный лигульных ямок и как имеющий нормальные листовые рубцы. *T. varium* отличается от других видов *Tomiodendron* значительно меньшими листовыми подушками и много-

кратно ветвящимися осями. Возможно также, что *T. varium* включает некоторые сибирские лепидофиты, полученные из тех же соев (самохвальская свита Минусинских депрессий), которые относились А.Р. Ананьевым и Михайловой (1958, 1962) к *Lepidodendropsis himeri*. Здесь я особенно имею в виду образец, изображенный ими (1962) на табл. С-62, фиг. 5. В.А. Ананьев (1973, 1974д) упоминал, что *T. himeri* из камыштинской свиты является лигульным. Он любезно показывал мне фотографии этих растений, которые я считаю неотличимыми от *T. varium*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Радченко (1960) приводит длинный список местонахождений видов, связанных с турнейско-визейскими слоями Минусинского бассейна (Рыбинская и Тувинская депрессии). Голотип получен из левого берега р. Енисей около д. Трифоново (нижняя часть самохвальской свиты).

3. Р о д *Angarophloios* S.Meyen, 1972

Angarophloios: Meyen, 1972, с. 154; Мейен, 1974, с. 104.

Bergeria: Schmalhausen, 1877, с. 630 (partim).

Bergeria?: Смирнов, 1912, с. 141.

Lepidodendron: Schmalhausen, 1878, с. 745 (partim); Хахлов, 1940 в, с. 502, 504, 506; Хахлов, 1940 б, с. 512; Нейбург, 1948, с. 67 (partim).

Sublepidodendron: А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 223 (partim).

? *Abacodendron*: Горелова, 1973, с. 59, 69 (partim).

Т и п о в о й в и д. *Angarophloios leclercqianus* S.Meyen, 1972; серпуховский ярус (нижний намюр) Омолонского массива (Северо-Восток СССР).

Д и а г н о з. Листовые подушки ясно очерченные, среднего размера, обратнойцевидные, овальные или ромбовидные с округленными углами. Листорасположение лепидодендроидное или сигиллариоидное. Листья неоппадающие. Листовая пластинка присоединяется несколько выше средней части или наверху листовой подушки. Листовая подушка несет крылья и пятку. Подлистовой пузырь округлый или линейный. Лигульная ямка (если присутствует) не ассоциируется с пазухой листа.

Объяснение синонимии. Род *Angarophloios*, как и другие роды лепидофитов (см. раздел VII), имеет неотчетливые границы. Следующие признаки рассматриваются как характерные: присутствие хорошо развитого подлистового пузыря, отсутствие лигульной ямки в пазухе листа, листовые подушки относительно большие и широкие. Я отношу к этому роду ряд растений, ранее описанных как *Bergeria alternans* Schmalhausen, *B. regularis* Schmalhausen (partim), *Lepidodendron schmalhausenii* Chachlov, *L. sibiricum* Chachlov, *L. planum* Neuburg. Все они несут ромбовидные листовые подушки с округленными углами. Ни в одном из них на основании иллюстраций и имеющихся оригиналов не присутствует лигульная ямка. Однако это не означает, что эти лепидофиты были безлигульными, поскольку в некоторых образцах можно видеть маленькую депрессию в нижней части листовой пластинки, которая может хорошо представлять лигульную ямку (см. описание *A. leclercqianus* и *A. planus*). *B. regularis*, *B. alternans*, *L. schmalhausenii* и *L. sibiricum* включаются здесь в вид *Angarophloios alternans*.

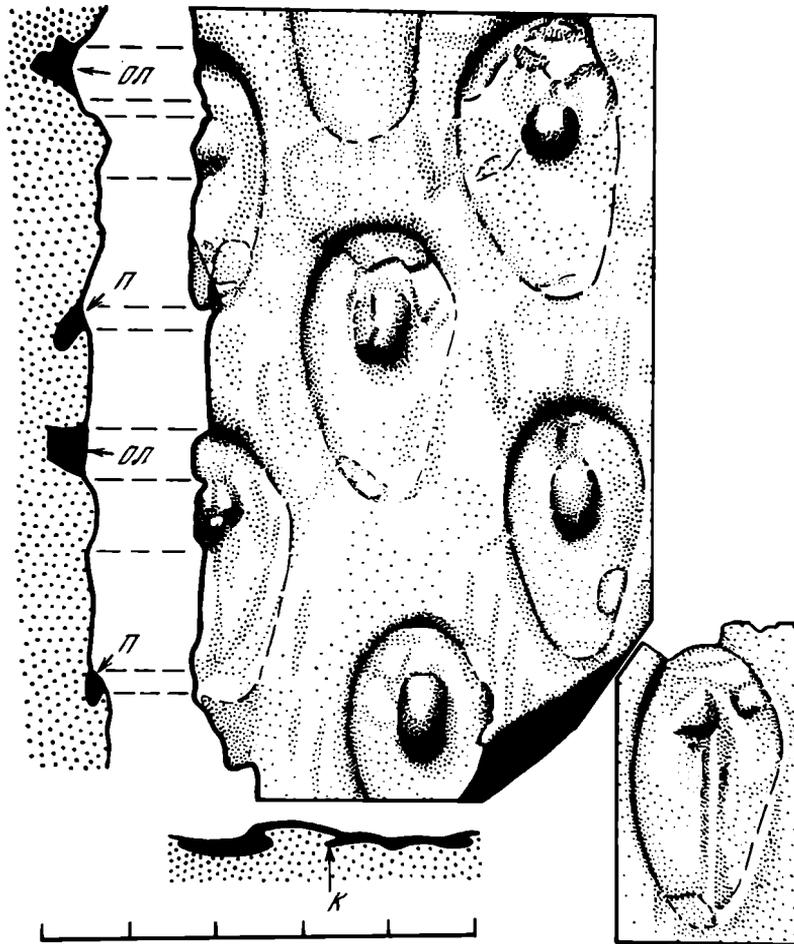
Angarophloios leclercqianus S.Meyen, 1972

Табл. XXVII, фиг. 1—3; табл. XXIX, фиг. 2; рис. 37

Angarophloios leclercqianus: Meyen, 1972, с. 155, табл. 1, фиг. 7—10; рис. 5; Мейен, 1974, с. 104, табл. 8, фиг. 1; рис. 5.

Г о л о т и п. Обр. № 3791/166, 166 а, 166. Омолонский массив, левый берег р. Парень в 1,3 км ниже устья ручья Белые Снеги; хаямская свита, серпуховский ярус (нижний намюр).

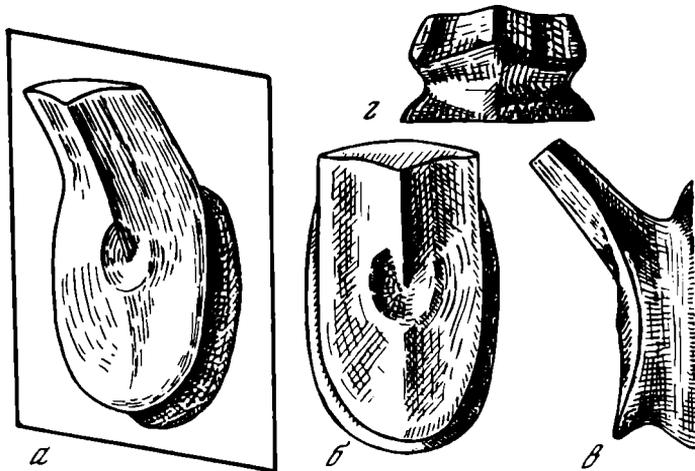
Д и а г н о з. Листовые подушки рельефные, овальные или эллиптические, длиной 3—4 мм, шириной 1,5—2 мм, расставленные в правильных ортостихах,



Р и с. 37. *Angarophloios leclercqianus* S. Meyen. Голотип № 3791/166: а — вид поверхности листовых подушек, несущих рельефные подлистовые пузыри; б — продольное сечение двух листовых подушек с основаниями листьев (ол) и пятками (л), погруженными в породу; в — поперечное сечение двух листовых подушек с крыльями (к), погруженными в породу; г — листовая подушка с подлистовым пузырем, разделенным на две части бороздой, возможно соответствующей проводящему пучку. Длина линейки 5 мм

листорасположение почти сигиллариоидное. Горизонтальные ряды достаточно отчетливые. Подлистовые пузыри овальные, круглые и эллиптические, занимающие 1/3 длины листовых подушек. Листовые пластинки выше и ниже подлистового пузыря могут нести киль, продолжающийся в основание листовой пластинки. Межподушечные интервалы с редкими морщинами.

Описание. Этот вид представляется тремя образцами. Голотип сохранился лучше всего, а часть его служила для трансфер-препарата (табл. XXVII, фиг. 1, 2 (стерео), 3), показывающего мумифицированные листовые подушки с крыльями, пяткой и листовой пластинкой. Мы можем также видеть, что поверхность листовой подушки гладкая и что основание листовой пластинки треугольное в поперечном сечении. Подлистовой пузырь заполняется губчатой тканью на дне, а вдоль его границы можно видеть фрагменты эпидермиса, позволяющие предполагать, что первоначально он весь покрывался эпидермисом. Одна из листовых подушек не несет признаков подлистового пузыря. Этот переход подтверждает предположение, что подлистовой пузырь



Р и с. 38. Реконструкция листовой подушки *Angarophloios*: а — вид под косым углом; б — вид поверхности; в — вид сбоку; г — вид снизу; видны крылья, пятка и вдавленность, соответствующая подлистовому пузырю

представляет собой внутрилистовую азренхиму (Meup, 1972; Мейен, 1974). Один из листьев показывает депрессию в основании пластинки, которая может соответствовать лигульной ямке.

В.А. Ананьев (1974 г. с. 200) предполагал, что образец, описанный мной (Meup, 1972) как *A. leclercqianus*, не является отпечатком внешней поверхности коры. Я не согласен с ним, поскольку единственный образец, описанный в моей статье 1972г. (т.е. голотип), показывает неоппадающие листья, которые хорошо видны на продольном сечении, изображенном в этой статье. Трансфер-препарат голотипа подтверждает мою предыдущую интерпретацию.

Отпечатки листовых подушек (табл. XXIX, фиг. 2; рис. 37, а, г) лишены каких-либо признаков лигульной ямки. Очертания подлистных пузырей, вероятно, изменяются вследствие различной степени заполнения подлистных пузырей осадком. Некоторые листовые подушки пересекаются узким продольным гребнем (проводящий пучок?).

Общий облик листовой подушки *Angarophloios*, приблизительно соответствующий этому типовому виду, дается на рис. 38. Эта реконструкция объединяет признаки видов *A. leclercqianus*, *A. sigillarioides* и *A. planus*.

С р а в н е н и е. Настоящий вид отличается от *A. sigillarioides* наличием лепидодендроидного, а не сигиллариоидного листорасположения, обратно-яйцевидными листовыми подушками и более грубой морщинистостью межподушечных областей; от *A. alternans* и *A. planus* — более широко расставленными листовыми подушками и их обратно-яйцевидными (а не ромбическими) очертаниями, а также наличием округлых подлистных пузырей. Этот типовой вид может сравниваться с *Abacodendron lutuginii* Radcz. (Радченко, 1955, 1956 а; Основы палеонтологии. Водоросли..., 1963), но статус этого рода анализируется в разделе 6.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Все образцы получены из типового местонахождения.

Angarophloios sigillarioides S.Meyen, 1976

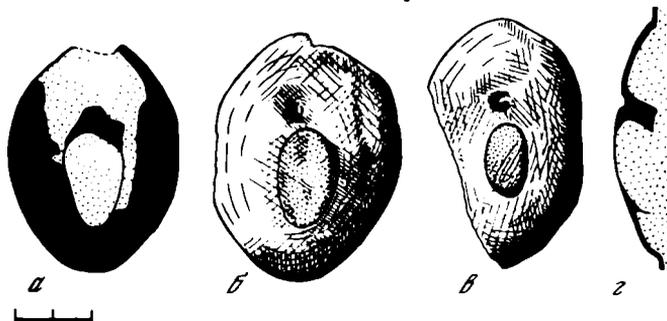
Табл. XXXI, фиг. 1—3; рис. 39, 40

Angarophloios sigillarioides: Meyen, 1976, с. 131—132, табл. 8, фиг. 1—3; рис. 23, 24.

Г о л о т и п. Обр. № 3791/266-1; Омолонский массив, верхнее течение р. Парень; хаямская свита, серпуховский ярус (нижний намуор); табл. XXXI, фиг. 1.

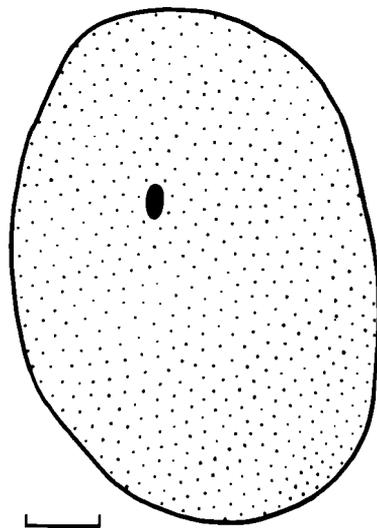
Д и а г н о з. Стволы диаметром до 7 см; листовые подушки длиной 6—10 мм, шириной 4—6 мм, овальные, с крыльями, иногда с угловыми складками. Листорасположение сигиллариоидное. Подлистные пузыри овальные, расположены почти в центре подушек. Межподушечные области продольно-ребристые.

О п и с а н и е. Голотипом является отпечаток коры. Очертания листовых подушек изменяются от овальных до округло-гексагональных. Расстояние между листовыми подушками в ортостихах 1 мм, а расстояние между ортостихами 3—4 мм. Подлистной пузырь большой, овальный, имеет усеченный верхний край и занимает около половины длины листовой подушки. Тот же ряд демонстрирует другой образец (табл. XXXI, фиг. 2), в котором листовые подушки гексагональные и близко прижаты друг к другу в ортостихах, так что их и верхние, и нижние края плоские. Подлистной пузырь некоторых листовых подушек хорошо подчеркивается поперечным гребнем, который может соответствовать самой нижней части листовой пластинки. Подлистной пузырь особенно хорошо выражен на обр. № 3791/175, листовые подушки которого показываются на рис. 39. Выше подлистного пузыря имеется маленькая ямка, и в попытке понять ее природу одна листовая подушка препарировалась (рис. 39, а). Оказалось, что под ямкой находится углистая ткань, перекрывающая



Р и с. 39. *Angarophloios sigillarioides* S. Meyen. Обр. № 3791/175. Листовые подушки с хорошо выраженными подлистыми пузырями: а — разрушенная листовая подушка, показывающая углистое вещество (черное) вокруг подлистного пузыря; б — то же, перед разрушением, ямка над подлиственным пузырем, вероятно, соответствует проводящему пучку; в — листовая подушка, сходная с показанной на рис. "б"; г — гипотетическое сечение этих листовых подушек. Река Парень, левый берег, в 1,3 км ниже ручья Белые Снеги. Длина линейки 2 мм

Р и с. 40. *Angarophloios sigillarioides* S. Meyen. Обр. № 3791/263. Поперечное сечение со стелой (поверхность коры показана на табл. XXXI, фиг. 3). Длина линейки 1 см



подлистовой пузырь, а тонкий угольный слой отмечает нижние очертания подлиствого пузыря. Реконструкция продольного сечения такой листовой подушки показана на рис. 39.

Образец на табл. XXXI, фиг. 3 сходен с голотипом. Его листовые подушки повреждены, но этот ствол сохраняет свой первоначальный объем. Его внутренняя область заполняется тонкослоистым осадком, включающим стелу (рис. 40), которая состоит из угля и, по-видимому, не имеет полости. Диаметр этой стелы при реконструкции ее первоначального округлого поперечного сечения будет примерно 3 мм.

С р а в н е н и е. *A. sigillarioides* отличается от других видов этого рода своим отчетливым сигилларионидным листорасположением. Он отличается от сигилларионидных видов *Tomiodendron* отсутствием лигульной ямки в пазухе листа.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Северо-Восток СССР: 1) типовое местонахождение (голотип получен из аллювия); 2) правый берег р. Парень в ее верховье, в 100 м ниже устья ручья Белые Снеги; 3) левый берег р. Парень в 1,3 км ниже вышеуказанного места; хаямская свита, серпуховский ярус (нижний намюр).

Angarophloios alternans (Schmalhausen, 1877)) S.Meyen, 1974

Табл. XXXIII, фиг. 2

Berberia alternans: Schmalhausen, 1877, с. 631, табл. 2, фиг. 6 (голотип).

Berberia?: Смирнов, 1912, с. 141, табл. 7, фиг. 4.

Berberia regularis: Schmalhausen, 1877, с. 630, табл. 2, фиг. 5 (не фиг. 6).

Lepidodendron veltheimianum: Schmalhausen, 1878, с. 745, табл. 1, фиг. 4, 5.

Lepidodendron alternans: Хахлов, 1940 в, с. 504, 509, табл. 4, фиг. 9.

Lepidodendron schmalhausenii: Хахлов, 1940 в, с. 502, 504, табл. 1, фиг. 1; Хахлов, 1940 б, с. 512, табл. 2, фиг. 3.

Lepidodendron sibiricum: Хахлов, 1940 в, с. 505, 506, табл. 4, фиг. 10; табл. 5, фиг. 14. Хахлов, 1940 б, с. 512, табл. 2, фиг. 4.

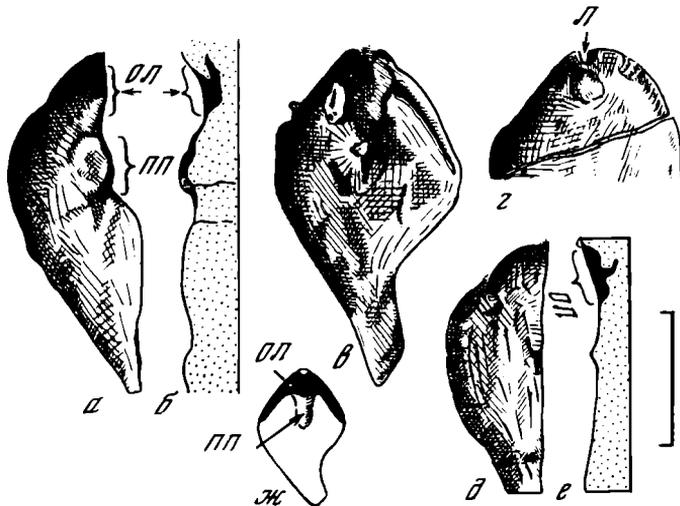
?*Demetria* (?) *asiatica*: Нейбург, 1948, с. 73, табл. 47, фиг. 1.

Sublepidodendron alternans: А.П. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 224, табл. С—34, фиг. 1; табл. С—36, фиг. 3 (не табл. С—32, фиг. 1).

Angarophloios alternans: Мейен, 1974, с. 104 (nota).

Г о л о т и п. Обр. № 1489/50; Северо-Минусинская депрессия, "Заводская гора", левый берег р. Огур, около д. Огур; турон—визе (табл. XXXIII, фиг. 2).

О п и с а н и е. Настоящее описание основано на оригиналах Шмальгаузена и Смирнова (включая дубликаты) вместе с иллюстрациями, опубликованными другими авторами. Голотипом является отпечаток несколько декортицированного ствола с листовыми подушками длиной 10—12 мм, шириной 8—9 мм, разделенными межподушечными одномиллиметровыми областями. Парастихи, восходящие влево, ровные, в то время как восходящие вправо ступенчатые. Смещение парастих достигает половины диаметра листовой подушки. Боковые углы листовых подушек изменчивы, хотя обычно они слегка оттянутые, и оттянутые их части иногда входят в породу, что приводит к более округлым очертаниям листовых подушек. Это же известно и у *Angarodendron*. Такие оттянутые боковые углы я считаю крыльями. Нижняя часть листовых подушек также входит в породу, позволяя предполагать присутствие пятки. Удлиненный подлистовой пузырь начинается приблизительно в центре листовой подушки и тянется до верхнего угла, который может оттягиваться. Синтип *B. regularis*, включенный здесь в *A. alternans*, имеет меньшие (длиной 6—7 мм, шириной 4—4,5 мм) и асимметричные листовые подушки, которые находятся в ровных пересекающихся парастихах. Под листовые пузыри маленькие и более округлые, чем в голотипе, а листовые подушки ниже под листовых пузырей обнаруживают неотчетливые кили. Образец (№ 1489/64), описанный Шмальгаузенем (Schmalhausen, 1878, табл. 1, фиг. 4) как *Lepidodendron veltheimianum*, показывает различные степени декортикации. Более декортицированные части демонстрируют хорошо



Р и с. 41. Лепидофит неопределенного систематического положения, объединяющий признаки *Tomiodendron* (отчетливые пазушные лигульные ямки) и *Angarophloios* *typ. alternans*. Обр. № 3791/156: а — листовая подушка с подлистовым пузырем (пл) и основанием листа (ол), уходящим в породу; б — та же листовая подушка в продольном сечении; в, г — две листовые подушки со слепками лигульных ямок (л); д, е — листовая подушка, сходная с изображенной на рис. "а" и "б"; ж — реконструкция (=табл. XXV, фиг. 6). Длина линейки 5 мм

выраженные пузыри, в то время как менее декортицированные части имеют продольный киль на листовой подушке. Маленький выступ (углубление на отпечатке) отмечает положение подлистового пузыря. Этот образец позволяет нам связывать *A. alternans* с теми лепидофитами, которые Хахлов (1940 б, в) описывал как *Lepidodendron schmalhauseni* и *L. sibiricum*. Голотип *L. schmalhauseni* (Хахлов, 1940 б, табл. 1, фиг. 3) очень сходен с синтипом *B. regularis*, описанным выше, в то время как другой оригинал (Хахлов, 1940 в, табл. 1, фиг. 1) сходен с недекортицированной частью обр. № 1489/64. Голотип *L. sibiricum* (Хахлов, 1940 б, табл. 2, фиг. 4) очень близок к декортицированной части того же образца, а именно подлиственные пузыри хорошо выражены, а кили исчезли. Образец, изображенный Хахловым (1940 в) на табл. 4, фиг. 10, имеет более округлые и несколько более расставленные листовые подушки, в то время как другой образец (Хахлов, 1940 в, табл. 5, фиг. 14) отличается от голотипа *A. alternans* наличием более отчетливых подлиственных пузырей в своей нижней части. Последний образец и тот, который относился Хахловым (1940 в, табл. 4, фиг. 9) к *L. alternans*, изображены в перевернутом положении. Образец на фиг. 9 имеет более широкие межподушечные области, чем голотип. Другой образец, имеющий расставленные листовые подушки (А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962, табл. С-36, фиг. 3), показывает вариации размера листовых подушек вдоль оси, которые, возможно, связаны с зонами роста.

Следовательно, во время декортикации сначала исчезает киль, а подлиственный пузырь становится более отчетливым (или появляется), затем очертания листовых подушек становятся менее отчетливыми, а подлиственный пузырь становится четче и удлиняется. Однако я не мог наблюдать переход от типичного *A. alternans* к тем образцам, которые рассматривались А.Р. Ананьевым и Михайловой (1962, табл. С-32, фиг. 1) как кнорриевидный тип сохранности настоящего вида. Несколько таких кнорриевидных образцов Шмальгаузен (*Schmalhausen*, 1877, табл. 2, фиг. 7, 8; табл. 3, фиг. 1—8) описывал как *Knorria imbricata*. До сих пор у меня нет свидетельств для предположения, что это тип сохранности *A. alternans*. Утолщения на этих стволах выглядят сходно с кортикальными лакунами, но

имеются и важные отличия. Эти утолщения могут быть очень большими и тесно прижатыми друг к другу, а это позволяет предполагать, что они принадлежат листовым подушкам с незначительной степенью декортикации (*Bergeia* или *Aspidiaria*). Поэтому, пока не получен материал лучшей сохранности, я буду воздерживаться от отнесения этих образцов к *A. alternans* (рис. 41). Представляется обоснованным сохранение комбинации Шмальгаузена, но с постановкой вопросительного знака в родовом названии (*A. ?imbricata* Schm.).

Различия между *A. alternans* и *A. planus* даются при описании последнего.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Южная Сибирь: 1) типовое местонахождение (см. "голотип"); 2) р. Енисей, гора около устья р. Трифонова; 3) р. Улу-Кем к югу от г. Минусинска; 4) ручей Батой примерно в 1 км выше д. Вознесенское (около Красноярска); 5) левый берег р. Енисей в 5 км выше д. Караульной; 6) долина "Каменная стрелка" в 5 км к северу от д. Ямок (Мало-Лопатина); 7) карьер в 5 км от той же деревни. Турнейский—визейский ярусы.

Angarophloios planus (Neuburg, 1948) S. Meyen, 1974

Табл. XXVIII, фиг. 1, 2

Lepidodendron (?) *planum*: Нейбург, 1948, с. 69, табл. 46, фиг. 3, 3а (голотип).

Angarophloios planus: Мейен, 1974, с. 104, табл. 8, фиг. 2.

Г о л о т и п. См. синонимнику; Кузнецкий бассейн, левый берег р. Искитим в 9 км выше д. Локти; алыкаевская свита, верхняя часть среднего или верхнего карбона; табл. XXVIII, фиг. 1, 2.

О п и с а н и е. Имеется семь образцов, полученных из одного местонахождения в бассейне Тунгуски, из слов, приблизительно эквивалентных по возрасту типовому местонахождению. Голотипом является отпечаток поверхности коры с ромбическими листовыми подушками шириной 4—5 мм и длиной 7—8 мм. Парастихи, восходящие влево, ровные, а восходящие вправо ступенчатые. Имеется трубковидный подлистовой пузырь, расположенный в середине листовой подушки. Он первоначально описывался Нейбург как рубец сосудистого пучка. Межподушечные области имеют ширину 1—1,5 мм. Тунгусские образцы имеют лучшую сохранность, и они будут изображаться и описываться более полно в другой работе. Некоторые листовые подушки несут листья, входящие в породу, а одна из листовых подушек расчищена стальной иглой, чтобы обнаружить нижнюю часть листовой пластинки, крылья и пятку. Пятка 0,3 мм в ширину, а крылья приблизительно того же размера. На уровне боковых углов крылья становятся значительно шире (до 2 мм), показывая, что листья были ухообразными. Пазушная линия некоторых листовых подушек имеет наклонное углубление, которое может связываться с лигульной ямкой.

С р а в н е н и е. *A. planus* очень близок к *A. alternans*, причем главным различием между ними является размер листовых подушек, так как подушки *A. planus* существенно меньше. М.В. Дуранте также наблюдала ухообразные листья у некоторых монгольских лепидофитов типа *A. alternans*. Однако, хотя различия между этими видами и ненадежные, объединять их, по-видимому, преждевременно.

Я не включил в синонимнику настоящего вида лепидофиты, описанные Рассказовой (1962, табл. 1, фиг. 1—20) как "*Lepidodendron ? planum*", так как они являются достаточно отличными растениями, имеющими настоящие округлые листовые рубцы с центральным рубчиком проводящего пучка. Их листья не были неоппадающими, как у большинства ангарских лепидофитов. Следовательно, эти растения сходны с *Eskdalia*, но лишены лигульной ямки. Поэтому они могут представлять новый род.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 1) Кузнецкий бассейн, типовое местонахождение (см. "голотип"); 2) бассейн Тунгуски, правый берег р. Чуны в 3,5 км ниже устья р. Шамнотакит (выше устья р. Юраба); катская свита, средний—верхний карбон.

4. Р о д *Ursodendron* Radczenko, 1960, emend. S. Meyen, 1972

Ursodendron: Радченко, 1960, с. 22 (partim); Радченко, 1963, с. 467 (partim); Meyen, 1972, с. 151; Мейен, 1974, с. 99; Горелова, 1973, с. 59; В.А. Ананьев, 1973, с. 182; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 100.

Lepidostrobos: Schmalhausen, 1877 с. 632.

Lepidodendron: Schmalhausen, 1878, с. 751.

Cyclostigma: Хахлов, 1940 в, с. 504, 505.

Sublepidodendron: А.Р. Ананьев, Михайлова, 1962, с. 223 (partim).

Tomiodendron (?): Радченко, 1960, с. 20.

Protasolanus: Радченко, 1963, с. 467 (partim).

Типовой вид *Ursodendron chacassicum* Radczenko, 1960; турне—визе Алтайско-Саянской горной области.

Исправленный диагноз. Оси повторно (?) дихотомирующие. Листовые подушки обычно маленькие, поперечно удлиненные, с неотчетливыми нижними границами, иногда с угловыми складками. Листорасположение лепидодендронное, могут присутствовать горизонтальные ряды. Межподушечные области обычно широкие. Листья непадающие, с глубокими лигульными ямками в их пазухах.

Объяснение синонимии. Главными особенностями *Ursodendron*, как он понимается в настоящее время, являются неотчетливые очертания листовых подушек, непадающие листья, большие лигульные ямки, отсутствие подлистового пузыря, пятки и крыльев. Эти особенности характеризуют виды, описанные в литературе как *Lepidostrobos gracilis* Schmalhausen, *Lepidodendron wijkianum* Heer (Schmalhausen, 1878, см. мою табл. XXVI, фиг. 5), *Cyclostigma distans* Chachlov, *C. rhomboica* Chachlov. Вид *C. distans* отнесен А.Р. Ананьевым и Михайловой (1962) к *Sublepidodendron*, но это неоправданно, так как *Sublepidodendron* и *Ursodendron* очень сильно отличаются по форме и структуре листовых подушек. С другой стороны, я не вижу никакой причины относить *C. distans* Chachlov к *Protasolanus Hörich* (Радченко, 1963), так как характеристики этого рода остаются неясными. *U. chacassicum* и *Tomiodendron ellipticum* (Радченко, 1960) могут быть синонимами. *T. ellipticum* имеет расставленные округлые листовые подушки приблизительно того же размера, что и подушки *U. chacassicum*. Но, пока не получен более полный материал, представляется обоснованным включать *T. ellipticum* в *Ursodendron* sp. Я не согласен с Радченко (1960) в том, что *Ursodendron* включает виды *Lepidodendron wijkianum* Heer и *Bothrodendron kidstonii* Weiss из нижнего карбона Медвежьего острова и Великобритании. Нет никакой информации о лигульных ямках в этих видах, но, с другой стороны, они описываются как имеющие листовые рубцы. Близость обоих этих видов анализируется в работе Швайцера (Schweitzer, 1969).

Ursodendron chacassicum Radczenko, 1960, emend. S. Meyen, 1972

Табл. XXV, фиг. 4; табл. XXVIII, фиг. 3—5; табл. XXIX, фиг. 3; рис. 42, 43

Ursodendron chacassicum: Радченко, 1960, с. 24, табл. 5, фиг. 4—8; Мейен, 1974, с. 99, табл. 7, фиг. 1, рис. 1.

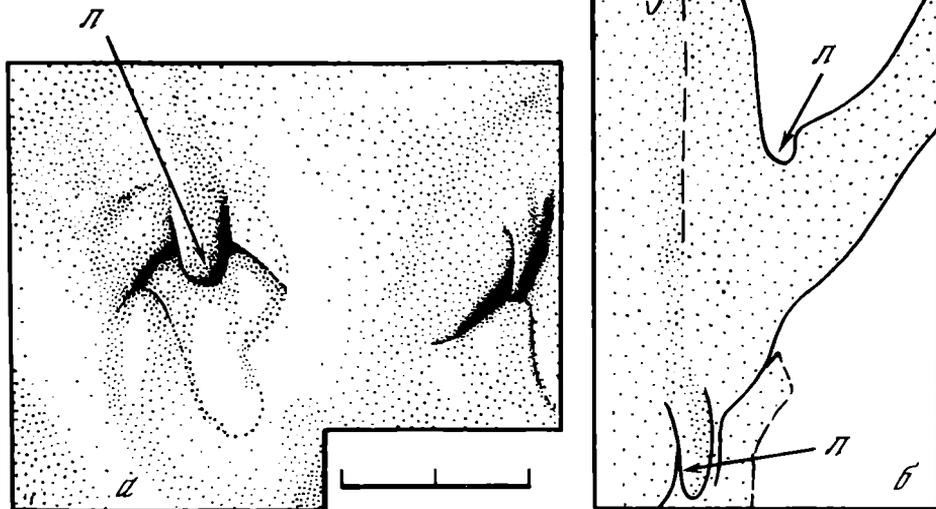
Ursodendron meleschtenkoi: Радченко, 1960, с. 27, табл. 6, фиг. 1—4; Мейен, 1972, с. 151, табл. 1, фиг. 1, рис. 3.

Ursodendron distans: В.А. Ананьев, 1973(partim), с. 185, рис. 2, г, д, е, ж.

Г о л о т и п. Образец, изображенный в работе Радченко (1960) на табл. 5, фиг. 7а, в; Минусинский бассейн, гора Изых; самохвальская свита, нижний карбон (турне?).

Исправленный диагноз. Листовые подушки маленькие, расставленные, почти изометричные. Листья непадающие, изогнутые вверх; пазушная линия отчетливая, пересеченная большой лигульной ямкой, угловые складки хорошо развитые.

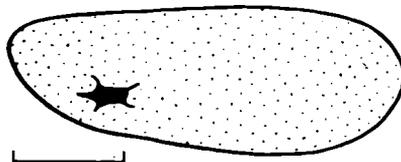
О п и с а н и е. Настоящее описание основывается на переизучении типового



Р и с. 42. *Ursodendron chacassicum* Radcz. Обр. № 22(173)/9259: а — отпечатки двух листовых подушек с рельефными следами лигульных ямок (л); б — боковая часть того же образца с основанием листа, несущим лигульную ямку в своей пазухе (=табл. XVIII, фиг. 4, 5; табл. XXIX, фиг. 3). Длина линейки 2мм

материала *U. chacassicum* и *U. meleschtenkoi*, которые я считаю синонимами. Голотипом *U. chacassicum* является слепок слабо декортицированной оси, в то время как голотип *U. meleschtenkoi* имеет значительно лучшую сохранность. Этим последним образом является отпечаток ствола сохранившейся эпидермальной структурой, а лигульная ямка располагается прямо в пазухе листа (табл. XXVIII, фиг. 4, 5; табл. XXIX, фиг. 3; рис. 42). Белые пятна, видимые на фотоснимках (табл. XXVIII, фиг. 4; табл. XXIX, фиг. 3), не совпадают с очертаниями листовых подушек, являясь более узкими. На более уплощенных осях контуры листовых подушек исчезают, и можно ошибочно принять за листовую подушку только наиболее выступающую ее часть с пазушной линией. Поперечное сечение образца, представленного в работе Радченко (1960) на табл. 6, фиг. 2, демонстрирует обугленную пятилучевую, звездообразную стелу без срединной полости (табл. XXVIII, фиг. 3; рис. 43), и та же организация стелы видна в одном из дубликатов (табл. XXV, фиг. 4).

С р а в н е н и е. Различие между *U. chacassicum* и *U. distans* (Chachlov) S. Meyen по В. Апаньев остается неясным. Я воздерживаюсь от их объединения, поскольку это будет связано с изменением типового вида, типового местонахождения и типового горизонта. Между тем это объединение уже выполнил В.А. Ананьев (1973), но его заключение подтверждается только схематическими рисунками без всякого анализа стратиграфического распределения различных форм. Голотипы этих видов получены из очень отдаленных горизонтов в нижнем карбоне, так что я полагаю, что их синонимии следовало бы подтвердить более детальным исследованием монотопного ряда из обоих типовых местонахождений. При просмотре статьи В.А. Ананьева хотелось бы отметить, что вследствие неудачного недоразумения он приписывает свое авторство комбинации *U. distans*. Комбинация *U. distans* (Chachlov) S. Meyen была обоснованно и эффективно опубликована Гореловой в 1973 г. Книга со статьей В.А. Ананьева также



помечена датой на титульном листе "1973 г.", но справочные данные, напечатанные в конце этой книги, показывают, что она была подписана к печати 17 мая 1974 г. Следовательно, данные на титульном листе вводят в заблуждение.

Cyclostigma rhomboica Chachlov (Хахлов, 1940 в, с. 504, табл. 4, фиг. 8), имея отчетливые горизонтальные ряды листовых подушек, также может относиться к *Ursodendron*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Минусинский и Кузнецкий бассейны, нижний карбон (турне—визе). Детальный список местонахождений см. в работах Радченко (1960), А.Р. Ананьева и Михайлова (1962).

5. Р о д *Angarodendron* Zalesky, 1918, emend. S. Meyen, 1976

Angarodendron: Zalesky, 1918, с. 43(74), 44, 45(75); Zalesky, 1932, с. 126; Залесский, 1933, с. 605; Нейбург, 1948, с. 80; Радченко, 1955, с. 97; Радченко, 1959 б, с. 47; Основы палеонтологии. Водоросли..., 1963, с. 436; Парфенова, Сухов, 1962, с. 226; Скрипко, 1962, с. 20; Рассказова, 1962, с. 13; Chaloner, 1967, с. 683; Толстых, 1969, с. 47; Meyen, 1972, с. 154; Мейен, 1974, с. 102; Chaloner, Meyen, 1973, с. 178; Горелова, 1973, с. 59, 71; Бетехтина, Горелова, 1975, с. 100.

? *Demetria*: Нейбург, 1948, с. 73 (partim); Радченко, 1955, с. 101 (partim).

Т и п о в о й в и д. *Angarodendron obrutschewii* Zalesky из среднего—верхнего карбона бассейна Тунгуски. Статус типового местонахождения прежде приписывался горе Изых в Минусинском бассейне. Поскольку я выбрал другой лектотип типового вида, то типовое местонахождение следовало бы изменить.

И с п р а в л е н н ы й д и а г н о з. Листовые подушки маленькие, поперечно удлинненные, чечевицеобразные, ромбические до почти квадратных, некоторые с дополнителными листовыми подушками, с отчетливым контуром, часто подчеркнутым круговой складкой. Обычные угловые складки и пятка. Лигульные ямки маленькие, часто кутинизированные. Подлистовой пузырь большой, иногда занимает более половины диаметра листовых подушек.

О б щ и е з а м е ч а н и я. Я намеренно опускаю объяснение вышеприведенной родовой синонимии, которая является лишь списком публикаций, дающих описания растений, вероятно, относящихся к *Angarodendron*. Диагностические признаки этого рода уже неоднократно, но тщетно обсуждались в литературе. Так, все еще остается разрешить ряд очень важных особенностей, а именно, присутствие листового рубца и его положение (нижнее или верхнее) на листовой подушке, вариации очертаний листовых подушек в зависимости от сохранности и т.д. Критерии для определения границ видов остаются достаточно спорными. Особенно важно соотношение родов *Angarodendron* и *Lophiodendron*. Настоящее исследование нового материала убедительно демонстрирует, что эти роды имеют много общего в отношении ряда наиболее легко регистрируемых признаков. С другой стороны, принципиальное различие между этими родами может наблюдаться в лучше сохранившемся материале. *Lophiodendron* даже при идеальной сохранности никогда не демонстрирует лигульную ямку, в то время как *Angarodendron* определенно является лигульным родом. Кутинизированные лигульные ямки прежде ошибочно принимались за фрагменты эпидермиса листьев (Zalesky, 1918; Рассказова, 1962; более поздние исправления: Walton, 1930—1931; Meyen, 1972; Мейен, 1974) или за рубец проводящего пучка. К сожалению, по опубликованным фотоснимкам и рисункам, а также по некоторым первоначальным образцам нельзя доказать присутствие

лигульных ямок. Следовательно, родовая принадлежность этих образцов не может быть однозначно определена. То же самое можно говорить в отношении родов *Rhombodendron* и *Dictyodendron* (Хахлов, 1974 а, б), которые внешне сходны с *Angarodendron* и *Lophiodendron*. Поэтому синонимика и рода *Angarodendron*, и его типового вида не может должным образом составляться без всесторонних исследований материала топотипа.

Образцы, ранее описанные в составе типового вида *A. obrutschewii*, достаточно отличны, чтобы принадлежать нескольким видам. Но установление этих видов, вероятно, является преждевременным до того, как будет сделана более полная ревизия всего рода. На том же основании я воздерживаюсь от принятия видов *A. simile* Zal. и *A. zaleskyi* Radcz. Поэтому, кроме типового вида, я условно помещаю в этот род только *A. ? superum* (Neub.) comb. nov.

Angarodendron obrutschewii Zalesky, 1918

Табл. XXI, фиг. 4, 5; табл. XXIII, фиг. 5—7; табл. XXIV, фиг. 6; табл. XXV, фиг. 5; табл. XXVI, фиг. 7; табл. XXVII, фиг. 5; табл. XXIX, фиг. 4, 5; табл. XXX, фиг. 5; табл. XXXI, фиг. 5; табл. XXXII, фиг. 3—5; табл. XXXIII, фиг. 5, 6; рис. 44—48.

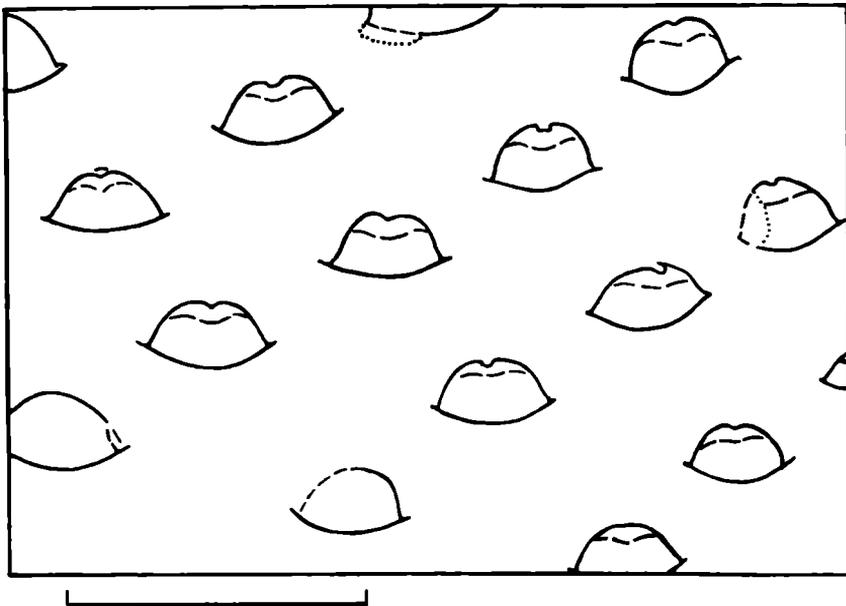
Angarodendron obrutschewii: Zalesky, 1918, с. 43—45, 74—76, табл. 13, фиг. 5; табл. 62, фиг. 1—5; табл. 63, фиг. 1; Нейбург, 1948, с. 80, табл. 48, фиг. 7, 9; табл. 49, фиг. 1—3; Радченко, 1956б, с. 185, табл. 37, фиг. 3; Рассказова, 1962, с. 13, табл. II, фиг. 1—10; табл. III—VI, XXVII—XXX; Парфенова, Сухов, 1962, с. 226, табл. С-33, фиг. 6; Chaloner, Meyen, 1973, с. 178, табл. 2, фиг. 7.

Angarodendron simile: Zalesky, 1918, с. 43—45, 74—76, табл. 61, фиг. 7—10; табл. 63, фиг. 2.

Л е к т о т и п. Образец, изображенный в работе Залесского (Zalesky, 1918) на табл. 62, фиг. 4, 5, 5а; Тунгусский бассейн, р. Ангара, Верхне-Каменный остров; средний—верхний карбон (катская свита, нижняя? подсвита).

З а м е ч а н и я. Первый выбор лектотипа (Нейбург, 1948) выглядит неудачным. Этот образец описал Залеский (Zalesky, 1918) из конгломератовой свиты Минусинского бассейна. Рисунок Залесского не показывает лигульные ямки, но оригиналы, изображенные в работе Залесского (Zalesky, 1918) (см. синонимiku) и происходящие из более молодых слоев Тунгусского бассейна, несут кутинизированные лигульные ямки. Поэтому их включение в тот же род, что и лектотип, выбранный Нейбург, является сомнительным. Этот образец из Минусинского бассейна может относиться к *Lophiodendron*. Вследствие неопределенных диагностических признаков последнего образца, который к тому же, утерян, я предлагаю выбрать другой лектотип из образцов, изображенных в протологе, т.е. при первой публикации этого рода в 1918 г.

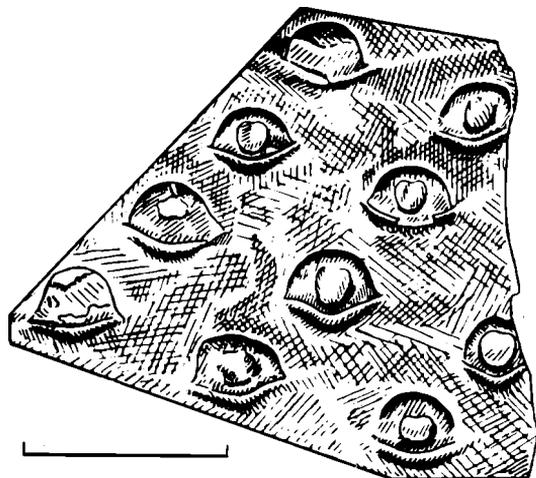
О п и с а н и е. Лектотип представлен изолированной кутикулой ствола с отверстиями, соответствующими листовым подушкам. Верхний край отверстия несет базальную часть кутикулы лигульной ямки. Более полно сохранившуюся лигульную ямку можно видеть на сходных образцах, отнесенных Залесским (Zalesky, 1918) к *A. similis* (см. синонимiku), хотя эти остатки Залесский (1918) и Рассказова (1962) ошибочно принимали за часть эпидермиса листьев. Большое число образцов, полученных приблизительно из тех же слоев, что и лектотип, описывалось Рассказовой (1962) и изображается здесь (табл. XXI, фиг. 5; табл. XXIII, фиг. 6; табл. XXIV, фиг. 6; табл. XXVI, фиг. 7; табл. XXXII, фиг. 3—5; табл. XXXIII, фиг. 5, 6; рис. 44—46). Они показывают широкий интервал вариаций и листовых подушек и их расположения. Табл. XXVI, фиг. 7; табл. XXX, фиг. 5, 6 и рис. 46 показывают хорошо выраженные зоны роста, причем расстояние между листовыми подушками изменяется только за счет вариаций ширины листовых подушек. Поскольку расстояние между геометрическими центрами листовых подушек остается постоянным, отверстия листовых подушек изменяются от поперечно-линзовидных до сердцевидных. Достаточно сходные маленькие и расставленные сердцевидные отверстия, показанные на рис. 46 (средняя часть), табл. XXXIII, фиг. 5 (средняя часть) и фиг. 6 (верхняя часть), характерны также



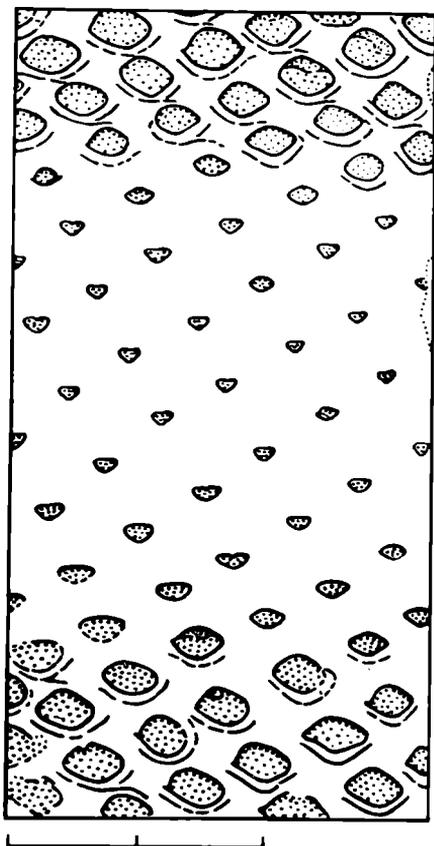
Р и с. 44. *Angarodendron obrutschevii* Zal. Обр. № 3092/42/1. Некоторые листовые подушки демонстрируют лигульные ямки (=табл. XXI, фиг. 5). Длина линейки 5 мм

для лектотипа. Лигульные ямки этих самых маленьких листовых подушек, соответственно маленькие. Другие образцы из того же слоя демонстрируют вариации и среди больших листовых подушек. Спрямоленный край может занимать или верхнее, или нижнее положение в пределах листовой подушки. Иногда и верхний и нижний края выпуклые. Все образцы показывают губообразную кутикульную складку, ограничивающую нижний край листовой подушки и формирующую угловые складки. Такие складки ясно видны на препаратах кутикулы Рассказовой (1962, табл. 5, фиг. 8, 8а; табл. 6, фиг. 1; табл. 28, фиг. 1). Первоначальное положение этих складок на листовой подушке реконструируется на рис. 48. Подлистовые пузыри хорошо развиты, но не во всех листовых подушках (рис. 45; табл. XXIII, фиг. 6; табл. XXIV, фиг. 6). Листовая подушка с хорошо сохранившейся лигульной ямкой изображается на рис. 44 и табл. XXI, фиг. 5. Один из образцов сохраняет первоначальный рельеф листовых подушек. Его стереофотоснимки (табл. XXXII, фиг. 3—5) объединяются, чтобы показать и сохранившийся (фиг. 3, 4), и первоначальный (фиг. 4, 5) рельеф. Лигульная ямка неглубокая. Кутикула лишь фрагментарная. Лист входит в пору в середине листовой подушки и заканчивается гладкой площадкой, возможно соответствующей листовому рубцу. В других образцах возможный аналог листового рубца виден у верхнего края листовой подушки, когда подлистовой пузырь не сохраняется. Реконструкция отдельной листовой подушки на рис. 48.

Несколько отличные образцы, полученные из другого места в том же бассейне (Рассказова, 1962, табл. 2, 3), вновь изображены в этой работе (табл. XXIII, фиг. 7; табл. XXVII, фиг. 5; табл. XXIX, фиг. 4, 5; табл. XXXI, фиг. 5; рис. 47). Табл. XXXI, фиг. 5 и рис. 47 показывают часть образца на табл. XXIII, фиг. 7. Линзовидная область с лигульной ямкой у верхнего края занимает верхнюю часть светлого пятна, соответствующего углублению в фитолейме. Каждый пробел располагается в поперечно ориентированном линзовидном или круглом углублении (на отпечатке), эквивалентном вздутию на коре. Эти утолщения разделяются неглубокими бороздами, которые Рассказова (1962, табл. 2, фиг. 11,



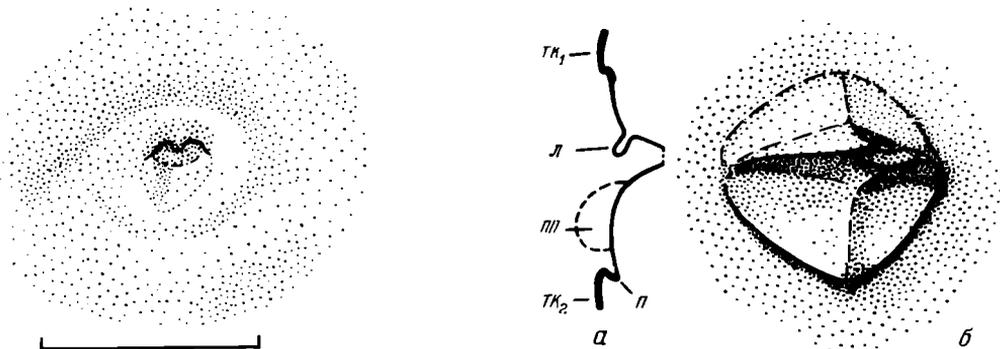
Р и с. 45. *Angarodendron obrutschewii* Zal. Обр. № 3092/42/14. Листовые подушки с подлистными пузырями различной сохранности (табл. XXIV, фиг. 6). Длина линейки 5 мм



Р и с. 46. *Angarodendron obrutschewii* Zal. Обр. № 3092/49/10. Зона роста (=табл. XXXIII, фиг. 5, 6). Длина линейки 1 см

12) считала контурами листовых подушек. Эти бороздки разделяют поверхность коры на косые параллелограммы (табл. XXIX, фиг. 4) или ромбoidы (табл. XXIII, фиг. 7; табл. XXIX, фиг. 5). Неотчетливые выступы коры, несущие листовые подушки, наблюдаются также в предшествующей серии образцов (табл. XXVI, фиг. 7; табл. XXXII, фиг. 3—5), однако они показывают кутикулярные складки и отсутствие системы наклонных бороздок.

В третьей серии образцов кутикулярные складки, относящиеся к листовым подушкам одного и того же горизонтального ряда, объединяются в горизонтальные ребра (табл. XXX, фиг. 5; Нейбург, 1948, табл. 49, фиг. 1, 2; Радченко, 1956б, табл. 37, фиг. 3; Chaloner, Meyen, 1973, табл. 2, фиг. 7). Полосы между соседними ребрами имитируют поперечно ориентированные листовые подушки, лишённые боковых границ и несущие некоторое подобие листового рубца, (т.е. в действительности истинные листовые подушки). Такую ошибочную интерпретацию дала Нейбург (1948), чьи образцы воспроизведены в работе Чалонера и Мейена (Chaloner, Meyen, 1973, табл. 2, фиг. 7). На основании моей интерпретации структуры лектотипа, где отверстия листовых подушек в кутикуле уплощаются вдоль верхнего края, я сделал вывод, что Нейбург изобразила образец вверх ногами. Однако после проведенного исследования образцов Рассказовой я теперь понимаю, что эта особенность может изменяться даже в пределах одного образца (см. выше), а упомянутые горизонтальные ребра соответствуют кутикулярным складкам у нижнего края листовых подушек. Следовательно, ориентация фотоснимков в статье, написанной мной совместно с Чалонером, оказалась неправильной, а ориентация, предложенная Нейбург, — правильная.



Р и с. 47. *Angarodendron obrutschevii* Zal. Обр. № 3092/269. Листовая подушка со слепком лигульной ямки (=табл. XXIII, фиг. 7; табл. XXXI, фиг. 5). Длина линейки 5 мм

Р и с. 48. *Angarodendron obrutschevii* Zal. Реконструкция листовой подушки: а — схематический разрез; б — внешний вид; $тк_1$ — толстая кутикула выше листовой подушки; $тк_2$ — толстая кутикула ниже листовой подушки; л — лигульная ямка; $лп$ — подлистовой пузырь; п — пятка с толстой кутикулой изнутри

Описание *A. obrutschevii*, данное Нейбург, требует некоторых исправлений. Образцы на ее табл. 48, фиг. 6, 10, 10а могут в равной степени относиться к *A. obrutschevii* или к *Lophiodendron tyrganense*. Один образец (Нейбург, 1948, табл. 48, фиг. 8) соответствует образцу на моей табл. XXXII, фиг. 3—5. Другой образец (табл. XXIII, фиг. 5) изображался Нейбург (1948, табл. 48, фиг. 9) вверх ногами. Он несет отчетливые кутикулярные складки, слившиеся в горизонтальные ряды, и отличается от образца на моей табл. XXX, фиг. 5 своим более близким расположением листовых подушек. Нейбург думала, что ее табл. 48, фиг. 7, 7а изображает отдельный образец. Однако этот фотоснимок состоит из трех частей (нижней, средней и верхней). Нижняя и средняя части представляют два различно ориентированных образца (А и В соответственно), а верхняя часть, видимо, относится к третьему образцу (С), в котором парастихи не совпадают с парастихами образца В. Точная ориентация образцов В и С дается на моей табл. XXV, фиг. 5. Следовательно, листовые подушки образца В (верхняя часть моей табл. XXV, фиг. 5) имеют прямой нижний край и выпуклый верхний край. Поэтому уплощенное углубление у верха листовой подушки может соответствовать основанию листовой пластинки (листовой рубец?). В двух листовых подушках в этом месте наблюдаются большие ячейки и угольное пятно, позволяющие предполагать отделяющий слой с рубцом проводящего пучка. Образец С (табл. XXV, фиг. 5, снизу) слабо декортицирован, так что становится виден подлистовой пузырь, хотя Нейбург ошибочно принимала подлистовой пузырь за листовой рубец и поэтому приходила к выводу, что образец В более декортицирован, чем образец С. Сходные ошибки уже сделаны в литературе в отношении других ангарских лепидофитов.

Автор надеется, что эти наблюдения позволяют завершить дискуссию в отношении ориентации *Angarodendron* (см.: Нейбург, 1948). Первоначальная ориентация лектотипа (Zalessky, 1918) является точной, хотя по крайней мере некоторые образцы из Минусинского бассейна изображались в работе Залесского (Zalessky, 1932, рис. 18—21) вверх ногами.

С р а в н е н и е. Как уже говорилось выше, я воздерживаюсь от принятия видов *A. simile* и *A. zalesskyi*, а отличия *A. ? superum* дается при его описании.

М е с т о н а х о ж д е н и е. В Кузнецком, Минусинском и Тунгусском бассейнах известны многие местонахождения. Заведомые представители этого вида в современном понимании происходят из среднего—верхнего карбона. Стратиграфия и географическое распределение вида нуждается в общем пересмотре.

Angarodendron? superum (Neuburg, 1948), S. Meyen, 1976

Табл. XXX фиг. 4

Demetria? supera: Нейбург, 1948, с. 74, табл. 47, фиг. 2 (голотип); Радченко, 1955, с. 103, табл. 9, фиг. 2.
Angarodendron? superum: Meyen, 1976, с. 139—140, табл. 11, фиг. 81.

Г о л о т и п. Обр. № 2349/866; Кузнецкий бассейн, д. Ишанова; мазуровская свита, средний—верхний карбон (табл. XXX, фиг. 4).

О п и с а н и е. Нейбург основывала свое описание на отдельном отпечатке коры. Ортостихи не выражены, а парастихи восходят влево более полого, чем вправо. Листовые подушки имеют отчетливые поперечно-линзовидные очертания, длиной 4—6 мм, шириной 6 мм, с острыми боковыми углами. В верхней части некоторых листовых подушек есть узкая область (0,5 мм), вероятно соответствующая листовому рубцу *A. obrutschevii*. Верхний край этой области может нести неглубокий вырез, возможно связанный с лигульной ямкой (табл. XXX, фиг. 4). Резкие очертания листовых подушек и отчетливые угловые складки позволяют предполагать присутствие и крыльев, и пятки. Межподушечные области гладкие.

С р а в н е н и е. Нейбург сомневалась в том, что ее вид относился к *Demetria*. Действительно, истинная *Demetria amadoca* Zal. из Донецкого бассейна (Залесский, 1930; Новик, 1952, 1968) имеет продольно удлиненные листовые подушки с овальными вздутиями вдоль оси листовой подушки (подлистовой пузырь?). Следовательно, *D. amadoca* и *D.? supera* существенно различны. Поэтому последний вид значительно ближе к *Angarodendron*; единственное существенное различие между ними заключается в отсутствии подлистового пузыря у *supera*. Однако это может зависеть от сохранности, так как случайное отсутствие подлистового пузыря известно во всех родах, где они определено имеются. Поэтому я предлагаю новую комбинацию *A.?superum*.

А.Р. Ананьев и Михайлова (1962, с. 226) описывали *D. supera* из значительно более древних отложений, но единственный образец, изображенный ими (табл. С-33, фиг. 5), отличается от голотипа наличием значительно меньших листовых подушек. Следовательно, это определение остается открытым для сомнений.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. "голотип".

6. МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ПЕРЕСМОТРА ДРУГИХ РОДОВ

Ниже я даю в алфавитном порядке некоторые данные о родах лепидофитов, которые уже упоминались в каменноугольной и пермской ангарской флоре. Более полный пересмотр этих родов часто представляется невозможным вследствие несовершенной сохранности или утери типового материала. В нескольких случаях я мог только констатировать, что тот или иной род отсутствует в Ангариде, но я не мог определенно приписывать соответствующие образцы другому роду.

Abacodendron Radczenko, 1955

Имеющиеся описания этого рода (Радченко, 1955, 1956а, 1963) противоречивы (Мейен, 1974), а рисунки слишком схематичны и не всегда коррелируются с фотоснимками тех же образцов. Типовой вид включает несколько различных образцов, причем голотип различно помечается в тексте и в объяснении таблиц (Радченко, 1956а). Эти образцы могут хорошо относиться к *Angarophloios*, *Tomiodendron* или к другому роду. Главные диагностические признаки не могут быть указаны, поскольку весь типовой материал утерян. Поэтому я предлагал (Мейен, 1974) воздержаться от отнесения любых образцов к этому роду. Некоторые внешне сходные образцы могут относиться к *Angarophloios*. Радченко (1955) включал в *Abacodendron* вид *Lepidodendron?anomalum* Neub., отнесенный мной к

Lophiodendron (см. синонимику *L. tyrganense* и текст, посвященный *Lepidodendron*, ниже). *A. minutum* (Радченко, 1963) с вырезом наверху листовой подушки, вероятно соответствующим лигульной ямке, может относиться к *Eskdalia* или "*Pseudolepidodendron*" (см. ниже).

Bergeria Presl, 1838

B. alternans Schmal. описывается выше как *Angarophloios*, а один синтип *B. regularis* Schmal. относится к *A. alternans*. Однако другой синтип имеет неопределенную принадлежность (Schmalhausen, 1877, табл. 2, фиг. 4) и может относиться к *Cyclostigma*. Хахлов (1948а) отмечал *B. confluens* Zal. (первоначально описанный в Донецком бассейне) из нижнего карбона Минусинского бассейна, но фотография отдельного образца достаточно неопределенна. Он мог бы быть и декортицированным *Tomiodendron*.

Caenodendron Zalessky, 1918

Залесский устанавливал этот род на основании образцов из Экибастузского бассейна (Казахстанская провинция Евразийской области), и первоначально этот род включал только типовой вид *C. primaevum* Zal. В ангарской флоре этот род представляется *C. neuburgianum* Radczenko (Радченко, 1955, с. 96, рис. 112, 113). Он полагал, что этот вид имел линзовидные листовые подушки, несущие эллиптический листовой рубец с рубчиком проводящего пучка, но, к сожалению, иллюстрировал их только диаграммами. Позже Радченко (1963, с. 437, рис. 24) иллюстрировал этот вид несколько иным лепидофитом, который выглядит внешне сходным с *Tomiodendron*. Следовательно, соотношение между *C. primaevum* и *C. neuburgianum* остается сомнительным вследствие неясной диагностической характеристики обоих видов. Род *Kazakhiodendron* Borsuk (1956) может быть более молодым синонимом *Caenodendron*. Все эти лепидофиты, по-видимому, нуждаются в полном пересмотре.

Лежал-Николь (Lejal-Nicol, 1972) отмечала *Caenodendron* из предположительно нижнедевонских отложений Северной Африки. В этом описании (Lejal-Nicol, 1972, с. 118) дается ссылка на табл. 15, фиг. 1, но в объяснении таблиц соответствующий образец обозначается как *Protasolanus* sp. К сожалению, на основании фотографии и краткого описания мы не можем достаточно уверенно его определить. Может оказаться, что овалы структуры, описанные как листовые подушки, представляют собой каналы азренхим, т.е. не может исключаться возможность Кноптия-видной сохранности.

Cyclostigma Haughton, 1859

Некоторые ангарские лепидофиты определенно относятся к этому роду (А.Р. Ананьев, Еганов, 1957; Schweitzer, 1969), таковы сибирские *C. kiltorkense*. В литературе описаны еще четыре этого рода: *C. carneggianum* Hr., который принадлежит *Pseudolepidodendropsis* (см. ниже); *C. distans* Chachlov, отнесенный мной к *Ursodendron*; *C. rhomboica* Chachlov (Хахлов, 1940а), который также может относиться к *Ursodendron*, и *C. torenticum* Chachlov (Хахлов, 1948а), который описывался и изображался слишком неадекватно для его понимания.

Demetria Zalessky, 1930

Диагностические признаки этого рода, к сожалению, остаются неясными. Этот род первоначально содержал только типовой вид *D. amadoca* Zal. из Донецкого бассейна. Позже Залесский (Zalesskij, Cirkova, 1935) описывал *D. asiatica*, теперь отнесенный к *Tomiodendron* (см. выше), а Нейбург (1948) ввела вид *D. ?supera*, теперь включенный в *Angarodendron* (см. выше).

Dictyodendron Chachlov, 1947

Этот род устанавливается на отдельном образце (Хахлов, 1947б). Описание было очень коротким и неглубоким, но на основании иллюстрации это растение сходно с *Lophiodendron*. Род *Dictyodendron Chachlov* фактически номенклатурно неправилен, поскольку родовое название уже неоднократно (3 раза) и независимо использовалось ранее (Andrews, 1970).

Eremiodendron Chachlow, 1940

Этот монотипный род (типовой вид *E. articulatum Chachlov*) (Хахлов, 1940б) описывался по сильно декортицированному образцу неопределенной принадлежности. Следовательно, это типичный "nomen vanum".

Eskdalia Kidston, 1903

Как было убедительно показано Томасом (Thomas, 1968), *Eskdalia* является старшим синонимом *Porodendron Zalessky*. Из ангарского карбона Хахлов (1940а, б, 1948а) описывал следующие виды последнего: *P. plicatum Chachl.*, *P. cristatum Chachl.*, *P. nathorstii Zal.*, *P. crassum Chachl.*, *P. tenerrimum (Auerb. et Traut.) Zal.*, *P. asiatica Chachl.* Однако ни один из изображенных образцов не может уверенно относиться к *Eskdalia* (и к *Porodendron*). Все эти образцы плохой сохранности и (или) неполно изображены и описаны. Поэтому лучше воздержаться от дальнейшего использования таксонов Хахлова. Я описал *Eskdalia* sp. из низов нижнего карбона бассейна р. Оленек (Мейен, 1972).

Между *Eskdalia* и *Abacodendron minutum Radczenko* (Радченко, 1963, с. 440, рис. 25, 26) имеется внешнее сходство. Однако рисунки последнего вида слишком схематичны, а фотографии описания не опубликованы, так что это "nomen nudum" (Мейен, 1974).

Между *Eskdalia* и лепидофитами, описанными Рассказовой (1962) как *Lepidodendron (?) cf. planum* (см. описание *Angarophloios planus*), имеется определенное сходство. Внимания также заслуживает некоторое сходство между *Eskdalia* и *Tomiodendron varium (Radcz.) S. Meyen*.

Helenia Zalessky, 1931

Хахлов (1948а) описывал *H. cribriformis Chachl.*, *H. striata Chachl.*, *H. conciliata Chachl.* и *H. sp.* из нижнего карбона Минусинского бассейна. Но на основании имеющихся плохих иллюстраций и неточных описаний подтвердить эти определения нельзя. *H. cribriformis* и *H. conciliata* внешне сходны с *Lepidodendropsis* и *Lophiodendron*.

Heleniella Zalessky, 1931

Образец, внешне сходный с *Heleniella* и *Lepidodendropsis*, Хахлов (1948а) описал из нижнего карбона Минусинского бассейна под названием *H. theodorii Zal.*

Knorria Sternberg, 1825

Шмальгаузен (Schmalhausen, 1877) включал в *K. imbricata* некоторые лепидофиты, упомянутые мной в сравнении с *Angarophloios alternans*. *Knorria* sp. "а" в работе Нейбург (1948) относится здесь к *Tomiodendron kemeroviense*, в то время как *Knorria* sp. "b" (Нейбург, 1948, с. 73, табл. 46, фиг. 7) не может даже считаться лепидофитом.

Lepidodendron Sternberg, 1820

Многие лепидофиты, до сих пор относившиеся к *Lepidodendron*, теперь помещаются в другие роды (см. синонимику и описание *Lophiodendron tyrganense*, *Tomiodendron ostrogianum*, *T. kemeroviense*, *Angarophloios alternans*, *A. planus*, *Ursodendron*). *Lepidodendron* sp. (Хахлов, 1940б), *L. tyrgani* Chachl., *L. usovii* Chachl., *L. prokopievskiensis* Chachl., *L. megastomum* Chachl. (Хахлов, 1947а, б), *L. batovii* Chachl. (Хахлов, 1948а), *L. tomiensis* Chachl. (Хахлов, 1948б) изображаются и описываются слишком неполно для однозначной трактовки. Я не вижу реальных свидетельств, чтобы относить все эти лепидофиты к *Lepidodendron*.

Lepidodendropsis Lutz, 1933

Предполагаемые представители *Lepidodendropsis* неоднократно описывались из ангарского нижнего карбона (А.Р. Ананьев, Михайлова, 1958, 1962; Радченко, 1960, 1963), и, действительно, эти растения сходны с *Lepidodendropsis* по общему облику листовых подушек и листорасположению. Однако диагностическое значение этих признаков для самого рода становится все более сомнительным в свете недавних исследований. В типовом местонахождении *L. hirmeri* Lutz (типовой вид) встречается вместе с *Lepidostrobus*, и можно предполагать их первоначальную связь. Однако ангарские лепидофиты, сходные с *Lepidodendropsis*, никогда не сопровождались стробилами, и их фруктификации остаются неизвестными. Радченко (1960, 1963) описывал побег *L. concinna* фертильный, но повторное исследование этого образца в ксилоле (табл. XXVII, фиг. 4; табл. XXX, фиг. 3) показывает, что "спорангии" в действительности являются утолщениями породы (Мейен, 1974). Листья этого вида обнаруживали краевые зубчики (табл. XXIV, фиг. 4,5), и поперечные сечения этих листьев показаны на табл. XXXI, фиг. 4. Такие листья не известны у *Lepidodendropsis*. *L. concinna* отличается от типового вида по структуре своих листовых подушек, которые сливаются в пределах орстотиха, как это показано на рис. 49. *L. concinna* является возможным более молодым синонимом "*Sublepidodendron*" *igryschence* (см. "*Pseudolepidodendron*").

L. parvipulvinata Radczenko (Радченко, 1960) имеет очень маленькие листовые подушки, большая часть которых занимается лигульными ямками. Ищенко (1961, табл. 7, фиг. 5, 6) описывала лепидофиты из Донецкого бассейна как *Lepidodendropsis cyclostigmatoides*. До этого Залесский (Zalesky, 1931) описывал те же(?) донецкие лепидофиты как *Lepidodendron stylicum* Zal. Типовой материал потерян. Образцы Ищенко показывают лигульные ямки, сходные с ямками *L. parvipulvinata*. В.А. Ананьев (1974а) пришел к выводу, что образцы Ищенко следовало бы отнести к *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (Heer) Schweitzer. Это едва ли возможно, поскольку *P. carneggianum* на основании полного описания и хороших иллюстраций из работы Швайцера (Schweitzer, 1969) не имеют лигульных ямок.

Вполне может быть и то, что некоторые ангарские лепидофиты, описанные в литературе как *Lepidodendropsis*, относятся к *Lophiodendron* и *Tomiodendron* (см. *T. varium*).

Р и с. 49. "*Lepidodendropsis*" *concinna* Radcz. Образец, изображенный в работе Радченко (1960) на табл. 3, фиг. 7. Длина линейки 1 мм



Lepidophloios Sternberg, 1825

Хахлов (1974б) описывал *L. scoticus* Kidst. и *L. laricinus* Sternb. из нижнего карбона Кузнецкого бассейна на основании образцов, которые я предпочитаю называть *Lophiodendron tyrganense*.

Lophoderma Zalessky, 1937

Остатки коры из пермских отложений Сибири отнесены Залесским (Zalessky, 1937), Радченко (Основы палеонтологии. Водоросли . . ., 1963) и другими палеоботаниками к роду *Lophoderma* предполагаемого лепидофитового родства. Однако представляется более вероятным, что они относятся к голосеменным, например к роду *Cordaicladus* (Мейен, 1962).

Paikhoia Zalessky, 1936

Этот род, ранее известный по верхнепермским отложениям Печорского бассейна (Zalessky, 1936а; Нейбург, 1960; Осипова, Бельская, 1967), недавно был зарегистрирован в казанском ярусе вдоль р. Камы (Тэфанова, 1971). Систематическое положение этого рода все еще спорное, и даже его лепидофитовое родство нуждается в подтверждении. Вместо точного написания *Paikhoia* (как в протологе) в литературе встречается ошибочная транслитерация *Plaichioia*.

Porodendron Zalessky, 1915

См. *Eskdalia*.

Prelepidodendron Danzé-Corsin, 1958

См. раздел "Сравнение" в описании *Tomiodendron varium*.

Protasolanus Hörich, 1920

См. объяснение синонимии рода *Ursodendron*.

Pseudolepidodendron V.A. Ananiev, 1974

Этот род устанавливался для вида "*Sublepidodendron*" *igryschense* A.R. Anan. (В.А. Ананьев, 1974б, в), который, в свою очередь, может быть более старым синонимом *Lepidodendropsis concinna*. Диагностические признаки *Pseudolepidodendron* остаются неясными, а его связь с *Eskdalia* и *Lepidosigillaria* все еще нужно объяснить.

Pseudolepidodendropsis Schweitzer, 1969

Cyclostigma carneggianum Heer, найденных в Минусинском бассейне (А.Р. Ананьев, Еганов, 1957; В.А. Ананьев, 1974а), Швайцер относил к роду *Pseudolepidodendropsis*, но и родовая и видовая идентификация этих сибирских растений в действительности нуждается в подтверждении (см. *Lepidodendropsis*).

Ptychodendron Chachlov, 1940

Этот род включает виды *P. elongata* Chachlov (Хахлов, 1940а) и *P. batojense* Chachlov (Хахлов, 1940, 1948а), установленные по плохо декортицированным фрагментам. Полезность этого рода вновь достаточно сомнительна.

Rhizodendron Zalessky, 1938

См. Viatcheslavia.

Rhombodendron Chachlov, 1947

См. объяснение синонимии рода *Lophiodendron* и "Сравнение" с видом *L. tyrganense*.

Siberiodendron Radczenko, 1955

Этот род кратко рассматривался в описании *Tomiodendron regulare*. В соответствии с диагнозом (Радченко, 1955, 1956а) верхняя часть листовой подушки *Siberiodendron* несет листовой рубец с одним рубцом сосудистого следа, а "выше каждой листовой подушки имеется маленький круглый рубец лигульной ямки" (Радченко, 1955, с. 106). Эти предполагаемые рубцы лигульных ямок изображаются на рисунке (Радченко, 1955, рис. 129), но не видны на фотоснимке (Радченко, 1955, табл. 9, фиг. 4), который фактически показывает декортицированный ствол. Позже Радченко (1956а, с. 196) изменил интерпретацию следующим образом: "Хорошо выраженные круглые ямки, расположенные выше листовых подушек, представляют отпечатки маленьких бугорков. Природа этих бугорков непонятна, но в любом случае они не могут соответствовать лигуле, так как располагаются слишком далеко от листового рубца". Еще позже Радченко (Основы палеонтологии. Водоросли . . ., 1963, с. 443—444) утверждал, что эти бугорки соответствуют "месту прикрепления потерянных спорангиев". Чалонер (Chaloner, 1967, с. 699), давая характеристики этого рода в соответствии с Радченко, склоняется к выводу о лигульной природе этих бугорков.

Я считаю, что эти бугорки не независимы от листовых подушек, но соответствуют пяткам листовых подушек. В некоторых *Tomiodendron* листовые подушки являются продольно-вогнутыми, что вызвано оседанием поверхности листовой подушки над подлистовым пузырем. Поднятой пяточной частью листовой подушки обладает образец на табл. XXIV, фиг. 3, продольное сечение которого показано на рис. 31. С другой стороны, некоторые образцы несут листовые подушки с видимыми только верхними и пяточными частями (табл. XXXII, фиг. 2). Такая сохранность наблюдается на части листовых подушек образца. Точно то же видно на фотоснимках *Siberiodendron*, где бугорки сопровождают только часть листовых подушек. Несмотря на сильное ретуширование, все эти фотоснимки убедительно показывают, что рисунки являются неадекватными. Бугорки присутствуют только ниже тех листовых подушек, которые являются несколько укороченными. Фотоснимок голотипа типового вида *S. elongatum* Radczenko (Радченко, 1956а, табл. 34, фиг. 4) ясно показывает, что во втором (слева) ортостихе листовые подушки длинные и почти приходящие в контакт друг с другом, в то время как бугорки соответственно отсутствуют. В третьем (слева) ортостихе листовые подушки укороченные, имеющие отчетливый верхний край, неотчетливые нижние края и видимые бугорки. Важно, что расстояние от верхнего края укороченной листовой подушки до бугорков ниже листовой подушки точно равно полной длине более длинной листовой подушки. Другими словами, этот бугорок располагается как раз на том месте, где в лучшем сохранившемся образце находилась бы пятка. Поэтому я считаю, что бугорки — это поднятые пятки листовых подушек с опустившейся средней частью. Следовательно, один из прежних диагностических признаков этого рода следовало бы считать артефактом.

Другой диагностический признак этого рода, а именно листовой рубец с рубцом сосудистого следа, также является сомнительным. Пример *Tomiodendron* убедительно показывает, что Радченко ошибочно принимал дистальную часть

листовой подушки (между пазушной линией и подлистовым пузырем) за листовой рубец. Отчетливые листовые рубцы с рубцом сосудистого следа присутствуют только на рисунках и сильно ретушированных фотоснимках *Siberiodendron*. Поэтому по аналогии с *T. kemeroviense* можно предполагать, что некоторые из предполагаемых рубцов сосудистых следов соответствуют ямкам, иногда наблюдаемым в верхней части подлистных пузырей (табл. XXXIV, фиг. 6).

Следовательно, *S. elongatum* может хорошо относиться к лепидофитам, близким к *T. kemeroviense*, хотя он все же имеет правильные отдаленные ортостихи. До получения хорошо сохранившегося типового материала представляется необоснованным использование родового названия *Siberiodendron*. Следовательно, вид *S. tyrganicum* Radczenko (Радченко, 1957а), может быть, лучше помещать или в *Tomiodendron*, или в *Angarophloios*.

Sigillaria Brongniart, 1822

Нейбург (1948) описывала *S. sp. ex gr. Rhytidolepis* из острогской свиты Кузнецкого бассейна. Этот образец, видимо, относится к *Tomiodendron* (см. описание *T. regulare*). Образцы, отнесенные Нейбург (1948, с. 93, табл. 48, фиг. 1—3) к "*aff. Sigillaria acutangula?*", могут вместо этого относиться к *Cordaicladus*.

Signacularia Zalessky, 1929

Этот род известен по казанскому ярусу бассейна р. Камы, хотя Эндрюс (Andrews, 1970, с. 197) ошибочно давал местонахождение как карбон Донецкого бассейна. Он включает лепидофиты, близко связанные с *Viatcheslavia* (см. ниже). Сходство обоих родов отмечала Тэфанова (1971).

Stigmaria Brongniart, 1822

Истинные ризофоры стигмарий по ангарской флоре неизвестны (Мейен, 1966). Горелова (1973; Бетехтина, Горелова, 1975) описывала *S. ? ostrogiana* из нижнего карбона Кузнецкого бассейна, и я имею сходные образцы в своей коллекции. Эти растения внешне сходны с *Stigmaria*, но некоторые из их рубцов обнаруживают наклонный надрез, напоминающий неглубокую лигульную ямку. Следовательно, эти рубцы могут интерпретироваться предположительно как необычные листовые подушки, делая их отношение к *Stigmaria* невозможным.

Sublepidodendron Hirmer, 1929

Некоторые ангарские образцы первоначально включались в этот род, но я скорее относил бы их к *Tomiodendron kemeroviense*, *Angarophloios alternans*, *Lophiodendron tyrganense* (см. их синонимнику) и *Ursodendron distans*. Систематическое положение "*S. igryschense*" кратко рассматривается вместе с *Lepidodendropsis* и *Pseudolepidodendron*. А.Р. Ананьев и Михайлова (1962, с. 224, табл. С-33, фиг. 1) идентифицировали *S. wusihense* Sze из нижнего карбона Южной Сибири, но эта идентификация в действительности нуждается в подтверждении лучше сохранившимся материалом. *S. neuburgae* Анап. (А.Р. Ананьев и др., 1969) ясно напоминает *Tomiodendron*, но отличается наличием длинных неоппадающих листьев, т.е. особенностью, которая не характерна для *Sublepidodendron*. А.Р. Ананьев (Ананьев и др., 1969, с. 1066) также включал в *Sublepidodendron* вид *Lepidodendron tyrgani* Chachlov (Хахлов, 1947б), который внешне напоминает *Tomiodendron kemeroviense*.

Tundrodendron Neuburg, 1960

Единственный вид *T. petchorensis* (Zal.) Neuburg известен по верхнепермским отложениям Печорского бассейна. Однако, как справедливо отмечала Нейбург, имеются сомнения в том, что это растение — ликопод.

Детальное описание нескольких видов *Viatcheslavia* из Печорского бассейна дала Нейбург (1960), которая приписывала этому роду печорских членов *Rhizodendron*. Однако новый материал показывает, что этот род нуждается в некотором дальнейшем исследовании, особенно в отношении его связи с *Signacularia*, тем более что листья и связанные мегаспоры обоих родов также являются близко сходными. Образцы *Signacularia*, изображенные в работе Тефановой (1971), иногда подобны *Viatcheslavia*. Поэтому представляется очень вероятным, что эти роды являются синонимами.

V. ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ПЕТРИФИЦИРОВАННЫХ СТВОЛОВ ЛЕПИДОФИТОВ.
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ АНГАРСКИХ ЛЕПИДОФИТОВ

Систематика палеозойских лепидофитов, представленных вегетативными осями с несохранившейся внутренней клеточной структурой, начала разрабатываться в Европе. Первоначальное беспорядочное обилие родовых названий (*Lepidodendron*, *Sagenaria*, *Euphorbites*, *Rhytidolepis*, *Sigillaria*, *Phytolithus*, *Calamosyrinx*, *Lycopodiolites*, *Filicites*, *Palmacites*, *Aphyllum* и т. д.) отсортировалось к концу прошлого столетия, в результате чего родовая систематика карбоновых и пермских лепидофитов Европы стабилизировалась. Последующие изменения были главным образом обусловлены задачей разделения видов. Затем главные диагностические признаки и таксономические подходы выработанные на этом материале, экстраполировались на лепидофиты других регионов. Исследование европейских лепидодендронов и сигиллярий указывало на высокое таксономическое значение таких особенностей, как листорасположение, очертания и положение листовых рубцов на листовых подушках, межподушечный рельеф и т.п. Поскольку лепидодендроидное и силлариоидное листорасположение позволяло разграничивать роды *Lepidodendron* и *Sigillaria* (и соответствующие семейства), представлялось оправданным использовать листорасположение для установления других родов. Вследствие этого устанавливались роды *Helenia*, *Heleniella*, *Prelepidodendron* и т.д. Таким образом, составил ограниченный набор признаков, где каждая комбинация служила в качестве отдельного рода. Современная систематика лепидофитов приобрела форму многомерной решетки, составленной из свободно объединяющихся признаков. К сожалению, эта система не учитывает вариации признаков, которая является фундаментальной особенностью всех живых организмов. Соответственно естественность этой системы очень ограничена, а поэтому сами таксоны не могут служить надежной основой для филогенетических заключений. Действительно, устанавливая род *Lepidodendropsis* на основании таких признаков, как маленькие листовые подушки, хорошо выраженные горизонтальные ряды листовых подушек и расположение дополнительных листовых подушек в верхней части листовых подушек, не следует думать, что по появлению таких растений в другой части земного шара можно проводить границу девона и карбона. *Lepidodendropsis*, как он понимается в настоящее время, почти не имеет стратиграфического значения. Лепидофиты, сходные с *Lepidodendropsis*, отмечаются в среднем девоне Казахстана (Юрина, 1969). Будь *Lophiodendron variabile* обнаружен в низах нижнего карбона, он был бы отнесен к *Lepidodendropsis*. Следовательно, стратиграфический интервал лепидофитов, отвечающих диагнозу *Lepidodendropsis*, — от среднего девона до серпуховского яруса (нижний намюр).

Поэтому нужно найти способ для установления более естественных таксонов, показывающих присущие им вариации признаков. Внутривидовые вариации могут обнаруживаться посредством монотопных рядов (Мейен, 1966а), т.е. полиморфных групп, происходящих из одного и того же слоя и обладающих непрерывным

переходом между различными вариантами. Пример этого подхода был дан выше в предложенной трактовке *Lophiodendron tyrganense*, *L. variabile*, *Tomiodendron kemeroviense* и *Angarodendron obrutschewii*. Сходный монотопный ряд из *Cyclostigma kiltorkense*, *Pseudolepidodendropsis carneggianum*, *Protolepidodendropsis pulchra* и *Bergeria mimerensis* приводился в работах Швайцера (Schweitzer, 1965, 1969), ряд *Lepidodendropsis hirmeri* — в работе Лутца (Lutz, 1933), *Viatcheslavia vorcutensis* — в работе Нейбург (1960) и т.д. Но при этом число таких рядов, показывающих интервал вариаций лепидофитов, достаточно ограничен. Более общим является иной подход, когда отобранные образцы идентифицируются по отдельности, исходя из некоторого априорного веса признаков. Внимание уделяется сравнению отдельных образцов с опубликованными в литературе, а не с другими образцами из той же коллекции.

Примерами последнего подхода могут быть статьи Залесского (Zalessky, 1931) и Лежал-Николь (Lejal-Nicol, 1972). Собранная Залесским коллекция лепидофитов из низов нижнего карбона (или верхов верхнего девона) Донецкого бассейна получена из единичного слоя. Она состоит из 27 видов, включая 19 видов *Helenia*. Однако тщательное рассмотрение иллюстраций показывает, что некоторые виды связаны постепенным переходом. Например, в серии *Heleniella confluens* (или *H. microrugosa*) — *H. costata* — *H. undata* морщины коры становятся более выражены, причем остальные признаки остаются постоянными. *Helenia bellula* (Zalessky, 1931, табл. VIII, фиг. 2) почти неотличим от *Heleniella theodorii* (Zalessky, 1931, табл. V, фиг. 2). Постепенный переход между образцами, отнесенными к разным родам и видам, может быть намечен среди девонско-нижнекарбонных лепидофитов из Северной Африки, описанных и изображенных в работе Лежал-Николь (Lejal-Nicol, 1972). Близкое сходство (если не идентичность) бросается в глаза между *Lepidosigillaria whitei* на табл. VI, фиг. 1 и *Abacodendron jacquei* на табл. IX, фиг. 1 или между *Tomiodendron collombi* на табл. VI, фиг. 2 и *Prelepidodendron mourzoukense* на табл. IX, фиг. 3. *Diplolepidodendron costulatum* (табл. III, фиг. 1) и *Libyaria devoniense* (табл. VII, фиг. 1, 3) на первый взгляд различны. Но правые части фотоснимков на табл. VII, фиг. 3, 4 (*L. devoniense*) дают как раз ту же структуру коры, что и *D. costulatum* на табл. III, фиг. 1. Наконец, *Precyclostigma fezzanense* (табл. XXIV, фиг. 1—3), *P. tundrartense* (табл. XIV, фиг. 1) и *Cyclostigma asiatica* (табл. XXVII, фиг. 1—4) отличается только размерами.

Метод монотопных рядов — нечто большее, чем просто техническое средство для обнаружения внутритаксонных вариаций. Он основывается на допущении, что естественные таксоны живых организмов — это не только структурные единицы, группирующие особей в соответствии с их сходством, но и историко-географические единства организмов. Независимо от обсуждения монофилии и полифилии естественных таксонов следует принимать высокую степень исторического и, следовательно, географического единства таких таксонов более низкого ранга, как роды и виды. Другими словами, при установлении родов и видов следует принимать во внимание их пространственно-временную целостность. Я не думаю, что различия по возрасту и территории достаточны, чтобы таксономически различать особей, которые в остальном близко сходны. В конце концов мы знаем об очень долго существующих родах (*Selaginella* — от карбона до настоящего времени) и поразительно широко распространенных видах (*Phragmites communis*). Я только считаю, что пространственно-временная картина может быть полезной как критерий для взвешивания признаков.

Метод монотопных рядов может соответственно экстраполироваться на определение границ родов. Но в последнем случае стратиграфический и географический интервал распространения образцов должен бы быть шире, чем в случае видов. Здесь представляется благоприятным использование единиц, выделенных по палеобиогеографической зональности. Однако в этом случае можно предвидеть серьезные возражения, поскольку именно эти единицы основываются на

распределении таксонов. Поэтому если мы определяем таксоны, имея в виду палеобиогеографическую картину, то мы в наших рассуждениях будем следовать порочному кругу. К счастью, здесь это не так. Рассмотренный подход не является замкнутым аргументом, поскольку мы имеем дело с некоторой последовательностью вероятностей, а не с прямолинейными суждениями. Таксономические и биогеографические проблемы рассматриваются вместе, так как они демонстрируют обратные связи. Соответственно эти проблемы могут решаться только методами взаимного объяснения и последовательного приближения. Вначале мы основываемся на таксонах, показывающих и эндемизм, и независимый систематический статус. Шаг за шагом мы можем вовлекать в эту гипотетическую биогеографическую схему менее отчетливые таксоны, и, наоборот рассматривать возникающую таксономическую схему, помня о биогеографических данных.

Таким был продемонстрирован подход к таксономии ангарских лепидофитов и к соответствующим фитогеографическим заключениям. *Lophiodendron tyrganense* дает пример внутривидовых вариаций очертаний листовых подушек и листового расположения (парастих от ровных до ступенчатых в пределах одного вида). *L. variabile* обладает приблизительно теми же трендами в вариациях листовых подушек. Все же частота появления некоторых типов листовых подушек ясно разделяет эти виды; например, листовые подушки с киями являются значительно более распространенными в *L. variabile*. Некоторые образцы, отнесенные мной к *Lophiodendron*, сходны с типичными *Lepidodendropsis*. Однако если мы учитываем весь полиморфизм ангарских *Lophiodendron* и истинных еврамерийских *Lepidodendropsis*, то мы можем видеть достаточно отличные тренды вариаций и отличные стадии декортикации. Сходные отличия в трендах вариаций могут регистрироваться между *Lophiodendron* и другими родами (*Lepidosigillaria*, *Archaeosigillaria* и т.д.), иногда показывающими листовые подушки, сходные с подушками *Lophiodendron*.

Два монотопных ряда *Tomiodendron kemeroviense* демонстрируют вариации очертаний листовых подушек, отчетливости подлистных пузырей, ширины межподушечных интервалов, но не филотаксиса, для которого характерно отсутствие ортостих. Эти образцы относятся к *T. ostrogianum*. Другой ангарский *Tomiodendron* несет листовые подушки той же организации, но расположенные сигиллариоидно (*T. regulare* и т.д.). И сигиллариоидное и лепидодендроидное листовое расположение известно и у других ангарских лепидофитов, имеющих специфическую структуру листовых подушек (например, в *Angarophloios*). Поэтому в отличие от таксономии еврамерийских лепидофитов я не склонен связывать родовую значимость ангарских лепидофитов с основными типами листового расположения. Следовательно, при всем внешнем сходстве *Tomiodendron*, *Lepidodendron* или *Sublepidodendron* типы их вариаций достаточно отличимы. У *Lepidodendron* часто наблюдаются поперечные пояса укороченных листовых подушек, связанные с зонами роста. Последние известны у *Lophiodendron*, но почти отсутствуют у *Tomiodendron*, происходящих из тех же слоев. В отличие от *Lepidodendron* *Tomiodendron* и другие ангарские лепидофиты несут листовые подушки более или менее одинаковых размеров вне зависимости от толщины стволов. В отличие от истинных еврамерийских *Sigillaria* (например, *S. latibasis* — Thomas, 1972) виды *Tomiodendron*, имеющие сигиллариоидное листовое расположение, не демонстрируют никаких вариаций межподушечных интервалов в пределах ортостих. Переход между сигиллариоидным и лепидодендроидным листовым расположением отличается и у неангарских лепидофитов, например у описанных Лежалъ-Николь в Северной Африке. Некоторые из этих лепидофитов сходны с *Tomiodendron*, но не имеют никаких признаков лигульной ямки, что не позволяет классифицировать их как *Tomiodendron*.

Некоторые *Angarophloios* напоминают *Tomiodendron* по очертаниям листовых подушек и общему облику; однако они характеризуются хорошо развитыми

пятками и отсутствием лигульных ямок в листовых пазухах (хотя лигульная ямка может располагаться и в пределах листовой пластинки). *Angarophloios* в отличие от *Tomiodendron* имеет подлистовые пузыри, которые являются более приповерхностными и быстро исчезают во время декортикации. Оси с сигиллариоидным листорасположением напоминают *Sigillaria* и показывают сходные вариации расстояний между листовыми подушками в ортостихах. Поэтому Радченко ошибочно принял эти ангарские лепидофиты за истинные *Sigillaria*, несмотря на полно развитые листовые подушки и отсутствие листовых рубцов. *A. planus* имел листья, сходные с листьями *Valmeyerodendron* (Jennings, 1972), но в остальном эти роды достаточно отличны.

Следовательно, род *Angarophloios* является достаточно хорошо определенной группой, не имеющей очевидных морфологических аналогов в еврамерийском карбоне. Однако может отличаться некоторым сходством между *Angarophloios* и *Leptophloeum*. Последний также имеет приповерхностные (?), но значительно меньшие подлистовые пузыри, ошибочно принимаемые за листовые рубцы (Юрина, 1969), и щитовидные неоппадающие листья (*Walton*, 1925/1926), из которых могут легко выводиться листья *A. planus* с широкими крыльями и хорошо развитой пяткой. А при обнаружении *Angarophloios* и *Leptophloeum* в одних и тех же слоях и (или) регионах (*Leptophloeum* полностью отсутствует в Сибири) их строгое разграничение было бы проблемой, хотя их типовые виды достаточно отличны. Однако между *Angarophloios* (например, *A. planus*, *A. alternans*) и *Bergeria timergensis* (Schweitzer, 1965) имеется некоторое сходство, которое позволяет предполагать возможное единство. Они имеют сходные очертания листовых подушек, а структуры, обозначенные Швайцером (Schweitzer, 1965) как листовые рубцы, напоминают подлистовые пузыри *Angarophloios*.

Род *Ursodendron* стоит обособленно среди ангарских лепидофитов. В отличие от других родов его листовые подушки лишены резких нижних и боковых границ. Сходные, но меньшие листовые подушки характерны для *Lepidodendropsis parvipulvinata* (см. "*Lepidodendropsis*" в разделе V—6).

Настоящее исследование *Angarodendron* позволяет нам отбросить предыдущие взгляды на близкую связь между этим родом и *Lepidophloios*, *Bothrodendron* и *Sigillaria brardii* (Нейбург, 1948; Рассказова, 1962). Вместо этого может вырисовываться некоторое сходство между *Angarodendron*, *Eskdalia* и *Ulodendron*. *Ulodendron* имеет неоппадающие листья, и поэтому листовые рубцы отсутствуют. Напротив, предполагается, что *Angarodendron* и *Eskdalia* демонстрируют истинные листовые рубцы. Однако перфорации в кутикуле ствола, которые часто сравнивались с листовыми рубцами, могут интерпретироваться по-другому. Кутикула могла бы отсутствовать и от опадающих и от опадающих листьев. Представляется весьма возможным то, что по крайней мере в некоторых образцах *Angarodendron* (табл. XXXII, фиг. 3—5; рис. 48) листовой рубец располагается не на уровне перфорации кутикулы, а выше по листу. К сожалению, такие лепидофиты, имеющие толстую кутикулу ствола, часто сохраняются в форме пустой кутикульной уплощенной трубки (или ее кусочка), потерявшей первоначальный рельеф своих листовых подушек. Такие фрагменты могут классифицироваться в соответствии с очертаниями их перфораций и кутикульными признаками. Первая особенность очень изменчива и у *Angarodendron* (см. выше), и у *Eskdalia* (= *Porodendron* в работе Залесского — Zalesky, 1915), хотя два вида перфораций все же могут различаться. В *Angarodendron* они главным образом поперечно удлиненные, часто с угловыми складками, в то время как в *Eskdalia* они продольно удлиненные и не имеют угловых складок. *Ulodendron* может иметь и продольно и поперечно удлиненные перфорации (Thomas, 1967), соответственно сходные и с перфорациями *Angarodendron* и *Eskdalia*. Однако ствол *Ulodendron* имеет устьица, в то время как на кутикулах стволов и *Eskdalia*, и *Angarodendron* устьица, видимо, отсутствуют.

Роды *Angarodendron*, *Valmeyerodendron* (Jennings, 1972) и *Archaeosigillaria* (Lacey, 1962; Mensah, Chaloner, 1971) сходны по кутикульной структуре и очертаниям перфораций. Последние два рода не демонстрируют лигульных ямок, но это может вызываться сохранностью, поскольку у *Angarodendron* кутикульная трубка, соответствующая лигульной ямке, сохраняется лишь в очень редких случаях. Лигульная ямка у *Angarodendron* обычно наблюдается на отпечатках стволов. В некоторых случаях (табл. XXXII, фиг. 3—5; рис. 48) она располагалась вне листовой пазухи, несколько вверх вдоль листовой пластинки. То же могло быть возможным для *Valmeyerodendron* и *Archaeosigillaria*. Лигульная природа *Valmeyerodendron* косвенно подтверждается ассоциацией с мегаспорами. В *Valmeyerodendron* листовая подушка вместе с листовой пластинкой могла бы сформировать щитовидную структуру (сходную со структурами *Leptophloeum* и *Angarophloios planus*), прикрепленную к оси в месте перфорации в кутикуле. *Angarodendron* имел листовые подушки, несущие как пятку, так и крылья, т.е. уменьшенную щитовидную структуру.

Упомянутые группы выглядят более естественными, чем прежде, и это является заменой существующей родовой таксономии. Но улучшение надродовой таксономии на той же основе является значительно более трудной задачей. Я полагаю, что большинство родов, установленных на вегетативных остатках лепидофитов (а также других групп растений — Meuser, 1971), не следовало бы относить к отрядам и семействам естественной системы. Эти надродовые таксоны должны бы включать только роды, имеющие более полные характеристики, например *Cyclostigma* (Хахлов, 1968; Schweitzer, 1969), *Leclercqia* (Banks et al., 1972), *Spencerites* (Leisman, Südd, 1967), *Pleuromeia* (Нейбург, 1960; Добрускина, 1974) и т.д. Остальные роды можно выстраивать в некоторую систему формальных единиц, подобных антетузме, турме, как в палеопалинологии.

Здесь я предлагаю установить пять турм на основе некоторых родов:

турма I (с *Lepidodendropsis*) будет включать стволы с неоппадающими листьями, относительно маленькими листовыми подушками, без явных лигульных ямок;

турма II (с *Lepidodendron*) включает роды, имеющие листовые подушки, лигульные ямки и подлистные пузыри (или парихны) иногда листовые рубцы;

турма III (с *Sigillaria*) имеет стволы без листовых подушек, но с листовыми рубцами, лигульными ямками и подлистыми пузырями (или парихнами);

турма IV (с *Ursodendron*) характеризуется листовыми подушками с неотчетливым контуром, неоппадающими листьями и отчетливыми лигульными ямками, иногда подлиственным пузырем;

турма V (с *Leptophloeum*) специфична благодаря присутствию листовых подушек, подлистных пузырей и неоппадающих листьев; лигульная ямка отсутствует (по крайней мере в пазухе листа).

Эти формальные группы устанавливаются на основании комбинаций нескольких признаков. Надродовые таксоны более низкого ранга могут основываться на других особенностях (листорасположение, очертания листовых подушек, присутствие пятки и крыльев и т.п.). Поскольку эта классификация позволяет искать в литературе таксоны с данным множеством признаков, то не имеет значения, что различные виды одного и того же рода могут входить в различные надродовые группы (как это часто случается с ключами для идентификации). Я полагаю, что здесь преждевременно предлагать более полную формализованную систему вегетативных лепидофитовых побегов, поскольку о многих родах, описанных в литературе, нужно бы знать больше. К сожалению, подавляющее большинство родов лепидофитов нуждается в пересмотре.

Последующий анализ ограничивается сравнением между ангарскими и еврамерийскими лепидофитами. Сравнение с гондванскими лепидофитами является задачей будущих исследований.

Шмальгаузен (Schmalhausen, 1877, 1878), который первым описал ангарские лепидофиты, сравнил сибирские нижнекарбоновые лепидофиты с лепидофитами Урса-Штуфе (Медвежий остров) и установил несколько эндемичных видов (не родов). Залесский (Zalessky, 1918, 1932 и т.д.) отнес все ангарские лепидофиты к эндемичным видам родов *Lepidodendron*, *Demetria* и *Caenodendron* и к эндемичным родам *Anгародендрон* и *Lophiodendron* (карбон, Сибирь), *Viatcheslavia* (пермь, Печорский бассейн) и *Signacularia* (пермь, р.Кама). Нейбург (1948, 1961), Рассказова (1962), А.Р.Ананьев и Михайлова (1962) следовали таксономии Залесского. Сибирские нижнекарбоновые лепидофиты относились к родам, до того времени описанным из еврамерийской флоры (*Sublepidodendron*, *Lepidodendropsis*, *Cyclostigma*, *Demetria*). Хахлов (1940а, б и т.д.) установил немногие эндемичные сибирские роды и виды, хотя большинство их не являются валидными вследствие недостаточных описаний и иллюстраций. Радченко (1956а, б, 1957а, б) рассматривал связь между сибирскими и еврамерийскими лепидофитами по-другому, склоняясь к поискам параллелей между нижнекарбоновыми лепидофитами Сибири, Шпицбергена и Северной Европы. Его Северо-Евразийская и Шотландско-Казахстанская области характеризуются родами *Lepidodendropsis*, *Protolpidodendropsis*, *Tomiodendron*, *Ursodendron*, *Protasolanus*, *Lepidodendron*, *Prelepidodendron*, *Zalesskyodendron* (nom. nud.), *Abacodendron*, и только *Anгародендрон* и *Lophiodendron* являются ангарскими эндемиками. В 1966 г. я выразил мнение, что эта филогенетическая схема является ошибочной (Meуen, 1966). По аналогии со средним—верхним карбоном я предлагал распределить нижнекарбоновые флоры между Еврамерийской и Ангарской областями с включением в первую всех местонахождений Европы и Урала. Эта схема подтверждается палинологическими и палеогеографическими наблюдениями (Осипова, Бельская, 1967), а также и палеоботаническими данными (Мейен, 1970а, 1972б; Chaloner, Meуen, 1973).

К сожалению, дальнейшей детализации предложенной фитогеографической схемы турне, визе и намюра (Мейен, 1970а) препятствовало неопределенное положение границ девона—карбона, турне—визе, визе—намюра (или визе—серпуховского яруса) во флороносных толщах Сибири. В интервале от верхнего девона до серпуховского яруса (=намюр А) Сибири известно несколько последовательных растительных сообществ, различным образом связанных с сообществами Европы и Северной Америки.

Типичная верхнедевонская флора *Archaeopteris* известна в Южной Сибири (Кузнецкий и Минусинский бассейны). Ее эндемизм незначителен, хотя стоит отметить почти полное отсутствие лепидофитов. Следующее сообщество ограничивается быстрианской свитой Минусинского бассейна, в которой преобладают лепидофиты, отнесенные А.Р.Ананьевым к *Cyclostigma kiltorkense* и *S. carneggianum* (А.Р.Ананьев, Еганов, 1957; Грайзер, 1967). В.А.Ананьев (1974а, в, г) следуя Швайцеру (Schweitzer, 1969), относил последний вид к *Pseudolepidodendropsis*, но, как я уже отметил, я не уверен, что этот род присутствует в сибирском нижнем карбоне.

В соответствии с Грайзером и В.А.Ананьевым флора *Cyclostigma* Минусинского бассейна относится к низам нижнего карбона (граница девон—карбон проводится в СССР по подошве зоны *Wocklumeria*), как и остальные флоры *Cyclostigma* в других районах мира. Это заключение подтверждается карбоновым обликом остатков рыб, обнаруженных в быстрианской свите (Грайзер, 1967). Однако следует помнить, что общий облик остатков рыб из килторканских слоев (типичное местонахождение *Cyclostigma*) девонский. *Archaeopteris* практически отсутст-

вует в быстрянской свите, а имеющаяся идентификация отдельного образца сомнительна, в то время как этот род широко распространен в нижележащей тубинской свите. Следовательно, в отличие от Медвежьего острова, где флора *Cyclostigma* составляет часть флоры *Archaeopteris*, в Сибири эти две флоры относятся к различным интервалам разреза. Другими словами, карбоновый возраст быстрянской флоры все еще нуждается в подтверждении, хотя эта флора и состоит из родов и видов (?), общих с таковыми Европы.

Следующее сообщество, известное в камыштинской и самохвальской свитах Минусинского бассейна и одновозрастных отложениях соседних областей, включает *Lepidodendropsis* (?), "*Sublepidodendron*" *igryschense*, *Ursodendron* и, возможно, *Tomiodendron* и *Eskdalia*. Как упоминалось выше, лепидофиты, подобные *Lepidodendropsis*, из этого сообщества могут хорошо относиться и к другому роду. Повсеместное отсутствие *Lepidostrobos* и *Stigmaria* в этом сообществе заслуживает особого внимания. Некоторая эндемичность этой флоры очевидна, и это первая флора, которой можно уверенно придавать эпитет "ангарская". Ее возраст уверенно определяется как турнейский.

Вышележащие слои демонстрируют сообщество, известное из соломенской свиты Минусы (верхнее турне или нижнее визе) и представленное *Angarophloios* *altmans*, *Ursodendron*, *Tomiodendron* и, возможно, *Lophiodendron*, т.е. только эндемичными родами. Вверх по разрезу систематический состав лепидофитов испытывает небольшие изменения, а последняя богатая флора лепидофитов находится в серпуховских слоях (острогская свита Кузнецкого бассейна и одновозрастные слои других областей Северной Азии). Эта флора состоит только из ангарских родов (*Tomiodendron*, *Lophiodendron*, *Angarophloios*). В послесерпуховской части ангарского карбона обнаруживаются только *Angarodendron* и *Angarophloios*, но в отдельных слоях они приобретают доминирующее положение. Остальные лепидофиты являются очень редкими и сомнительными. Я предполагал (Meуеп, 1966), что резкое уменьшение количества лепидофитов в кровле серпуховского яруса Ангариды обусловливается значительным похолоданием климата и исчезновением безморозного климата, который ранее устойчиво существовал во всей Ангариде.

В ангарских нижнепермских отложениях (до артинского яруса включительно) лепидофиты вообще отсутствуют. В самом верхнем кунгуре Среднего Предуралья упоминались растения, подобные *Viatcheslavia*. *Viatcheslavia* определенно известны в нижней части уфимского яруса той же области и встречаются от самого верхнего кунгура до казанского (?) яруса Печорского бассейна. В казанском ярусе бассейна р. Камы известны *Signacularia*. Проблематичные и пока еще не изученные лепидофиты известны в татарском ярусе северной части Русской платформы. Однако в общем лепидофиты не характерны для верхнепермской ангарской флоры.

Многие особенности еврамерийских лепидофитов неизвестны в ангарских членах этой группы. Таковы, например, рубцы *Halonia*, *Sigillaria*-подобная организация, формирование типичных рубчиков парихн, положение лигульной ямки, как у *Lepidodendron* и *Sigillaria*, в верхней части листовой подушки вне пазухи листа, листья с дорсальными желобками, вмещающими устьица, травянистый облик, как в *Selaginellites* и *Lycopodites*, и очень толстые стволы (даже стволы толщиной 25—30 см в Ангариде предельно редки). Поразительно, что, несмотря на обширные коллекции, в ангарском карбоне не обнаружены неоспоримые фруктификации; среди многих тысяч лепидофитовых остатков, хранящихся в Геологическом институте, имеются лишь отдельные образцы предполагаемых спорофиллов. То же можно сказать о корневой системе. Большинство наземных осей не ветвятся и не несут фруктификаций, а дихотомирующие оси известны только в отдельных видах родов *Ursodendron*, *Eskdalia* и *Tomiodendron*. Остальные лепидофиты, видимо, имеют тип роста, сходный с таковым *Pleuromeia*. Следова-

тельно, ангарские карбоновые ландшафты были значительно более унылыми, чем еврамерийские. Вместо пышных лесов, обычно показываемых на реконструкциях еврамерийского карбона, можно вообразить унылую и монотонную "щетку" из достаточно коротких прямых палок. С учетом аридного климата Ангариды в раннем карбоне (эвапориты известны даже на северо-востоке Сибири) можно предполагать, что эта скудная растительность ассоциировалась главным образом с озерами и реками. Нужно также помнить, что в соответствии с палеомагнитными и палеоклиматическими данными северные части Ангариды располагались около полюса и поэтому имели полярный световой режим. В течение нескольких месяцев в году этот неизвестный и трудно воображимый ландшафт погружался в кромешную тьму.

VII. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании новой интерпретации морфологии вегетативных побегов составляются исправленные диагнозы для родов *Lophiodendron*, *Tomiodendron*, *Ursodendron* и *Angarodendron*. Описываются следующие виды: *Lophiodendron tyrganense* Zal, emend. S. Meyen, *L. variable* S. Meyen, *Tomiodendron ostrogianum* (Zal.) Radcz., *T. kemeroviense* (Chachl.) Radcz. emend. S. Meyen, *T. asiaticum* (Zal.) S. Meyen, *T. regulare* S. Meyen, *T. varium* (Radcz.) S. Meyen, *Angarophloios leclercgianus* S. Meyen, *A. sigillarioides* S. Meyen, *A. alternans* (Schm.) S. Meyen, *A. planus* (Neub.) S. Meyen, *Ursodendron chacassicum* Radcz., *Angarodendron obrutschewii* Zal., *A.? superum* (Neub.) S. Meyen.

Кратко ревизуются остальные роды и виды лепидофитов, упоминавшиеся к настоящему времени из Ангариды. Роды *Abacodendron*, *Dictyodendron*, *Eremiodendron*, *Ptychodendron*, *Rhombodendron* и *Siberiodendron* или являются невалидными, или нуждаются в общем повторном описании на основании вновь собранного топотипического материала. Присутствие в Ангариде родов *Caenodendron*, *Helenia*, *Heleniella*, *Lepidodendropsis*, *Pseudolepidodendropsis* и *Stigmara* сомнительно. Все происходящие из Ангариды экземпляры, помещенные в *Demetria*, *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Prelepidodendron*, *Protasolanus*, *Rhizodendron*, *Sigillaria* и *Sublepidodendron*, не относятся к этим родам. Только *Cyclostigma* и *Eskdalia* (= *Porodendron*) могут рассматриваться как общие еврамерийско-ангарские элементы. Независимый статус *Pseudolepidodendron* все еще нужно подтвердить. *Tundrodendron* может не относиться к лепидофитам. *Lophoderma*, вероятнее всего, относится к голосеменным (это может быть более молодой синоним *Cordaicladus*). Роды *Siggnacularia* и *Viatcheslavia*, очевидно, синонимы.

Большее внимание в будущем следует уделять внутривидовым вариациям непетрифицированных вегетативных побегов, выявляющихся в монотопных рядах. Современная надродовая таксономия таких побегов нуждается в полной реорганизации. Их можно классифицировать в формальной системе, используя единицы, сходные с принятыми в палеопалинологии (антетурма, турма и т.п.). Пять турм могут устанавливаться на основании родов *Lepidodendropsis*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Ursodendron* и *Leptophloeum*.

Лепидофитовые сообщества Ангариды показывают увеличивающуюся эндемичность от подошвы карбона до среднего—верхнего карбона. В течение большей части ранней перми лепидофиты отсутствуют по всей Ангариде. В самом конце кунгура и на отдельных стратиграфических уровнях верхней перми лепидофиты известны к западу от Урала, но редко приобретают доминирующую роль. Травянистые ликопсиды, подобные *Lycopodites* или *Selaginellites*, в Ангариде неизвестны.

Palaeontographica. 1976. Abt. B, Band 157.

В настоящей работе, являющейся, кстати, четвертым докладом автора в серии докладов, представляемых на симпозиумы по Гондване, сделана попытка суммировать имеющиеся данные по ангарско-гондванским флористическим связям на фоне эволюции внетропических биот и сформулировать некоторые направления будущих исследований.

Почти век тому назад, в 1875 г., Блэндфорд обратил внимание на поразительную аналогию между верхнепалеозойской флорой Индии, Южной Америки и Австралии. Он сделал предположение, что в прошлом существовал большой континент на месте нынешнего Индийского океана. В конце 1870-х годов О. Фейстмантель дал первое монографическое описание индийской и австралийской гондванской флоры, а И.Ф.Шмальгаузен сделал то же самое в отношении каменноугольной и пермской флор Ангариды, хотя он ошибочно отнес пермскую флору к юрскому периоду. Как Шмальгаузен, так и Фейстмантель отметили сходство между некоторыми растениями Русской платформы и гондванскими. Было признано, что род *Rhipidozamites* Шмальгаузена хорошо сопоставим с *Noeggerathiopsis* Фейстмантеля, причем работы обоих были опубликованы в 1879 г. В своих коллекциях они также зафиксировали *Phyllotheca* и некоторые другие общие роды.

В 1895 г. К.Космовский опубликовал краткое сообщение о пермской флоре Сибири. Он не разделял взглядов Шмальгаузена относительно возраста его флоры и сделал вывод, что сибирская и гондванская флоры тесно взаимосвязаны. В том же году М.Неймайр предложил термин "глоссоптериевая флора". Два года спустя В.П. Амалицкий в выступлении на Международном геологическом конгрессе (Санкт-Петербург) говорил о сенсационном открытии гондванских пресмыкающихся и листьев *Glossopteris* в верхнепермских отложениях Северной Двины (северная часть Европейской России). Это открытие сильно подкрепляло идею Космовского. При описании русских верхнепалеозойских растений палеофитологи неизменно искали параллели с гондванскими растениями. Симптоматично, что статья Залесского, опубликованная в 1914 г., была озаглавлена "Гондванская флора бассейна реки Печоры".

Тем временем еще в 1901 г. известный геолог Э.Зюсс в книге "Лик Земли" высказал мнение, что сходство между флорой Ангариды и Гондваны является результатом параллельного развития. Мы вернемся к этому позже.

За первые четыре десятилетия XX в. ангарская флора была подвергнута широкому (но довольно поверхностному) исследованию М.Д. Залесским, который развил идею Космовского дальше. Но на XVII Международном геологическом конгрессе некоторые европейские палеоботаники (в том числе В.Й.Йонгманс), просмотрев коллекции ангарских растений, заключили, что сходство между обеими флорами гораздо меньше, чем думал Залесский. Вскоре после второй мировой войны в Москве побывал У.Н.Эдвардс и, познакомившись с коллекциями М.Ф.Нейбург, пришел к тому же выводу.

М.Ф.Нейбург, покойный учитель автора, очень интересовалась этой проблемой. Ее взгляды были изложены в статье, опубликованной в 1954 г. Она констатировала, что, несмотря на фундаментальные различия между двумя флорами, имеется и несколько общих родов: *Noeggerathiopsis*, *Phyllotheca*, *Gondwanidium*, *Rhipidozopsis*, *Schizoneura* и *Barakaria*. Она пыталась установить стратиграфические соотношения между ангарскими и гондванскими осадочными толщами на основе предполагаемой общей смены последовательности *Gondwanidium* — *Barakaria* — *Rhipidozopsis*.

В 1966 г. автор находился несколько недель в индийских учреждениях с целью

сравнительного изучения указанных выше родов. Позднее несколько индийских палеоботаников посетили СССР с аналогичной целью (проф. К.Р. Суранге, проф. Д.Д. Пант, д-р Х.К. Магешвари и др.). К счастью, результаты, полученные учеными обеих стран, оказались хорошо согласованными, за исключением мелких деталей. Все эти ученые, включая автора, утверждали, что ангарская и гондванская флоры в основе различны. Есть некоторые стерильные растительные остатки, имеющие аналогичную макроморфологию. Но если сравнить либо анатомические элементы высокой системной значимости (например, эпидермальные характеристики), либо фруктификации, то становится ясно, что это подобие лишь поверхностное.

Наилучшие примеры такого сходства дают *Phyllothesa*-подобные членистостебельные и *Glossopteris*-подобные голосеменные. Стерильные побеги филлотек Ангариды и Гондваны весьма сходны. Их листья складываются в характерные обертки, которые могут быть коническими, зонтикообразными и т.п. Микроструктура листьев и васкуляризации центральных осей растения также относятся к одному и тому же типу. Но фруктификации совершенно различны. Гондванские плодоносящие побеги (отнесенные мной к особому роду *Gondwanostachys*) имеют лишь по одной мутовке спорангиофоров на междоузлии. Спорангиофор оканчивается пельтатной структурой из четырех свободных спорангиев. Ангарские фертильные побеги, относящиеся к роду *Tchernovia*, давали по многу мутовок спорангиофоров на междоузлии. Стебель спорангиофора простой и несет пельтатную группу спорангиев, которые кажутся слившимися в синангий. Оба типа фруктификаций можно гипотетически вывести из некоторых нижнекаменноугольных членистостебельных, но степень их филогенетического расхождения достигает по меньшей мере уровня семейства. Итак, на фоне заметного расхождения фруктификаций стерильные побеги эволюционировали в одном и том же направлении. Мы не утверждаем, что было лишь одно направление эволюции стерильных частей растений. Вполне возможно, что гондванские и ангарские члены рода *Varakagia*, обнаруживающие одинаковую организацию стерильных побегов со своеобразными раздваивающимися листьями, служат примером другой, параллельной тенденции в эволюции. Третью линию можно искать среди *Schizoneura*-подобных растений, известных как в гондванской, так и в ангарской флоре.

Теперь давайте обратимся к *Glossopteris*-подобным листьям. Уже упоминалось о находках Амалицким предполагаемых *Glossopteris* на Северной Двине. До начала 30-х годов эти листья единодушно относились к данному роду. В 1933 г. Залесский включил их в свой новый род *Pursongia*, который даже в начале 60-х годов считался относящимся к глоссоптеридам. К сожалению, те листья, которые были собраны Амалицким, представляют собой отпечатки на грубообломочной породе. У них нет кутикулы и не видны тонкие детали жилкования.

За последние 10 лет у автора появилось много коллекций из слоев того же возраста из типового района. Некоторые из листьев, внешне идентичных *Pursongia*, имеют хорошо сохранившуюся кутикулу. Фитолеймы иногда прозрачны и могут храниться на гербарных листах подобно живым растениям. Эти листья характеризуются большим разнообразием микроструктуры и других деталей. Поэтому эти лучше известные растения автор предпочел выделить в род *Tatarina*, отнеся к роду *Pursongia* плохо сохранившиеся остатки. Основываясь на кутикулярных особенностях, я полагаю, что *Tatarina* является членом *Peltaspermataceae* (птеридоспермовых). Впоследствии я нашел женские фруктификации *Tatarina*. Они оказались сходными с фруктификациями *Peltaspermatum*.

Хотя листья Амалицкого не имеют отношения к *Glossopteris*, это не означает, что данный род определенно отсутствует в Ангариде. В Кузнецком, Тунгусском и Печорском бассейнах, а также на Дальнем Востоке (около Владивостока) верхнепермские отложения включают редкие листья, которые должны быть

отнесены к *Glossopteris*, если мы будем полагаться только на их макроморфологию. Их кутикула и фруктификации остаются неизвестными. Фактически *Glossopteris* является формальным родом. Поэтому наличие *Glossopteris*-подобных листьев без подтверждения соответствующими фруктификациями еще не может рассматриваться как убедительное доказательство единства между флорами.

Не занимая внимания читателя другими родами ископаемых растительных макроостатков, которые признаны общими для Ангариды и Гондваны, автор делает следующие выводы. Все эти роды, неоднократно цитировавшиеся в старой литературе, оказались либо формальными таксонами, члены которых могут принадлежать к различным естественным группам, либо параллельными формами, явно относящимися к различным родам, семействам или более высоким таксонам естественной системы.

Тем не менее, обсуждая соотношение между двумя флорами, мы не должны ограничиваться перечнями таксонов. Следует также учитывать долю родов в ископаемых сообществах. Если мы посмотрим на гондванские и ангарские сообщества в местах их обитания, то их совершенно различный облик будет очевиден даже не палеоботанику. В гондванских местонахождениях *Glossopteris* преобладает над всеми другими растениями, в то время как *Ruffloria*, *Cordaites*, *Tatarina* и некоторые другие роды ведут себя также в ангарских местонахождениях.

К сожалению, эта географическая картина распространения растительных макроостатков не полностью подтверждается палинологическими данными. Примерно 15—20 лет назад большинство гондванских миоспор описывалось под "северными" (в том числе ангарскими) родовыми названиями. За последнее десятилетие ряд гондванских эндемичных родов миоспор значительно увеличился, хотя нет уверенности, что все эти роды хорошо обоснованы.

Представляется, что некоторые из них установлены, исходя из фитогеографических допущений, а не на твердой морфологической основе. Во всяком случае, северные и гондванские миоспоры относятся к одной системе основных морфологических типов. Данный факт многократно (но тщетно) использовался для стратиграфических выводов.

Например, появление миоспор *Vittatina* в отложениях Южной Америки (в частности, в формации Сан Грегорио в Уругвае) считается убедительным доводом в пользу отнесения вмещающих пород к перми, поскольку в северных сообществах *Vittatina* появляется близ каменноугольно-пермской границы. Оставим в стороне то, что последнее заявление ошибочно: *Vittatina* изредка встречается в пределах стефана в Евразийской области. В Донском бассейне эти миоспоры появляются в верхней части свиты C_3^1 т.е. в самом основании стефана (низы

касимовского яруса по советской шкале). В Сибири *Vittatina* появляется близ границы нижней и верхней перми. Даже эти фактические данные не позволяют обосновывать границу карбона и перми в Южной Америке и других местах появлением *Vittatina*. Здесь, однако, возникает более существенный вопрос. Можем ли мы вообще полагаться на сопоставимые типы миоспор в своих попытках межконтинентальных корреляций, когда другие источники (остатки листьев, фруктификации и т.п.) указывают на сильную фитогеографическую дифференциацию? Автор отвечает: "Нет!"

В самом деле, давайте еще раз вспомним географическую картину распределения макроостатков растений. Твердо установленным фактом является то, что в отдаленных регионах аналогичные морфологические типы могут возникать независимо в различных таксономических группах. В нескольких из своих ранних работ автор пытался показать, что эти повторяющиеся структурные тенденции иллюстрируют некоторые внутренние закономерности в морфологии растений. Настоящий симпозиум не лучшее место для обсуждения таких зако-

номерностей, но некоторые из них можно упомянуть. Например, одинаковые типы различно расчлененных листьев можно независимо наблюдать среди папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Легко опознаваемые закономерности дают миоспоры. Например, у птеридоспермов и хвойных имеются одномешковые, двумешковые и безмешковые микроспоры. Двумешковые ребристые микроспоры были обнаружены в микроспорангиях триасового хвойного *Rissikia* (Townrow, 1969) и в семяпочках рода *Senothesa* пермской фруктификации глоссоптерид (Banerjee, 1969).

Автор согласен с индийскими палеоботаниками К.М.Леле, Д.К.Бхарадваджем и другими, которые утверждают, что гондванские одномешковые миоспоры в порядке рабочей гипотезы могут быть связаны с *Gangamopteris*, а двумешковые миоспоры — с *Glossopteris*. Естественная принадлежность таких миоспор в северной флоре совершенно иная. Последняя констатация доказывается исследованиями спор *in situ*, а также тем, что в ангарском и еврамерийском местообитаниях, изобилующих этими миоспорами, никогда обычно не находят отпечатков *Gangamopteris* или *Glossopteris*, связанных с их фруктификациями. Принимая во внимание все эти наблюдения, можно сделать вывод, что параллельная эволюция у миоспор, по крайней мере среди голосеменных, преобладающих в ангарской и гондванской позднепалеозойских флорах, была не менее широко распространена, чем в макроморфологии.

Итак, что касается флоры *Glossopteris*—*Gangamopteris* Гондваны и флоры *Rufologia*—*Tchemovia* Ангариды (на взгляд автора, обе они приблизительно являются современницами), то мы можем утверждать, что Э.Зюсс был прав. Эти флоры различны в своей основе. Лишь единичные растения могут рассматриваться как возможные мигранты.

К сожалению, наши познания об ангарской доруфлориевой флоре и о гондванской флоре до появления *Gangamopteris*—*Glossopteris* весьма ограничены. Недавно автор просмотрел ангарские лепидофиты, преобладающие в нижнем карбоне. Я обнаружил лишь один род, общий с еврамерийской флорой. Почти все ангарские лепидофиты имели неветвящиеся стебли. Поэтому ландшафт с этими растениями напоминал зеленую щетку. Ангарские нижнекаменноугольные птеридоспермы типа *Angaropteridium* или *Cardiopteridium* сходны с еврамерийским *Cardiopteridium*, но виды их отличаются. Их анатомия и фруктификации неизвестны. Однако автор придерживается того мнения, что ангарская флора заметно отличается от еврамерийской, во всяком случае начиная с конца раннего турне.

Можно предполагать, что развитие своеобразной ангарской флоры должно иметь эквивалент в Южном полушарии. Иными словами, раннекаменноугольная флора Гондваны должна отличаться и от еврамерийской. К сожалению, эти старые гондванские сообщества довольно слабо изучены. Недавно Дж.Ф. Ригби обработал некоторые догангамоптериевые сообщества из Австралии и Южной Америки. Он отнес *Rhacopteris* к новому роду *Pseudorhacopteris*, но остальные роды все-таки те же самые, что и в еврамерийской флоре. Автор предполагает, что некоторые из растений, ныне относимых к нескольким родам (*Pseudorhacopteris*, *Triphyllopteris*, *Adiantites*, *Sphenopteridium* и т.д.) можно выстроить в ряд, как это было сделано для ангарских *Paragondwanidium* и *Angaridium*. Судя по иллюстрациям, представляется весьма вероятным, что эти гондванские роды образуют единую эндемичную группу, листья которой по-разному расчленены, причем закономерности расчленения общие с северными группами. Если, однако, взять всю серию, то она обнаружит заметное расхождение с известными северными сериями.

Палинологические факты косвенно подтверждают предполагаемую эндемичность гондванской раннекаменноугольной флоры. В 1971 г. Г.Плэйфорд описал визейско-нижнеамюрские миоспоры Западной Австралии и Северной Территории. По его мнению, палинофлора этой области не соответствует ни одному из

географических биоценозов, установленных Х.Дж.Салливаном на северных континентах. С этим выводом согласуются и другие палинологические исследования. Жаль, что палинологические данные, касающиеся этой проблемы, не обобщены, хотя в литературе рассеяны многочисленные интересные сведения.

В истории ангарской флоры с начала карбона и до конца перми можно видеть несколько отчетливых стадий. По меньшей мере три стадии относятся к среднему и позднему карбону. Пермская история также включает три или четыре стадии. Вообще можно говорить о подразделении всего этого отрезка времени на 8—10 частей. Некоторые флористические изменения были определенно связаны с климатическими событиями.

Основная смена в ангарской флоре, происшедшая на границе нижнего и среднего карбона (миссисипско-пенсильванская граница по американской шкале), может быть объяснена значительным похолоданием климата. Судя по растительным макроостаткам и литологическим характеристикам, климат нижнего карбона был безморозный (Мейен, 1968; Будников, 1972). Быстрое замещение лепидофитной флоры голосеменной наряду с массовым появлением растений, имеющих пикноксилные стебли с годичными кольцами, указывает на то, что похолодание было резким и внезапным. Представляется, что эта климатическая революция повлияла на тропическую флору, где на том же уровне (намюрская А/В граница) происходит хорошо известный "флористический скачок". Предполагается, что это климатическое явление оказало влияние и на гондванскую биоту.

В настоящее время мы имеем более или менее хорошо обоснованную климатическую реконструкцию для крупных отрезков верхнего палеозоя. Подробную климатическую историю Земли в каменноугольный и пермский периоды еще предстоит описать. Широкие климатические картины, обычно представляемые в литературе, слишком обобщены, чтобы служить основой для климатостратиграфических корреляций. Пока же палеоклиматический подход к сопоставлению Ангариды и Гондваны представляется единственной альтернативой в отсутствие надежной биостратиграфии, при неполных палеомагнитных последовательностях и скудных данных по абсолютному возрасту пород. До сих пор соотношение ангарских и гондванских осадочных серий основывалось главным образом на некоторых общих элементах морской фауны. Недавно В.И.Устрицкий обобщил данные о биполярном распределении некоторых родов брахиопод и двустворок. Если принять нынешнюю корреляцию между бореальными и нотальными сериями, то станут очевидными противоречия в распределении родов. Роды *Terrakea*, *Stepanowiella*, *Aulosteges*, *Windhamia*, *Pachymionia* и *Atomodesma* проходят через всю пермь в нотальной (т.е. гондванской) области, но в бореальных сериях появляются лишь в середине пермского периода или даже выше.

Удивительно, что в Австралии и Южной Америке эти роды иногда используются в качестве довода в пользу нижнепермского возраста слоев, содержащих эти ископаемые. Каменноугольный возраст этих слоев отрицается, потому что в них присутствуют "пермские" роды. Автор никогда не понимал этой аргументации. Если допустить стратиграфическую ценность этих родов, то мы должны отнести вмещающие их породы к верхней перми. Но если мы расширяем их диапазон книзу, то почему каменноугольно-пермская граница должна рассматриваться как предел? То же самое происходит и в отношении серии Лайонз и ее эквивалентов. Фактически палеонтологи принимают во внимание находки гониатитов в слоях, которые сопоставляются с верхней частью серии, и в более молодых отложениях. Еще один аргумент — появление миоспоровых сообществ с преобладанием мешковых, поскольку в Северном полушарии мешковые приобретают доминирующую роль начиная с самого основания перми.

Последний аргумент звучит совершенно ненадежно, если вспомнить все

сказанное ранее о взаимоотношениях гондванской и северной флор. Находки гониатитов заслуживают большего доверия, но мы должны учитывать все имеющиеся сведения о них, особенно хорошо документированные. К сожалению, некоторые из полученных данных систематически игнорируются. Здесь автор имеет в виду гониатиты, найденные в формации Сан Грегорио в Уругвае. Они очень близки к четырем среднепенсильванским формам. Гониатитоносные конкреции содержат богатое сообщество миоспор (Bharadwaj, 1969; Marques-Toigo, 1972). Состав последних трактуется как пермский, так как в других частях Гондваны аналогичных сообществ были получены из пластов, дающих "пермскую" фауну.

В 1972 г. Б.П.Блэк, У.Р.Морган и М.Э.Уайт опубликовали абсолютные датировки по Rb—Sr вулканических пород Ничум (Квинсленд), содержащих смешанную флору "*Cardiopteris—Glossopteris*". Эти якобы *Cardiopteris* скорее могут быть *Wuychiopsis* (=Gondwanidium). Это сообщество растений можно условно сопоставить с индийским сообществом Тальчир-Кархарбари. Возраст вулканогенных пород Ничум оценивается в $294—299 \pm 13$ млн лет, т.е. он приблизительно отвечает границе среднего и верхнего карбона. Автор полностью согласен с Б.Е. Балме в том, что если эти изменения надежны, то они подвергают сомнению общепринятое положение каменноугольно-пермской границы в гондванских разрезах.

Проведенные недавно исследования всей ангарской биоты убеждают в том, что степень эндемизма в наземных растительных сообществах обычно выше, чем в морской фауне. Между тем налицо тесный параллелизм между морской и континентальной биотами. Похолодание климата на миссисипско-пенсильванском рубеже спровоцировало быстрое обеднение бореальной фауны и основательное изменение наземной растительности. Появление типично ангарской флоры *Ruflogia* можно грубо соотнести с возрастанием эндемичности бореальной фауны верхоянского типа с *Jacutoproductus*. Эти фауна и флора сосуществовали до конца пермского периода.

Сопоставимую эволюцию можно предположить и в отношении гондванской биоты. Во всяком случае, представляется желательным непредвзятое исследование этой гипотезы. По мнению автора, знаменитую фауну *Eurydesma* можно трактовать как возможный нотальный двойник фауны *Jacutoproductus*. Не будет ничего удивительного, если древнейшие сообщества с *Eurydesma* будут отнесены к верхней части среднего карбона. Автор предполагает то же самое и в отношении древнейших сообществ *Gangamopteris—Glossopteris*.

Есть дополнительный и довольно своеобразный довод в пользу этого предположения. В Западной Австралии, где расположен один из ключевых гондванских морских разрезов, так называемый сакмарский (=ассельский + сакмарский в СССР) ярус имеет мощность, сопоставимую с остальной частью пермской системы. Это не является исключением в Гондване. Такая диспропорция в мощности неизвестна ни в одном из северных регионов с более полными морскими разрезами. Но 10—15 лет назад, когда средне- и верхнекаменноугольные морские отложения Восточной Сибири и северо-восточной части СССР ошибочно рассматривались как нижнепермские, картина мощностей была подобна австралийской. Симптоматично, что редкие находки гониатитов, которые, подобно уругвайским находкам, противоречили "пермской" датировке комплексов брахиопод и двустворок, также игнорировались.

По мнению автора, следовало бы извлечь урок из коренного пересмотра этих "пермских" (теперь средне-верхнекаменноугольных) фаун бореальной области. Другой урок должен быть извлечен из пересмотра признаваемых общими ангаро-гондванских растительных элементов.

В настоящем докладе автор намеренно подчеркнул моменты разногласий и подверг сомнению распространенные понятия. Могут сказать, что значение

некоторых мелких фактов преувеличено. Но на это можно ответить только, что истинная ценность любого факта не может быть оценена до тех пор, пока вся картина фактов не будет представлена полно и непротиворечиво. Кто достаточно дерзок, чтобы утверждать, что эта картина уже завершена?

1979. *Fourth International Gondwana Symposium. Calcutta, India. January, 1977*

КАМЕННОУГОЛЬНЫЕ И ПЕРМСКИЕ ФЛОРЫ АНГАРИДЫ (ОБЗОР)

I. ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа, написанная по любезному приглашению д-ра Д.Бхарадваджа, — первый достаточно крупный обзор ангарской флоры карбона и перми на английском языке.

Как и всякая длительно существовавшая флора, ангарская флора интересна в нескольких отношениях. Она знакомит нас со своеобразными морфологическими типами и необычными таксонами. Однако для биолога наибольшее значение ангарской флоры может состоять в другом. В течение карбона и перми ангарская флора (как, видимо, и гондванская), особенно во внутренних районах Ангариды, эволюционировала в высокой (но не полной) изоляции от смежных флор экваториального пояса. Экваториальные и внутритропические флоры, существовавшие преимущественно независимо в течение многих десятков миллионов лет, дают нам несколько независимых образцов эволюции, сравнение которых поможет вскрыть общие закономерности эволюции высших растений.

Помимо литературных данных и результатов собственных исследований, частью проведенных специально для настоящего обзора, автор пользовался сведениями, любезно предоставленными М.В.Дуранте, Г.Н.Садовниковым и А.В.Гоманьковым, за что автор им искренне признателен.

В обзоре рассматриваются комплексы только макрофоссилий. Комплексы миоспор упоминаются лишь в отдельных случаях. Данные, опубликованные автором ранее в обзорных и описательных статьях на английском и немецком языках (Meuен, 1969a,b, 1970b, 1971b, 1972, 1975, 1976, 1976—1972, 1978b, 1979a, b; Chaloner, Meuен, 1973; Maheshwari, Meuен, 1975), приводятся ниже сокращенно. В списках растений авторы видовых эпитетов приводятся лишь при первом упоминании. Авторы родовых названий приводятся лишь в тех случаях, если эти роды не вошли в индекс Andrews'a (1970).

Все рисунки, кроме особо отмеченных, выполнены автором. Оригиналы изображенных образцов, если это специально не оговорено, хранятся в Геологическом институте АН СССР (Москва).

II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНГАРСКОЙ ФЛОРЫ

Первые сведения об ангарской флоре содержатся в работах А.Броньяра, который описал образцы, привезенные из Приуралья экспедицией Р.Мурчисона, С.С.Куторги, описавшего небольшую коллекцию из перми Приуралья, Г.Р.Гепперта и Г.Б.Гейница, описавших тоже небольшие коллекции из перми Сибири. О.Геер описал несколько ископаемых растений из перми Новой Земли. Отдельные упоминания о находках ископаемых растений есть и в геологических работах прошлого века. Более детально ранняя история изучения ангарской флоры Русской платформы и Приуралья изложена М.Д.Залесским (1927), Сибири — М.Д.Залесским (1918) и М.Ф.Нейбург (1948). Исторические очерки есть и в других

региональных монографиях и обзорных статьях: по Печорскому Приуралью (Нейбург, 1960б), Кузбассу (Радченко, Шведов, 1940), Таймыру (Шведов, 1961), Приморью (Зими́на, 1977), Монголии (Дуранте, 1976).

Систематическое изучение ангарской флоры началось в 70-х годах прошлого века, когда И.Ф.Шмальгаузен описал большие коллекции из карбона Минусинского бассейна и перми Кузнецкого, Тунгусского, Печорского бассейнов, Прикамья и Приуралья. Из-за досадной ошибки в коллекционировании (были смешаны образцы из юрской и пермской частей разреза) он отнес пермскую флору Кузбасса к юре, а поскольку сходство флор Тунгусского, Печорского и Кузнецкого бассейнов у него не вызывало сомнений, то и вся ангарская флора бассейнов была описана как юрская (Schmalhausen, 1879). Тем не менее значение исследований Шмальгаузена было очень велико, т.е. из его работ, основанных на представительных сборах, можно было составить общее представление о разнообразии ангарских растений. Его работы были хорошо иллюстрированы, хотя некоторые рисунки, как показывает их сравнение с оригиналами, недостаточно точны.

После смерти Шмальгаузена в 1894 г. систематическое изучение ангарской флоры приостановилось, лишь отдельные коллекции попадали зарубежным палеоботаникам для определения. Так, Р.Зейллер получил от И.П.Толмачева большую коллекцию, собранную в Кузбассе, и правильно отнес эту флору к перми. В.Готан описал несколько образцов с Нижней Тунгуски. Любопытно, что на одном из образцов лист кордаита наложился на *Paracalamites*, а Готан принял связь этих растений за органическую.

В 1909 г. И.Петунников описал коллекцию, собранную в Кузбассе. С 1911 г. начали выходить работы М.Д.Залесского, посвященные ангарской флоре. Им были опубликованы несколько статей и два больших атласа с изображениями карбоновых и пермских растений Сибири и Монголии (1918), Русской платформы и Приуралья (1927). Ценность этих атласов, кроме прочего, заключается в том, что в них даны хорошие фотографии образцов, изображенных на рисунках в более ранних публикациях, в том числе И.Ф.Шмальгаузена.

По этим атласам и сейчас можно составить хорошее представление об общем облике ангарской флоры, начиная с серпуховского века (намюр А). Статьи М.Д.Залесского, частью написанные в соавторстве с Е.Ф. Чирковой (позже Чирковой-Залесской), выходили с 1911 по 1940 г. Долго его статьи были главным источником вновь поступавших сведений об ангарской флоре как отдельных регионов, так и всего материка Ангариды. Он описал основные роды ангарской флоры, в том числе множество новых родов (*Angarodendron*, *Angaropteridium*, *Angaridium*, *Lepeophyllum*, *Nephropsis*, *Tychtopteris*, *Glottophyllum*, *Paracalamites*, *Lophiodendron*, *Mesopitys*, *Phylladoderma*, *Phyllopteris*, *Comia*, *Compsopteris*, *Pursongia*, *Bardocarpus*, *Sylvella* и др.) и видов, сохраняющихся в списках растений и сейчас. Первые работы Залесского выполнялись очень тщательно. В них даны детальные описания, обширные сравнения новых таксонов с ранее описанными, хорошие изображения. Но с годами качество его работ становилось все хуже и хуже. Во многих статьях конца 20-х и во всех статьях 30-х годов описано огромное число новых родов и видов, большая часть которых иллюстрирована одним-двумя рисунками, описания короткие, сравнения или вовсе отсутствуют, или мало помогают пониманию диагностических признаков родов и видов. Очень много таксонов описано по единичным образцам. Большая часть образцов Залесского утрачена, так что теперь невозможно провести ревизию большинства его родов и видов. В работах Залесского описаны растения из всех основных районов Ангариды — от Приморья и Верхоянья до Поволжья и от Таймыра до Монголии. Хотя во многих случаях в его руки попадали небольшие коллекции, он имел возможность составить представление об ангарской флоре в целом. Понятно, что его интересовали вопросы происхождения и возраста ангарской флоры, а

также ее соотношения с другими флорами. Он выдвинул идею, что вся ангарская флора, ныне относимая к интервалу от среднего карбона до верхней перми, принадлежит только к перми. Ангарскую флору он считал близкородственной гондванской.

В 20-х годах изучением флоры Кузбасса стали заниматься М.Ф.Нейбург, В.А.Хахлов и А.В.Аксарин (последний опубликовал лишь одну статью). Небольшое количество образцов с этого времени и далее попадало в руки А.Н.Криштофовича. Главная заслуга М.Ф.Нейбурга и В.А.Хахлова заключается в том, что они показали смешение юрских и пермских растений в старых сборах в Кузбассе и ясно отделили юрские и пермские угленосные толщи. [Мысль об этом высказывалась и раньше; она была особенно убедительно аргументирована М.К.Елиашевичем в 1922 и 1927 гг. Этот исследователь изучал пермскую флору Приморья и сравнивал ее с кузнецкой. Позже он уехал в США и изменил фамилию на Elias.] Ими было подмечено закономерное изменение комплексов растений в Кузбассе, что послужило становлению фитостратиграфической схемы сначала Кузбасса, а затем и Сибири в целом. В этом отношении особенно велика заслуга М.Ф.Нейбурга, которая впервые разделила разрез Кузбасса на последовательные интервалы, каждый со своей флористической характеристикой. Несколько позже она наметила аналоги этих интервалов в других районах Сибири. Она же впервые выделила в Кузбассе триасовые флороносные толщи. Начиная с 40-х годов Нейбург стала заниматься пермской флорой Печорского бассейна и подготовила три монографии по этой флоре (1960б, 1964, 1965; две последние были опубликованы после ее кончины С.В.Мейеном).

В отличие от Залесского Нейбург придавала очень большое значение детальным описаниям, сравнениям, синонимике, изображениям и точной стратиграфической привязке конкретного материала. Почти все ее коллекции сохранились, и это дает возможность составить ясное представление о ее понимании таксонов.

В распоряжении Нейбурга были коллекции из многих мест Ангариды, так что перед ней вставали те же вопросы, что и перед Залесским. Она не разделяла взглядов Залесского на возраст комплексов ангарской флоры, но, как и он, склонялась к мысли о связях ангарской и гондванской флор. Одна из главных заслуг Нейбурга — открытие богатых комплексов мхов в перми Печорского, Кузнецкого и Тунгусского бассейнов. Это открытие стало возможным благодаря привлечению более совершенных методов исследования. Нейбург впервые предприняла систематическое изучение кутикулы ангарских растений и именно в этом направлении ориентировала работы С.В.Мейена. Как будет показано ниже, изучение ангарских растений более современными методами сильно изменило представления об ангарской флоре.

В.А.Хахлов опубликовал с 1929 по 1964 г. довольно много работ по ангарской флоре Сибири и Монголии. Он первым после работ Шмальгаузена обратился к флоре доугленосного нижнего карбона Сибири. Он же впервые описал корвунчанскую (пермо-триасовую) флору Тунгусского бассейна. Ему принадлежит главная заслуга в изучении флоры Норильского бассейна. К сожалению, все работы Хахлова выполнены небрежно и с таким количеством морфологических и таксономических ошибок, что пользоваться ими без обращения к образцам совершенно невозможно. Поэтому палеоботаники обычно просто игнорируют большую часть его работ, в том числе и монографию о членистостебельных Норильского бассейна. Правда, большинство органоделов к работам Хахлова, сохраняемых в музее Томского университета, остается непереизученным.

В начале 30-х годов ангарской флорой стал заниматься Г.П.Радченко. Его первые работы были посвящены пермской флоре Кузбасса и содержат хорошие описания и изображения ряда родов и видов. Радченко впервые обратил внимание на детали строения побегов членистостебельных и листьев кордаитов. В

его работах тех лет (как и в статьях М.Ф.Нейбург) мы находим подробные сведения о стратиграфии местонахождений. В 1940 г. он вместе с Н.А.Шведовым опубликовал прекрасную монографию о пермской флоре и фито­стратиграфии Тунгусского бассейна с полными описаниями, рисунками и фотографиями растений. В послевоенные годы Радченко изучал флоры Кузбасса, Минусы, Казахстана, Монголии, Забайкалья, Приморья, Северо-Востока СССР. Его исследования шли в нескольких направлениях: систематика и эволюция ангарских растений; региональная стратиграфия, в частности детальная фито­стратиграфия Кузнецкого, Минусинского и Тунгусского бассейнов, а также Приморья (ему и В.К.Елисейевой принадлежит первая детальная фито­стратиграфическая схема перми Приморья); фитогеографическое районирование Евразии в карбоне и перми; тафономия. Его взгляды будут рассмотрены в соответствующих разделах обзора. Одна из главных заслуг Радченко — установление своеобразия ангарской флоры нижнего карбона.

Н.А.Шведов, начавший работу в Тунгусском бассейне вместе с Радченко, описал пермскую флору Пай-Хоя. Но главный его вклад в познание ангарской флоры — описание флоры Таймыра. Кроме того, он в течение многих лет определял коллекции, собранные в Верхоянье и на Северо-Востоке СССР.

С 50-х годов флоры Кузнецкого, Горловского, Тунгусского и Минусинского бассейнов, преимущественно для целей детальной стратиграфии, изучали С.Г.Горелова (первоначально работавшая с Г.П.Радченко) и С.В.Сухов. С.Г.Горелова опубликовала обзор карбоновых флор Сибири (Gorelova, 1978), а С.В.Сухов (1969) — единственную монографию по верхнепалеозойским семенам Сибири.

Ангарскую флору изучали и многие другие палеоботаники. Ниже дается перечень их фамилий, распределенных по регионам. В этот перечень включены и уже упоминавшиеся палеоботаники.

Печорское Приуралье (включая Печорский бассейн): А.В.Богов, В.П.Владимирович, Х.Р.Домбровская, М.Д.Залесский, Г.Г.Манаева, С.В.Мейен, М.Ф.Нейбург, С.К.Пухонто, Г.Г.Смоллер, Л.А.Фефилова, В.И.Чалышев, Е.Ф.Чиркова, И.Ф.Шмальгаузен.

Русская платформа и Приуралье: А.В.Богов, А.Броньяр, В.П.Владимирович, А.В.Гоманьков, Н.К.Есаулова, М.Д.Залесский, А.Н.Криштофович, С.С.Куторга, С.В.Мейен, Т.А.Тефанова, Л.А.Фефилова, Е.Ф.Чиркова, И.Ф.Шмальгаузен.

Казахстан и Алтай: М.Д.Залесский, А.Н.Криштофович, С.В.Мейен, М.Ф.Микунов, М.Ф.Нейбург, Г.П.Радченко, М.И.Радченко, К.З.Сальменова, С.В.Сухов, Е.Ф.Чиркова.

Средняя Азия: Т.А.Искандарходжаев, С.В.Мейен, Г.П.Радченко, Л.И.Савицкая, Т.А.Сикстель.

Кузнецкий и Горловский бассейны: А.В.Аксарин, С.К.Батяева, О.А.Бетехтина, Н.Г.Вербицкая, В.П.Владимирович, Р.Р.Гейниц, Г.Б.Гепперт, Л.В.Глухова, С.Г.Горелова, В.И.Данилов, М.Д.Залесский, Р.Зейллер, В.Г.Лепехина, С.В.Мейен, Л.В.Меньшикова, М.Ф.Нейбург, О.Н.Никитина, М.Д.Парфенова (Артамонцева), И.Петунников, Г.П.Радченко, О.К.Скрипко, С.В.Сухов, В.А.Хахлов, Е.Ф.Чиркова, И.Ф.Шмальгаузен.

Минусинский бассейн и отдельные впадины юга Сибири: А.Р.Ананьев, В.А.Ананьев, Л.В.Глухова, С.Г.Горелова, М.Д.Залесский, С.В.Мейен, М.Ф.Нейбург, М.В.Ошуркова, Н.М.Петросян, Г.П.Радченко, С.В.Сухов, В.А.Хахлов, И.Ф.Шмальгаузен.

Тунгусский и Норильский бассейны: А.Р.Ананьев, Н.Г.Вербицкая, В.П.Владимирович, Ю.Г.Гор, В.Готан, М.Д.Залесский, В.М.Ковбасина, С.В.Мейен, Н.К.Могучева, М.Ф.Нейбург, В.Д.Принада, Г.П.Радченко, Е.С.Рассказова, Г.Н.Садовников, А.Н.Толстых, В.А.Хахлов, Н.А.Шведов, И.Ф.Шмальгаузен.

Таймыр: М.Д.Залесский, М.Ф.Нейбург, Г.Н.Садовников, Е.Ф.Чиркова, Н.А.Шведов.

Верхоянье и Северо-Восток СССР: Н.Г.Вербицкая, М.В.Дуранте, А.Ф.Ефимова, М.Д.Залесский, С.В.Мейен, Г.П.Радченко, Е.С.Рассказова, А.Н.Толстых, Н.А.Шведов, Б.М.Штемпель.

Приморье: В.И.Бураго, Н.Г.Вербицкая, М.В.Дуранте, М.К.Елиашевич (Элиас), М.Д.Залесский, А.Н.Криштофович, В.Г.Зими́на, Г.П.Радченко.

Монголия: М.В.Дуранте, М.Д.Залесский, А.Н.Криштофович, С.В.Мейен, М.Ф.Нейбург, Г.П.Радченко, Н.Смирнов, В.А.Хахлов, И.Ф.Шмальгаузен.

Забайкалье: Г.П.Радченко.

Северный Китай: М.В.Дуранте, Т.Г.Галле, Ли Сынсюэ.

Афганистан: С.В.Мейен.

Библиография наиболее важных работ по флоре Ангариды уже давалась в литературе (Мейен, 1970а; Меуен, 1978b; Нейбург, 1948; см. также библиографию в настоящей статье). Всего ангарской флоре посвящено около 50 крупных монографий и несколько сот статей. И тем не менее общая изученность ангарской флоры несравненно ниже, чем евразийской. Подавляющее большинство статей содержит лишь списки ископаемых растений. В течение более чем 100 лет ангарские растения изучались с небольшими увеличениями в отраженном свете. Анатомическое изучение коснулось лишь древесины и немногих других растений. Кутикулярные исследования были крайне ограниченными. Лишь с конца 50-х годов началось более детальное изучение ангарских растений с применением мацерации фитолейм, изготовлением трансфер-препаратов. Эти исследования привели к открытию листостебельных мхов и к серьезным изменениям систематики кордаитов, плауновидных, птеридоспермов и папоротников. Более систематически стали изучаться и фруктификации, в том числе споры из спорангиев.

Дополнительные сведения по истории изучения ангарской флоры и ее растений даются в последующих разделах обзора.

III. СТРАТИГРАФИЯ ФЛОРОНОСНЫХ ТОЛЩ

Геологическая служба СССР использует стратиграфические схемы, принимаемые на региональных стратиграфических совещаниях. Они утверждаются Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР (МСК). Все датировки флороносных толщ и используемые ниже подразделения карбона и перми даются согласно таким официальным схемам. Недочеты их, если они очевидны, поясняются.

Ниже под верхним палеозоем понимается карбон и пермь. Термин "пермокарбон", иногда используемый в литературе, ниже не употребляется из-за его многозначности. В СССР, Монголии и Китае, т.е. во всех странах, где есть ангарская флора, принимается трехчленное деление карбона. Нижний карбон делится на турнейский, визейский и (в СССР) серпуховский (=намюр А) ярусы; средний карбон — на башкирский (=намюр В—С, вестфал А и, может быть, вестфал В) и московский (остальная часть вестфала) ярусы; верхний карбон — на касимовский и гжельский ярусы. Канабрийскому ярусу Западной Европы соответствуют верхи московского — низы касимовского яруса, т.е. стефан несколько больше верхнего карбона (детали см.: *Wozniak et al., 1979*).

Нижняя граница карбона в СССР принимается в основании гониатитовой зоны *Wosklumeria*, т.е. на целую зону ниже, чем в Западной Европе. Это означает, что некоторые комплексы флоры, относимые в Западной Европе к верхнему девону, в СССР включаются в нижний карбон. Верхняя граница карбона в СССР понимается как основание ассельского яруса и проходит между фузулинидовыми зонами *Daixina sokensis* и *Schwagerina vulgaris*.

Пермь в СССР делится на два отдела и несколько ярусов, стратотипы которых расположены на севере и востоке Русской платформы, в Среднем и Южном

Т а б л и ц а 1. Межрегиональная корреляция верхнего палеозоя Ангариды (составлено М.В. Дуранте и С.В. Мейеном)

Возраст	Коррелятивные флористические комплексы (фитогоризонты)	Кузнецкий бассейн (горизонты)	Тунгусский бассейн (горизонты)	Северная часть Зап. Верхоянья (свиты)	Северо-Восток СССР Дальний Восток (свиты)
РТ	Пост-кордаитовый		Корвунчанская серия (нижняя часть)	Эквиваленты корвунчанской серии Тунгусского бассейна	
	Сульцивный (S)	Тайлуганский Грамотеинский	Гагарьеостровский		
Р ₂	Руфлориево-сульцивный (RS)	Ленинский	Устьдегалинский	Дулгалахская	Сицинская и ее аналоги Владивостокская
	4-ый руфлориево-кордаитовый (RC-4)	Ускатский Казанково-Маркинский	Пеляткинский		
	3-ий руфлориево-кордаитовый (RC-3)	Кузнецкий	Эквиваленты Кузнецкого горизонта Кузбасса		
	2-ой руфлориево-кордаитовый (RC-2)	Ускатский Кемеровский	Бургуклинский		
Р ₁	1-ый руфлориево-кордаитовый (RC-1)	Ишановский		Верхний Сюренская Нижний Халджинская	Поспеловская Дунайская
	3-ий руфлориевый (R-3)	Промежуточный	Эквиваленты Промежуточного горизонта Кузбасса	Эчийская Мегенская Халданская	
С ₃	2-ой руфлориевый (R-2)	Алыкаевский	Катский	Верхний	Северо-Восток СССР Эквиваленты Алыкаевского, Мазуровского и Каезовского горизонтов Кузбасса
	С ₂	1-ый руфлориевый (R-1)		Мазуровский	
Перидоспермовый (Pter.)		Каезовский	Янготойский	Суорганская Юпенчинская Сетачанская	
С _{1s} С _{1v}	4-ый лепидофитовый (L-4)	Острогский	Тушамский	Былыкатская	
		Верхотомский			

Сокращения: С_{1v} – визейский ярус; С_{1s} – серпуховской ярус; С₂ – средний карбон; С₃ – верхний карбон; Р₁ – нижняя пермь; Р₂ – верхняя пермь; РТ – пермо-триас.

Приуралье. Нижняя пермь делится на ассельский, сакмарский, артинский и кунгурский ярусы, а верхняя пермь — на уфимский, казанский и татарский ярусы. Граница перми и триаса принимается по основанию зоны *Otoceras* индского яруса. Считается, что в континентальных отложениях Русской платформы эта граница проходит между татарским ярусом и ветлужской серией. Эта граница сопровождается перерывом и иногда угловым несогласием.

Прослеживание всех этих официально принятых подразделений карбона и перми во флороносных толщах Ангариды связано с очень большими трудностями из-за биогеографической дифференциации, проявляющейся как в морской фауне, так и в наземной флоре. Эта дифференциация нарастает от начала карбона к концу перми. В морских отложениях самых низов карбона Сибири прослеживаются западноевропейские зоны фораминифер и конодонтов. Но уже в верхней части турне — низах визе своеобразие фауны Сибири затрудняет точное проведение границы ярусов. Выделить в Сибири те же подразделения визе, что и в морских отложениях Европы, не удастся, а граница визе и серпухова в Сибири уж очень дискуссионна. Серпуховская фауна Сибири сильно отличается от европейской, а начиная со среднего карбона сибирская бореальная фауна (верхоянского типа) в основном эндемичная. Выделить в ней комплексы, соответствующие башкирскому и московскому ярусам, в сущности, нельзя. Весьма дискуссионно и выделение здесь верхнего карбона. Граница среднего и верхнего карбона, а также карбона и перми проводится в морских отложениях Таймыра, Верхоянья и Северо-Востока СССР не столько путем прямой корреляции со стратотипическими разрезами Русской платформы, сколько по местному небольшому обновлению фауны. Так, одним из критериев проведения границы карбона и перми служит смена видов эндемичного рода *Jacutorproductus*, но неизвестно, как соотносится эта смена с границами фузулинидовых зон экваториального пояса. Тем не менее при определении возраста континентальных толщ пока приходится опираться на эту условную датировку комплексов морской фауны.

Опорные разрезы флороносных толщ Ангариды расположены в Минусинском бассейне (турне, визе), Кузбассе (серпухов — верхняя пермь), Печорском Приуралье (кунгур — верхняя пермь), Тунгусском бассейне (переходные толщи от перми к триасу). Схемы сопоставления этих разрезов с морскими приведены на табл. 1 и 5. Характеристика флороносных горизонтов, перечисленных на таблицах, дается в разделе V. Там же будет дана краткая характеристика вмещающих флору толщ.

Континентальные толщи турне и визе с флорой лучше всего изучены в Минусинском бассейне. Они сопоставляются с морскими отложениями Кузбасса с помощью анализа цикличности осадконакопления (Грайзер, 1967). Принимается, что проявление мористости осадков в Минусинском бассейне совпадает с максимальной трансгрессией в Кузбассе. Нижняя граница карбона в Кузбассе определяется по морской фауне и проводится по подошве абышевского горизонта (Путеводитель..., 1975). С ней совпадает появление туфогенного материала. Соответствующие проявления вулканизма отмечаются в быстринской свите Минусинского бассейна. В Кузбассе флористическая смена на границе IV лепидофитового и птеридоспермового горизонтов отмечена морской ингрессией с фауной низов башкирского яруса. Сопоставление более молодых континентальных отложений карбона и перми с морскими основано на разрезах Верхоянья и Северо-Востока СССР, где в преимущественно морских толщах есть континентальные прослои с флорой (Дуранте, Израилев, 1977; Мейен, 1978b, 1979b). В Верхоянье, на Таймыре, в Печорском Приуралье и Монголии есть разрезы с морской фауной и наземной флорой верхов нижней перми, верхней перми и низов триаса (Дуранте, 1976; Дуранте, Израилев, 1977; Мейен, 1971a; Мейен, 1978b;

Зимина, 1977; Бураго и др., 1974; и др.). Тем не менее важно помнить, что проблема сопоставления морских и континентальных толщ остается. Поэтому принятая в настоящем обзоре датировка комплексов ангарской флоры нуждается в более полном обосновании.

IV. СИСТЕМАТИКА АНГАРСКИХ РАСТЕНИЙ

Степень уверенности, с которой те или иные ангарские растения размещены в надродовых таксонах, различна. В некоторых случаях известны фруктификации или макроструктура вегетативных листьев или иных вегетативных органов. В других случаях приходится опираться на одни лишь макроморфологические признаки. В сомнительных случаях те или иные роды помещены в надродовые таксоны в качестве сателлитных. Понятие сателлитного рода предложено автором (Мейен, 1978в) для инвентаризационных целей.

Изучение ангарских растений убеждает в необходимости серьезных изменений в систематике на надродовом уровне. Необходимо введение ряда новых надродовых таксонов. Кроме того, необходимо отказаться от установления таксонов по одним лишь вегетативным частям. Например, по этой причине нельзя принять такие семейства, как *Lepidodendropsidaceae* или *Caenodendraceae*. Недопустимо производить названия семейств и порядков от родов, установленных по вегетативным частям (см. подробнее: Meyen, 1971b, 1978a). В противном случае возникают непреодолимые номенклатурные трудности. Ранее автором (Meyen, 1978a) были предложены названия для некоторых порядков и обоснованы новые семейства.

1. МОХОВИДНЫЕ

Остатки моховидных были открыты в Кузбассе в 30-х годах М.Д.Залесским, который принял их за хвойные и описал как *Walchia spinulifolia* Zal. По-видимому, те же мхи В.А.Хахлов (1940) описал из перми Тунгусского бассейна и отнес к новому роду и виду *Burussiella minima* Chachl. Позже М.Ф.Нейбург (1960а) обнаружила многочисленные остатки мхов в сборах разных геологов из верхов нижней и верхней перми Печорского, Кузнецкого и Тунгусского бассейнов. Она описала роды *Polyssaievia* (сюда вошел вид Залесского; возможно, что род *Burussiella* — старший синоним этого рода), *Intia*, *Bachtia*, *Uskatia*, *Bajdaievia*, *Protosphagnum*, *Junjagia*, *Vorcitannularia*. Три последних рода она отнесла к новому порядку *Protosphagnales*, а остальные — к *Bryales*. Результаты исследования Нейбург неоднократно рассматривались в обзорах (Lacey, 1969; Jovet-Ast, 1967), и нет необходимости в повторении. Исследование моховидных Печорского Приуралья продолжала Л.А.Фефилова (1978а), описавшая новые таксоны, в том числе новые роды *Kosjunia* и *Syrjagia*. Автор (Мейен, 1971) обнаружил протосфагновые мхи в татарских отложениях Южного Приуралья. Позже оказалось, что они характерны для многих местонахождений верхнетатарской флоры Русской платформы, где иногда встречаются большими скоплениями. Здесь же найдены и новые таксоны мхов (пока не описаны). Скопления мхов встречаются в слоях, в которых, помимо растительных остатков, много остракод, конхострак и пеллеципод, попадаются оогонии харовых водорослей. Возможно, что эти мхи были водными. До сих пор не обнаружены гаметангии и спорангии ангарских мхов.

Остатки печеночников в ангарской флоре достоверно неизвестны. Г.П.Радченко (1965а) отнес к печеночникам род *Ricciopsis* Radczenko (non Lundblad), являющийся младшим синонимом рода *Barakaria*, принадлежащего к членисто-стебельным (Meyen, 1969а). В перми Печорского Приуралья встречаются лентовидные остатки, возможно принадлежащие печеночникам, но их детальное

изучение пока не предпринималось. С.Г.Горелова (Горелова и др., 1973) изобразила (табл.1, фиг.5, 6) без описания *Ricciopsis* (?) *ziminskiensis* Verbitskaya (MS). Уплощенные листоподобные образования этого растения многократно дихотомически делятся. Микроструктура этих растений неизвестна. Подобные остатки попадались мне в бургу克林ских (нижняя пермь) отложениях Тунгусского бассейна. В одном случае они были найдены прикрепленными с двух сторон к довольно толстой оси. По-видимому, речь идет не о талломах печеночника, а о каких-то корневых образованиях, может быть, о коралловидных корнях голосеменных, подобных известным у современных цикадовых

2. ПЛАУНОВИДНЫЕ

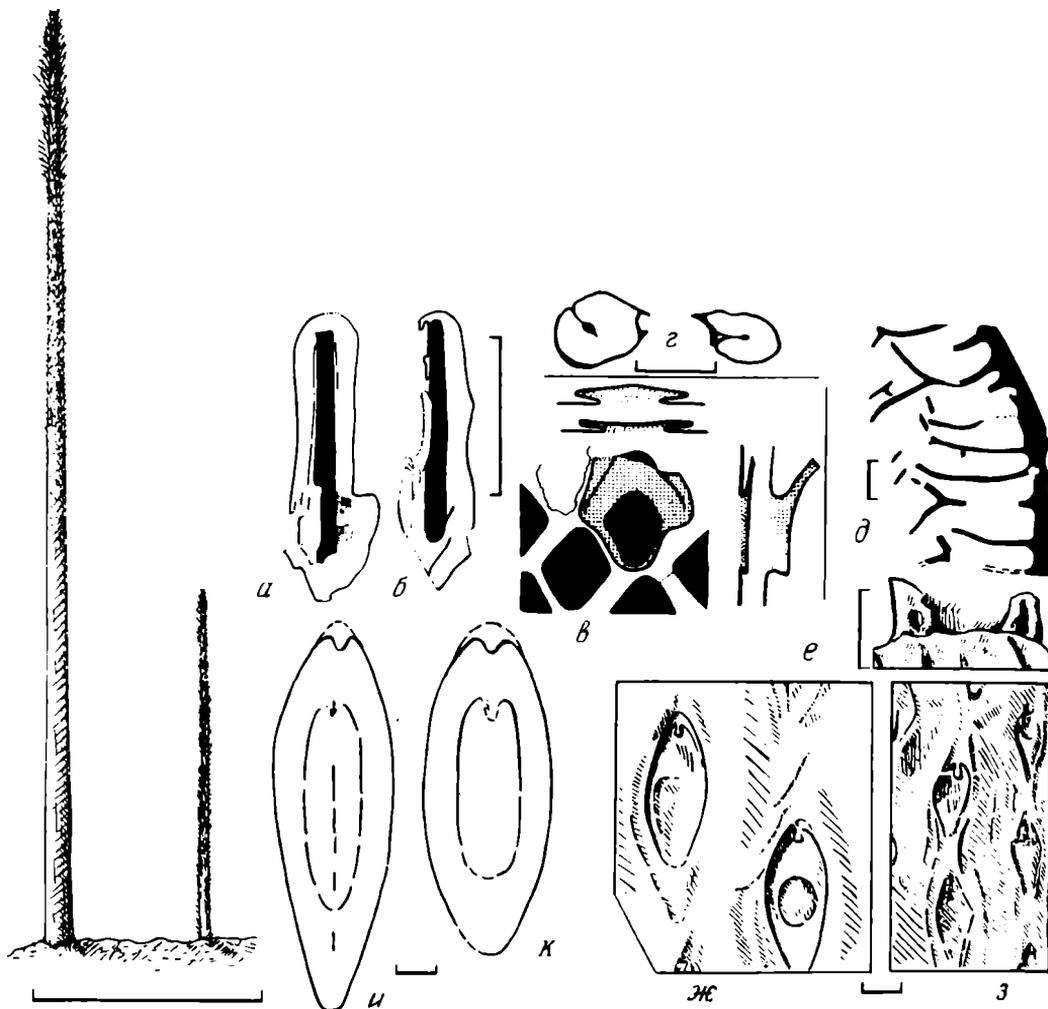
Детальный обзор карбоновых и пермских плауновидных Ангариды был опубликован автором несколько лет назад (Meуen, 1976). Поэтому ниже сведения о плауновидных приводятся в сокращенном виде, но с добавлениями, полученными в последние годы.

Списки нижнекарбоновых плауновидных Сибири, принадлежащие разным авторам, сильно отличаются из-за неодинаковых взглядов на соотношение ангарских и еврамерийских родов. Одни авторы относят ангарские лепидофиты к еврамерийским родам (*Sublepidodendron*, *Lepidodendron*, *Demetria*) и даже видам (*Lepidodendropsis himeri*, *Cyclostigma kiltorkense* и др.). Другие считали ангарские лепидофиты преимущественно эндемичными. Проведенная ревизия показала, что морфологические типы лепидофитов Ангариды в целом те же, что и в еврамерийской флоре, но есть и отличия. В Ангариде до сих пор не найдены достоверные ризофоры *Stigmaria* (табл. XXXIV, фиг. 5) и стробилы типа *Lepidostrobos* и *Lepidosarpon*. Преобладают формы с неветвящимися побегами (рис. 50) и неоппадающими листьями, обычны подлистные пузыри. Значительная часть лепидофитов имела пазушную лигульную ямку. Подавляющее большинство форм имело протостелу двух типов: 1) округлую с многочисленными периферийными протоксилемными пучками, 2) звездчатую в сечении. Признаки родов показаны на табл. 2.

Благодаря любезности Т.А.Ищенко автор познакомился с коллекцией лепидофитов из верхнего девона Донбасса (рис. 51, г—з; табл. XXXIV, фиг. 2, 9). Эти лепидофиты были ранее частично описаны Залесским (1931) и Ищенко (1961), но морфология их листовых подушек была неверно интерпретирована, а это повело к таксономическим ошибкам. На рис. 51, д—ж и табл. XXXIV, фиг. 8, 9 изображены некоторые из этих лепидофитов, условно обозначенные как формы А и В (образцы хранятся в ИГН АН УССР, Киев). Форма А (рис. 51, ж, з; табл. XXXIV, фиг.8) имеет ромбические листовые подушки с четкой пазушной лигульной ямкой и крупным подлиственным пузырем. Хорошо видна независимость обеих структур. Это показывает ошибочность мнения Н.С.Снигиревской (1980), что подлистной пузырь соответствует глоссоподобию. Форма А по очертанию подушек очень сходна с сибирским родом *Tomiodendron* (рис. 51, и,к; табл. XXXIV, фиг. 6, 7), а по размерам подушек — с *Eskdalia*. У *Eskdalia* такие крупные подлистные пузыри неизвестны.

Форма В (рис. 51, д, е; табл. XXXIV, фиг. 3) имеет вильчатые листья с крупной пазушной ямкой лигулы и звездчатую в сечении стелу. Форма В отличается от сибирского рода *Ursodendron* только вильчатыми листьями. Однако строение верхней части листа *Ursodendron* неизвестно. С формой В ассоциируют аппендиксы стигмарий (рис. 51, г).

В верхнем девоне Донбасса есть также мелкоподушечные формы без лигульной ямки и с четким подлиственным пузырем. Листовые подушки этих лепидофитов устроены в принципе так же, как у ангарского рода *Angarophloios*.



Р и с. 50. Реконструкция *Tomiodendron* (слева) и *Lophiodendron*. Линейка — 1 м

Р и с. 51. Лепидофиты Сибири и Донбасса: а, б — предполагаемые спорофиллы, IV лепидофитовый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Чесноковки, д. Верхотомское; в — *Angarophloios planus* (Neub.) S. Meyen, экз. № 4033/259, нижняя часть листа, ухотившая в породе и вскрытая препарированием, с сильно развитыми крыльями и небольшой пяткой (показаны сверху и справа схематически до и после захоронения), I рифлориевый комплекс, Тунгусский бассейн, р. Чуня (=табл. XXXV, фиг. 1—4); г — поперечные сечения корневых аппендиксов (?), ассоциирующих с лепидофитами на фиг. д, е в одном слое, экз. № 106; д — лепидофит формы А, экз. № 41, вильчатые листья, верхний девон, Донбасс, р. Волноваха; е — тот же вид, экз. № 86, основания листьев с лигульными ямками, вид сверху, там же; ж — лепидофит формы А, экз. № 143, мелкие лигульные ямки и крупные подлистовые пузыри, там же (=табл. XXXIV, фиг. 8); з — лепидофит, близкий к предыдущему, но более сходный с *Eskdalia* по размерам и очертаниям подушек, экз. № 144, там же; и, к — листовые подушки *Tomiodendron kemeroviense* (Chachl.) Radcz., образцы № 873/136, 70-2, видны лигульные ямки и вытянутые подлистовые пузыри (=табл. XXXIV, фиг. 7, 6; Meyen, 1976, табл. 4, фиг. 32; табл. 5, фиг. 39, 41), там же, где и а, б. Линейка к фиг. а — в — 1 см, к фиг. г — к — 1 мм; д — з — из коллекции Т.А. Ищенко

Но у последнего сильно развиты крылья и пятка листовой подушки, т.е. листья были отчетливо пельгатыными (рис. 51, в; табл. XXXV, фиг. 1—4). Среди донецких лепидофитов есть формы, описанные Залесским как *Helenia elegans* Zal. Их декортицированные стебли несут структуру из анастомозирующих борозд. Сходный облик имеют декортицированные стволы из Кузбасса, описанные Хохловым

Т а б л и ц а 2. Синоптическая таблица, показывающая распространение морфологических признаков в родах ангарских каменноугольных лепидофитов

	Ветвление стебля	Лигуль- ная ямка	Подлист- товой пузырь	Попереч- ное сече- ние стелы	Очерта- ния ли- стовых подушек	Морфо- логия листьев
Tomiodendron	—	+	+			?
Lophiodendron	—	—	+			
Angarophloios	—	+	+	?		?
Angarodendron	—	—	+			
Eskdalia	+	+	+			
Ursodendron	+	+	—			
Cyclostigma	—	— ?	—	?		?
"Protolpidodendropsis" carnegianum	+	?	—	+	?	?

(1947a) как *Dictyodendron tetragonum* Chachl. (табл. XXXIV, фиг. 3, 4) и, возможно, близкие к *Angarophloios* или *Lophiodendron* (табл. XXXV, фиг. 5).

Таким образом, по общей организации лепидофиты нижнего карбона Ангариды (до серпуховского яруса включительно) более сходны с верхнедевонскими лепидофитами Донбасса, чем с кульмскими лепидофитами Еврамерийской области. Род *Eskdalia* в этой области не поднимается выше визе. Еврамерийские серпуховские лепидофиты уже нацело принадлежат к высокоразвитым родам *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Sigillaria* и др., некоторые из которых известны из турне и визе. В среднем карбоне Ангариды лепидофиты (*Angarodendron*, *Angarophloios*) удерживают свой древний облик. Высокоработные формы здесь так и не появились. Мы не находим в Ангариде и такие специализированные структуры, как мощная многослойная кора, листовые рубцы с рубчиками парихн, подлиственные парихны, устьичные желобки на листьях, редукция мегаспор до одной, образование семеподобной структуры мегаспорофилов и др. Степень разветвленности ангарских лепидофитов невелика. Большая часть их имела неветвящиеся стволы.

К сожалению, об органах размножения ангарских лепидофитов известно очень мало. Это не дает возможности относить их к определенным семействам и порядкам. На рис. 51, а, б изображены предполагаемые изолированные спорофиллы с сильно вытянутым спорангием (?). Они найдены в одном

захоронении с многочисленными лепидофитами, большей частью принадлежащими к *Tomiodendron* (рис. 50, 51, и, к). В этом же захоронении встречаются шиповатые мегаспоры. В нижнем карбоне Монголии М.В.Дуранте (личное сообщение) нашла вместе с лепидофитами ангарского облика многочисленные гладкие мегаспоры. М.В.Ошуркова (1968) описала мегаспоры из среднего карбона Тунгусского бассейна. Часть их, видимо, принадлежит *Angarodendron*. Она показала, что сечения мегаспор в петрографических шлифах углей ранее ошибочно относились к водорослям (*Pastillus cellulosis*). На юге Монголии М.В.Дуранте (1976) указала комплекс нижнекарбонных лепидофитов, в том числе *Stigmaphis* и *Lepidostrobos*. Эти лепидофиты, скорее всего, не ангарские, а евразийские.

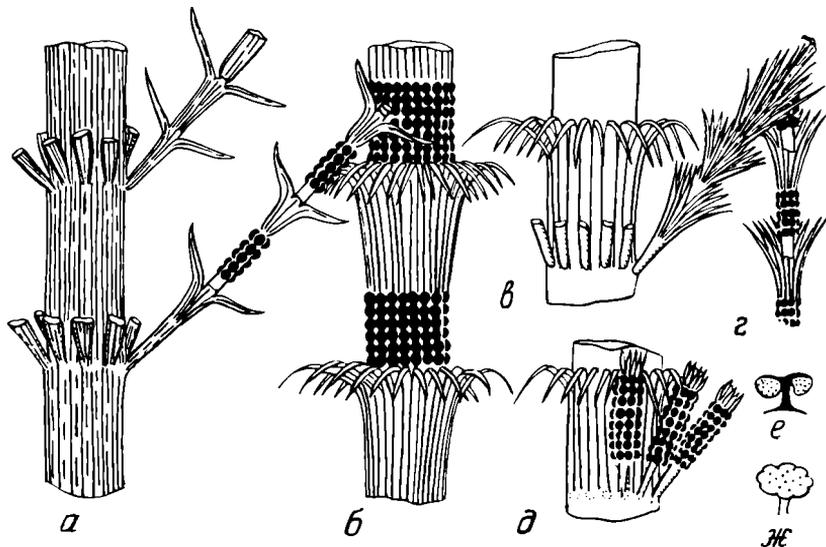
В перми Ангариды лепидофиты известны только в Прикамье и Печорском Приуралье. В уфимских (соликамских) отложениях в окрестностях Перми встречаются прослои с многочисленными *Viatcheslavia* (табл. XXXIV, фиг. 1) и их мегаспорами. В этих же отложениях встречаются прослои с доминирующими спорами в миоспоровых комплексах. Эти споры, видимо, принадлежат *Viatcheslavia*. В казанских отложениях Прикамья встречены стволы *Signacularia*, также ассоциирующие с мегаспорами. Соотношение этого рода с *Viatcheslavia* неясно. В Печорском Приуралье *Viatcheslavia* (табл. XXXIV, фиг. 1) обычна в кунгуро-уфимских отложениях. Систематическое положение печорских родов *Tundrodendron* и *Paikhoia* (Нейбург, 1960б) не выяснено. Их принадлежность к лепидофитам нуждается в подтверждении.

Пермские лепидофиты Прикамья и Печорского Приуралья имели неветвящиеся стволы. Внешне они сходны с триасовыми плевромейевыми. В пермо-триасовых отложениях Сибири и Печорского Приуралья встречаются плевромейевые лепидофиты *Pleurogomeia* и *Tomiostrabus* (изолированные спорофилы последнего ошибочно определялись как *Araucarites*; *Tomiostrabus* также помещался в порядок *Coniferales*; см. подробнее: Meyen, 1980), а также своеобразный род *Takhtajanodoxa*, близкий к изоетовым (Снигиревская, 1980).

3. ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

Систематика *Phyllothesa*-подобных ангарских членистостебельных (рис. 52) подробно рассматривалась автором ранее в статье (Meyen, 1971b), в которой приведен анализ родов *Phyllothesa*, *Koretrophyllites*, *Sorocaulus*, *Tchernovia*, *Equisetina*, *Gamrophyllites*, *Equisetinostrachys*, *Umbellaphyllites*, *Annulina* и *Phyllopitys*. Большинство видов *Koretrophyllites* (но не типовой вид) и все виды *Sorocaulus* и *Equisetina*, установленные по стерильным побегам, отнесены к роду *Phyllothesa*. Роды *Umbellaphyllites* и *Gamrophyllites* включены в *Annulina*. Предложено включать в род *Phyllothesa* (рис. 52, в) стерильные побеги с сильно развитыми цилиндрическими или коническими влагалищами на всех осях (главных и боковых, если последние имеются). Род *Phyllothesa* (рис. 52, а) имеет необлиственные ребристые главные стебли; боковые ветки имеют узкие, плотно прижатые к оси влагалища. Некоторые виды *Phyllothesa* с открытыми коническими влагалищами имели необлиственные и ребристые главные стебли. Целесообразно и эти виды относить к *Phyllopitys*. Однако к таким видам принадлежит и *Phyllothesa deliquescens* (Goepf.) Schmalh. (в протологе *Anarthrocanna deliquescens* Goepfert in Tchichatcheff, 1845, с.397; лектотип на табл. 25, фиг. 2; см.: Нейбург, 1948, с.38, табл. VI, фиг. 2). Поскольку *A.deliquescens* — типовой вид рода, то *Phyllopitys* оказывается младшим синонимом рода *Anarthrocanna* и может быть удержан в номенклатуре путем процедуры сохранения названий. Поэтому от отнесения данного вида к *Phyllopitys* лучше воздержаться до специального изучения всех *Phyllothesa*-подобных растений с безлистным главным стеблем.

Фертильные побеги всех ангарских *Phyllothesa*-подобных растений (рис. 52, а, б, г, д), в том числе род *Equisetostachys*, в статье 1971 г. были отнесены к *Tchernovia*.

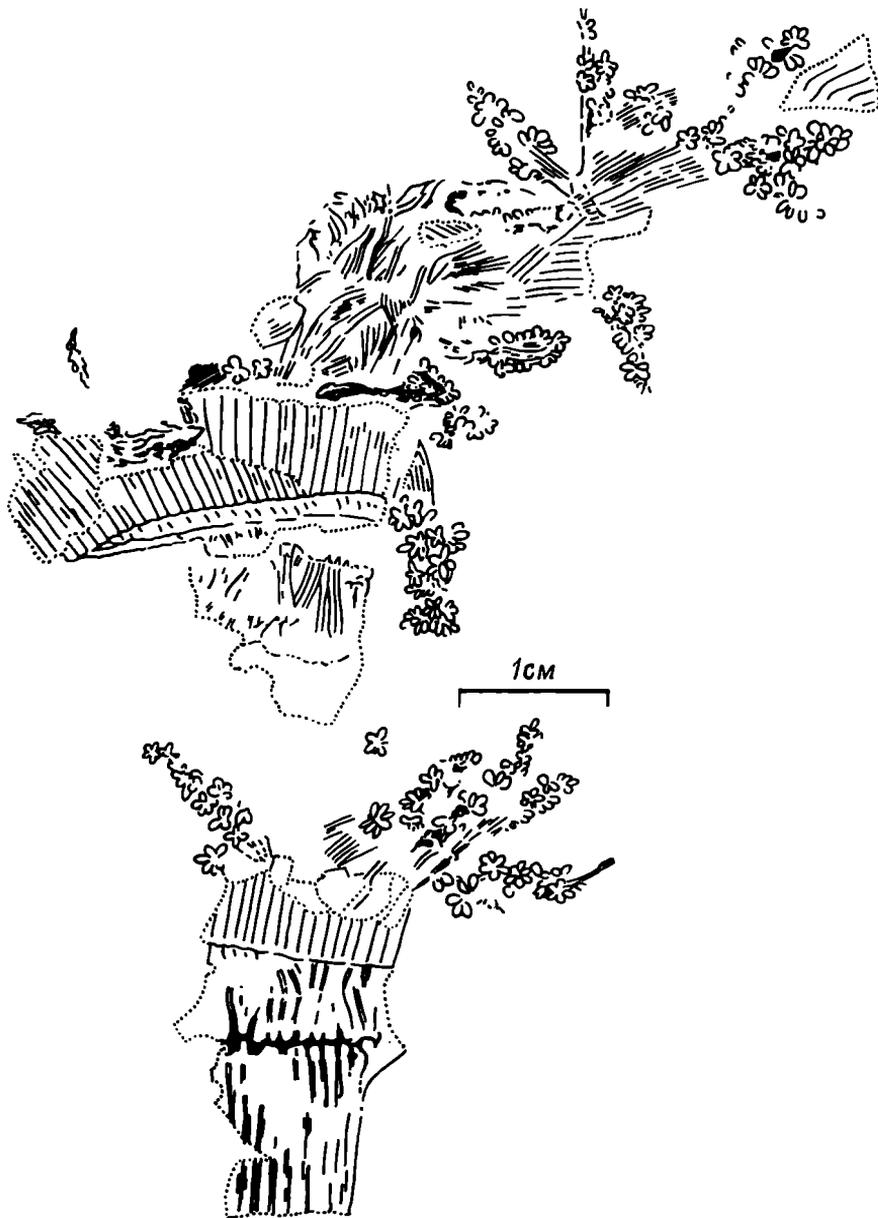


Р и с. 52. Phyllothesca-подобные растения Ангариды и их фруктификации: а — Phylloptys, мутовка стерильных веток наверху, фертильные ветки внизу; б — Equisetinostachys с фертильными зонами на главном неветвящемся стебле; в — стерильный побег Phyllothesca ex gr. tumaensis Gorcl., изолированные боковые побеги описывались в литературе как *Koretrophyllites multicostatus* Radcz.; г — фертильные боковые ветки, ассоциирующие с P. ex gr. tumaensis; д — реконструкция Sendersonia; е, ж — схема строения спорангиофоров Tchernoviaceae

Позже Л.В.Меньшикова описала в своей диссертации род *Sendersonia* (рис. 52, д, 53; табл. XXXVI, фиг. 22) (Мейен, Меньшикова, 1983). В отличие от *Tchernovia*, у которой фертильные зоны наблюдаются на нескольких последовательных междуузлиях главного стебля или боковых веток, фертильные ветки *Sendersonia* несут спорангии лишь на одном междуузлии. В узлах облиственного побега с цилиндрическими влагалищами того же типа, что и у *Phyllothesca tumaensis*, прикрепляется мутовка коротких побегов, нижняя часть которых голая, далее идет фертильная зона из таких же пельтатных спорангиофоров, как и у *Tchernovia*. На конце этой зоны располагается пучок свободных (?) стерильных листьев. Таким образом, фертильные ветки *Sendersonia* имеют вид стробил, внешне сходных с таковыми *Calamostachys*, но без брактеев.

Открытие *Sendersonia* выдвигает необходимость пересмотра и рода *Tchernovia*. Считалось (Нейбург, 1964; Мейен, 1969b, 1971b), что у всех видов рода, в том числе и у типового, есть несколько фертильных зон на ветках или главном стебле. К сожалению, типовой материал *Tchernovia* (вид *T. synensis* Zal.) представлен изолированными спорангиофорами, так что судить о том, как были распределены фертильные зоны на побеге, мы не можем. Поэтому целесообразно оставить род *Tchernovia* для изолированных спорангиофоров и тех фрагментов фертильных побегов, у которых распределение фертильных зон неизвестно. Фертильные побеги, имеющие множественные зоны, тогда отойдут в отдельный род. В качестве такового можно взять род *Equisetinostachys* Rasskazova, 1961 (ранее он объединялся мной с *Tchernovia*), которому противопоставляется род *Sendersonia* (рис. 52, б, г, д). В таком случае сем. Tchernoviaceae будет включать роды *Tchernovia*, *Sendersonia*, *Equisetinostachys* и *Phylloptys*. Эти номенклатурные перемены требуют валидности *Sendersonia* и более тщательного изучения фертильных побегов ангарских филлотек в целом.

Примечательно, что разные типы фруктификаций, имевшиеся у ангарских черновиевых, ассоциируют с существенно однотипными вегетативными частями



Р и с. 53. *Sendersonia matura* Meyen et Mensch., голотип № 4570/44, IV руфлориево-кордаитовый комплекс, ускатская свита, Кузбасс, Ерунаковский район, р. Суриехова (=табл. XXXVI, фиг. 2)

(рис. 52, в—д). Так, стерильные побеги, ассоциирующие с *Equisetinostachys* и *Sendersonia*, могут не различаться.

Род *Sendersonia* по расположению и строению стробилов напоминает род *Arcalamites* Radczenko. Последний остался неописанным. В литературе (Радченко, 1957; Boureau, 1964) опубликована лишь реконструкция его фертильного побега. Листья этого побега изображены несросшимися. Вместе с ними к тому же узлу прикрепляется стробил, состоящий из нескольких мутовок пельтатных споран-

гиофоров. Он подстилается и венчается одиночными мутовками стерильных листьев. Г.П.Радченко относил к *Arcalamites* членистостебельные, описанные В.А.Хахловым (1948а) как *Angarotheca* и интерпретированные как стебли с боковыми стробилами. Изучение типового материала *Angarotheca* в музее Томского университета показало (табл. XXXV, фиг. 6, 7), что у этого членистостебельного в узлах есть агрегаты непонятных вздутий. Считать их стробилами нет оснований. В любом случае *Angarotheca* и *Sendersonia* совершенно разные растения. Соответственно нет оснований для дальнейшего сравнения *Sendersonia* и *Arcalamites*. Добавим, что последний номенклатурно неправомерен.

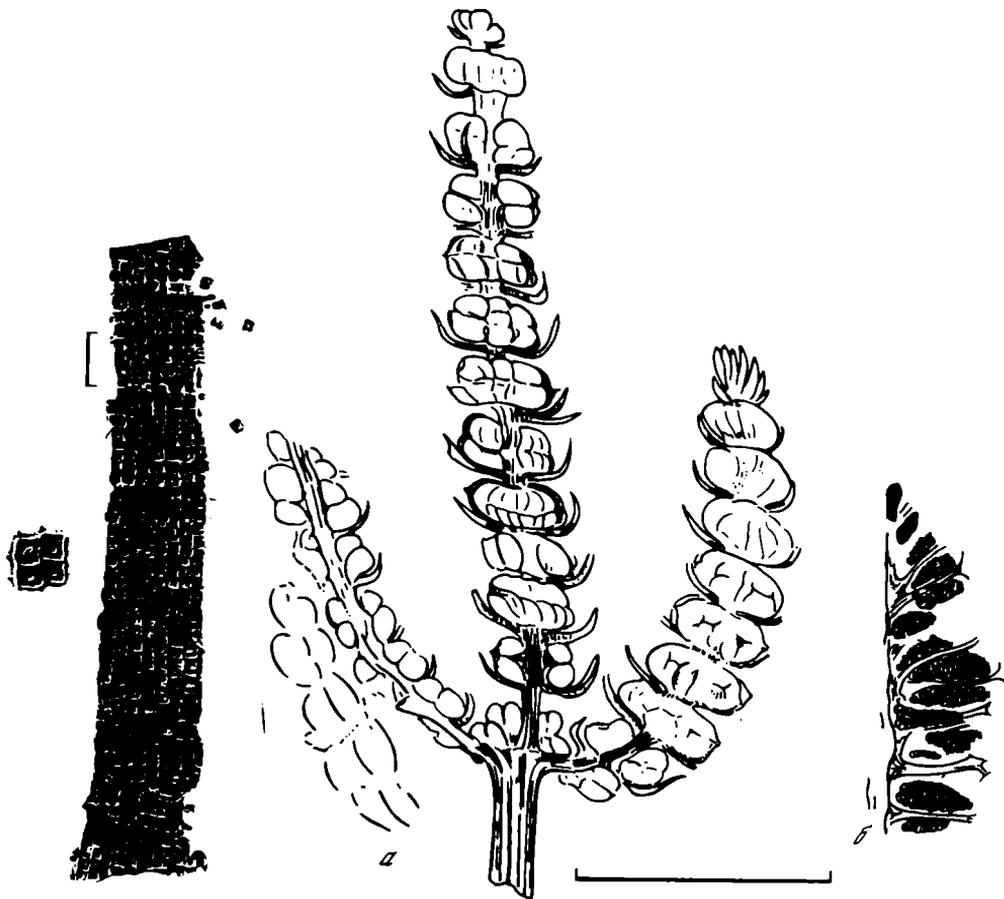
Ангарские *Tchernoviaceae* отличаются от гондванских *Gondwanostachyaceae* множественными мутовками неветящихся спорангиофоров, расположенными под узлом. Иногда щитки спорангиофоров имеют квадратное (*T. ungensis* Goret.; рис. 54) или прямоугольное очертание, что необычно для членистостебельных. Каждый спорангиофор (рис. 52, е, ж; 55, б) несет от 5 до 11 спорангиев, которые в некоторых случаях срастались в синангии. У рода *Gondwanostachys*, объединяющего фертильные филлотеки Гондваны, на каждое междоузлие приходится по одной мутовке дважды ветвящихся спорангиофоров, несущих по четыре спорангия на каждом ответвлении.

Можно провести параллели между этими двумя типами фруктификаций и кульмскими еврамерийскими родами *Pothocites* (сопоставим с *Tchernoviaceae*) и *Protocalamostachys* (сопоставим с *Gondwanostachyaceae*). У ангарских *Phyllotheca*-подобных членистостебельных удерживается свойственное кульмским *Archaeocalamites* противопоставление ребер в узлах. Таким образом, как и в случае лепидофитов, можно говорить об архаичных признаках в строении этих ангарских растений.

Эта архаичность проявляется у ангарских и гондванских представителей рода *Varakaria* (Meuyn, 1969а), доживающих до начала поздней перми и имеющих дихотомически делящиеся листья. Этот признак свойствен нижекарбонным *Archaeocalamites*, *Sphenasterophyllites* и верхнекарбонному *Autophyllites* Еврамерийской области (в перми экваториального пояса вильчатые листья у членистостебельных неизвестны). Е.С.Рассказова (1961) описала *Autophyllites* в среднем—верхнем карбоне Тунгусского бассейна, но ошибочно приняла густое опушение листьев за фруктификации.

Род *Autophyllites* (если принять определение Рассказовой) появляется во II рифлориевом горизонте, который в Кузбассе и Тунгусском бассейне содержит значительную примесь еврамерийских элементов (алыкаевский климатический эпизод). Среди членистостебельных это *Calamostachys* (рис. 55,а), *Annularia asteriscus* Zal. (табл. XXXVI, фиг. 6), *Sphenophyllum denticulatum* Zal. и *S. oblongifolium* (Germ. et Kaulf.) Under. В захоронении *Calamostachys* ассоциирует с *A. asteriscus* и стеблями более сходными с *Paracalamites* и *Paracalamitina*, чем с *Calamites* (табл. XXXVII, фиг. 3, 4). Лишь на одном фрагменте (табл. XXXVI, фиг. 7) наблюдается отчетливое чередование ребер в узле. Сильная уплощенность отпечатков этих стеблей наводит на мысль об отсутствии или крайне слабом развитии вторичной древесины в них. Видимо, это были травянистые растения. Здесь напрашивается аналогия с теми современными семействами и родами, которые представлены в тропиках деревьями, а во внетропических флорах травянистыми формами.

Вид *A. asteriscus* М.Ф.Нейбург (1948) объединяла с *A. microphylla* Sauv. Вид *S. denticulatum* она отнесла к *S. aff. majus* Bronn. С.Г.Горелова (Горелова и др., 1973) описала из Кузбасса *S. kemeroovense* Goret., который отнесен Д.Шторхом к *S. oblongifolium*. В перми Печорского Приуралья встречаются *S. comiense* Tchirk. и сфенофиллы, отнесенные к *S. thonii* Mahr. К последнему близок *S. stouckenbergii* Schmalh. из казанских отложений Русской платформы. В кунгуре Приуралья известен *S. biarmicum* Zal. еврамерийского облика. В Сибири встречаются сфенофиллы с обратнойцевидными или овальными листьями и жилками, выходящими



Р и с. 54. *Tchemovia ungensis* Goret., экз. № 3096/1а, II руфлориевый комплекс, алыкаевская свита, Кузбасс, правый берег р. Мрассу, выше притока Кизок. Линейка — 1 см

Р и с. 55. а — *Calamostachys* sp., экз. № 493/717 (=табл. XXXVII, фиг. 2), алыкаевская свита, II руфлориевый комплекс, Кузбасс, левый берег р. Северная Уньга в 2 км выше моста в д. Черемичкиной, обн. 1, сл. 2 (колл. О.М. Мартыновой, 1949); б — *Tchemovia* sp., экз. № 3048/9, часть фертильного побега со спорангиями, заполненного спорами типа *Calamospora*, I или II руфлориевый комплекс, катская свита, Тунгусский бассейн, правый берег р. Нижняя Тунгуска, обнажение Борки в 13 км выше д. Еремы

в боковые края (*S. rotundatum* Neub., *S. prokopievskiensis* Goret. и др.). Стробилы, изредка встречающиеся вместе с ангарскими сфенофиллами, остаются неизученными. Правда, Г.Н.Садовников (личное сообщение) изучил сфенофиллы и ассоциирующие с ними стробилы из пермо-триасовой корвунчанской толщи Тунгусского бассейна. Из стробил он извлек монолетные споры. Г.П.Радченко относил часть ангарских сфенофиллов к гондванскому роду *Trizygia*, против чего были выдвинуты возражения (Meup, 1969b). В целом ангарские сфенофиллы ближе к евразийским.

Если *Annularia asteriscus*, ассоциирующая с *Calamostachys*, может быть отнесена к сем. *Calamostachyaceae* (Meup, 1979a), то о систематическом положении большинства других ангарских *Annularia*-подобных растений нельзя сказать ничего определенного, поскольку с ними не встречены фруктификации. В ангарской, главным образом пермской, флоре описано довольно много видов *Annularia* (см. списки в разделе V). У некоторых видов (например, у печорской *A. stellatoides* Neub.) мутовки отчетливо анизотильные. Это служило Залескому

основанием относить многие ангарские аннулярии к катазиатскому роду *Lobatanularia*. Неопределенно систематическое положение и сибирско-печорского рода *Annulina*. Нейбург (1964) предполагала, что фруктификации *Annulina* принадлежали роду *Stephanostachys*. Последний не был ею описан (изображения см.: Нейбург, 1964, табл. 29, фиг. 3, 4; табл. 31, фиг. 2), и его диагностические признаки неясны.

Из других членистостебельных упомянем роды *Paracalamites* (широко распространен по всей Ангариде; наиболее подробные описания см.: Нейбург, 1964), *Paracalamitina* (отпечатки поверхности стеблей с круглыми веточными рубцами; род известен главным образом в перми Печорского Приуралья — Нейбург, 1964), *Sciadisca* (изолированные узловые диафрагмы; известен в перми Печорского Приуралья, единичные экземпляры найдены автором в Среднем Приуралье и Тунгусском бассейне). Этот род, ошибочно относившийся к фруктификациям птеридоспермов, подробно проанализирован Нейбург (1964).

В верхней перми Сибири известны растения, относившиеся к *Schizoneura* или *Paraschizoneura* (см. подробнее: Meyen, 1969b). Фруктификации этих растений неизвестны. Напомним, что со *Schizoneura*-подобными побегами в других флорах известны разные фруктификации (Grauvogel-Stamm, 1978). Поэтому облика листы недостаточно для определения систематического положения ангарских видов.

В пермо-триасовых флорах Сибири количество членистостебельных невелико и они плохо изучены. Г.Н.Садовников (1971) описал из Тунгусского бассейна (тутончанская свита корвунчанской серии) минерализованные стебли со вторичной древесиной и листовыми влагалищами как *Arthropitys* (?) *prynadae* Sad. и *A. ? tunguskana* Sad. Недавно он нашел сходные стебли в Верхоянье, тоже из переходных толщ перми и триаса. Соотношение этих видов с членистостебельными, известными по отпечаткам, остается неясным. Анатомическое сходство обоих видов с еврамерийскими карбоновыми *Arthropitys* (*Calamostachyles*) несомненно.

4. ПАПОРОТНИКИ

Ангарские папоротники изучены хуже, чем плауновидные и членистостебельные. Их можно разбить на следующие группы: 1) нижнекарбоновые *Chacassopteris*; 2) эндемичные виды *Pecopteris* и *Sphenopteris*, спороношения которых неизвестны или плохо изучены; 3) эндемичные роды *Prynadaeopteris*, *Geperapteris*, *Siberiella* и др.; 4) еврамерийские роды *Oligocarpia*, *Danaeites* и *Asterotheca*; 5) минерализованные стебли осмундовых (их вайи в отпечатках неизвестны); 6) мезофитные роды верхов перми и пермо-триаса (в том числе *Todites* и *Cladophlebis*). Возможно, что к папоротникам относятся и некоторые роды, рассматриваемые в следующем разделе.

Род *Chacassopteris* Radczenko (1960; Daber, 1972, 1972—1974) из нижнего карбона (визе—серпухова) Сибири и Монголии первоначально был отнесен к *Coepopteridales*. Он имеет перисто-ветвящиеся вайи с рассеченными афлебиями в основании перьев. Конечные доли уплощенные, сильно рассеченные. Характер ветвления и расположения фертильных, сильно расчлененных органов неясен. Анатомическое строение неизвестно. Этот род может принадлежать и к прогимноспермам.

Несомненные папоротники появляются в Ангариде со среднего карбона. В основном они относятся к эндемичным видам родов *Pecopteris* и *Sphenopteris*: *P. eurina* Zal., *P. angaridensis* Zal., *P. leninskiensis* (Chachl.) Radcz., *P. anthriscifolia* (Goep.) Zal., *Sphenopteris imitans* Neub., *S. tunguskana* (Schmalh.) Zal. и др. (см. списки в разделе V). В Ангариде нет типичных *Pecopteris* еврамерийского типа с цельнокрайними толстыми перышками, прикрепляющимися к рахису всем основанием. Нет и ассоциирующих фруктификаций типа *Asterotheca*, *Scolecopteris*

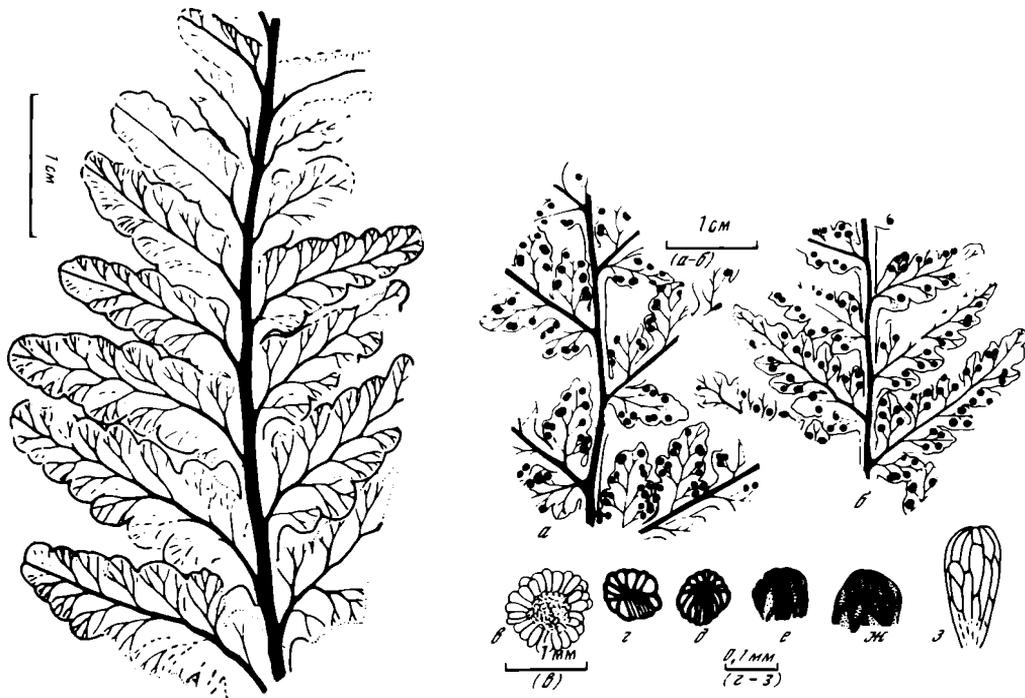
или *Acithesa*. Единичные находки подобных папоротников относятся лишь к перми Субангарской области.

Распределение ангарских папоротников по родам *Sphenopteris* и *Pecopteris* весьма условно. Часто мы сталкиваемся с перышками, промежуточными между этими родами по очертанию и жилкованию. Такие промежуточные формы в еврамерийской флоре иногда выделяются в *Ovopteris*. Почти все ангарские виды обоих родов относились к эндемичным видам. Правда, М.Ф.Нейбург (1948) отнесла некоторые папоротники из Кузбасса к еврамерийскому виду *Pecopteris oreopteridia* (Schl.) Brongn. (рис. 56). Не раз отмечалось сходство *P. anthriscifolia*, весьма полиморфного вида, с *P. leptophylla* Bunb. из стефана и отена Еврамерийской области. Нейбург (1948) прямо отнесла *P. leptophylla* к *P. anthriscifolia*.

Г.П.Радченко (1955, 1956а и др.) отнес многие ангарские папоротники к своему роду *Prynadaeopteris*. Этот род включает как стерильные, так фертильные вайи. Первые имеют упомянутый выше переходный облик между *Sphenopteris* и *Pecopteris*. Согласно первоначальному диагнозу, спорангии собраны в округлые голые сорусы (по 4—20 штук) и несут группу толстостенных клеток вблизи верхушки. Однако ни в одной из работ не было приведено иллюстраций, показывающих признаки спорангиев и сорусов с достаточной убедительностью. Чаще всего это были весьма схематические рисунки. Только в работе Л.А.Фефиловой (1973) приведены более качественные фотографии и рисунки шести видов *Prynadaeopteris* из перми Печорского Приуралья. Однако и здесь необходимые детали строения спорангиев не удалось изучить.

Автором были изучены фертильные перья из Кузбасса, которые по морфологии перышек (рис. 57, 58) близки к видам *Sphenopteris maneichensis* Zal., *S. tunguscana* (рис. 57, а, б) и *S. imitans* (рис. 58, а) разница между которыми не вполне ясна. Детальное описание нового материала будет приведено в другом месте. Сорусы расположены на концах боковых жилок недалеко от края перышка. На трансфер-препаратах видно, что каждый сорус состоит из большого количества (иногда более 60) спорангиев, очень мелких. Они расходятся радиально от небольшого возвышения пластинки. Спорангии удлиненные, эллиптические или обратнойцевидные, лишенные дифференцированной ножки. Стенка спорангия однослойная. В нижней части спорангия клетки плохо различимы. Видимо, они были здесь очень тонкостенными. В средней и верхней частях спорангия клетки с очень толстыми стенками, многоугольные, продольно вытянутые (рис. 57, г—з). С одной стороны спорангия проходит узкая полоса сильно вытянутых клеток с более тонкими стенками (рис. 57, г—е), вдоль которой, видимо, происходило раскрытие спорангия. Из некоторых спорангиев были извлечены ненарушенные массы спор (табл. XXXVIII, фиг. 2, 3). Количество их небольшое, около 30. Если принять, что количество спор в спорангиях папоротников следует ряду чисел 8, 16, 32, 48, 64..., то можно допустить, что в данных спорангиях было 32 споры. Они трехлучевые (типа *Granulatisporites*—*Acanthotriletes*), двух типов (табл. XXXVIII, фиг. 4). Одни более мелкие, с толстой экзиной и с вогнутым контуром экватора между лучами. Другие более крупные, тонкостенные, округло-треугольные. Этот диморфизм спор едва ли стоит связывать с неполной гетероспорией. Скорее он свидетельствует о цитогенетических последствиях гибридизации или апомиксиса. Оба процесса могут приводить к стерилизации и недоразвитию спор из-за нарушений в конъюгации хромосом в мейозе.

Было предложено (Мейен, 1980) не включать в род *Prynadaeopteris* папоротники с достаточно полно изученными спорношениями и стерильные вайи. Этот род уместно оставить для видов, имеющих голые сорусы на концах боковых жилок, как это описано у типового вида *P. karpovii* (Radcz.) Radcz. Виды, у которых хорошо известно строение спорангиев и спор, лучше классифицировать отдельно, как это было предложено для еврамерийских мараттиевых папоротников (Millay,

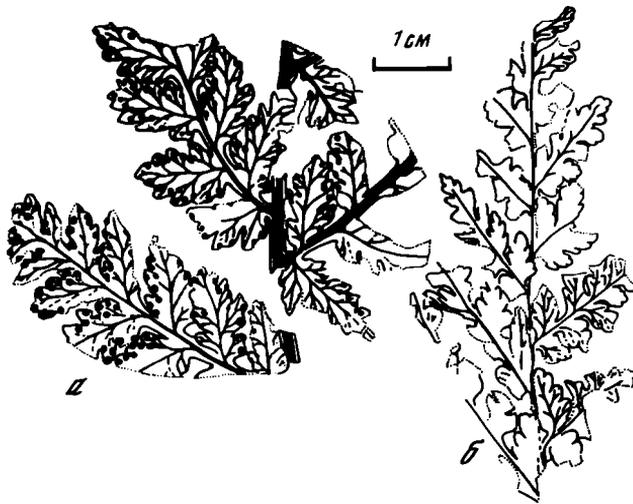


Р и с 56. Папоротник, отнесенный М.Ф. Нейбург (1948, табл. 18, фиг. 5, 5а) к *Pecopteris oreopterida* (Schl.) Brongn., экз. № 2492/1181, алыкаевская свита, II руфлориевый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Большая Чесноковка, отвал из штольни угольного пласта Первомайского

Р и с 57. *Geperapteris imitans* (Neub.) S. Meyen: а — экз. № 743/2111; б — асинхротипоид № 743/2107 (=табл. XXXVII, фиг. 8; табл. XXXVIII, фиг. 1—4); в — один из соросов на трансфер-препарате асинхротипоида с удаленными спорангиями в центральной части, хорошо видно радиальное расположение периферийных спорангиев; г, д — верхушки двух спорангиев на том же трансфер-препарате; е, ж — спорангии асинхротипоида (преп. № 743/2107в), обработанные смесью Шульце без последующего воздействия щелочью; з — реконструкция спорангия, вид со стороны, обратной от линии растрескивания; нижняя пермь, ишановский горизонт, I руфлориево-кордиантовый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Томь в 300 м выше устья р. Громотуха

1979). У последних род *Scolecopteris* включает хорошо изученные спороносные вайи, тогда как сходные вайи плохой сохранности или недостаточно изученные относятся к *Asterotheca*.

Именно по этой причине описанный выше папоротник из Кузбасса отнесен к особому роду и виду *Geperapteris discopteroides* S. Meyen (1980) (типовой вид *G. imitans* (Neub.)). К этому же роду отнесены папоротники из перми Печорского Приуралья *G. sylovaensis* (Fef.) S. Meyen и *G. vorcutana* (Zal.) S. Meyen, первоначально включенные Л.А. Фефиловой (1973) в *Prynadaeopteris*, и вид из перми Кузбасса *G. imitans* (Neub.) S. Meyen, в протологе помещенный в *Sphenopteris*. По строению стенки спорангия *Geperapteris* ближе всего к *Discopteris karwinensis* Stur (Pfefferkorn, 1978) из евразийского среднего карбона, но у *Discopteris*, как и у близкого к нему рода *Stellotheca*, количество спор в спорангии гораздо больше (около 700). Кроме того, у *D. karwinensis* есть верхушечная группа тонкостенных клеток на спорангиях. Строением спорангиев *Geperapteris* несколько напоминает род *Norwoodia* (Rothwell, 1976). Лишенные индузии соросы, расположенные на концах жилок, имеют также гондванские роды *Damudopteris* Pant et Khare (1974), *Dichotomopteris* Maithy и *Neomariopteris* Maithy (см.: Maithy, 1973—1975). Первый отличается от *Geperapteris* хорошо развитым поперечным кольцом, но строение



Р и с. 58. а — *Geperapteris imitans* (Neub.) S. Meyen., голотип № 2802/66 (Нейбург, 1948, табл. 14, фиг. 2, 2а), нижняя пермь, I или II руфлориево-кордантовый комплекс, Кузбасс, д. Ягунова; б — *Sphenopteris tungusca* (Schm.) Zal., лектотип № 103/2169 (Schmalhausen, 1879, табл. XIII, фиг. 1; Залесский, 1918, табл. 20, фиг. 6; Нейбург, 1948, табл. 14, фиг. 1), нижняя пермь, бургу克林ская свита, I руфлориево-кордантовый комплекс, правый берег р. Нижняя Тунгуска, Щеки

спор у обоих родов сходно. Строение спорангиев *Dichotomopteris* и *Neomariopteris* изучено плохо, так что формальные отличия этих родов от *Prynadaeopteris* неясны. По строению спор *Geperapteris* сходен с *Oligosargia permiana* Fef. (Фефилова, 1973) из перми Печорского Приуралья. Сходные споры имеют также некоторые *Botryopteris* (Galier, 1967; Good, 1979).

По строению спорангиев и спор можно сблизить *Geperapteris* с теми зигоптеридиевыми папоротниками, которые имеют однослойную стенку спорангия и многоядерное кольцо, иногда занимающее значительную (а то и большую) часть поверхности спорангия. Эти папоротники, имеющие лептоспорангиевые черты, группируются вокруг *Botryopteris*. Более четкое кольцо наблюдается у *Semaia* и *Oligosargia*. К этой же группе зигоптерид относятся *Tedelea* и *Senftenbergia* (последняя долго ошибочно включалась в число древнейших схизейных). С этими же зигоптеридиевыми сблизался род *Discopteris* (Pfefferkom, 1978).

Если это предположение о систематической принадлежности *Geperapteris* подтвердится изучением анатомического строения вай, то можно будет считать этот род потомком каких-то иммигрантов зигоптеридиевых папоротников из Евразийской области, где эта группа появляется гораздо раньше. Наряду с архаичными признаками (отсутствие четкого кольца и ножки, большое число спорангиев в сорусе) *Geperapteris* имеет и такие сильно продвинутые признаки, как очень мелкие спорангии и очень небольшое количество спор в спорангиях. До сих пор ни у одного палеозойского папоротника не наблюдалось так мало спор в спорангиях. По этому признаку *Geperapteris* достигает уровня полиподиевых.

Какие из других ангарских папоротников, помимо уже упомянутых *G. sylvanaensis*, *G. vorcutana* и *G. imitans*, могут принадлежать к *Geperapteris*, не вполне ясно. Спороношения, неотличимые от *Geperapteris*, имеют некоторые экземпляры *Sphenopteris tungusca*, в том числе все фертильные оригиналы (табл. XXXVII, фиг. 7; Нейбург, 1948, табл. 13, фиг. 4, 8, 8а; табл. 14, фиг. 1) из Кузбасса. Голотип этого вида представлен стерильным пером (рис. 58, б). Заметим, кстати, что образцы, описанные В.И.Бураго (1979) из перми Приморья как *Prynadaeopteris tungusca*, имеют всего 4—8 спорангиев, чем отличаются от кузнецких вай, относимых к

тому же виду и имеющих (как и *G. discopterides*) несколько десятков спорангиев в сорусе.

Из перми Кузбасса Г.П. Радченко (1955) описал монотипный род *Siberiella*, имеющий сфеноптеридные перышки и редкие одиночные спорангии, расположенные на концах жилок по краю перышка. Описание рода иллюстрировано рисунками, где спорангиям соответствуют черные точки. Род *Siberiella* нуждается в более полном изучении (типовой материал утрачен).

Из перми (кунгур—уфа) Печорского Приуралья Л.А. Фефилова (1973) описала *Oligocarpia permiana*, *Orthotheca* (= *Danaeites*) *pechorica* Fef. и *Asterotheca pluriseriata* Fef. Принадлежность первых двух видов к соответствующим родам, ранее известным в карбоне Евразийской области, не вызывает сомнений. Третий вид едва ли относится к роду *Asterotheca*, так как у него нет отчетливой группировки спорангиев и срастания их в синангии. С *Asterotheca* сходно фертильное перо из кунгура Среднего Приуралья (табл. XXXVII, фиг. 5). По-видимому, мараттиевые отсутствовали или были крайне редки в ангарской флоре (в ней не встречены и стволы типа *Psaronius*). Г.П. Радченко (1955) условно относил к мараттиевым род *Trupadaeopteris*, но это едва ли оправданно.

Минерализованные стволы, относимые к осмундовым, известны в кунгуре и верхней перми Русской платформы и Приуралья (*Thamnopteris*, *Chasmatopteris*, *Anomorphoea*, *Zalesskya*), Кузбасса (*Iegosigopteris*) и Печорского Приуралья (*Petcheropteris*). Список видов и библиография приведены в статье Гулд (Gould, 1970). В соответствующих отложениях до сих пор не найдены остатки вай, которые можно было бы по строению спороношений относить к осмундовым (о роде *Todites* см. ниже). Примечательно, что та же ситуация отмечена в перми Гондваны, где также есть минерализованные стволы осмундового типа. Со стволами *Palaeosmunda* в Австралии ассоциируют листья *Sphenopteris lobifolia* Morris, *S. polymorpha* Feistm. и *Cladophlebis roylei* Arber (Gould, 1970). Фертильные листья этих папоротников включались в роды *Damudopteris*, *Dichotomopteris* и *Neomariopteris*. Ни один из них не связывался с осмундовыми по строению и расположению спорангиев.

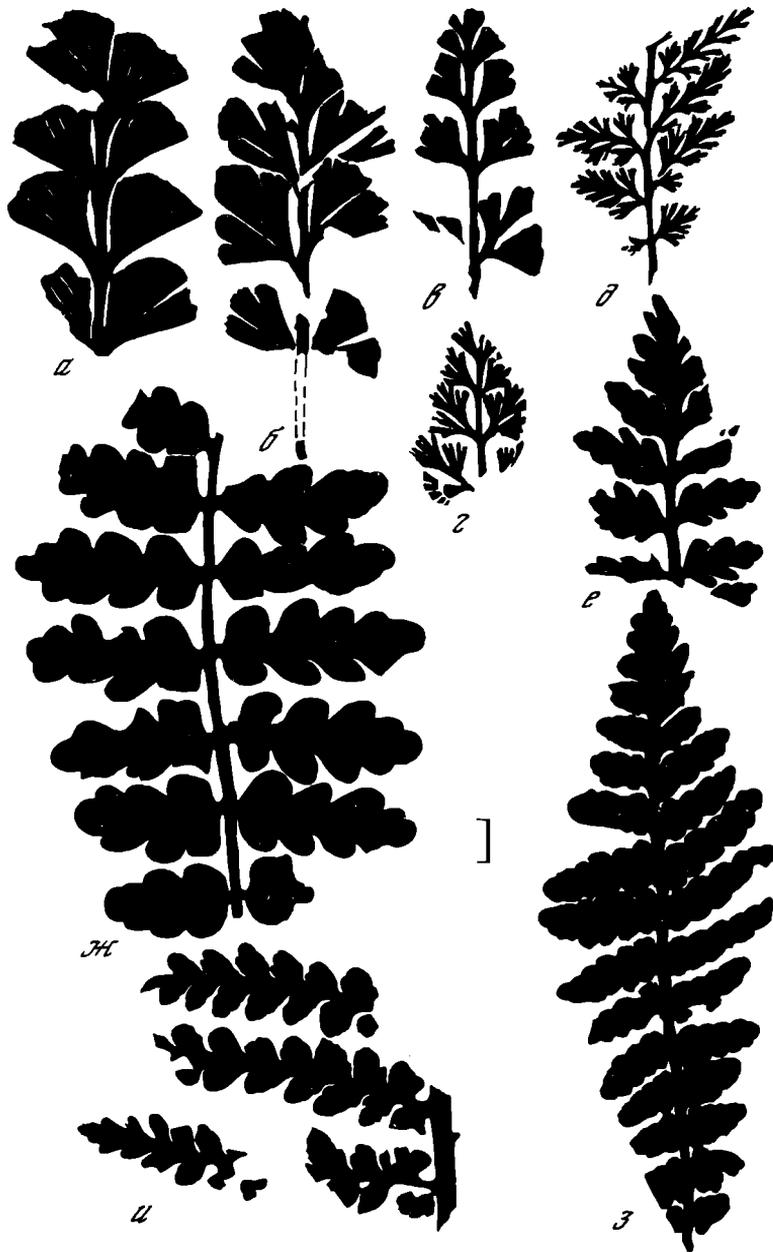
В верхней перми Печорского Приуралья, Кузбасса и Монголии встречаются папоротники с кладофлебоидными перышками (Радченко, 1955, 1956а; Фефилова, 1973; Дуранте, 1976). Стерильные вайи относят к *Cladophlebis*, а фертильные — к *Todites* (сюда же относится вид *Asterotheca* ? *pluriseriata* Fef.). Спорангии сплошь покрывают поверхность перышка, которое иногда немного редуцируется. Свойственное осмундовым строение спорангиев с апикальной группой утолщенных клеток пока обнаружено только у *Todites* sp. из верхней перми Печорского Приуралья (Фефилова, 1973).

Более определенно присутствие настоящих осмундовых в пермо-триасовых корвучанской и мальцевской флорах Сибири. Отсюда описано большое количество *Cladophlebis*, *Todites*, часть папоротников отнесена Г.Н. Садовниковым (1965) к *Acrostichides* и *Mertensides*. В более молодых комплексах корвучанской флоры встречены матониевые папоротники. Списки этих мезофитных папоротников приведены в работах: Садовников, 1965; Вахрамеев и др., 1970; Могучева, 1973; Маловецкая; 1976.

5. ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ (ПАПОРОТНИКИ ПРОГИМНОСПЕРМЫ ИЛИ ПТЕРИДОСПЕРМЫ)

Помимо несомненных папоротников (см. выше) и птеридоспермов (см. следующий раздел) в ангарской флоре немало папоротниковидных растений, фруктификации и анатомическое строение которых неизвестны, а строение листья недостаточно своеобразно для определения систематической принадлежности соответствующих родов и видов.

В турне Минусинского бассейна виды родов *Adiantites*, *Triphyllopteris* и *Ancimites*



Р и с. 59. Серия Paragondwanidium: а — *Angaridium mongolicum* Zal., голотип № 1818/6 (Залесский, 1918, табл. 5, фиг. 2; Нейбург, 1948, рис. 20, табл. 40, фиг. 6), средний—верхний карбон, I (?) руфлорневый комплекс, Северо-Западная Монголия, хр. Байрим; б — *Angaridium submongolicum* Neub., голотип № 2276/921 (Залесский, 1933, фиг. 5; Нейбург, 1948, рис. 21, табл. 41, фиг. 1), средний—верхний карбон, мазуровский горизонт, I руфлорневый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Томь у д. Старая Балахонка, кровля пласта Украинского; в — *Angaridium finale* Neub., голотип № 2492/739 (Нейбург, 1948, табл. 41, фиг. 7), средний—верхний карбон, алыкаевский горизонт, II руфлорневый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Мрассы в 2 км выше устья р. Камешок; г — *A. finale* Neub., обр. № 3094/19 (Рассказова, 1962, табл. 21, фиг. 4; табл. 22, фиг. 7, 8), средний—верхний карбон, катская свита, II руфлорневый комплекс, Тунгусский бассейн, правый берег р. Нижняя Тунгусска против устья р. Анакит; д — *Angaridium rotaninii* (Schm.) Zal., экз. № 2276/896 (Нейбург, 1948, табл. 40, фиг. 4), средний—нижний карбон, мазуровский горизонт, I руфлорневый комплекс, Кузбасс, там же, где и б; е

(см. перечень в разделе V), из которых более достоверно только определение *Adiantites spectabilis* Read. В висте Сибири появляется род *Angaropteridium*, распространенный до нижней перми включительно по всей азиатской части Ангариды. Соотношение *Angaropteridium* с еврамерийскими *Cardiopteridium* и *Fryopsis* неопределенно. Базинимом рода является *Neuropteris cardiopteroides* Schmalhausen. М.Д. Залесский (1918) считал, что у этого вида есть редкие анастомозы между жилками, и отнес его к особому роду *Neurogangamopteris*, полагая его промежуточное положение между *Neuropteris* и *Gangamopteris*. В 1932 г. он убедился в отсутствии анастомозов, счел название *Neurogangamopteris* неподходящим и предложил новое — *Angaropteridium*, которое номенклатурно незаконно, но удержалось в литературе.

Залесский относил к *Angaropteridium* вайи с простым вильчатым рахисом. Радченко ("Основы палеонтологии. Водоросли...", 1963) отнес виды с вильчатым рахисом к *Abacanidium* и *Cardiopteridium*. Первый включает виды с безлистной или облиственной "ножкой вайи" (*Fusstück*), т.е. ее части ниже точки первого разветвления. К *Cardiopteridium* он отнес дваждыперистые вайи.

Вайи *A. cardiopteroides* (Schm.) Zal., наиболее распространенного вида, всегда простые. Их перышки кардиоптероидные, с сильно развитыми ушками, сидят на небольшом черешке, в котором проходит одна толстая жилка. Обычно встречаются изолированные перышки, и лишь редко они еще прикреплены к рахису. У более древних *Angaropteridium* (М.И. Радченко, 1960) и *Abacanidium* обычно встречаются вайи с неопавшими перышками, расположенными не в плоскости побега, а под углом к нему. Предполагалось, что эти растения стали листопадными примерно на границе раннего и среднего карбона. М.В. Дуранте (1976) описала несколько видов (она отнесла их к *Angaropteridium*) с рахисами, ветвящимися в разных плоскостях.

У *A. cardiopteroides* наблюдалось эпидермальное строение. Устьица собраны в компактные полосы между жилками на одной стороне листа. Иногда устьичные полосы погружены так, что на отпечатках образуются интеркалирующие желобки. Фрагменты таких листьев легко перепутать с *Rufloia* (*Cordaitanthales*). Получить препараты кутикулы с листьев *Angaropteridium* обычно не удается. Может быть, эти растения, хотя бы частью, были водными. Показательны находки листьев с сильно надрезанным краем — *A. laceratum* Zal., *A. cardiopteroides* f. *lacerata* Rasskazova (Рассказова, 1962). Еще более сильно надрезанные листья описывались как *Tchirkoviella* Zal. Известны остатки, на которых видно прикрепление *Tchirkoviella* и *Angaropteridium* к одному рахису. Горелова (Gorelova, 1978) описала из Кузбасса нижнекарбонные листья, сходные с *Tchirkoviella*, как *Aphlebia ostrogiana* Gorel. Не исключено, что гетерофиллия этих растений то же явление, что и наблюдаемое у водных и полуводных покрытосеменных (*Ranunculus aquatilis*, *Bidens beckii* и др.).

Принадлежность этой группы к птеридоспермам можно предполагать исходя из: 1) общего сходства перышек с таковыми *Cardiopteridium* и *Cyclopteris*; 2) структуры типа *Dictyoxylon* на осях *A. ? mongolicum* Dur.; 3) ассоциации последнего вида с семенами типа *Holcospermum* (Дуранте, 1976); 4) сходства рельефа рахиса в

— *Paragondwanidium petiolatum* (Neub.) S. Meyen (Нейбург, 1948, табл. 39, фиг. 1), средний—нижний карбон, мазуровский горизонт, I руфлорневый комплекс, Кузбасс, левый берег р. Томь сразу выше устья р. Мунгат, между пластинами Береговым и Ангародендроновым; ж — *Paragondwanidium odontopteroides* (Zal.) S. Meyen, голотип № 24/573, ЦНИГР музей, Ленинград (Залесский, 1918, табл. 41, фиг. 1; Нейбург, 1948, табл. 16, фиг. 2), средний—верхний карбон, I или II руфлорневый комплекс, Кузбасс, правобережье р. Томь, д. Зменка; з — *Paragondwanidium sibiricum* (Petunn.) S. Meyen, экз. № 2492/1375 (Нейбург, 1948, табл. 38, фиг. 1), средний—верхний карбон, алыкаевский горизонт, II руфлорневый комплекс, Кузбасс, д. Ишанова, шахта "Пионер", породы кровли пласта Нового; и — *Paragondwanidium kumpanii* (Neub.) S. Meyen, голотип № 2349/2438 (Нейбург, 1948, табл. 15, фиг. 5; табл. 16, фиг. 1), средний—верхний карбон, II руфлорневый комплекс, Кузбасс, правый берег р. Большая Чесноковка выше с. Верхотомского, 70 м выше пласта Румянцевского. Линейка — 1 см

месте его ветвления с многими карбоновыми птеридоспермами (вниз от синуса идет прямая узкая складка, которая делит продольные ребра ножки вайи на две группы, направляющиеся в разветвления оси).

Род *Paragondwanidium* S. Meyen имеет базионимом *Neuropteridium sibiricum* Petunnikov, который сравнивался с *N. validum* Feistm. из Нижней Гондваны Индии. Когда *N. validum* был положен в основу рода *Gondwanidium* Gothan (поздний синоним рода *Botrychiopsis* Kurtz), Залесский перенес в этот род и сибирский вид. Позже была показана независимость ангарских видов этого рода, которые были выделены в род *Paragondwanidium* (Meyen, 1969b). К этому роду близок *Angaridium* Zal., первоначально сравнивавшийся с *Rhacopteris* и *Psymphyllum*. Между *Paragondwanidium* и *Angaridium* можно видеть постепенный переход (рис. 59). *A. mongolicum* Zal. (рис. 59, а) имеет клиновидные цельные перышки, у *A. submongolicum* Neub. (рис. 59, б) перышки двулопастные или еще более рассеченные. Число лопастей увеличивается у *A. finale* Neub. (рис. 59, в, г), а у *A. rotaninii* (Schm.) Zal. (рис. 59, д) перышки иногда удлиняются, так что вайя становится дважды перистой у *Paragondwanidium petiolatum* (Neub.) лопасти постепенно сливаются, но удлинение сохраняется (рис. 59, е). Далее следует *P. sibiricum* (Petunn.) S. Meyen (рис. 59, з) с вытянутыми цельными или слабо лопастными перышками. *P. odontopteroides* (Zal.) Radcz. (рис. 59, ж) имеет еще более вытянутые перышки, которые из-за более четкой лопастности выглядят уже как перья. Крайний член этого ряда — дваждыперистый *P. kumpanii* (Neub.) S. Meyen (рис. 59, и). Последние два вида раньше включались в *Sphenopteris*. В дополнение к сказанному интересно отметить постоянную ассоциацию часто на одном штамме (Нейбург, 1948, табл. 40, фиг. 3, 4) видов *Angaridium rotaninii* и *A. submongolicum*. Это, а также сходство обоих типов листьев по размерам и консистенции листовой пластинки наводят на мысль, что эти два типа листьев принадлежат к одному виду (гетерофиллия).

Эта "серия *Paragondwanidium*" (Meyen, 1971a), если брать ее целиком, едва ли сравнима с гондванским *Botrychiopsis*, евразийскими карбоновыми *Rhacopteris* и *Anisopteris* и пермскими ангарскими *Psymphyllum*, хотя некоторые общие тенденции в изменчивости могут быть отмечены. Каждый из перечисленных родов вместе с близкими к ним растениями соответствующих флор образует независимый ряд изменчивости в макроморфологии вайи, но отдельные члены этих рядов могут быть сходными. Такое сходство может быть интерпретировано как пример типологической конвергенции, а не как свидетельство родства соответствующих растений. Палеоботаники часто рассматривают такую типологическую конвергенцию как филогенетическое родство, поскольку морфологические связи между видами единой флоры упускались из внимания, а отдельные виды порознь сравнивались с представителями родов отдаленных флор, несмотря на то что эти виды в данной флоре образуют естественный комплекс форм, связанных переходами. Этот обычный подход можно иллюстрировать серией *Paragondwanidium*, в которой *P. sibiricum* сравнивался с *Gondwanidium*, *Angaridium rotaninii* — с *Rhacopteris* или *Psymphyllum*, а *P. kumpanii* — со *Sphenopteris pseudogermanica* вместо сравнения между этими ангарскими растениями.

До сих пор ни *Angaridium*, ни *Paragondwanidium* не имеют достаточно хорошей кутикулярной характеристики. Как и в случае *Angaropteridium*, угольная корочка, покрывающая отпечатки, или не выдерживает мацерации, или дает очень тонкую и бесструктурную кутикулярную мембрану. Парфенова (см.: Халфин, 1962) наблюдала эпидермальное строение *P. sibiricum* на целлюлозных репликах, но фотографии показывают лишь неправильную систему клеток без ясно выделяющихся устьиц. Возможные фруктификации *P. sibiricum* были описаны как *Gondwanotheca sibirica* Neuburg (1948). Прямой рахис несет редуцированные перышки, как у *P. sibiricum*, в нижней части, а наверху — дважды вильчатые придатки с терминальными утолщениями. Нейбург (1948) пыталась мацерировать угольную корочку утолщений, но не получила никаких структурных деталей. Тем не менее

она принимала утолщения за сорусы. Более вероятно, что эти вильчатые придатки несли семена. Сухов (1969) отметил постоянную ассоциацию *P. sibiricum* и семян *Angarocarpus ungensis* (Zal.) Radcz., которые, видимо, были радиоспермическими. Поэтому возможна принадлежность серии *Paragondwanidium* к птеридоспермам.

К числу папоротниковидных *incertae sedis* относятся также такие отдельные плохо описанные роды, как *Isiolopteris* (верхняя пермь, Печорское Приуралье), *Dvinopteridium* (верхняя пермь, Русская платформа), *Saractschetopteris* (верхняя пермь, Кузбасс).

6. ПТЕРИДОСПЕРМЫ

Автор обсуждал вопросы классификации птеридоспермов с Г. Реталляком и Д. Дильчером в ходе совместной работы с ними над обзорной статьей. Реталляк предложил класть в основу классификации птеридоспермов строение женских фруктификаций и выделить несколько порядков. Ниже принимаются следующие порядки птеридоспермов: *Lagenostomales* (с семействами *Lagenostomaceae* и *Lygaspermaceae*), *Pachytestales*, *Callospermariales*, *Peltaspermales* (с семействами *Peltaspermaeae*, *Corystospermaceae*, *Cardiolepidaceae* и группой *Pachypteris—Rhapidopteris—Mauerites*), *Caytoniales*, *Arderiales* (с семействами *Arberiaceae* и *Dictyopteridaceae*). Помимо родов, которые могут быть размещены в этих порядках, в ангарской флоре есть и роды неопределенной систематической принадлежности скорее всего относящиеся к птеридоспермам, но изученным недостаточно для отнесения к какому-либо порядку.

Ниже при описании фруктификаций голосеменных используется новая терминология, разработанная автором. (Полностью она приводится в другом месте.) В основе этой классификации лежит понятие моноспрема — семязачатка и несущей его ножки (последняя может быть редуцирована, тогда семязачатки называются сидячими). Флорин называет эту морфологическую единицу *Samenschuppe*. Агрегаты моноспермов называются полиспермами. Далее, полиспермы могут быть (по аналогии с соцветиями) кистевидными, колосовидными, головчатыми, пельтатными (пельтоиды), плейохазиальными и др. Полисперм, соединенный с преобразованным или обычным листом, называется фертилигер (Schopf, 1976). Неизменный лист, несущий семязачатки, называется филлосперм, а измененный — кладосперм. Ортотропные вместилища семязачатков можно называть купулами, а все прочие — капсулами. Агрегаты из полиспермов или многосемянных купул и капсул называются сложными полиспермами (конифероидными, как у *Cordailanthus* и большинства хвойных; замиоидными, как у цикадовых, и др.).

Агрегаты микроспорангиев, если к ним трудно приложить термины "микроспорофилл" и "микростробил", называются микроспорокладами (аналогичные агрегаты изоспоровых птеридофитов можно называть спорокладами).

ПОРЯДОК LAGENOSTOMALES

Вполне достоверных представителей *Lagenostomales* в ангарской флоре неизвестно. Не исключено, что к лагеностомовым принадлежат некоторые нижнекарбоновые растения, описанные как *Aneimites*, *Adiantites*, *Triphylopteris* (см. предшествующий раздел). К *Lagenostomales* принадлежит еврамерийский род *Rhodopteridium* (= *Rhodea*). В нижнем карбоне Южной Сибири (Gorelova, 1978) указывался вид *Rhodea yavorskyi* Gorel. (видимо, это синоним *Belenopteris ivanovii* Zal.), но его анатомическое строение и фруктификации неизвестны. В еврамерийской флоре к лагеностомовым относятся многие виды *Sphenopteris*, но ангарские виды этого рода, скорее всего, принадлежат к папоротникам.

Фруктификаций, известных у еврамерийских Pachytestales, в ангарской флоре пока не найдено. Лишь в алыкаевском (II руфлориевом) комплексе Кузбасса встречены семена типа *Holcospermum*. К Pachytestales на правах сателлитного рода можно отнести род *Neuropteris*. Часть ангарских невроптерид включалась в род *Cardioneura*, самостоятельность которого сомнительна. В этот род включались невроптериды с заведомо отсутствующей средней жилкой в перышках. Нейбург (1948) предлагала относить к *Cardioneura* те невроптериды, принадлежность которых к парно- или непарноперистым невроптеридам неясна. Ниже виды *Cardioneura* включены в *Neuropteris*.

Ангарские *Neuropteris* изучены плохо. Морфологически они очень сходны с еврамерийскими, но в Ангариде до сих пор не найдено достоверных непарноперистых вай. Некоторые виды (*N. izylensis* (Tchirk.) Neub., *N. pulchra* Neub., *N. raimbaensis* Rassk., *N. balakhonskiensis* Gorel.) имеют заведомо парноперистые вайи и промежуточные перышки (как это свойственно и еврамерийским парноперистым невроптеридам — Laveine, 1967). У других видов верхушки вай неизвестны (*N. sibirica* Zal., *N. mrassiensis* Radcz., *N. karskiensis* Schvedov sp., *N. vorcutensis* Zal. sp.), но, скорее всего, и они принадлежали к парноперистым невроптеридам. Отсутствие непарноперистых невроптерид косвенно подтверждается отсутствием в захоронениях предпыльцы типа *Monoletes* и продуцировавших такую пыльцу синангиев (типа *Doleriotheca*, *Halletheca* и т.п.). Впрочем, синангии, известные у парноперистых невроптерид (типа *Potonica*), в Ангариде также неизвестны.

Можно предполагать, что невроптериды мигрировали в Ангариду из Еврамерийской области. Однако нельзя исключать, что часть ангарских невроптерид автохтонного происхождения, поскольку встречаются переходные формы между *Neuropteris* и *Angaropteridium*. К невроптеридам, видимо, принадлежат *Acyopteris* (возможно, это синоним *Neuropteris sibirica*) и *Mixoneura arta* (этот вид можно сблизить и с *Paragondwanidium*; его принадлежность к *Mixoneura* сомнительна). Невроптериды доживают в ангарской флоре до поздней перми.

Растений, которые можно сблизить с каллоспермариевыми, в ангарской флоре нет.

ПОРЯДОК PELTASPERMALES

Триасовые представители семейств *Peltaspermeaceae* и *Corystospermaceae* достаточно четко отличаются друг от друга строением мужских и женских фруктоваций, а отчасти и листьев. Знакомство с пермскими пельтаспермовыми Ангариды показывают более близкие связи этих семейств, которые теперь можно рассматривать в составе одного порядка *Peltaspermales*. Среди пермских *Peltaspermales* Ангариды намечаются следующие основные группы.

1. Типичные пельтаспермовые с женскими фруктовациями типа *Peltaspermum*. Сюда относятся растения с листвой *Tatarina*. Часть листьев *Tatarina*, видимо, ассоциировала с женскими фруктовациями *Stiphorus*.

2. Растения с листвой *Callipteris* (*Feonia*), *Compsopteris* и *Comia*. Возможно, что сюда же относятся мужские фруктовации *Sporophyllites* и женские фруктовации, сходные с *Peltaspermum*.

3. Сем. *Cardiolepidaceae* (роды *Cardiolepis*, *Phylladoderma*, *Nucicarpus*, некоторые *Permothesca*).

4. Растения типа *Mauerites* и *Rhaphidopteris* (по некоторым признакам они ближе к *Corystospermaceae*, чем к *Peltaspermeaceae*).

Первые две группы ниже рассматриваются в составе *Peltaspermeaceae*, а четвертая группа помещена со знаком вопроса в *Corystospermaceae*.

Сем. *Peltaspermeaceae*. Самые древние типичные *Peltaspermum* найдены в кунгуре Среднего Приуралья (Гоманьков, Мейен, 1979). С ними ассоциируют многочис-

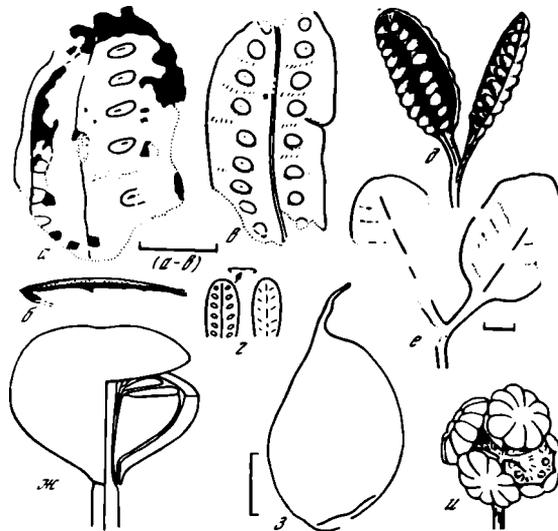


Р и с. 60. Реконструкция *Tatarina conspicua* S. Meyen, *Peltaspermum buevichiae* Gom. et S. Meyen (линейка — 1 см) и ассоциирующая с ними пыльца *Vittatina subsaccata* f. *connectivalis* Zauer. (линейка — 30 мкм); по образцам из местонахождения Аристово (север европейской части СССР, р. Малая Северная Двина, вятский горизонт верхнетатарского подъяруса)

Р и с. 61. Листья некоторых ангарских *Peltaspermales*: а — *Tatarina* с цельными листьями (напр., *T. conspicua* S. Meyen); б, в — *Tatarina* с сегментированными листьями (б — *T. lobata* S. Meyen, в — *T. pinnata* S. Meyen et Gom.); г — *Compsopteris* (напр., *C. adzvensis* Zal.); д — жилкование *Comia*; е — *Callipteris* subgen. *Feonia*; ж — *Callipteris zeilleri* Zal.

ленные и разнообразные листья птеридоспермов, но указать, какие из них при жизни сочетались с *Peltaspermum*, нельзя. Особенно много *Peltaspermum* нескольких типов (в том числе *P. buevichiae* Gom. et Meyen) встречается в верхнетатарских отложениях Русской платформы. С ними ассоциируют листья *Tatarina*. Реконструкция этих растений дана на рис. 60, 62, и. Листья сидели на ветках по спирали. Отмечено чередование удлиненных и укороченных побегов. Эти растения были лептокаульными.

Листья *Tatarina* (рис. 61, а—в; Meyen, 1970а; Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, Гоманьков, 1980) были цельные (рис. 61,а; *T. olferievii* S. Meyen, *T. conspicua* S. Meyen, *T. sinuosa* Gom., *T. verrucosa* Gom., *T. sadovnicovii* S. Meyen) и с лопастным краем (рис. 61, б, в; *T. lobata* S. Meyen, *T. pinnata* S. Meyen et Gom.). Обычно они имеют пучок средних жилок, от которого прочие жилки отклоняются в обе стороны. Иногда средний пучок жилок выражен плохо. Эти листья похожи на *Glossophyllum*. На сходство эпидермального строения части триасовых *Glossophyllum* и пельтаспермовых впервые обратила внимание И.А. Добрускина (личное сообщение). Возможно, что в будущем этот род перейдет из гинкговых в *Peltaspermales*. Заметим, что микроспороклады, ассоциирующие с триасовыми *G. florinii* Kräusel и принадлежащие к *Antholithus wettsteinii* Krasser, очень сходны с *Antevsia* (мужские фруктификации, ассоциирующие с триасовыми *Lepidopteris* и *Peltaspermum*). С



Р и с. 62. Фруктификации ангарских Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae: а — *Stiphorus biseriatus* S. Meyen, голотип № 3782/273-2 (=табл. XXXIX, фиг. 2; табл. XL, фиг. 2, 3), вятский горизонт верхнетатарского подъяруса, север Русской платформы, Вологодская обл., скв. 4 (Титово), гл. 138—144,4 м; б — то же, схема поперечного сечения, точками показана порода между двумя слоями угля; в — *S. biseriatus* S. Meyen, экз. № 3773/1785 (табл. XXXIX, фиг. 1), верхнетатарский подъярус, Южное Приуралье, 51 км на восток-юго-восток от Оренбурга, правый берег Вязовского оврага в 1,5 км от д. Вязовки; г — схема строения *S. biseriatus*; д — реконструкция парных кладоспермов *Stiphorus*; е — *S. crassus* (Mog.) S. Meyen, голотип № T735/50Г (табл. XL, фиг. 1; Могучева, 1973, табл. 38, фиг. 5, 6), пермо-триас, тутончанская свита, р. Нижняя Тунгуска против о-ва Гагарьего; ж — исправленная реконструкция *Cardiolepis*; з — *Nucisarpus piniformis* Neub. с сохранившейся микропиллярной трубкой, экз. № 3062/174 (=Нейбург, 1965, табл. 48, фиг. 7; Мейен, 1977, табл. 7, фиг. 14, 15), верхняя пермь, печорская серия, Печорское Приуралье, правый берег р. Адзьвы, Уголь-Щелья, обн. 32 А.А. Чернова, 7 м ниже пласта 6М; и — реконструкция *Peltaspermum buevichae* Gom. et S. Meyen с рубцами от опавших семян на нижней стороне пельтоида. Линейка — 0,5 см

листьями *Tatarina* ассоциирует и *Stiphorus* S. Meyen, 1980 — билатеральный семяносный орган, несущий по одному ряду семян с каждой стороны от средней жилки (рис. 62, а—е). Судя по *S. crassus* (Mog.) S. Meyen, эти органы сидели парами на верхушке оси (рис. 62, д, е). Консистенция остатков указывает, что пластинка *Stiphorus* была мясистой. По строению кутикулы *Stiphorus* близки к *Tatarina*. Как у *S. biseriatus* S. Meyen, так и у *S. crassus* в толще фитолеймы встречаются смоляные тельца (у *Tatarina* они пока не найдены, но встречаются в микроспorangиях *Permothesa*, ассоциирующих с *Tatarina*).

На первый взгляд *Stiphorus* и *Peltaspermum* принципиально различны. По традиционным представлениям, развивавшимся в теломной теории, пельтатные фертильные органы происходят путем срастания верхушечного пучка осей с изогнутыми концами. Билатеральные органы развиваются путем планации и срастания фертильных осей. Однако возможна и иная интерпретация обоих типов органов (рис. 63). Переход от *Peltaspermum* к *Stiphorus* (или обратно) можно сопоставить с весьма обычными для многих высших растений переходами между пальчатыми, перистыми и щитовидными листьями (рис. 63, б). В таком случае можно допускать филогенетическую преемственность *Peltaspermatales* и карбоновых каллоспермариевых.

Мужские фруктификации пермских пельтаспермовых известны лишь по изолированным пучкам микроспorangиев, видимо сраставшихся в основании (рис. 64). Такого типа синангии (пучки микроспorangиев) принадлежат роду *Permothesa*, который объединяет виды, ассоциировавшие не только с *Peltaspermaceae*,

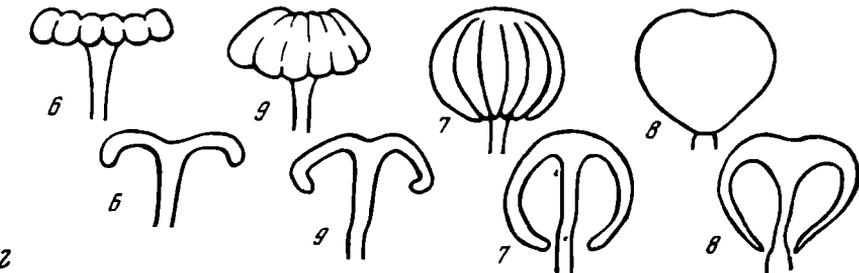
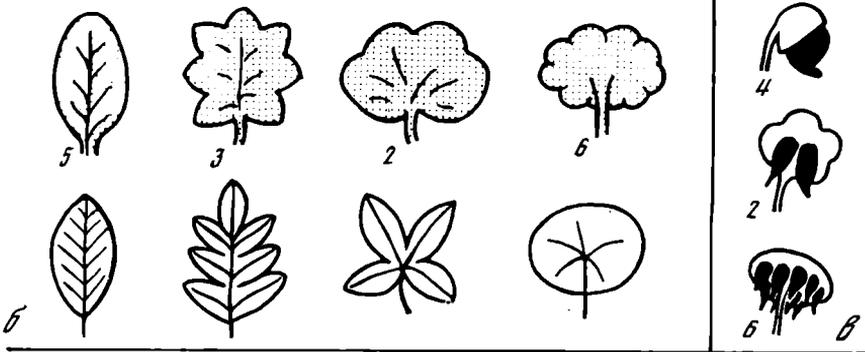
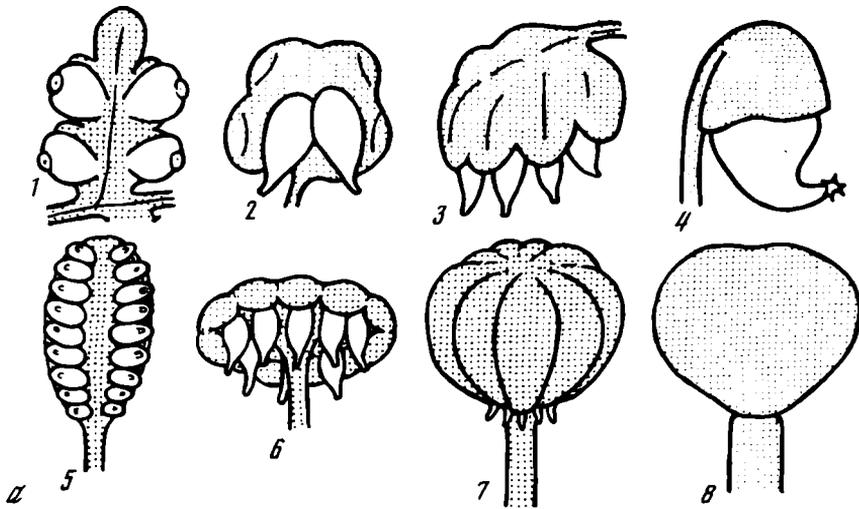
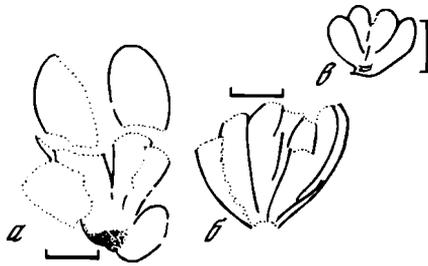
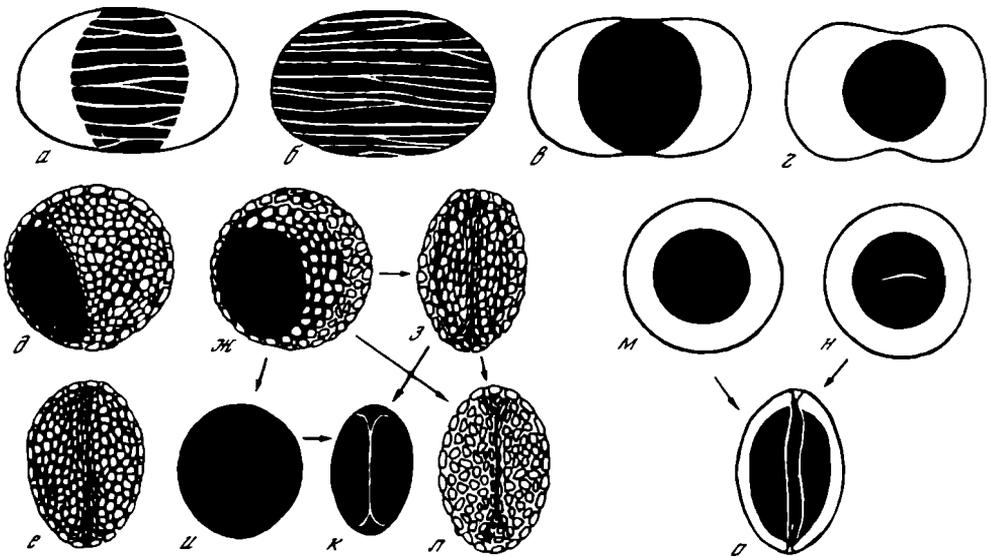


Рис. 63. Фруктификации Peltaspermatales и их интерпретация, 1 — филлосперм Callospermatales (типа Medullopteris, по Г.Реталляку); средний карбон; 2, 3 — различные реконструкции Peltaspermum thomasii Harris (2 — по данным Тоунроу, 3 — по Реталляку), нижний—средний триас; 4 — реконструкция односемянной капсулы Pilophorosperma granulata Thomas (по G. Retallack), нижний—средний триас; 5 — кладоспермы Stiphorus, верхи перми и пермо-триас; 6 — пельтоид типа Peltaspermum tothala Harris, рэт; 7 — пельтоид типа P. incisum Prynada ex Stanisł., верхний триас; 8 — капсула Cardiolepis, верхняя пермь; 9 — пельтоид типа P. buevichae Gom. et S. Meyen, верхи перми. а — реконструкция семяночных органов; б — сравнение преобразований семяночных органов Peltaspermatales и вегетативных листьев высших растений; в — изменение в числе семязачатков; г — различная степень замкнутости семяночных органов от открытого пельтоида до капсулы

но и с Cardiolepidaceae. Пермские растения, имевшие листья Tatarina и фруктификации Peltaspermum и Stiphorus, продуцировали пыльцу трех типов (рис. 65, а—в; см.: Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, 1980): 1) двумешковую (протосаккатную) нерребристую (типа Falcisporites, Alisporites или Piceapollenites; рис. 65, табл. XXXIX, фиг. 8); 2) двумешковую (протосаккатную) ребристую (типа Protohaploхуринус; рис.



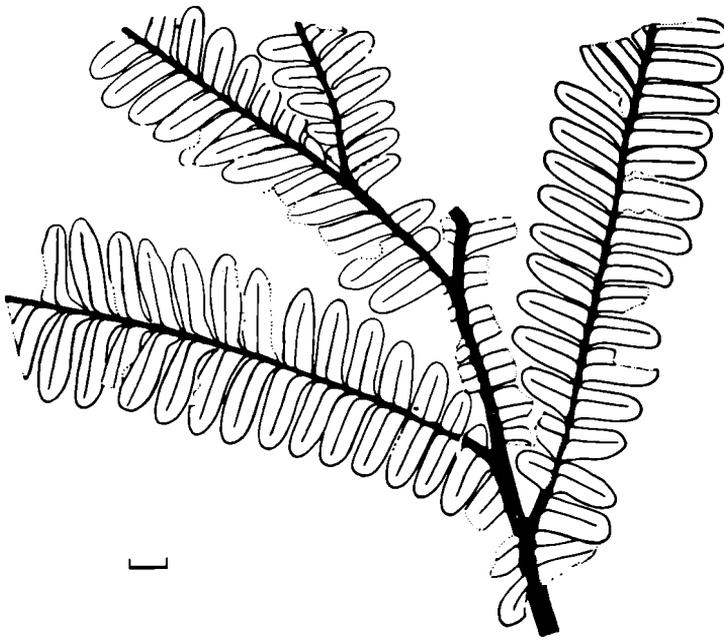
Р и с. 64. Синангии ангарских *Peltaspermaceae* и *Cardiolepidaceae* (типа *Pemotthesca*): а — синангия с пыльцой типа *Falcisporites-Alisporites*, ассоциирующей с листьями *Tatarina*, экз. № 3773/1346а (=табл. XXXIX, фиг. 8, 9), верхнетатарский подъярус, Южное Приуралье, левый берег р. Купля в д. Новая Александровка (6 км севернее Троицкого); б — синангия с пыльцой типа *Protohaploxyrinus*, ассоциирующей с листьями *Tatarina*, экз. № 3773/1399-1 (=табл. XXXIX, фиг. 6, 7), там же; в — синангия с пыльцой типа *Vesicaspora*, ассоциирующей с листьями *Phylladoderma*, экз. № 3743/173-1 (=табл. XXXVIII, фиг. 7; табл. XXXIX, фиг. 3—5), верхняя пермь, нижняя часть пещорской серии, Печорское Приуралье, правый берег р. Большая Сыня в 12 км выше устья р. Красный Камень. Линейка — 0,5 см



Р и с. 65. Пыльца ангарских *Peltaspermales* (а—г) и *Cordaitanthales* (д—о), схема не в масштабе: а — протодисаккатная с ребристым телом типа *Protohaploxyrinus*, ассоциирует с *Peltaspermum*, *Tatarina*; б — безмешковая с ребристым телом типа *Vittatina*, ассоциирует с *Peltaspermum*, *Tatarina* (см. также рис. 58); в — протодисаккатная с неребристым телом типа *Alisporites*, *Falcisporites* и др., ассоциирует с *Tatarina*, *Peltaspermum*, *Sporophyllites*, *Rhaphidopteris*; г — протомonosаккатная типа *Vesicaspora*, ассоциирует с *Cardiolepis*, *Vesicaspora*, *Nucicarpus*; д—л — пыльца *Cladaitina* (*Rufloiacae*, ассоциирует с *Rufloia*, *Cladostrobis*) и разные ее модификации, описываемые в литературе как самостоятельные роды и виды; модификации е, з, к, л принимаются за монокольпатную пыльцу; д — зерно с мешком, не отделившимся от тела; е — то же, сложенное в лодочку; ж — зерно с отделившимся мешком; з — то же, сложенное в лодочку; и — изолированное тело; к — то же, сложенное в лодочку; л — изолированный мешок, сложенный в лодочку; м, н — пыльца типа *Cordaitina* из спорангиев *Pechorostrobis* (на н показана проксимальная щель); о — такого же типа пыльца, сложенная в лодочку и имитирующая монокольпатную пыльцу. Стрелками показаны превращения пыльцы

65, а; табл. XXXIX, фиг. 6, 7); 3) безмешковую ребристую (типа *Vittatina*; табл. XL, фиг. 4—8). Монокольпатная безмешковая пыльца у пермских *Peltaspermaceae* пока не найдена. Примечательно, что ее нет в верхнетатарских отложениях с доминирующими макроостатками пельтаспермовых.

К типичным *Peltaspermaceae* близки *Callipteris* subgen. *Feonia* (сложноперистые вайи с промежуточными перышками; верх ушка непарноперистая; рис. 61, е, ж, 66),



Р и с. 66. *Callipteris* subgen. *Feonia* sp., конструкция части вайи и расположение промежуточных перышек, экз. № 3040/22, верхняя перья, печорская серия, Печорское Приуралье, левый берег р. Сыр-Яга в ее среднем течении. Линейка — 1 см

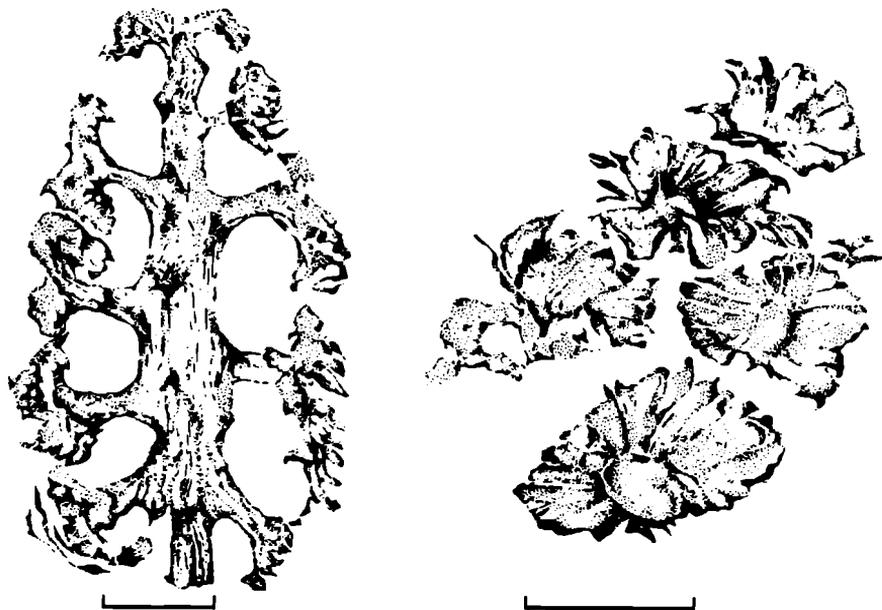
Compsopteris (простоперистые вайи, верхушка ложнопарноперистая; рис. 61, г), *Comia* (вайи сходны с *Compsopteris*, но жилкование иное — боковые жилки ветвятся перисто, а не дихотомически; рис. 61, д). Эпидермальные признаки и морфология вай *Feonia* и *Compsopteris* рассмотрены автором ранее (Meуen, 1970b). Кутикула *Comia* описана Л.А. Фефиловой (1973). По строению и расположению устьиц эти растения сходны с *Lepidopteris*, *Scytophyllum* и *Tatarina*.

С листьями *Compsopteris* в Печорском и Южном Приуралье ассоциируют своеобразные фруктификации, условно обозначенные как *Peltaspermum* ? sp. A. (рис. 67). Они состоят из оси с рыхло сидящими на ней пельтоидами с фестончатым краем. Сходные фруктификации нашла В.И. Бурого в верхней перми Приморья, но здесь они ассоциируют с *Callipteris*. В Печорском Приуралье с *Comia*, *Callipteris* и *Rhipidopsis* ассоциируют мужские фруктификации *Sporophyllites* Fefilova (Фефилова, 1978). Это перисто-расчлененные микроспорофиллы с подвернутыми краями. Одиночные микроспорангии с двумешковой (протосаккатной) неребристой пылью прикреплялись к микроспорофиллам снизу, возможно к средней жилке. По эпидермальному строению микроспорофиллы сходны с *Comia* и *Callipteris*. Род *Sporophyllites* близок к "*Pterotachis*" *batealensis* Frenguelli (= *Pteruchus* по Retallack, 1977), являющемуся микроспорофиллом *Dicroidium zuberi* (Szaj.) Arch. из триаса Гондваны, но отличается перистой конструкцией и деталями строения спорангиев.

Если *Sporophyllites* и *Peltaspermum* sp. A действительно принадлежат к растениям типа *Callipteris* (*Feonia*) — *Compsopteris* — *Comia*, то эта группа будет совмещать в себе признаки *Peltaspermales* и *Corystospermales*.

В ангарской флоре есть каллиптериды, кутикулярные признаки которых не изучены. Это почти все *Callipteris* и *Comia* Сибири. Их соотношения с *Peltaspermales* неизвестны. Напомним, что систематическое положение еврамерийских *Callipteris* неизвестно. Не исключено, что они близки к *Callospermales*.

Сем. *Cardiolepidaceae*, включающее женские капсулы *Cardiolepis* и ассоциирующие



Р и с. 67. *Peltaspermum* ? sp. A, фруктификации, сопровождающие *Compsopteris adzvensis* Zal., экз. №3062/283а (слева) и 3062/278б, верхняя пермь, печорская серия, там же, что и на рис. 60, з, но 9 м выше пласта 5М. Линейка — 1 см

с ними листья *Phylladoderma* и семена *Nucisargus*, первоначально было ошибочно отнесено к хвойным (Мейен, 1977; Мейен, 1976—1978; листья *Phylladoderma* помещались Залесским в кордаиты, а Нейбург в гингговые). Ошибка была исправлена автором совместно с Г.Г. Смоллер после изучения нового материала из коллекции Смоллер (см.: IOP Newsletter, 1979, 9, с. 11—12). Согласно новой интерпретации, капсулы *Cardiolepis* представляют собой многосемянные пельтоиды с сильно подвернутыми краями, охватывающими ножку (рис. 62, ж, 63, а—8, г—8). Микропиле семян окружали ножку со всех сторон, подходя к щели между ножкой и краем пельтоида. Изолированные семена *Nucisargus* обычно сохраняются с оборванными микропиллярными трубками (исключение см. на рис. 62, з). В микропиле семян, заключенных в капсуле, обычно встречается пыльца типа *Vesicaspora* (рис. 65, г), т.е. с одним мешком (протосаккусом), разделенным на два крыла, между которыми остается лишь узкая перемычка. При скошенном сплющивании эта пыльца выглядит как двумешковая, так как соединения между крыльями закрываются телом. Проксимальной щели нет. Такая пыльца извлечена из микроспорангиев *Perrnotheca* (рис. 64, в; табл. XXXVIII, фиг. 7; табл. XXXIX, фиг. 3—5), ассоциирующих с *Phylladoderma*. Морфологически эти экземпляры *Perrnotheca* похожи на те, что ассоциируют с *Tatarina*.

Листья *Phylladoderma* (обоснование их органической связи с *Cardiolepis* и *Nucisargus* см.: Мейен, 1977) лентовидные, эллиптические или обратнойцевидные с параллельными жилками, сходящимися в верхушке, нередко выемчатой. Молодые листья были описаны Залесским как *Sardykphyllum* (Есаулова, 1977). Листья амфистомные с многочисленными устьицами, чаще всего продольно ориентированными. Замыкающие клетки глубоко погруженные и снабжены дорзальными кутиновыми утолщениями, которые после мацерации напоминают крылья бабочки (аналогичные утолщения имеют замыкающие клетки мезозойских беннеттовых). Автор совместно с Г.Г. Смоллер изучил дополнительные материалы по листьям *Phylladoderma* из Печорского Приуралья. Оказалось, что вместо смоляных тяжей, обычно отмечавшихся в листьях *Phylladoderma*, у некоторых

видов имеются округлые или овальные смоляные тельца. У большинства филладодерм (но не у типового вида *P. arberi* Zal.) поверхность нижней кутикулы тонкорребристая, причем ребра идут вдоль листа и секут поперечные стенки клеток. Мелкие фрагменты кутикулы таких филладодерм, получаемые при объемной мацерации, иногда невозможно отличить от кутикулы *Rhaphidopteris* (см. ниже).

По эпидермальным признакам род *Phylladoderma* делится на несколько видов. В верхнетатарских отложениях Русской платформы встречается подрод *Aequistomia*, отличающийся более мелкими клетками (в том числе замыкающими) и другими эпидермальными признаками (Мейен, 1977). Вместе с *Aequistomia* также встречаются *Cardiolepis*, но они намного мельче, чем *C. piniformis* Neub.

Прикрепление листьев *Phylladoderma* к побегу спиральное (Есаулова, 1977), но оно наблюдалось у листьев, лишенных кутикулы.

Из казанских отложений севера Русской платформы был описан *Rhaphidopteris praecursoria* S. Meyen (1979a), наиболее древний вид этого рода, известного ранее лишь из верхов триаса и юры. Как уже говорилось, по строению кутикулы *R. praecursoria* очень похож на некоторые *Phylladoderma* (ребристость нижней кутикулы, смоляные тельца, дорзальные кутиновые утолщения замыкающих клеток). Вид *R. praecursoria* крайне полиморфный. С отдельными его формами можно сравнить листья, описанные из перми Западной Ангариды под названиями *Brongniartites*, *Sphenopteris*, *Odontopteris* (см. подробнее: Meyen, 1979a). К сожалению, их эпидермальное строение неизвестно.

К *R. praecursoria* близок по эпидермальным характеристикам *Mauerites gracilis* Zal. из кунгура Приуралья (табл. XLI, фиг. 4—6, табл. XLII, фиг. 1—3), у которого также имеются смоляные тельца и ребристость нижней кутикулы, но устьица продольно ориентированы. К *Mauerites* могут быть отнесены встречающиеся в тех же отложениях того же района *Dicranophyllum sylvense* Zal., *D. tchernovii* Zal., *D. bardense* Zal. (Заметим, что с этими растениями очень сходны листья из саксония долины Тромпия (предгорья Альп вблизи Бреция), описанные В. и Р Реми (W., Remy R., 1978) как *Callipteris* cf. *nicklesii* Zeill. При описании эти кунгурские растения Приуралья сближались с гинкговыми. Теперь их можно отнести к *Peltaspermales*).

К этой же группе родов по морфологии листа относится *Psygmoephyllum cuneifolium* (Kut.) Schimp. Что касается *P. expansum* (Brongn.) Schimp., то его систематическое положение неясно (см. раздел "Роды *incertae sedis*").

Фруктификации, ассоциировавшие с *Rhaphidopteris* и *Mauerites*, неизвестны. На кутикуле *R. praecursoria* встречена прилипшая пыльца (иногда массами) типа *Alisporites*—*Falcisporites*. Такая же пыльца найдена в юрских мужских фруктификациях *Pteroma*, видимо ассоциировавших с *Pachypteris* — родом, близким к *Rhaphidopteris*. По общей организации и строению пыльцы *Pteroma* близка к мужским фруктификациям *Corystospermaceae*. Возможно, что *Rhaphidopteris* и *Mauerites* — пермские предшественники триасовых *Corystospermaceae*. С другой стороны, оба пермских рода по строению кутикулы близки к *Cardiolepidaceae*, которые в строении женских фруктификаций сходны с *Peltaspermaceae*. Все это указывает на родство *Cardiolepidaceae*, *Peltaspermaceae* и *Corystospermaceae* (рис. 63) и на целесообразность их объединения в один порядок *Peltaspermales*.

ПОРЯДОК CAYTONIALES

В палинологических комплексах Западной Ангариды обычна мелкая двумешковая протосаккатная пыльца (типа *Vitreisporites*), которую палинологи нередко относили к кейтониевым. Никаких макроостатков, которые могут быть отнесены к кейтониевым, в ангарской флоре не обнаружено. Правда, не исключено, что кейтониевые произошли от *Peltaspermales*. Капсулы *Cardiolepis* отличаются от кап-

сул *Saytonia* радиальным строением. Если представить преобразование этой капсулы в билатеральную, она будет весьма сходна с капсулой *Saytonia*. Однако листья *Phylladoderma* разительно отличаются от листьев *Sagenopteris*.

ПОРЯДОК ARBERIALES (=GLOSSOPTERIDALES)

В Кузбассе, Тунгусском бассейне и Монголии встречаются единичные листья, морфологически неотличимые от *Glossopteris*. В Приморье в одном местонахождении было найдено большое количество *Glossopteris*, *Gangamopteris* и *Palaeovittaria* (Зими́на, 1977). Тем не менее присутствие в ангарской флоре арбериевых остается недоказанным, поскольку соответствующие органы размножения не найдены. Правда, женские фруктификации *Krylovia*, ассоциирующиеся с *Ruflogiaceae* (см. следующий раздел), очень сходны с *Arberia*, но *Krylovia* встречается в гораздо более древних отложениях, чем перечисленные типы листьев. С глоссоптеридами ошибочно сближался род *Pursongia*, листья которого первоначально были описаны как *Glossopteris*, и род *Zamiopteris*, типовой вид которого был включен Залесским (1918) в *Gangamopteris*. Между тем к *Pursongia* относятся листья, морфологически соответствующие *Tatarina* (*Peltaspermataceae*), но лишенные кутикулы. *Zamiopteris* по эпидермальному строению (Мейен, 1970b) ближе к кордаитантовым, чем к арбериевым. К *Pursongia* были ошибочно отнесены листья, которые следует относить к *Glossopteris* (см. подробнее: Мейен, 1969b, 1970b, 1971b, 1973b; Зими́на, 1977).

7. ПОРЯДОК CORDAITANTHIALES (=“CORDAITALES”)

Растительность верхнего палеозоя Ангариды А.Н. Криштофович называл кордаитовой тайгой. Остатки листьев кордаитов очень часто доминируют в захоронениях и образуют “листовые кровли”. Первоначально ангарские кордаиты (как еврамерийские и гондванские) сближались с *Noeggerathia*. Затем ангарские кордаиты были отнесены к *Rhoptozamites* (Schmalhausen 1879), еврамерийские — к *Cordaites*, а гондванские — к *Noeggerathiopsis*. Род *Rhoptozamites* исчез из литературы, после того как М.Д. Залесский стал относить ангарские кордаиты сначала к *Cordaites*, а затем к *Noeggerathiopsis*.

Подробнее история номенклатуры ангарских листьев была изложена в прежних работах автора (Мейен, 1966; Мейен, 1969b, 1970b). В этих работах можно найти более подробные сведения о морфологии и анатомии листьев ангарских кордаитов. В дальнейшем эпидермальная характеристика и систематика этих листьев были дополнены другими палеоботаниками (Глухова, 1976, 1978 и др.; Глухова, Меньшикова, 1980; Дуранте, 1976; Зими́на, 1977).

В результате всех этих исследований систематика кордаитовых ангарской флоры выглядит следующим образом (Глухова, 1976, 1978).

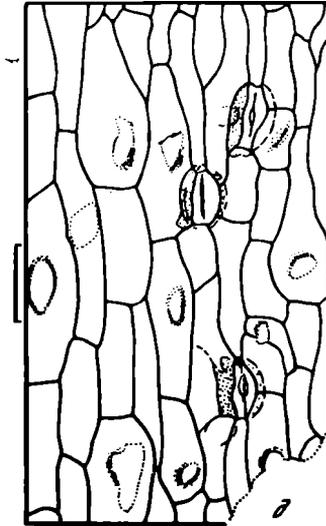
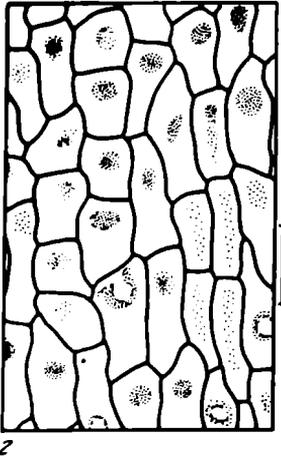
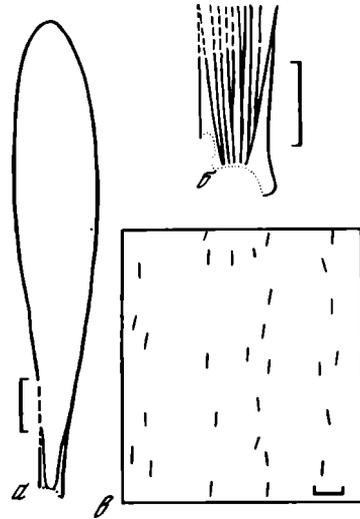
Род *Cordaites* Unger. К этому роду относятся все кордаитовые листья без дорзальных желобков, сохранность которых недостаточна для установления строения и расположения устьиц. Этот род не должен включать никакие другие органы растения и не должен употребляться для реконструированных растений, поскольку с листьями *Cordaites* ассоциировали существенно разные фруктификации (см. ниже).

Род *Sparsistomites* S.Meyen, 1969b (рис. 68). Листья гипостомные или с единичными устьицами на верхней стороне; устьица не образуют рядов; покровные клетки неорнаментированные или несут по одной срединной папилле.

Род *Papillophyllites* S.Meyen, 1969b. Листья гипостомные или с единичными устьицами на верхней стороне; на нижней стороне устьица не образуют рядов; крупные папиллы размещены на радиальных стенках или вблизи них.

Род *Angorphyllites* Gluchova, 1978. Листья гипостомные или с единичными устьицами на верхней стороне; на нижней стороне они собраны в компактные устьичные полосы, сложенные неправильными устьичными рядами.

Р и с. 68. *Sparsistomites gorelovae* S. Meyen, голотип № 3761/345 (Мейен, 1966а, рис. 52, табл. 6, фиг. 1—8; Мейен, 1970б, рис. 18): а — контур листа (линейка — 1 см); б — жилкование в окаймленном основании (линейка — 0,5 см); в — расположение устьиц на нижней стороне листа (линейка — 100 мкм); г — верхняя (слева) и нижняя эпидерма (линейка — 100 мкм); верхняя перья, IV рифлориево-кордантовый комплекс, правый берег р. Илипея (левый приток р. Нижняя Тунгуска) в 3 км выше пос. Янгуракта



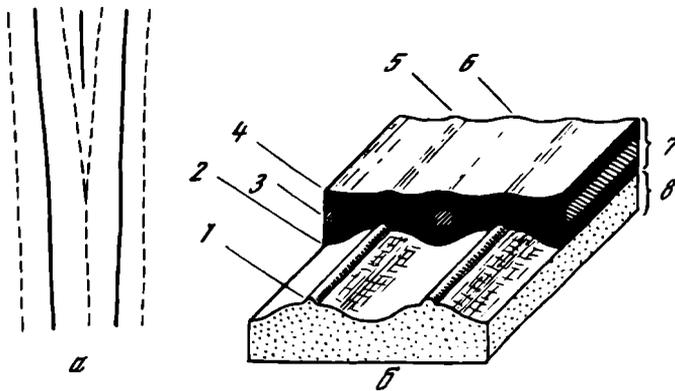
Род *Ruffloria* S.Meyen, 1963 (рис. 69, 70, 72). Листья с дорзальными желобками; пластинка листа обычная для кордаитовых листьев или чешуевидная (типа *Lereophyllum*). Л.В.Глухова (1976) выделила пять подродов.

Подрод *Ruffloria* (рис. 70, а): дорзальные желобки узкие, закрыты плотно сомкнутыми сосочковидными папиллами; основание листа, узкое, оттянутое, неокайменное. Виды *R. typica* S.Meyen, *R. neuburgiana* S.Meyen, *R. oljerassica* (Gorel.) S.Meyen, *R. brevifolia* (Gorel.) S.Meyen и др.

Подрод *Tungophylla* Gluchova (рис. 70, б, в): дорзальные желобки открытые, не орнаментированы папиллами. Вид *T. aperta* Gluchova.

Подрод *Tomentophylla* Gluchova: дорзальные желобки закрыты тонкими волосками, напоминающими войлок. Виды *R. tomentella* Gluchova, *R. ilimpejica* Gluchova.

Подрод *Alatoruffloria* Gluchova: дорзальные желобки, как у подрода *Ruffloria*, но основание листа широкое, окаймленное. Виды *R. recta* (Neub.) S.Meyen, *R. ensiformis* (Zal.) S.Meyen, *R. loriformis* (Neub.) S.Meyen, *R. derzavinii* (Neub.) S.Meyen, *R. tebenjkovii* (Schved.) S.Meyen и др.



Р и с. 69. Схема строения листа *Ruffloria* (Мейен, 1966а, рис. 21; Meyen, 1970b, рис. 14): а — вставление дорзального желобка (сплошная линия) в месте дихотомирования жилки (пунктирная линия); б — поперечное сечение листа, его рельеф и отпечаток нижней стороны на породе (1 — оттиск дорзального желобка; 2 — нижняя сторона листа; 3 — жилка; 4 — верхняя сторона листа; 5 — дорзальный желобок, пропечатавшийся на верхней стороне листа; 6 — жилка, пропечатавшаяся на верхней стороне листа; 7 — фитолейма; 8 — порода)

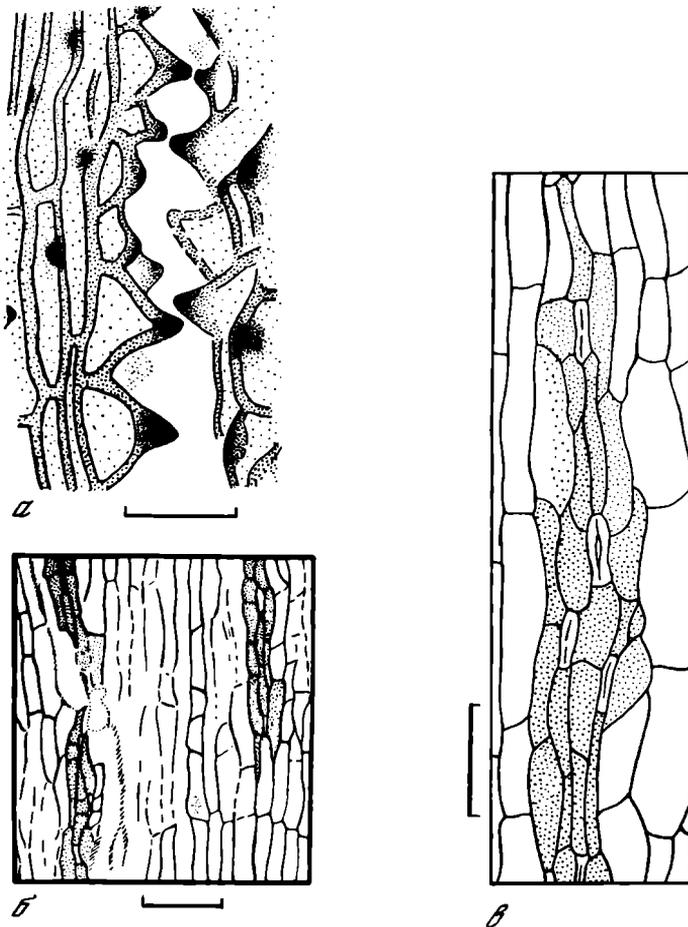
Подрод *Praeruffloria* Gluchova: дорзальные желобки широкие, с крупными волосками по краю, укреплены кутиновыми тяжами; основание листа узкое, оттянутое, с вытянутым участком, лишенным желобков ("базальный промежуток"). Виды *R. subangusta* (Zal.) S.Meyen, *R. theodorii* (Tchirk. et Zal.) S.Meyen, *R. intermedia* (Radcz.) S.Meyen, *R. birjulinskiensis* Gluch., *R. khalfinii* Gluch. и др.

При выделении видов перечисленных родов и подродов, помимо эпидермальных признаков, используются и морфологические (форма и размеры листа в целом, строение основания и верхушки, наличие зубчиков по краю, густота, толщина и степень расхождения жилок). Степень внутривидовой изменчивости в макроморфологии очень велика, что можно видеть на листьях, прикрепленных к побегу. К этому же выводу приводит изучение "монотопных выборок", т.е. экземпляров из одного слоя, которые образуют постепенные ряды, связывающие сильно различающиеся формы (рис. 71, 72).

К кордаитантовым можно отнести также чешуевидные листья родов *Crassinervia*, *Leporophyllum* (рис. 73) и *Nephropsis*. Их морфология рассмотрена С.В. Мейеном (1966а) и В.Г. Зиминной (1969, 1977). Некоторые чешуи типа *Leporophyllum* и *Crassinervia* имеют дорзальные желобки и отнесены к *Ruffloria* (Мейен, 1966а). Листья *Nephropsis* с дорзальными желобками В.Г. Зимина (1969) отнесла к подроду *Sulcinephropsis*. Между некоторыми чешуями и листьями можно наблюдать постепенный переход в монотопных выборках (рис. 72). Другие чешуи таких переходов не образуют.

Между ангарскими кордаитовыми, имеющими дорзальные желобки и не имеющими их, наблюдается замечательный параллелизм общей морфологии листа, в том числе в размере, форме и жилковании листа, строении основания (рис. 71, 72). Этот параллелизм наблюдается и в разрезе. Поэтому неудивительно, что, когда систематика этих листьев строилась без учета микроструктуры, к одному виду отнесли листья, сейчас включаемые в разные роды.

В ангарской флоре есть роды, возможно также принадлежащие к *Cordaitanthales*. Это прежде всего род *Zamiopteris* Schmalhausen (1879). Он имеет осевой пучок жилок, от которого к краям идут жилки, изгибающиеся наружу (замиоптероидное жилкование). Степень выраженности пучка и изгиба жилок сильно варьирует, так что между *Zamiopteris* и типично кордаитовыми листьями можно наблюдать постепенные переходы. Такие переходные формы выделялись в род *Evenkiella*

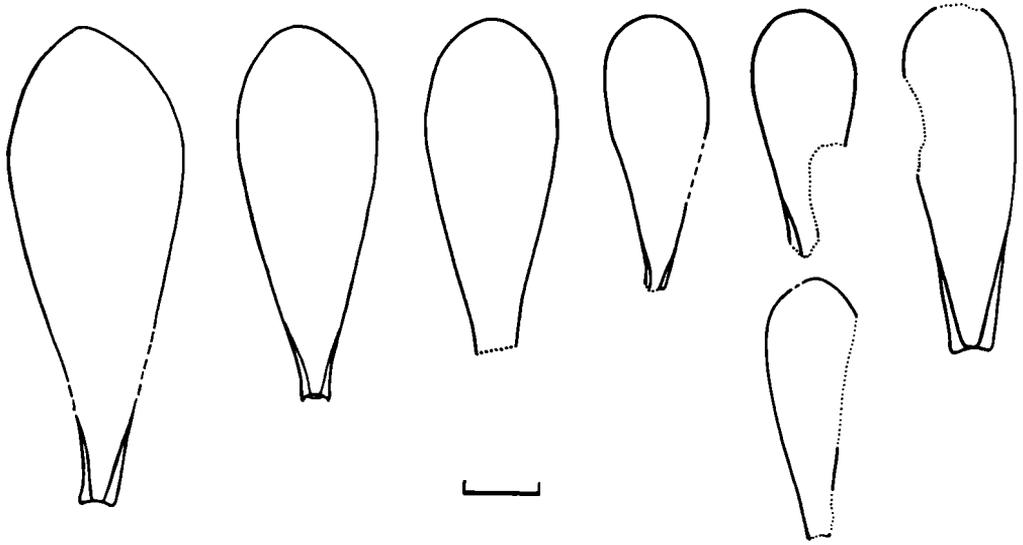


Р и с. 70. Дорзальные желобки разных *Rufloia*: а — дорзальный желобок с несохранившимися устьицами *R. subgen. Rufloia*, преп. № 3761/313 (Мейен, 1966, фиг. 23); б, в — устьица в дорзальных желобках *R. subgen. Tungophylla aperta* Gluch., преп. № 3761/399-1а (Мейен, 1966, фиг. 27), один из дорзальных признаков начинается (б, справа) выше места дихотомирования жилки; там же, что и на рис. 66. Линейка — 100 мкм

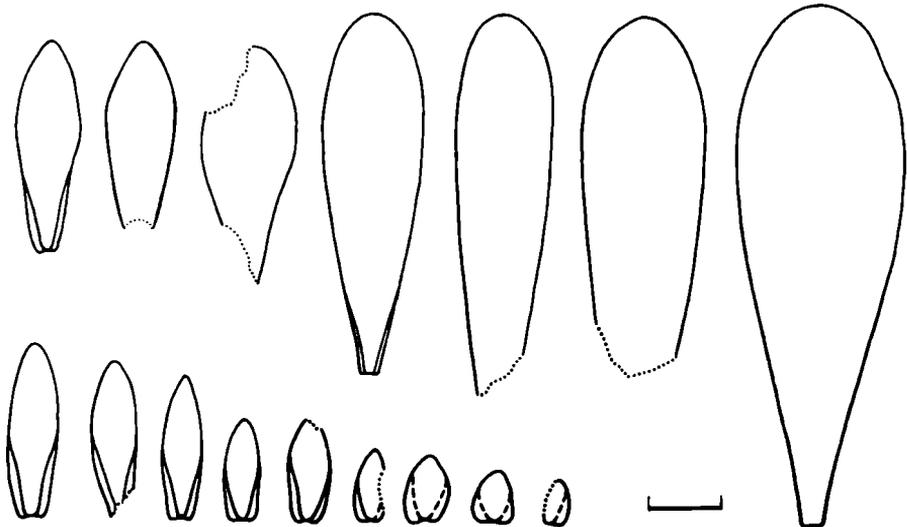
Radczenko, самостоятельность которого сомнительна. Эпидермальное строение *Zamiopteris* изучено С.В. Мейеном (Meуen, 1970b). Листья гипостомные, с компактными устьичными полосами. По эпидермальному строению можно видеть переход между *Zamiopteris* и *Angophyllites* (см. выше), но у *Zamiopteris* устьица ориентированы беспорядочно или даже поперек жилок. По эпидермальным признакам *Zamiopteris* близок к еврамерийскому роду *Lesleya* (Florin, 1933; Remy, W., Remy R., 1975).

М.Д. Залесский (1918) ошибочно считал, что у листьев *Zamiopteris* есть анастомозы между жилками, и относил эти листья к *Gangamopteris*. Позже он описал листья совершенно того же типа, но, не увидев у них анастомозов, выделил их в род *Petcheria*, который можно считать младшим синонимом *Zamiopteris*. Среди описанных в литературе видов *Petcheria* есть и *Rufloia* (Мейен, 1966а). Возможно, что некоторые листья с замиоптероидным жилкованием ближе к *Pursongia*, чем к *Zamiopteris*. Вообще систематика ангарских листьев с замиоптероидным жилкованием нуждается в существенной ревизии.

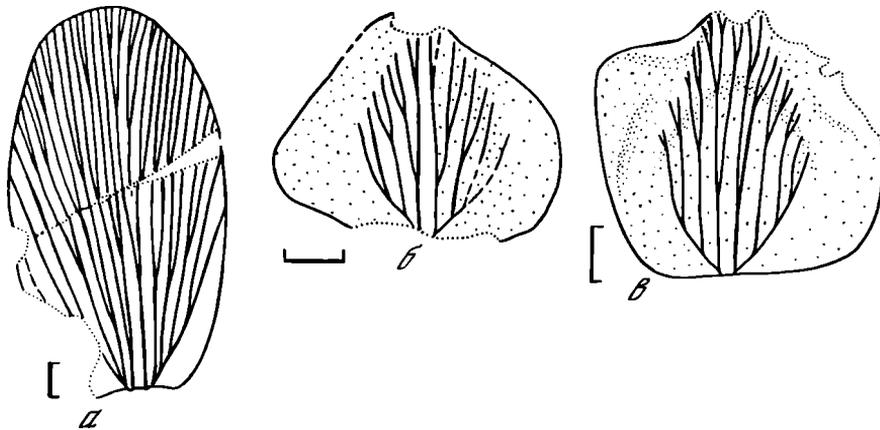
Изучение кордаитовых листьев Ангариды в течение долгого времени прохо-



Р и с. 71. *Cordaites gracilentus* (Gorel.) S. Meyen, часть монотопного ряда, показывающая только изменчивость очертания верхушки; экз. № 3745/392-1, 3094/166-20, 3745/371д-20, 3745/392-3, 3733/462а-21, 3733/442-7, 3745/372-1 (Мейен, 1966, фиг. 55), верхняя пермь, IV руфлориево-кордантовый комплекс, Тунгусский бассейн, правый берег р. Верхняя Пелятка (левый приток р. Нижняя Тунгуска) в 10 км выше устья. Линейка — 1 см



Р и с. 72. Монотопный ряд, связывающий развитые листья типа *Ruffloria brevifolia* (Gorel.) S. Meyen с мелкими чешуевидными листьями с дорзальными желобками (типа *R. minima* (Such.) S. Meyen). Все листья происходят из одного штуфа № 3733/602, верхняя пермь, IV руфлориево-кордантовый комплекс, Тунгусский бассейн, правый берег р. Нимдэ (правый приток р. Нижняя Тунгуска) в 8,6 км выше устья р. Кото (Мейен, 1966, фиг. 36). Линейка — 1 см



Р и с. 73. Чешуевидные листья ангарских Cordaitanthales (Мейен, 1966, фиг. 33, табл. 15, фиг. 14, 17, 16): а — *Crassinervia* *typ. oblongifolia* Radcz., экз. № 3745/302-6, нижняя пермь, I руфлориево-кордаитовый комплекс, Тунгусский бассейн, правый берег р. Нижняя Тунгуска, ущелье Щеки, против устья р. Хуко; б, в — *Leporophyllum rotundatum* Radcz., экз. № 3752/419-2, № 3745/402-8, там же, что и на рис. 69. Линейка — 1 мм

дило вне связи с изучением их фруктификаций. Последние были давно известны, но связывались с птеридоспермами (*Gaussia*), плауновидными (один из видов *Vojnovskya* был отнесен к *Lepidodendron*), членистостебельными (*Niazonaria* включалась в *Phyllothea*), с растениями *incertae sedis* (*Cladostrobis*) и лишь изредка к кордаитовыми (*Samarospadix-Krylovia*).

В 1955 г. М.Ф. Нейбург описала род *Vojnovskya*. Эти фруктификации она интерпретировала как обополюе стробилы, приняв за микроспорофиллы вытянутые межсеменные чешуи. Она ввела новый порядок *Vojnovskyales* и отнесла к нему также фруктификации *Gaussia*, *Niazonaria* и *Taibia*, считая, что радиально расположенные придатки этих растений являются микроспорофиллами (см. подробнее: Нейбург, 1955).

В последние годы автором были изучены другие мужские и женские фруктификации, ассоциирующие с листьями ангарских кордаитантовых. Установлена неизменно повторяющаяся ассоциация разных органов, что позволяет выделить надродовые таксоны в пределах порядка *Cordaitanthales*. Это название порядка предложено по той причине, что форм-род *Cordaites*, установленный по листьям, не может служить для образования названия семейства и порядка, поскольку такие листья ассоциировали с принципиально различными фруктификациями.

В порядке *Cordaitanthales* можно выделить три семейства: *Cordaitanthaceae*, *Vojnovskyaceae* и *Rufloiriaceae*.

СЕМЕЙСТВО CORDAITANTHACEAE S.MEYEN 1978.

В это семейство входят еврамерийские роды по фруктификациям *Cordaitanthus* (= *Cordaianthus*) и *Gothania* (Daghlian, Taylor, 1978) и ассоциирующие с ними листья *Cordaites*. В ангарской и гондванской флорах таких фруктификаций нет.

СЕМЕЙСТВО VOJNOVSKYACEAE NEUBURG 1963

В результате переизучения рода *Vojnovskya* автором ему можно дать следующую характеристику. Фертильный побег (рис. 74, е) с толстой осью, на которой по спирали сидят листья типа *Nephropsis*. Немного выше места прикрепления листа (рис. 75, з), но в той же ортостихе от оси отходят обратноконические



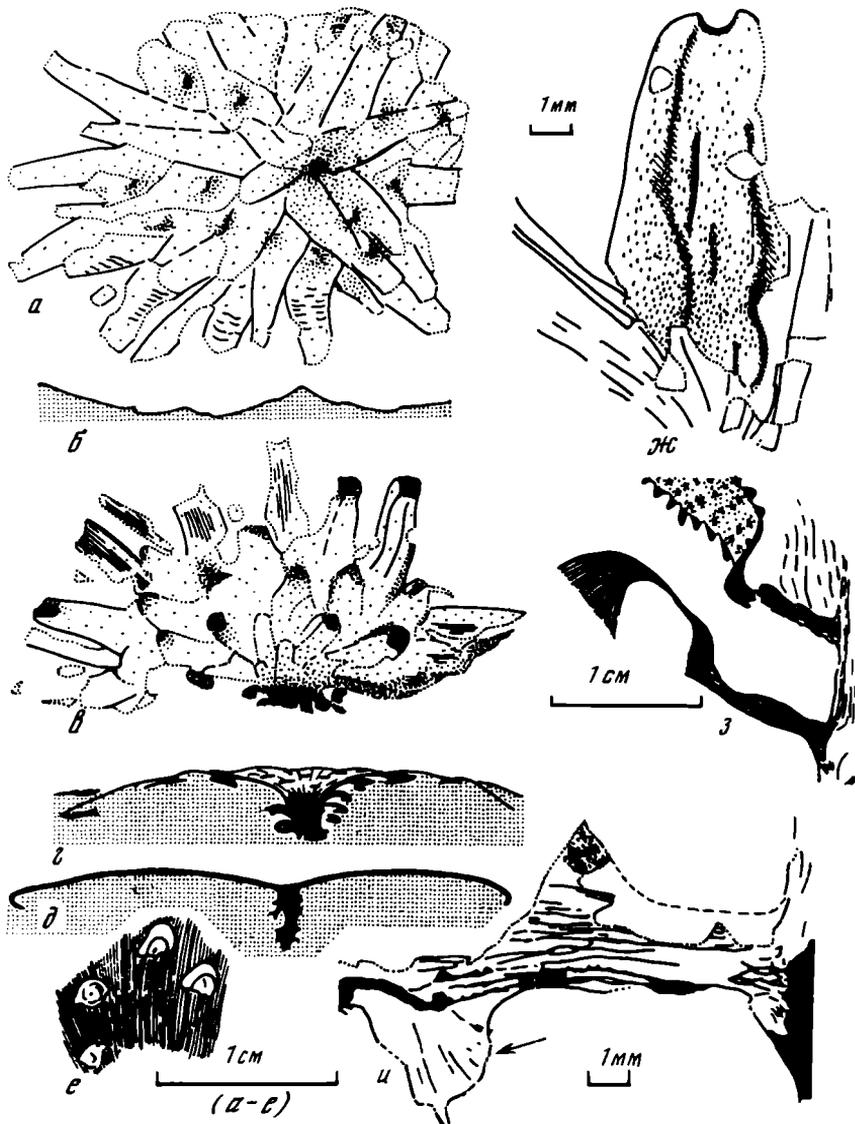
Р и с. 74. Реконструкция фруктификаций ангарских Vojnovskyaceae (а—и) и еврамерийских Cordaitanthaceae (к—н), не в масштабе: а — в — *Pechorostrobis bogovii* S. Meyen (а — общий вид, б — спорангий с темными участками в стенке, в — волоски на верхушке спорангия); г — *Kuznetskia planiuscula* S. Meyen; д — *Kuznetskia* sp., ветвление конечных ветвей микроспороклада; е — *Vojnovskyia paradoxa* Neub.; ж — семена типа *Samaropsis*, ассоциирующие с *Vojnovskyia*; з — *Samaropsis irregularis* Neub.; и — *Sylvella alata* Zal.; к — *Cordaitanthus pseudofluitans* Kidston sp.; л — *C. concinnus* Delevoryas sp.; м — *C. penjonii* Renault sp.; н — *Gothania lesliana* Daghlian et Taylor

полиспермы. В нижней части они голые (рис. 75, и), а выше покрыты толстыми и короткими чешуйками. Полисперм венчается густой щеткой линейных толстых чешуй, между которыми изредка встречаются семязачатки (сидячие или на очень короткой ножке; рис. 75, ж). Весь фертильный побег *Vojnovskyia* можно гомологизировать со сложным полиспермом *Cordaitanthus* (рис. 74, е, к), причем брактеем *Cordaitanthus* соответствуют листья *Nephropsis*, а чешуям пазушного полисперма *Cordaitanthus* — чешуи конического полисперма *Vojnovskyia*. Судя по ассоциациям в захоронениях, *Vojnovskyia* соответствует листьям *Cordaites* и семенам из группы *Samaropsis stricta* Neub. или *S. punctulata* Neub. (рис. 74, ж; с многочисленными основаниями волосков).

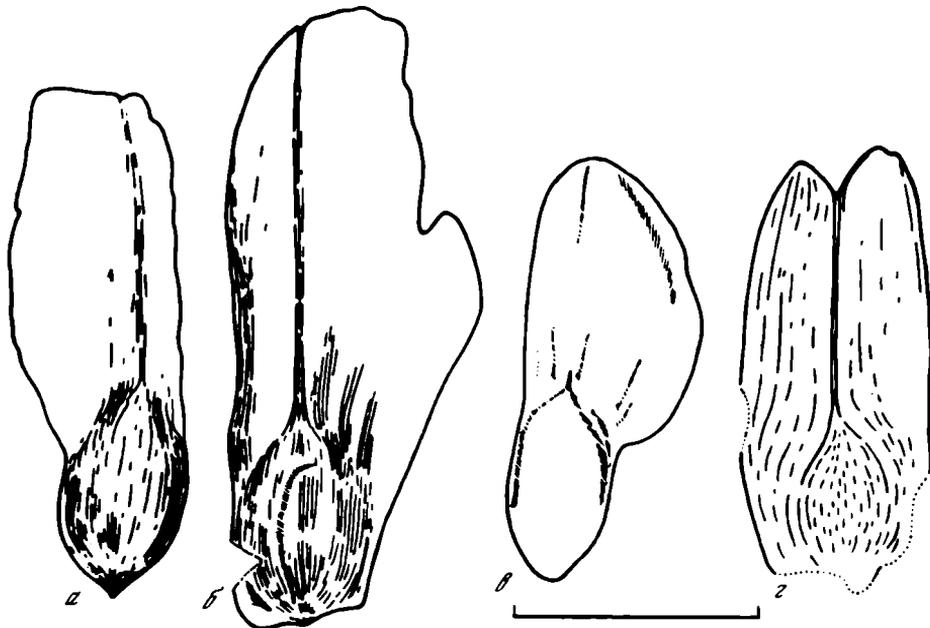
По-видимому, с верхнепермскими *Cordaites* ex gr. *gracilentus* (Gorel.) S. Meyen ассоциировали фруктификации *Niazonaria* с листовидными чешуями и голой обратноконической ножкой. Ни семян, ни микроспорангиев у *Niazonaria* не обнаружено.

С листьями типа *C. candalepensis* (Zal.) S. Meyen и *C. singularis* (Neub.) S. Meyen ассоциируют семена *Sylvella*, крылатка которых соответствует асимметрично развитому интегументу. От верхушки ядра к краю семени крылатку пересекает темный тяж, соответствующий микропиллярной трубке (рис. 74, и, 76, а—в). Очевидно, пыльца могла проникать через столь длинную трубку лишь с помощью механизма секреторной капли. К *Sylvella* близки семена *Samaropsis rectialata* Neub. (рис. 76, г), имеющие симметричную крылатку.

С сульцивыми кордаитами верхов верхней перми (типа *Cordaites clericii* Zal.; рис. 77, а—д; табл. XLIII, фиг. 3, 4) ассоциируют чешуи *Crassinervia* (табл. XLIII, фиг. 5), семена *Samaropsis irregularis* Neub. (рис. 74, з, 77, е—т) и микроспороклады *Kuznetskia* (рис. 74, г, д; табл. XLIII, фиг. 7—10). Последние внешне напоминают



Р и с. 75. Полистермы ангарских *Ruflofiaceae* (а—е) и *Vojnovskyaceae* (ж—и): а, б — *Gaussia cristata* Neub., экз. № 2349/524 (табл. XLVII, фиг. 3; Нейбург, 1948, табл. 70, фиг. 6, 6а), отпечаток верхней поверхности полистера (а) и его вид в сечении (б), там же, что и на рис. 53.а; в, г. — *G. cristata* Neub., голотип № 2349/493 (табл. XLVII, фиг. 1, 2; Нейбург, 1948, табл. 70, фиг. 7, 7а), отпечаток поверхности полистера (в) и вид того же экземпляра в сечении (г), там же; д — *Gaussia scutellata* Neub., экз. № 2492/214а (табл. XLVII, фиг. 7; Нейбург, 1948, табл. 71, фиг. 3), сечение полистера, нижняя пермь, III (?) рифлорный комплекс, Кузбасс, Прокопьевск, шахта 2, кровля пласта Прокопьевского; е — *G. scutellata* Neub., голотип № 2492/652а (табл. XLVII, фиг. 4—6; Нейбург, 1948, табл. 71, фиг. 4, 4а—с), поверхность полистера с рубцами от опавших семян на концах исстрихованных ножек, тот же комплекс, левый берег р. Уса в 1,5 км ниже устья р. Кузмас; ж—и — *Vojnovskya paradoxa* Neub., голотип № 3094/194, 194а—е (табл. XLIV, фиг. 12; Нейбург, 1965, фиг. 2, табл. 25—29), семя среди стерильных чешуй (ж), прикрепление полистера (наверху) точно над листом *Nephropsis* (з), основание полистера (и) с крыловидным придатком (стрелка); верхняя пермь, уфимский ярус, Печорское Приуралье, Хальмерьюское месторождение, отвалы шахты 3, породы пласта I₉ (середины интинской свиты)

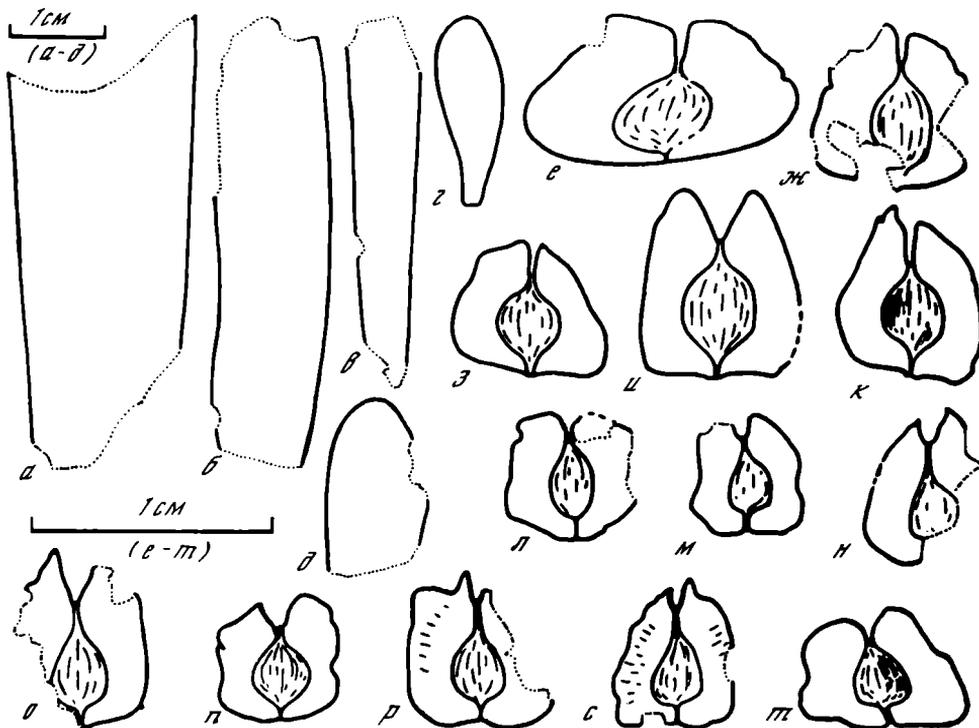


Р и с. 76. Семена *Sylvella alata* Zal. (а, б), *S. brevisalata* Neub. (в) и *Samaropsis rectialata* Neub. (г): а — экз. №3053/50 (Нейбург, 1965, табл. 46, фиг. 14, 14а), верхи нижней — низы верхней перми, воркутская серия, Печорское Приуралье, Хальмерьюское месторождение, скв. ХК-109, гл. 87, 71 м; б — экз. №3046/33 (Нейбург, 1965, табл. 47, фиг. 1), верхняя пермь, уфимский ярус, интинская свита, Печорское Приуралье, правый берег р. Седь-иоль (левый приток р. Кожим), в 35 м выше IV пласта, основание пакета К; в — экз. № 3053/260 (Нейбург, 1965, табл. 46, фиг. 10), верхи кунгура — низы уфы, рудницкая подсвита лекворкутской свиты, Печорское Приуралье, Верхнесырьягинское месторождение, скв. ВСК-7, гл. 136 м, пакет N; г — голотип № 2349/988 (Нейбург, 1948, табл. 72, фиг. 11), I рифлориевый комплекс, там же, что и на рис. 57,е

микроспороклады лагеностомовых птеридоспермов и спороклады некоторых примитивных папоротников и прогимноспермов, но они отчетливо уплощены. Это очень сложно ветвящаяся в одной плоскости система осей, начинающаяся прямой довольно тонкой ножкой. Она или сразу ветвится (рис. 78, а; *K. tomiensis* Gorel. et S.Meyen), или сначала расширяется в уплощенный толстый лимб (рис.78, б; *K. planiuscula* S.Meyen). Спорангии *Kuznetskia* вытянутые или более короткие до почти шаровидных, с удлинненными темными участками на стенке (табл. XLIII, фиг. 10; рис. 74, д, 78, в), видимо являющимися специализированными участками эндотеция .

Из спорангиев *K. planiuscula* извлечена пыльца. Большая часть зерен сложена лодочкообразно, но некоторые зерна неправильно округлого контура. Зерно окаймлено плотной оторочкой, имеющей облик, сходный с протосаккусом. При большом увеличении (более 1000 раз) на нем видны довольно редкие светлые точки, видимо соответствующие внутренним полостям альвеолярной структуры. Ни дистальной, ни проксимальной апертуры у зерен не обнаружено. Сложенные в лодочку зерна внешне сходны с монокольпатной безмешковой пыльцой. Стенка спорангия, а местами и пыльца покрыты зернистой массой, видимо являющейся остатком тапетума (тельца Убиша?).

Род *Pechorostrobus* S.Meyen имеет спорангии такого же облика, как и у *Kuznetskia*, с такими же темными участками в стенке (табл. XLIV, фиг. 4; рис. 74, в). Род представлен типовым видом *P. bogovii* S.Meyen (рис. 74, а—в; табл. XLIII, фиг. 11; табл. XLIV, фиг. 1—11) из верхней перми Печорского Приуралья и *P. sp.* из верхней перми Кузбасса. На оси сидят по плотной спирали одиночные (?)



Р и с. 77. Листья *Cordaites clericii* Zal. с сульцевым жилкованием (а—д) и ассоциирующие с ними семена типа *Samaropsis irregularis* Neub. (е—к), для сравнения приведены *S. irregularis* Neub. из типового местонахождения (л—т): а — экз. № 3773/1415а; б — экз. № 3773/1346б; в — экз. № 3773/1391; г — экз. № 3758/139; д — экз. № 3773/1418 (=табл. XLIII, фиг. 4); е — экз. № 3773/1290; ж — экз. № 3773/1303; з — экз. № 3773/1341; и — экз. № 3773/1342; к — экз. № 3773/1292 (см. также табл. XLIII, фиг. 3—5), верхняя перья, верхнетатарский подъярус (александровский комплекс), Южное Приуралье, правый берег р. Купля у д. Александровки, 110 км к северо-востоку от Оренбурга; л — экз. № 2761/614-2; м — экз. № 2/61/614-5; н — экз. № 2661/614-1; о — голотип № 2761/614-3 (Нейбург, 1948, табл. 73, фиг. 22а); п — экз. № 2761/614-4 (там же, фиг. 22б); р — экз. № 2761/612-1 (там же, фиг. 22с); с — экз. № 2761/612-2 (там же, фиг. 22д); т — экз. № 2761/613 (там же, фиг. 22е); сульцевый комплекс, Кузбасс, левый берег р. Томь у д. Ерунаковой, почва пласта 81

вытянутые спорангии, которые в верхней половине микроспороклада отгибаются вверх, а в его нижней половине — вниз. У одного экземпляра ниже основания микроспороклада наблюдается группа чешуй, сложенных в виде почки. У другого экземпляра два чешуевидных листа наблюдаются по обе стороны от нижнего конца микроспороклада. Поэтому на реконструкции (рис. 74, а) показаны чешуи, охватывающие нижнюю часть микроспороклада. У двух экземпляров верхушки части спорангиев несут длинные неклоточные волоски (рис. 74, б; табл. XLIII, фиг. 11), что весьма необычно для микроспорангиев голосеменных (волоски известны на пыльниках покрытосеменных и на спорангиях папоротников — эписпорангиатные парафизы). При мацерации спорангиев волоски растворяются в щелочи. Непонятно, почему волоски наблюдаются лишь на спорангиях определенной части микроспороклада.

Пыльца, извлеченная из микроспорангиев, протомоносаккатная, типа *Cordaitina*. Протомоносаккус плотный, с микроинтратетикуломом. Такую же микроструктуру можно видеть и на теле пыльцевого зерна. У одного из экземпляров *Pechorostrobus bogovii* многие зерна имеют отчетливую проксимальную щель (одно- или двулучевую; табл. XLIV, фиг. 10, 11). У пыльцы другого



Р и с. 78. Микроспороклады *Kuznetskia tomiensis* Gorel. et S. Meyen (а), *K. planiuscula* S. Meyen (б) и их спорангия с темными участками в стенке (в): а — голотип № 4570/95, верхняя пермь, сульфидный комплекс, грамотейнская свита, Кузбасс, Кушьяковское месторождение, скв. 376, гл. 206 м. 14 м ниже пласта 68; б — голотип № 4570/76 (ножка дорисована по противоотпечатку 76а), сульфидный комплекс, Кузбасс, чусовитинский профиль, скв. 11733, гл. 1126,6 м

экземпляра щель не обнаружена. Зерна варьирующих очертаний, от округлых до эллиптических, иногда субпрямоугольных. Некоторые зерна сложены лодочкообразно и внешне напоминают безмешковые зерна (рис. 65, м—о). Стенка спорангия и поверхность некоторых зерен несут такую же зернистую массу (тельца Убиша?), как и у *Kuznetskia* (табл. XLV, фиг. 5).

Вместе с *Pechorostrobus* встречаются листья как *Ruflogia* (типа *R. synensis* (Zal.) S. Meyen), так и *Cordaites*. Поэтому ассоциация в захоронениях не дает оснований для заключения о том, с какими листьями ассоциировали эти микроспороклады. Если исходить из достоверной ассоциации *Kuznetskia* и *Cordaites*, а также из сходства спорангиев *Kuznetskia* и *Pechorostrobus*, то можно предположить прижизненное сочетание последнего рода с листьями типа *Cordaites*. Оба рода включаются здесь в *Vojnovskyaceae*. При этом постулируется принадлежность ангарских листьев *Cordaites*, *Sparsistomites*, *Papillophyllites* к одному семейству. Этот постулат, разумеется, еще нуждается в подтверждении.

О прижизненной связи определенных типов листьев и пыльцы можно судить путем количественного сравнения остатков обоих типов в захоронениях. Было проанализировано верхнепермское захоронение в Тунгусском бассейне, где листья *Ruflogia* гораздо больше, чем *Cordaites*. В комплексе микроспор пыльцы *Cladaitina* находится в таком же процентном отношении к одномешковой (протомоносакатной) пыльце типа *Cordaitina* (Гоманьков, Мейен, 1980). В нижнеказанских отложениях Русской платформы листья *Ruflogia* крайне редки, а листья *Cordaites* обычны. Здесь же зерна *Cladaitina* единичны, а процент протомоносакатной пыльцы довольно высокий.

Разница ангарских и еврамерийских микроспорокладов кордаитантовых различительна. Тем более удивительно сходство вегетативных листьев *Cordaitanthaceae* и *Vojnovskyaceae* и принципиальное сходство в организации сложных полиспермов обоих семейств. Создается впечатление, что в порядке *Cordaitanthales* наиболее консервативна макроморфология вегетативных частей (и строения устьиц, но не

их топография), менее консервативны женские фруктификации и наиболее изменчивы мужские фруктификации. Нечто похожее наблюдается у хвойных, большая часть которых имеет иглоподобные листья с единственной жилкой, причем нередко сходными иглами обладают представители сразу нескольких семейств. Вообще же хвойным свойственны лишь четыре главных типа листьев. Строение женских шишек тоже довольно однообразно у семейств Voltziaceae, Taxodiaceae, Pinaceae и отчасти Cupressaceae, а шишки остальных семейств могут быть довольно легко выведены из перечисленных. Что касается микроспорокладов тех же хвойных, то их микроспорофиллы принадлежат по крайней мере к двум фундаментально различным типам. В одном случае спорангии прикрепляются к дистальному щитку, а в другом случае — к ножке; иногда к ножке прикрепляется ветвистая система тонких осей с терминальными спорангиями. Точно так же при большом сходстве женских *Cordaitanthus* и *Walchiostrobus* микроспороклады этих растений принципиально отличаются. У мужских *Cordaitanthus* микроспорофиллы венчаются пучком спорангиев (рис. 74, м), у *Gothania* микроспорангии сидят в один ряд на верхушке микроспорофилла (рис. 74, н), а у *Walchiostrobus* они прикрепляются к нижней части щитка пельтатного микроспорофилла. Поэтому нас может и не удивлять приравнение к этому разнообразию (в рамках *Cordaitanthales*) микроспорокладов типа *Kuznetskia* и *Pechorostrobus* (рис. 74, а, г).

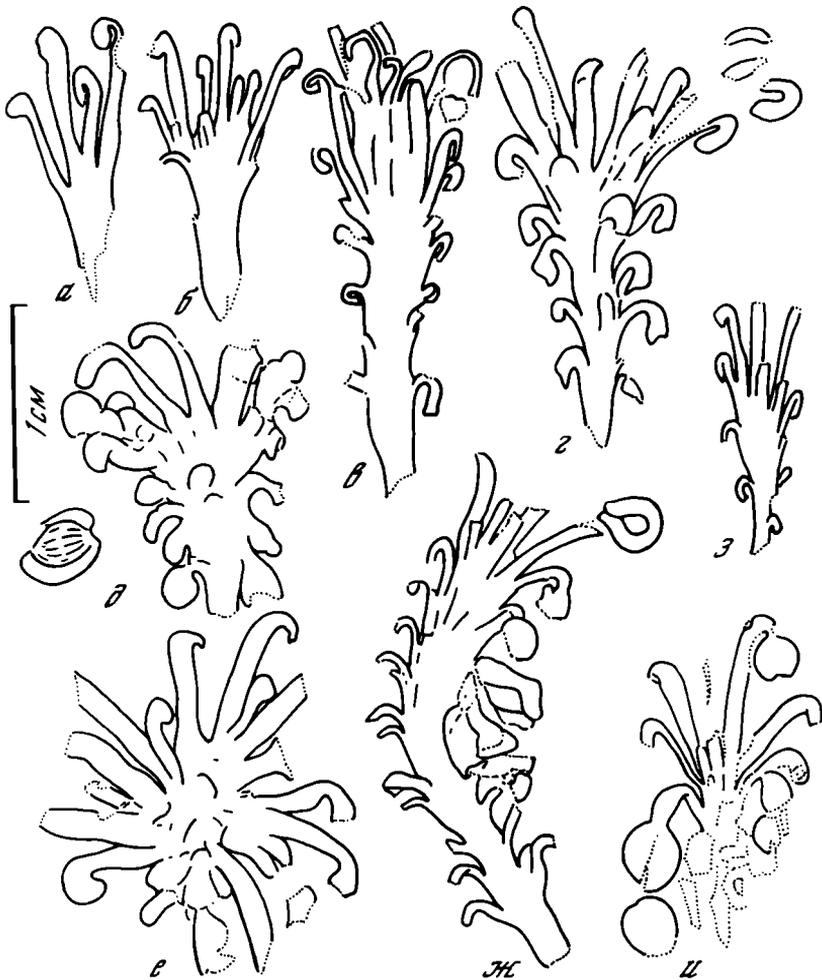
Еврамерийские *Cordaitanthaceae* имеют настоящую мешковую организацию пыльцы (или предпыльцы). Мешок имеет центральную полость, стенки мешка внутри несут ретикулум. У *Kuznetskia* и *Pechorostrobus*, насколько можно судить по наблюдениям в световой микроскоп, организация пыльцы (или предпыльцы) протомonosаккатная. Во всяком случае, ничего похожего на внутренний ретикулум у них не наблюдается. Скорее всего, этот признак можно считать примитивным. Пыльца (или предпыльца) с протосаккатной структурой легко выводится из микроспор прогимноспермов (*Archaeopteridales*) с альвеолярной сэскиной. Примечательно, что примитивная протосаккатная сэскина наблюдается у очень молодых (верхнепермских) представителей *Vojnovskyaceae*.

СЕМЕЙСТВО RUFLORIACEAE LEDRAN, 1966

Название семейства неудачно, поскольку оно основано на роде, выделенном для изолированных листьев. Однако основывать семейство на роде фруктификаций преждевременно, поскольку ни одно из них не изучено с нужной полнотой. Кроме того, обладание листьями типа *Ruflofia* (рис. 69, 70, 72) с дорзальными желобками пока еще служит главным критерием для выделения семейства.

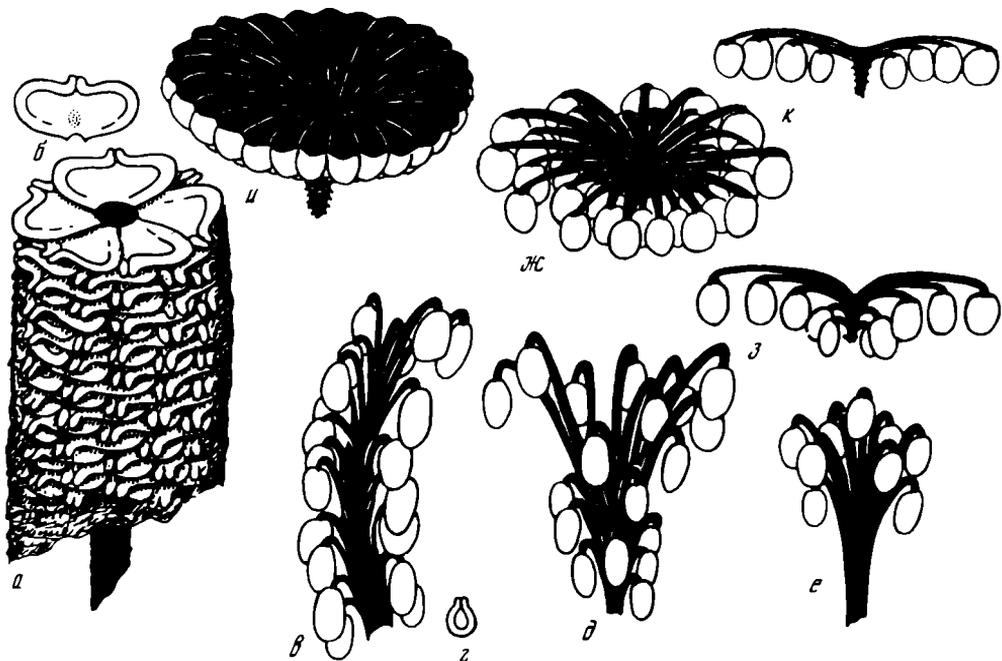
О мужских фруктификациях *Cladostrobus*, ассоциирующих с верхнепермскими *Ruflofia*, уже шла речь выше. Детальному изучению впервые был подвергнут род *Cladostrobus* (Maheshwari, Meyen, 1975). Эти микростробилы принадлежали верхнепермским растениям с листвой *Ruflofia*. На оси сидят микроспорофиллы с длинной ножкой, венчаемой ромбическим щитком. К средней части ножки прикрепляются микроспорангии, собранные пучками. Пыльца (типа *Cladaitina*) имеет мешок, охватывающий экватор и всю проксимальную сторону. Мешок имеет интраэтикулум (неизвестное у других голосеменных строение). У дисперсной пыльцы *Cladaitina* мешок часто отделяется от тела. Целые зерна *Cladaitina*, а также изолированные мешки и тела складываются в виде лодочки и имитируют монокольчатую пыльцу (рис. 65, д—л). Мужские фруктификации более древних *Ruflofia* пока неизвестны.

С *Ruflofia* subgen. *Praeruflofia* ассоциируют полисперы *Krylovia* Chachlov, 1939 (= *Samarospadix* Neuburg, 1948; рис. 79, 80, в, д, е), идентичность обоих родов подозревала Нейбург и была показана Суховым, видевшим оригиналы *Krylovia* (личное сообщение). Известны только изолированные полиспермы, состоящие из



Р и с. 79. Изменчивость полиспермов *Krylovia sibirica* Chachl., а—е — монотопный ряд; а — экз. №4033/14; б — экз. № 4033/18 (=табл. XLVI, фиг. 8); в — экз. № 4033/20; г — экз. № 4033/17а (=табл. XLVI, фиг. 9); д — экз. № 4033/16; е — экз. № 4033/22, средний-верхний карбон, II рифлориевый комплекс, Тунгусский бассейн, левый берег р. Пямбу (правый приток р. Чуня) в 27,5 км от ее устья; ж — экз. № 4033/143 (=табл. XLVI, фиг. 10); з — экз. № 4033/145, там же, левый берег р. Чуня в 9 км ниже устья р. Юраба; и — экз. № 2349/449 (голотип вида *Samarospadix penicillata* Neub. — Нейбург, 1948, табл. 70, фиг. 4, 4а), там же, что и на рис. 53, а и 73, а

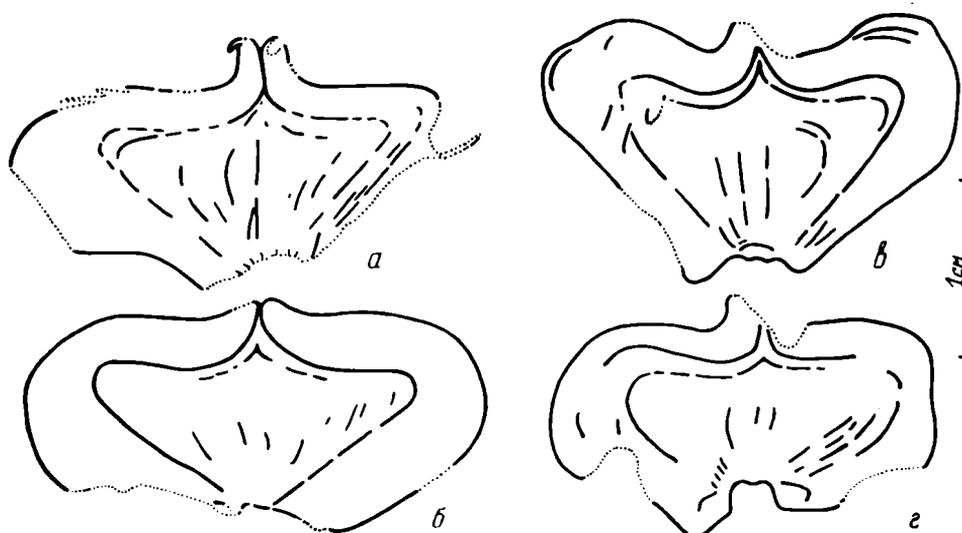
оси с сидящими на ней длинными семяножками. Концы семяножек крючкообразно изгибались назад и несли по одному семени типа *Samaropsis patula* Zal. (рис. 79, д, ж, и, 80, г). Обычно семена опадали до захоронения. Можно составить ряд изменчивости *Krylovia*, начинающийся с небольших полиспермов с короткой осью, несущей семяножки на верхнем расширенном конце (рис. 79, а, б). У других экземпляров ось более вытянута, а семязачатки расположены по всей ее длине (рис. 79, в—д, ж—и). У крайних форм ряда ось сохраняет ширину по всей длине. Встречаются остатки (рис. 79, е), ось которых, по-видимому, была сильно укорочена, и при захоронении они ориентировались перпендикулярно плоскости напластования. Никаких стерильных придатков у полиспермов *Krylovia* нет. В захоронениях с *Krylovia* не встречается ни осей с брактеем, в пазухах которых могли бы сидеть полисперы, ни изолированных брактеем. Реконструкции *Krylovia* показаны на рис. 80, в, д, е.



Р и с. 80. Полиспермы Rufloziaceae (реконструкции не в масштабе); семена на б—к показаны условно; а — фрагмент колосовидного полисперма *Bardocarpus depressus* (Schm.) Neub., реконструкция выполнена по экземпляру на рис. 80, а; б — семя типа *B. discretus* (Neub.) Neub. — *B. depressus*, положение мегасторовой мембраны показано точками; в, д, е — *Krylovia sibirica* Chachl. различного типа; семя *Samaropsis patula* Zal., ассоциирующее с *K. sibirica*; ж, з — *Gaussia cristata* Neub., вид сверху (ж) и в сечении (з); и, к — *G. scutellata* Neub., вид сверху (и) и в сечении (к)

Ассоциация рода *Gaussia* с листьями определенного типа не прослежена, но сходство организации *Gaussia* с *Krylovia* (рис. 80, в, д—к) позволяет отнести оба рода к одному семейству. У *G. cristata* Neub. (рис. 75, а—г; 80, ж, з; табл. XLVII, фиг. 1—3) в продольном сечении хорошо видна сильно укороченная, расширяющаяся вверх ось, от которой по всей длине отходят семяножки (ранее они ошибочно принимались за микроспорофиллы), загибающиеся на концах. На нижних семяножках сохранились недоразвитые семязачатки. Верхние семяножки заканчиваются площадками, соответствующими рубцам от опавших семян. Четкий контур площадки указывает на образование отделяющего слоя. Сходство *G. cristata* и расплюснутых в осевом направлении *Krylovia* (рис. 79, е) настолько велико, что не исключена принадлежность обеих фруктификаций к одному роду. Правда, у *G. cristata* семяножки уплощены и складываются в правильный зонтик, под которым прятались семена, чего не наблюдается у *Krylovia*. *G. scutellata* Neub. (типовой вид) тоже имеет зонтиковидное строение с фиксированным внешним контуром (рис. 75, д, е, 80, и, к). Количество семяножек больше, они плотно смыкаются друг с другом (срастания, видимо, не было) и исчерчены продольно (менее четкая исчерченность есть и у *G. cristata*; у *Krylovia* она не видна). Концы семяножек складываются в правильные скрещивающиеся парастихи. На продольном сечении видна короткая ось, боковая поверхность которой осложнена короткими и тонкими выростами (рис. 75, д.; табл. XLVII, фиг. 7). Возможно, это редуцированные и стерилизованные семяножки.

Таким образом, в ряду от *Krylovia* к *Gaussia* (рис. 80, в, д, з, к) наблюдается укорочение оси при сохранении длинных семяножек, так что образуется подо-



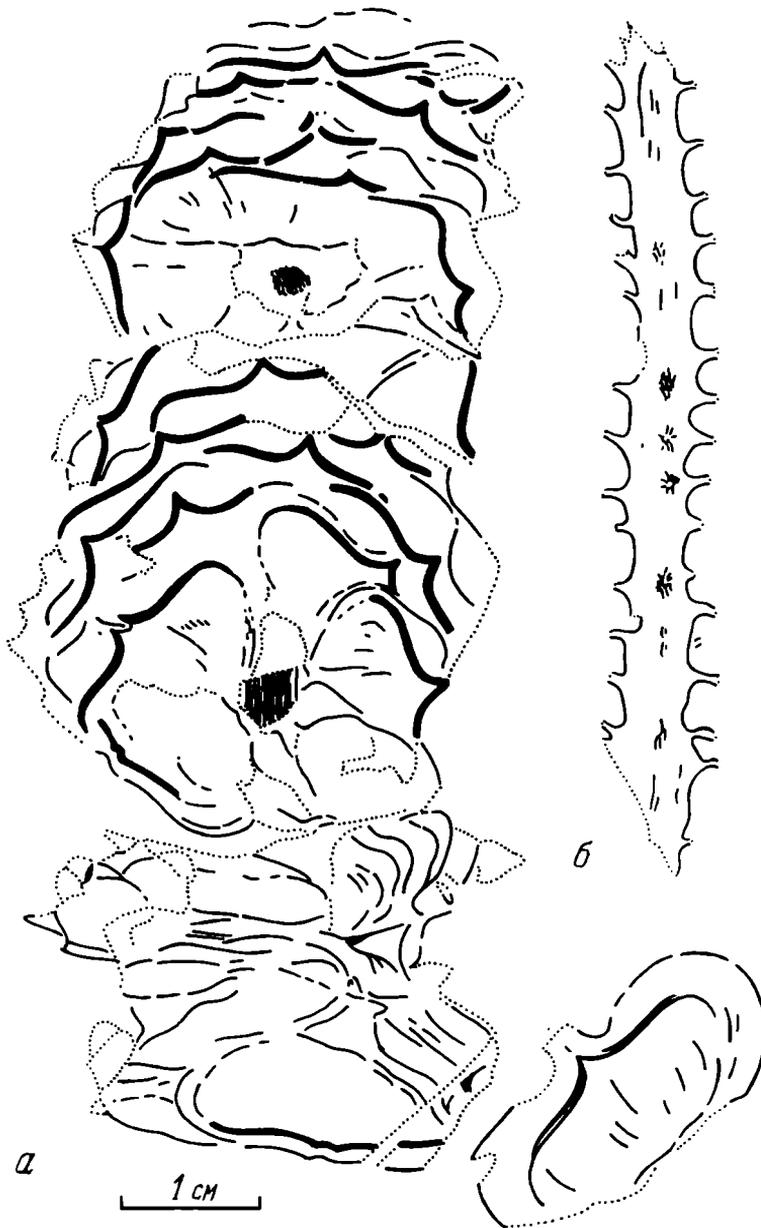
Р и с. 81. *Bardocarpus aliger* Zal., изолированные семена; а — экз. № 3039/8 (Нейбург, 1965, табл. 45, фиг. 3), верхи кунгура — низы уфы, Печорское Приуралье, Хальмерьюсское месторождение, пакет 0; б—г — экз. № 3039/8 (Нейбург, 1965, табл. 45, фиг. 1, левое, правое и среднее семена соответственно), тот же пакет, Воркутинское месторождение

бие пельтатной структуры (хотя морфологически ее правильнее интерпретировать как кистевидный полисперм). С другой стороны, из *Krylovia* можно вывести колосовидные полиспермы *Bardocarpus* (рис. 80, а, б, 81, 82). Этот род описан по изолированным семенам характерной формы (рис. 80, б, 81; табл. XLV, фиг. 6). На наиболее полном фрагменте полисперма (рис. 82, а) видно приращение семян к оси по плотной спирали, причем никаких межсеменных чешуй наблюдать не удалось. Их нет и в породе с массовыми захоронениями изолированных семян *Bardocarpus*. Вдоль верхнего края ядра семени проходит глубокая борозда, так что возникало предположение, нельзя ли считать *Bardocarpus* семенем, сросшимся с семенной чешуей и брактеей. Однако мацерация фитолеммы не подтвердила этого предположения. Кутикула семени крайне тонкая и одинаковая со всех его сторон. Мегаспоровая мембрана *Bardocarpus* толстая и маленькая. Она расположена в нижней части семени (рис. 80, б).

Вместе с семенами *Bardocarpus*, встреченными в одном из захоронений в большом количестве, много протомonosаккатной пыльцы. Такая же пыльца (типа *Potonieisporites*) обнаружена прилипшей большими массами к кутикуле семян (табл. XLV, фиг. 7, 8; табл. XLVI, фиг. 1), так что при мацерации пыльцу не удалось отделить от кутикулы. Едва ли возможно, чтобы эта была пыльца, чуждая растениям с такими семенами. По-видимому, пыльца древних *Rufloriaceae* и *Vojnovskyaceae* была сходной по общей организации.

Gaussia и семена типа *Bardocarpus* встречаются в отложениях, охарактеризованных комплексами от II руфлориевого до II руфлориево-кордаитового (принадлежность к *Bardocarpus* некоторых более молодых семян, в том числе *B. superus* Neub., нуждается в подтверждении). Женских фруктификаций руфлориевых из более молодых отложений мы не знаем. Таким образом, женские фруктификации (*Krylovia*, *Gaussia*, *Bardocarpus*) известны лишь у древних руфлориевых, а мужские — у молодых. У *Vojnovskyaceae* ситуация почти обратная. Это делает невозможным полноценное сравнение обоих семейств друг с другом и другими голосеменными.

Полиспермы *Rufloriaceae* можно сравнить с таковыми примитивных *Arberiales*, а



Р и с. 82. Род *Bardecarpus*: а — колосовидный полисперм и изолированное семя *B. depressus* (Schm.) Neub. экз. № 3752/361 (колл. автора, изображен в: Сухов, 1969, табл. 24, фиг. 10, 10а), там же, что и на рис. 24, а; б — ось, возможно принадлежащая полисперму *B. aliger* Zal., экз. № 3039/8 (ассоциирующее на том же штамме семя см. на рис. 79, а)

именно с родами *Arberia*, *Dolianitia* и *Australoglossa*, но у них ось полисперма ветвится. В отличие от ангарских *Rufloriaceae* дальнейшая эволюция *Arberiales* шла в направлении уплощения полисперма и его превращения в различные простые и сложные фертилигеры. Можно видеть некоторое сходство между микроспорокладами *Vojnovskyaceae* и *Arberiales* (роды *Partha*, *Glossotheca*, *Eretmonia*).

Ангарская флора включает довольно большое количество родов, описанных

по древесине (*Araucarioxylon*, *Dadoxylon*, *Eristophyton*, *Amyelon*, *Prototaxoxylon*, *Taxopitys*, *Protophyllocladus*, *Septomedulloxylon*, *Zaleskioxylon*, *Mesopitys* — *Lepekina*, 1972), причем можно полагать, что значительная часть этих родов принадлежала к *Vojnovskyaceae* и *Rufloriaceae*. Важно присутствие рода *Amyelon*, указывающего на общность в строении корневой системы ангарских и еврамерийских *Cordaitanthales*. Можно видеть значительную степень общности родового состава пикноксильных еврамерийских, ангарских и гондванских древесин.

8. ХВОЙНЫЕ

В собственно ангарской флоре Сибири хвойных почти нет. М.Д. Залесский описал несколько видов *Walchia*, но один вид (*W. spinulifolia*) оказался мхом (см. выше), а о других трудно сказать что-либо определенное по имеющимся схематическим рисункам. Это могут быть и облиственные побеги членистостебельных. К хвойным долгое время относился род *Phyllopitys* (см. "Членистостебельные"; табл. XXXVI, фиг. 1). С другой стороны, за хвойные принимались облиственные побеги плауновидных. Так, *Elatocladus kasachstanica* (Tchirk.) Kryshl. и *E. kassagatschica* (Tchirk.) Kryshl. из среднего карбона Восточного Казахстана, скорее всего, принадлежат к плауновидным. К хвойным относились и семена *Sylvella* по их сходству с мезозойскими *Pityospermum*. О принадлежности *Sylvella* к *Vojnovskyaceae* уже говорилось выше. К хвойным ошибочно относились перидоспермы сем. *Cardiolepidaceae* и пермо-триасовые плауновидные *Tomiosirobus*.

В верхней перми Тунгусского бассейна изредка встречается *Ullmannia bugarichtensis* Radcz. et Rassk. (Рассказова, 1963). Систематическое положение этого растения неясно.

Небольшое количество хвойных есть в пермской флоре Печорского Приуралья и Приморья. В Приморье В.Г. Зимина обнаружила побеги хвойных с единичными семязачатками, сравнимые с *Buriadia* и *Walkomiella*. Сходные хвойные, возможно, есть и в Печорском Приуралье.

Большое количество хвойных свойственно Субангарской области (Мейен, 1971б; Мейен, 1976—1978, 1980). М.Д. Залесский относил их к родам *Ullmannia*, *Voltzia*, *Walchia*, *Taxodiella*, *Brachyphyllum* и др. Большая часть субангарских хвойных остается неизученной. Поэтому судить об их родовой принадлежности и фитогеографических связях нельзя. Вопреки опубликованным спискам в субангарской флоре пока не обнаружены несомненные представители *Ullmannia*, как нет и ассоциирующей с ней пыльцы типа *Illinites*. Хвойные, описанные Залесским как *Walchia appressa* Zal., по эпидермальным признакам отличаются от известных палеозойских хвойных. Эти побеги иногда несут шишки (табл. XLIX, фиг. 7), сложенные пальчатыми семенными чешуями и длинными ланцетными брактелями. Очевидно сходство этих шишек с *Pseudovoltzia*. Женские шишки *Pseudovoltzia* встречаются в казанских отложениях Прикамья (табл. XLVIII, фиг. 4; табл. XLIX, фиг. 3—5). Их вегетативные побеги раньше ошибочно определялись как *Ullmannia biarmica* Eichw. (табл. XLIX, фиг. 6).

В верхнетатарских отложениях Русской платформы много *Quadrocladus*, которые ассоциируют с полиспермами *Sashinia* и микроспорокладами. Род *Quadrocladus* появляется, по-видимому, еще в казанских отложениях. Его побеги наиболее широко распространены и обычно доминируют в захоронениях в пермо-триасовых отложениях Сибири (верхнекорвунчанская и мальцевская флоры). Здесь они ассоциируют с пыльцой *Lueckisporites*. В захоронениях с доминирующими побегами *Quadrocladus sibiricus* (Neub.) S.Мейен пыльца *Lueckisporites* составляет до 60% миоспорового спектра.

Систематика и морфология этих хвойных подробно рассматривались автором в недавних публикациях (Мейен, 1976—1978, 1980). По строению сложных

полиспермов *Sashinia* очень примитивна. В пазухе брактей, отличающейся от вегетативных листьев лишь большей величиной, сидят укороченные побеги с обычной листвой, венчающиеся пучком ножек, несущих инвертированные семязачатки. Наоборот, микроспороклады можно считать продвинутыми. Они сходны с триасовыми родами *Dameya* и *Sertostrobis*, т.е. имеют микроспорофиллы с тонкой ножкой, венчающейся дистальным щитком и несущей в средней части тонкие ответвления со спорангиями на концах. Пыльца, извлеченная из микроспорангиев, протосаккатная, несколько сходна с *Lueckisporites*, но отличается тем, что утолщения сэскины тела проходят тремя полосами, из которых две экваториальные и одна проксимальная. Сибирские пермо-триасовые *Quadrocladus*, как уже говорилось, ассоциируют с *Lueckisporites*.

9. РОДЫ INCERTAE SEDIS

Растения, рассмотренные в предыдущих разделах, составляют подавляющее большинство растительных макрофоссилий Ангариды. Таким образом, в результате исследований последних лет систематическое положение основной массы ангарских растений определилось с точностью до порядка и даже семейства. При этом часть надродовых таксонов эндемична для Ангариды (*Tchernoviaceae*, *Cardiolepidaceae*, *Vojnovskyaceae*, *Rufloriaceae*).

Тем не менее остается еще довольно большое число родов, о систематическом положении которых ничего нельзя сказать. В литературе эти роды иногда сближались с определенными группами высших растений, но основания для этого сближения очень шатки. Например, *Rhipidopsis* сближался с *Ginkgoales*, хотя жилкование его листьев существенно иное (жилки выходят в края долей). Такие остатки целесообразнее распределять по формальным таксонам, аналогичным палинологическим надродовым таксонам (антетурмам, турмам, субтурмам, инфратурмам).

Первая попытка такой классификации была сделана автором (Meуen, 1970, 1971b). Она доведена до рода для простых листьев с веерным, замиоптероидным и перистым жилкованием и включала некоторые роды, систематическая принадлежность которых уже известна (*Maheshwari*, Meуen, 1975). В ангарской флоре известны следующие роды.

Субинфратурма *Desmonerves* (жилкование замиоптероидное, дорзальные желобки отсутствуют, анастомозов нет).

Род *Pereborites*. Диагностические признаки неясны.

Род *Pursongia*. Листья морфологически такие же, как у *Tatarina* (сем. *Peltaspermaeae*), но эпидермальные признаки неизвестны; *Pursongia* отличается от *Zamiopteris* тем, что жилки на отпечатках нерезкие и часто маскируются системой складок. Листья такого же типа из корвунчанской флоры иногда включались в *Linguifolium*.

Род *Tersiella*. Младший синоним *Pursongia* (Мейен, Гоманьков, 1980).

Субинфратурма *Adesmonerves* (жилки равномерно распределены по пластинке, дорзальные желобки отсутствуют). Помимо кордаитовых, сюда входят следующие роды.

Род *Glottophyllum*. Основание оттянутое; жилки редкие, очень тонкие и резкие; листья со сходным жилкованием, но тройчато расчлененные, относятся к роду *Tychopteris*.

Род *Xiphophyllum* близок к *Cordaites*, но отличается грубыми жилками в осевой зоне листа.

Род *Acophyllum*. Диагностические признаки неясны.

Род *Evenkiella* (см. выше соотношение *Zamiopteris* и *Cordaites*).

Род *Petcheria*. Младший синоним *Zamiopteris* (см. выше).

Субинфратурма *Sulcinerves* (жилкование *Adesmonerves*, но есть дорзальные желобки).

Род *Glossopteropsis*. Жилкование, как у *Zamiopteris*, но есть широкие дорзальные желобки.

Инфратурма *Parallelites* (жилки параллельные или слабо расходящиеся, выходят в край лишь в верхушке листа).

Род *Entsovia*. Это очень своеобразное растение, известное главным образом в перми Русской платформы и Приуралья (Мейен, 1969). Вид *E. gara* Gluchova из II руфлориевого горизонта Тунгусского бассейна известен в одном экземпляре. Между жилками пробегают парные глубокие желобки с устьицами и многочисленными папиллами и короткими волосками. У *E. lorata* Fefilova (1976) по одной паре желобков проходит вдоль краев листа. Г.Г. Смоллер (личное сообщение) нашла в Печорском Приуралье листья этого типа, прикреплявшиеся к побегу по спирали. Она отнесла их к новому роду *Binisulcites*, в который включен и вид *E. lorata* (Смоллер, в печати). Сходные краевые, но одиночные (?) желобки есть у кузнецкого *Dicranophyllum effusum* Chachlov. У этого вида, заслуживающего выделения в отдельный род, листья дихотомируют.

Род *Meristophyllum*. Возможно, что этот род объединяет такие же листья, как у *Entsovia*, но, поскольку типовый материал утрачен, а опубликованные рисунки слишком схематичны, установить соотношение *Meristophyllum* с *Entsovia* невозможно.

Инфратурма *Squamites* (изолированные чешуевидные листья).

Роды *Crassinervia*, *Leprophyllum* и *Nephropsis* были рассмотрены выше (см. "Порядок *Cordaitanthales*").

Род *Slivkovia*. Обычно листья *Slivkovia* с глубокими дорзальными желобками, устроенными так же, как и у *Entsovia*, встречаются изолированными. Однако были найдены и облиственные побеги. Листья сидят по компактной спирали (подробнее см.: Мейен, 1969; Meyen, 1976—1978).

Род *Wattia*. Изолированные чешуевидные листья, сходные с листьями *Crassinervia*, но с краевыми жилками, сильно отклоняющимися наружу (табл. XLVIII, фиг. 5; табл. XLIX, фиг. 1).

Инфратурма *Plumites* (листья со средней жилкой, от которой отходят боковые жилки; жилкование открытое).

Род *Andanophyllum*. Род известен по единственному отпечатку из нижней перми Тунгусского бассейна. Лист похож на *Zamiopteris*, но в нижней части намечается средняя жилка.

Роды *Listrodium*, *Listrophyllum*, *Rossovites*. Диагностические признаки этих родов неясны.

В перми Субангарской области и по периферии Ангарской области встречается группа близких родов *Psygmophyllum*, *Syniopteris* и *Iniopteris*. Вид *P. cuneifolium* близок к *Rhipidopteris*. *P. expansum* имеет широкие листья (или филлодии?) с рассеченной пластинкой и грубым жилкованием. Листья амфистомные (?). Устьица петалочитные, разбросаны без видимого порядка. Род *Syniopteris* имеет менее рассеченные листья, но такие же слабо рассеченные листья указывались и у *P. expansum*. Самостоятельность *Syniopteris* неочевидна. Род *Iniopteris* также близок к *P. expansum*.

Род *Ginkgophytopsopsis* известен в перми востока Субангарской области (Дуранте, 1980) и в Дальневосточной провинции Ангарской области (Бураго, 1976). Пермские виды этого рода занимают как бы промежуточное положение между *Psygmophyllum* и *Rhipidopsis*.

Род *Rhipidopsis* имеет пальчатые листья, причем крайние доли сильно редуцированы. В каждую долю входит одна жилка. Она повторно дихотомирует,

и ветки ее выходят в боковые края доли. Систематическое положение рода неизвестно. К *Rhipidopsis* близки листья *Ginkgoites plotnikovoensis* Gorel. (Горелова, Радченко, 1962) из верхней перми Кузбасса.

Листья, внешне сходные с гинкговыми, известны в кунгуре Приуралья (роды *Biarmobaiera*, *Dicranophyllum*, *Mauerites*, *Uralobaiera* и др.). Часть из них (*Dicranophyllum*, *Mauerites*) отнесена выше к *Peltaspermales*. Некоторые листья можно условно отнести к *Ginkgoites* (табл. XLIX, фиг. 2). Фруктификации *Biarmopteris pulchra* Zal. можно сравнить с ветвящимися полиспермами *Trichopitys*. Этот род Флорин считал возможным предком гинкговых, но в равной мере его можно относить к птеридоспермам.

В верхней перми и пермо-триасе Ангарской области встречаются перистые листья *Yavorskia* и *Tomia*, относившиеся к цикадофитам. Их систематическое положение неясно. *Pterophyllum* из верхней перми Таймыра (Шведов, 1961) отнесены к *Tomia* (Бураго, 1973). К последнему роду принадлежат перистые листья из верхней перми Кузбасса (Радченко, 1962).

В верхней перми Кузбасса, Монголии, Наньшаня, Дальнего Востока и Афганистана, а также в пермо-триасовой корвунчанской флоре Тунгусского бассейна иногда встречается *Taeniopteris*, но принадлежат ли эти листья папоротникам, птеридоспермам или цикадофитам, сказать невозможно.

В ангарской флоре много дисперсных семян, отнесенных к родам *Samaropsis* (рис. 74, ж, з, 75, ж, 76, г, 77, е—т, 79, д, ж.), *Bardocarpus* (рис. 80, а, б, 81, 82, а; табл. XLV, фиг. 6), *Sylvella* (рис. 74, и, 76, а—в), *Tungussocarpus*, *Cordaicarpus*, *Angarocarpus* (табл. XXXVIII, фиг. 6), *Cardiocarpus*, *Skokia*, *Condomajella*, *Majsassia*, *Comucarpus*, *Carpolithes*, *Rhabdocarpus*, *Holcospermum* (?), *Nucicarpus* (рис. 62, з).

Последний род относится к *Cardiolepidaceae*; *Bardocarpus*, *Sylvella* и часть *Samaropsis* — к *Cordaitanthales* (см. выше). По-видимому, к *Cordaitanthales* относится и *Tungussocarpus*, причем *T. tychensis* (Zal.) Suchov ассоциирует с *Cordaites* и *Sparsistomites*. Этот вид особенно многочислен в верхней части верхней перми, где *Rufloria* полностью отсутствует. С другой стороны, у семени, сходного с *T. rotundatus* (Such.) Such., обнаружена такая же маленькая и толстая мегаспоровая мембрана, как у *Bardocarpus*. В микропилярной части и на внешней кутикуле этого семени найдена пыльца *Cladaitina*. Не исключено, что разные виды *Tungussocarpus* принадлежат к *Vojnovskyaceae* и *Rufloriaceae*. Семена *Skokia* ассоциируются только с листьями *Cordaites* и *Rufloria*. Семена *Angarocarpus* почти всюду сопровождают *Paragondwanidium* (Сухов, 1969). Возможно, они сидели на терминальных ответвлениях фруктификаций *Gondwanotheca* (см. выше).

Интересно, отметить разительное сходство *Samaropsis submoravica* Rassk. (Рассказова, 1962) из II руфлориевого комплекса Тунгусского бассейна с *S. moravica* (Helm.) Zeill. из верхнего карбона Чехословакии. В тех же отложениях Е.С. Рассказова (1962) описала вытянутые фруктификации, которые она назвала *Sporocarpus* sp. и сравнивала, с одной стороны, с *Whittleseya*, а с другой — с *Holcospermum*. Природа этих фруктификаций непонятна. Может быть, это синангии птеридоспермов типа *Aulacotheca*. Они встречаются вместе с *Neuropteris paimbaensis* Rassk. В этой же ассоциации найдены *Samaropsis evanida* Rassk. с ядром, несущим грубые продольные ребра.

10. ДИСПЕРСНЫЕ МИОСПОРЫ

Систематические исследования фруктификаций разных ангарских растений, сопоставленные с анализом количественных отношений миоспор и макроостатков в захоронениях (Меусп, 1975, 1976, 1978, 1981; Мейен, 1977, 1982а, в, 1983; Maheshwari, Меусп, 1975; Гоманьков, Мейен, 1979, 1980; Фефилова, 1973; см. также предыдущие разделы), позволили установить систематическую принадлежность

многих ангарских миоспор. До этих исследований были изучены споры из спорангиев лишь единичных растений: *Prynadaopteris karovii* (Горелова, Радченко, 1962), *Chacassopteris concinna* Radcz. (Г.П. Радченко, 1960). Сейчас еще рано подводить даже первые итоги проведенных исследований, тем более что они продолжают и каждый год приносит новые результаты, меняющие прежние представления. Поэтому в данном разделе мы остановимся лишь на некоторых результатах, наиболее важных для понимания систематики ангарских растений в целом. Характеристику миоспоровых комплексов Ангарида и систематику миоспор читатель может найти в литературе (Палеопалинология, 1966; Дибнер, Любер, 1968; Дибнер, 1971, 1977; Петрова, 1978; Пашкевич и др., 1978; Варюхина, 1971; Варюхина и др., 1975; Чувашов, Дюпина, 1973; Палинология протерофита и палеофита, 1973; Путеводитель..., 1971).

При интерпретации систематического состава ангарских миоспор палинологи исходят из сравнения с миоспорами современных растений и миоспорами *in situ* ископаемых растений. В списках миоспор можно встретить группы таких растений, которых мы не видим среди макроостатков, и наоборот. Например, в перми Ангарида указываются миоспоры *Lepidodendron*, *Calamites*, *Selaginella*, *Lebachia*, *Ullmannia*, *Pinaceae*, *Podocarpaceae*, *Bennettites*, *Ginkgoales*, *Cycadales* и т.п. Этих растений в комплексах макрофоссилий нет. Наоборот, в миоспоровых комплексах, как они сейчас интерпретируются, никак не отражено доминирование *Tchernoviaceae* и *Ruffloriaceae* в верхнем палеозое Ангарской области, *Cardiolepidaceae* и других пельтаспермовых в верхней перми Субангарской области. Серьезные противоречия наблюдаются и между соотношениями комплексов миоспор и макрофоссилий разных фитохорий. Если комплексы макрофоссилий Ангарида и Гондваны принципиально различны, то сходство миоспоровых комплексов разительно (Meуen, 1969b, 1976, 1979).

Некоторые из перечисленных противоречий теперь могут быть сняты. Иногда они с полной очевидностью связаны с тем, что некоторые растения, отмечаемые в комплексах миоспор, отсутствуют среди макрофоссилий по чисто тафономическим причинам. На это указывают специально проведенные исследования некоторых захоронений (Гоманьков, Мейен, 1980). Так, в местонахождении Янгуракта (бассейн р. Нижняя Тунгуска) макроостатки растений представлены почти исключительно голосеменными (листья *Ruffloria*, *Cordaites*, *Sparsistomites*, семенами, фруктификациями *Cladostrobos*), споровые (*Pecopteris*, *Phyllothea*) составляют менее 1% всех остатков и представлены фрагментами плохой сохранности. Однако в миоспоровых комплексах доля споровых составляет более 40%. Очевидно, что большая часть споровых просто не попала в захоронения.

Иначе обстоит дело с указаниями на большое количество пыльцы *Ginkgocycadophytus* в перми Сибири. Эта пыльца считается монокольчатой и безмешковой, причем по аналогии с мезозойскими миоспорами якобы того же типа сближается с гинкговыми и цикадофитами. На примере уже упоминавшегося местонахождения Янгуракта было показано (Гоманьков, Мейен, 1980), что за монокольчатую пыльцу палинологи принимают пыльцу *Cladaitina* (*Ruffloriaceae*). Зерна этого рода, а также изолированные тела и мешки часто лодочнообразно складываются и имитируют монокольчатую безмешковую пыльцу (рис. 65, д—л). Изучение пыльцы *in situ* родов *Pechorostrobos* и *Kuznetskia* (см. выше) показывает, что протомоносаккатная пыльца *Vojnovskyaceae* также может симулировать монокольчатую безмешковую пыльцу (рис. 65, м—о). Последней, по-видимому, в перми Ангарида вообще нет. Достоверно она появляется в Сибири лишь с основания корвунчанской серии и, возможно, продуцировалась пельтаспермовыми птеридоспермами.

Обилие двумешковой (ребристой и неребристой) пыльцы в перми Печорского Приуралья трактовалось палинологами как свидетельство широкого

распространения хвойных. К хвойным (*Ullmannia*, *Lebachia*) относилась и пыльца типа *Vesicaspora*. Однако в захоронениях макроостатков хвойных почти не находили, зато встречали много птеридоспермов, пыльца которых оставалась нерасшифрованной. Правда, некоторые палинологи указывали на возможность того, что часть этой пыльцы хвойного типа (в частности, ребристая пыльца) может принадлежать птеридоспермам. Это предположение подтвердилось. Более того, теперь можно сказать, что большая часть пыльцы перечисленных типов (рис. 65, а—г) продуцировалась птеридоспермами (преимущественно *Peltaspermales*). Сейчас возникает вопрос: есть ли среди этой пыльцы хвойные?

Важно подчеркнуть, что очень сходные миоспоры разных палеофлористических областей продуцировались существенно разными растениями. Так, ангарские *Tchemoviaceae* продуцировали споры типа *Calamospora*, такие же, как у еврамерийских *Calamostachyales* и *Noeggerathiales* (*Lacoca*, — Leary, 1980). Папоротник *Gereopteris* (см. выше) продуцировал споры, как у гондванского рода *Damudopteris* и еврамерийского рода *Volgyopteris* (частью). Пыльца ангарских войновскиевых сходна с одномешковой пыльцой Гондваны (видимо, ее продуцировали арбериевые с листвой типа *Gangamopteris*). Пыльца типа *Protohaploxurinus* в Субангарской области продуцировалась пельтаспермовыми птеридоспермами, а в Гондванской области — арбериевыми (сходная пыльца *in situ* обнаружена у гондванского триасового рода хвойных *Rissikia*). Субангарская пыльца *Vittatina* продуцировалась пельтаспермовыми, а сходная гондванская пыльца — арбериевыми (*Surange*, 1957; *Surange*, *Chandra*, 1972—1974). Вообще разнообразие пыльцы *Peltaspermales* и *Arberiales* обнаруживает поразительный параллелизм. Теперь уже есть достаточно данных утверждать, что сходство ангарских и гондванских миоспор преимущественно связано с параллелизмом в морфологии, а не с таксономической близостью родительских растений. Однако систематического сравнения миоспор и этих двух фитохорий (как и других фитохорий) с учетом их возможного параллелизма пока не предпринималось. Примечательно, что в обеих фитохориях среди голосеменных доминируют протосаккатные формы (неясно, были ли в них миоспоры с настоящими мешками). То же, видимо, можно сказать о пермских миоспорах Европы и Северной Америки, хотя в карбоне Еврамерийской области есть настоящие мешковые миоспоры, по крайней мере среди *Cordaitanthaceae* и *Calospermiales*.

V. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ И РАЙОНИРОВАНИЕ

Сводная характеристика флористических комплексов верхнего палеозоя Ангариды давалась в нескольких вышедших работах (Мейен, 1970а, 1971б; Дуранте, 1978; Мейен, 1978b; Chaloner, Meyen, 1973; Gorchova, 1978). Приведение подробных списков по отдельным местонахождениям и бассейнам займет много места и едва ли нужно в данном обзоре. Поэтому ниже даются таблицы, резюмирующие состав верхнепалеозойской флоры главных районов, а именно Кузнецкого и Тунгусского бассейнов (табл. 3), Приморья (табл. 4) и Печорского Приуралья (табл. 5). К сожалению, большая часть таксонов, приводимых в таблицах и прочих списках, нуждается в ревизии. В одних случаях количество видов сильно завышено. В других случаях в одном виде соединены существенно разные растения. Характеристика региональных флор дается в соответствии с корреляционными флористическими комплексами (табл. 1, слева), которым ставятся в соответствие одноименные флостратиграфические горизонты. Последние имеют смысл региональных хроностратиграфических единиц.

Полные наборы этих горизонтов имеются лишь в опорных разрезах, перечисленных в разделе II. К сожалению, пока невозможно проследить горизонты Средней Сибири в Печорском Приуралье и отчасти на Таймыре. Флора Субангарской области и ее связи с другими флорами рассматриваются

сокращенно, так как этой теме посвящена отдельная статья автора, которая будет опубликована в другом месте.¹

В приводимых ниже списках некоторые сомнительные определения отмечены знаком вопроса.

НИЖНИЙ КАРБОН

Флоры нижнего карбона (рис. 83) делятся на четыре лепидофитовых комплекса, полная последовательность которых известна только в Минусинском бассейне.

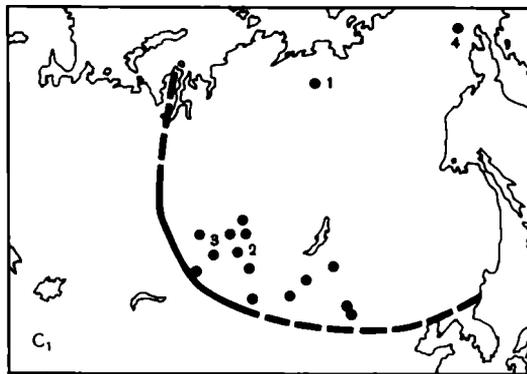
I лепидофитовый комплекс, относимый к низам турне, известен в Минусинском бассейне и Назаровской впадине. Он приурочен к быстрянской и алтайской свитам. В работе В.А. Ананьева (1979) приведены подробные сведения о главных местонахождениях. Он дает следующий список: *Cyclostigma kiltorkense* Haught., *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (Heer) Schweitzer, *Sphenophyllum subtenerrimum* Nath., *Archaeopteris halliana* Daws. Последний вид известен по единственному экземпляру. Первые два вида указывались в тарханской свите Рудного Алтая, но их изображения не публиковались.

II лепидофитовый комплекс (турне) из камыштинской и самохвальской свит Минусинского бассейна содержит (геологические данные см.: В.А. Ананьев, 1979): *Pseudolepidodendropsis igryschense* (A. Anan.) V. Anan., *Ursodendron distans* (Chachl.) S. Meyen, *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz [Г.П. Радченко описывал такие же лепидофиты, как *Prelepidodendron varium*; этот вид был отнесен к *Tomiodendron* (Meyen, 1976), но не исключено, что это *Eskdalia*, *Sphenophyllum* sp., *Aneimites acadica* Daws., *Adiantites ungeri* Read, *A. cardiopteroides* Read, *A. spectabilis* Read, *Triphyllopteris rarinervis* Read, *Caulopteris ogurensis* Schm. К этому же горизонту приурочены лепидофиты (того же состава?) некоторых впадин Южной Сибири (Грайзер, 1967). Возможно, ему же соответствуют и комплексы типичных *Eskdalia* (Meyen, 1972a, 1976) из бассейна р. Оленек (кютюнгинская свита) и из Вилюйской синеклизы (курунгурияхская свита). Вслед за А.Р. Ананьевым В.А. Ананьев называет эту флору лепидодендропсисовой, но присутствие этого рода в Сибири сомнительно. Лепидофиты, более сходные с *Lepidodendropsis* и ассоциирующие с *Rhacophyton* (?) sp., известны в Монголии (Дуранте, 1976). В части монгольских местонахождений найдены *Lepidostrobis* и *Stigmatia*. Эти комплексы, по-видимому, евразийские и здесь не рассматриваются.

III лепидофитовый комплекс (турне; некоторые стратиграфы считают его визейским). В соломенской свите Минусинского бассейна указаны (В.А. Ананьев, 1979): *Caulopteris ogurensis*, *Ursodendron distans*, *Sublepidodendron alternans* (Schmaih.) A. Anan. et Mikh. По присутствию последнего вида А.Р. Ананьев (относивший к *Sublepidodendron* и вид *Ursodendron distans*) и В.А. Ананьев называет эту флору сублепидодендроновой. Однако этот вид принадлежит к *Angarophloios* (Meyen, 1976). Отливы его областивных побегов ошибочно описывались как *Knopfia*. Такие же лепидофиты известны в некоторых впадинах Южной Сибири (Грайзер, 1967) и в Монголии (Дуранте, 1976).

В байновской свите (визе) Минусинского бассейна и в синхронных свитах других мест Сибири А.Р. Ананьев (по: Халфин, 1962; Грайзер, 1967) указывает деметриевую флору с видом *Demetria ? asiatica* Neub. Определение рода и вида, безусловно, ошибочно (Meyen, 1976), но дать другое определение без повторного изучения нельзя. Вообще этот интервал разреза плохо охарактеризован флористически. В нем указаны *Asterocalamites scrobiculatus* (Schl.) Zeill., *Rhodea* sp., *Caulopteris ogurensis*. Пока неясно, к какому из лепидофитовых комплексов

¹ По-видимому, такая статья не была опубликована. Основные данные по Субангарской области даны в работах: Мейен, 1980, 1981; Гоманьков, Мейен, 1986. — Примеч. ред.



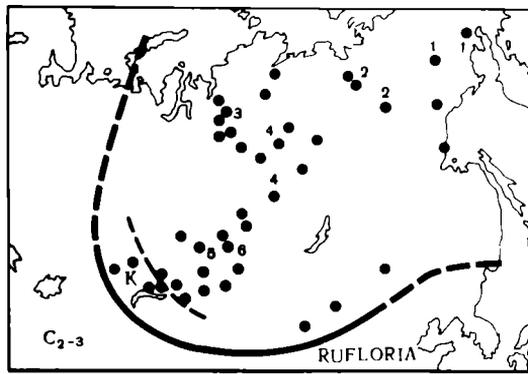
Р и с. 83. Местонахождения ангарской флоры в турне и визе
1 — Оленок, 2 — Минусинский бассейн, 3 — Кузбасс, 4 — Омолонский массив

относится флора этого интервала. В визе Кузбасса установлена флора IV комплекса.

IV лепидофитовый комплекс, относимый к визе и серпухову (намюр А), лучше всего изучен в Кузбассе (верхотомская и острогская свиты) и на Северо-Востоке СССР (хаямская свита Омолонского массива). Он известен также в Минусинском бассейне (?), окрестностях Томска, в Тунгусском бассейне, Верхоянье (былыкатская свита), в Северо-Восточном Казахстане (М.И. Радченко, 1958) и в ряде мест Монголии (Дуранте, 1976). Основу комплекса составляет *Tomiodendron kemeroviense* (Chachl.) Radcz. (табл. XXXIV, фиг. 6, 7), *T. ostrogianum* (Zal.) Radcz., *Lophiodendron tyrganense* Zal., *L. variable* S. Meyen (табл. XXXV, фиг. 5), *Angarophloios* div. sp. Из этого же интервала разреза указывались и другие лепидофиты, требующие переизучения: *Abacodendron anomalum* (Neub.) Radcz. (=Lophiodendron), *A. lutuginii* Radcz. (=Angarophloios?), *Angarodendron obrutschevii* Zal., *Tomiodendron tetragonum* Gorel., *Stigmaria* (?) *ostrogiana* Gorel. Присутствует *Ursodendron*. В более тонкозернистых породах обычны *Cardiopteridium parvulum* Tchirk., *Angaropteridium abaeanum* Zal. (=Abacanidium), *A. chakassicum* Radcz., *A. tyrganicum* Zal., *A. cardiopteroides*, *Aphlebia ostrogiana*. Очень характерно присутствие *Chacassopteris concinna*. Есть членистостебельные *Koretrophyllites vulgaris* Radcz., *Paracalamites mraassiensis* Radcz., *Mesocalamites mraassiensis* Radcz. Впервые появляются единичные листья *Cordaites tyrganicus* (Radcz.) Gorel.

СРЕДНИЙ КАРБОН — НИЗЫ ПЕРМИ

На смену IV лепидофитовому комплексу по всей территории Северной Азии от Северо-Восточного Казахстана и Монголии до Верхоянья в начале среднего карбона (с намюра В) приходит птеридоспермовый комплекс. Почти полное исчезновение лепидофитов с толстыми маноксилическими стволами по всей Ангариде ("острогский эпизод") связывается с крупным похолоданием (Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1972; Мейен, 1976, 1979с). Присутствие многолетних маноксилических стволов в предшествующих отложениях указывает на то, что до острогского эпизода климат был безморозный. Одновременно с появлением птеридоспермового комплекса в южных районах Сибири проявляются первые признаки угленакопления. Полное отсутствие углей в нижележащих отложениях, а также широкое развитие в них пестроцветов и (изредка) эвапоритов указывает на аридный или семиаридный климат до острогского эпизода. Последний связан, таким образом, не только с похолоданием, но и с увлажнением климата.



Р и с. 84. Местонахождения *Ruffloria* I и II рuffлориевых комплексов.

1 — Северо-Восток СССР, 2 — Верхоянье, 3 — Норильский бассейн, 4 — Тунгусский бассейн, 5 — Кузбасс, 6 — Минусинский бассейн; К — Казахстанская провинция

Птеридоспермовый комплекс известен в Кузнецком, Тунгусском и Минусинском бассейнах, Северо-Восточном Казахстане, Монголии, Верхоянье, на Северо-Востоке СССР. Птеридоспермовый комплекс вместе с последующими I и II рuffлориевыми комплексами составляет нижнебалахонскую флору, названную по нижнебалахонской подсерии Кузбасса (она охватывает казювскую, мазуровскую и алыкаевскую свиты и одноименные горизонты). В птеридоспермовом комплексе доминируют различные *Angaropteridium* (формы с вильчатым и более сложно ветвящимся рахисом, видимо, правильнее относить к *Abacanium*), а именно *A. cardiopteroides* и *A. tyrganicum*. В Монголии М.В. Дуранте (1976) указывает более богатый комплекс: *A. ? mongolicum* Dur., *A. ? neuburgae* Dur., *A. aff. ligulaciformis* (Radsch.) Such., *A. ex gr. abacanium* Zal., *A. verbitskajae* Dur., *A. chakassicum*. Дополнительные виды указывают в других местах (М.И. Радченко, 1960; Меннер и др., 1970). Остальные растения комплекса приведены в табл. 3.

I рuffлориевый комплекс. В мазуровской свите Кузбасса (средний карбон) и ее аналогах в других районах Сибири впервые появляется промышленная угленосность. Одновременно появляются новые растения, в том числе род *Ruffloria* (рис. 84), сначала представленный видами с широкими дорзальными желобками, имеющими укрепляющие тяжи (подрод *Pracruffloria*; табл. XLII, фиг. 7). Это *R. subangusta*, *R. theodorii*, *R. archaica* Gluch. Есть и листья *Cordaites*, но их видовой состав пока неясен. Из других растений комплекса особенно важны *Angarodendron* (были углеобразователями в Средней Сибири), *Angaropteridium* (простоперистые виды, сложноперистые исчезают; табл. XXXVIII, фиг. 5), *Angaridium* и *Paragondwanidium* (рис. 59), *Neuropteris* (парноперистые), *Koretrophyllites*. Более детальная характеристика приведена в табл. 3.

I рuffлориевый комплекс лучше всего изучен в Кузбассе (мазуровский горизонт) и хуже в других районах своего распространения (Тунгусский и Минусинский бассейны, Верхоянье, Северо-Восточный Казахстан, Алтай, Северо-Восток СССР, Монголия). Несмотря на довольно большие сборы в Казахстане, Монголии, Верхоянье и на Северо-Востоке СССР, количество видов значительно меньше, чем в Кузбассе. В этих районах встречаются главным образом кордаиты, в других слоях доминируют *Angaropteridium*. Обеднение флоры в Казахстане можно связать с большей аридностью, а в других районах — с более холодным климатом.

II рuffлориевый комплекс содержит примерно те же растения, что и предыдущий. К ним добавляются многочисленные другие роды и виды. Это самый богатый из карбоновых комплексов Ангарида (более 120 видов).

Доминирующие группы те же, что и раньше, но в некоторых захоронениях доминируют *Annularia*, *Neuropteris*, *Angaridium* и *Paragondwanidium*. Примечательно появление сразу нескольких растений отчетливо еврамерийского облика: *Calamostachys* (рис. 55, а; табл. XXXVII, фиг. 1, 2), *Annularia asteriscus* (табл. XXXVI, фиг. 6), *Sphenophyllum denticulatum*, нескольких *Neuropteris*, *Samaropsis submoravica*, некоторых папоротников, в том числе отнесенных Нейбург к *Pecopteris oreopteridia* (рис. 56). Это общее обогащение флоры, совпадающее с появлением еврамерийских форм, можно связать с сильным потеплением климата (Алыкаевский климатический оптимум).

II руфлориевый комплекс распространен примерно в тех же районах, что и предыдущий, но количество его местонахождений, особенно в Тунгусском бассейне, значительно больше. В это время усиливается угленосность разреза. Заметно такое же, как и раньше, падение разнообразия флоры на южной периферии Ангариды, а также в Верхоянье и на Северо-Востоке СССР. В этих районах уменьшается и угленосность пород, вплоть до полной безугольности.

В верхней части отложений с этим комплексом палинологи отмечают резкое увеличение количества одномешковой пыльцы и даже сопоставляют его со сходным феноменом в основании отена Западной Европы, в середине картамышской свиты Донбасса и в нижней части ассельского яруса Южного Урала. Соответственно предполагается, что граница карбона и перми в Сибири совпадает с этим изменением миоспоровых комплексов. Теперь очевидно, что одномешковая пыльца Европы и Сибири принадлежит разным растениям. В Европе это преимущественно хвойные, отчасти, может быть, *Cordaitanthaceae* и птеридоспермы (например, *Schuetzia*), а в Сибири одномешковая пыльца связывается с *Rufloriaceae* и *Vojnovskyaceae* (см. выше). В Кузбассе огромные скопления одномешковой пыльцы ассоциируют с многочисленными семенами *Bardocarpus discretus*. Эти семена появляются примерно на том же уровне, на котором отмечается увеличение процента одномешковой пыльцы. Именно такая пыльца обнаружена прилипшей массама к семенам *B. discretus* (табл. XLV, фиг. 6—8; табл. XLVI, фиг. 1). В середине алыкаевского горизонта Кузбасса (т.е. опять на том же уровне) появляются руфлории с узкими дорзальными желобками, близкие к *R. derzavinii*.

Считать этот уровень границей карбона и перми нет оснований, так как флора II руфлориевого горизонта характеризует в Верхоянье отложения среднего—верхнего карбона с морской фауной (см. раздел III).

III руфлориевый комплекс приурочен к промежуточному горизонту Кузбасса и его аналогам в Тунгусском, Минусинском, Горловском бассейнах, на Таймыре, в Верхоянье, на Северо-Востоке СССР, в Северо-Восточном Казахстане, на Алтае, в Приморье и Монголии. Промежуточная свита (горизонт) Кузбасса начинается верхнебалахонскую подсерию, к которой относятся также ишановская, кемеровская и усятская свиты с I и II руфлориево-кордаитовыми комплексами (см. ниже). В унифицированных стратиграфических схемах перечисленных районов отложения с III руфлориевым комплексом отнесены к нижней перми. Однако в Верхоянье этот комплекс обнаружен в отложениях, которые по морской фауне помещаются еще в верхний карбон, а также в отложениях с морской фауной нижней перми до артинского яруса включительно (Дуранте, Израилев, 1977). В III руфлориевом комплексе продолжают существовать (и доминируют в части захоронений) некоторые растения предыдущего комплекса, а именно руфлории с широкими дорзальными желобками, *Angaridium*, *Paragondwanidium*, *Angaropteridium*. Еврамерийские элементы, перечисленные выше (кроме *Neuropteris*), исчезают. Зато увеличивается количество (местами они доминируют) крупнолистных руфлорий с узкими дорзальными желобками и окаймленными основаниями (типа *R. derzavinii*; табл. XLII, фиг. 5, 6) и таких же

крупнолистных и тоже с окаймленными широкими основаниями *Cordaites* (тип *C. singularis*). Появляются *Zamiopteris* с нечетко выраженным срединным пучком жилок (их иногда относят к роду *Evenkiella*), чешуевидные листья *Crassinervia ex gr. kuznetskiana* и *C. tunguscana*, различные *Nephropsis* (для Тунгусского бассейна и Верхоянья особенно характерны *N. integerrima*), *Vojnovskya*, *Annulina* и *Phyllopitys*. В захоронениях ведущую роль обычно играют кордаитовые листья, иногда членистостебельные *Paracalamites*, *Phyllopitys*, *Phyllotheca*. Остальные растения приведены в табл. 3.

Наиболее богата флора Кузбасса, за пределами которого в III руфлориевом комплексе неизвестны *Neuropteris*, редки папоротники. Обеднение комплекса особенно заметно в Верхоянье и на Северо-Востоке СССР.

I руфлориево-кордаитовый комплекс распространен в тех же районах и характеризует ишановский горизонт Кузбасса и его аналоги в других районах азиатской части Ангариды. Эти отложения заведомо принадлежат к нижней перми, вероятнее всего, к артинскому-кунгурскому ярусам. В это время на периферии Ангариды появляется Субангарская область (см. ниже отдельно). Флора собственно Ангарской области наиболее полно представлена в Кузбассе. В I руфлориево-кордаитовом комплексе становятся редкими (Кузбасс) или полностью исчезают *Angaropteridium* и *Neuropteris*, всюду исчезают *Paragondwanidium*. Широко распространены руфлории с узкими дорзальными желобками и основаниями двух типов (узкими оттянутыми, широкими окаймленными). Продолжают встречаться руфлории с довольно широкими желобками, несущими укрепляющие тяжи. Не меньшую роль играют крупнолистные кордаиты (*C. ex gr. singularis*), ассоциирующие с *Vojnovskya*, различными *Crassinervia* и *Nephropsis*. Членистостебельные (*Annularia*, *Annulina*, *Phyllopitys*, *Phyllotheca*, *Paracalamites*) составляют другую доминирующую группировку. Из папоротников часто встречается только *Sphenopteris tunguscana* (фертильные вайи, относимые к этому виду, хотя бы частично принадлежат к *Cercopteris*). Много семян. Их список, как и других растений, см. в табл. 3.

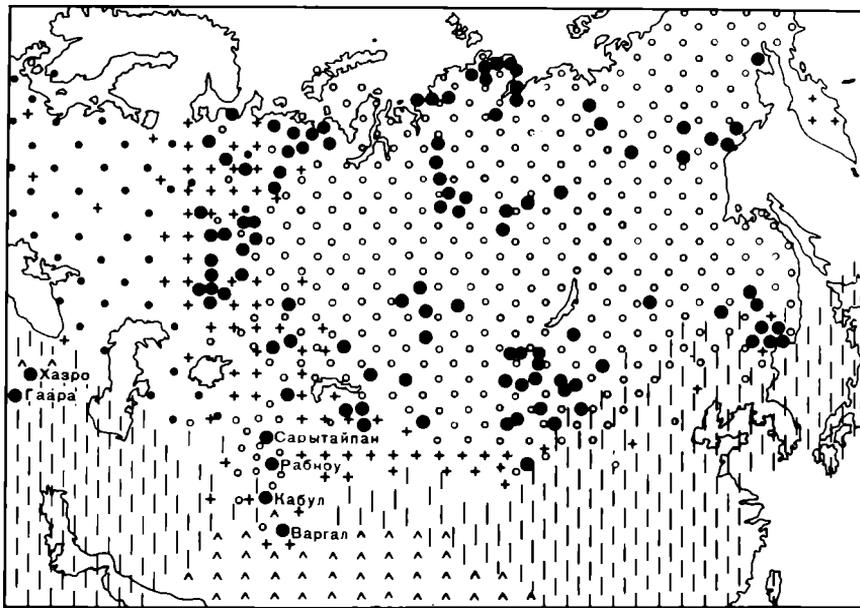
КОНЕЦ РАННЕЙ ПЕРМИ И ПОЗДНЯЯ ПЕРМЬ

Начиная с кунгура становится очевидным отделение Печорской провинции. Остальная часть Ангарской области в кунгуре и поздней перми относится к Сибирской провинции (рис. 85, 86). В конце ранней — начале поздней перми на востоке Ангариды начинает выделяться Дальневосточная провинция (рис. 85).

АНГАРСКАЯ ОБЛАСТЬ СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ

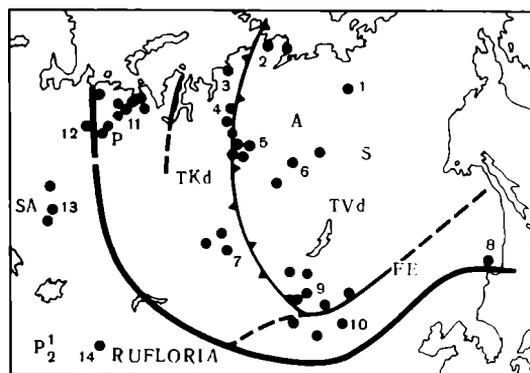
К Сибирской провинции относятся Кузнецкий, Горловский и Тунгусский бассейны, Таймыр, Верхоянье, Северо-Восточный Казахстан, Алтай и Монголия. В наиболее полно охарактеризованном разрезе Кузбасса к концу ранней — началу поздней перми относится II руфлориево-кордаитовый комплекс. Он прослеживается по всей Сибирской провинции. Физиономически он близок к предыдущему. В нем господствуют те же роды кордаитов и членистостебельных, но среди *Ruffloria* почти исчезают виды с довольно широкими желобками, имеющими укрепляющие тяжи. Среди семян появляются *Sylvella*, исчезают крупные *Bardocarpus*. Появляются первые листостебельные мхи. Заметную роль играют различные *Zamiopteris*. В Монголии в отличие от остальной части провинции мало членистостебельных. В Северо-Восточном Казахстане в захоронениях преобладают листья кордаитов и стебли *Paracalamites*, реже встречаются *Zamiopteris*. Довольно бедны и комплексы Верхоянья и Северо-Востока СССР.

II руфлориево-кордаитовый комплекс завершает вежнебалахонскую флору. Он



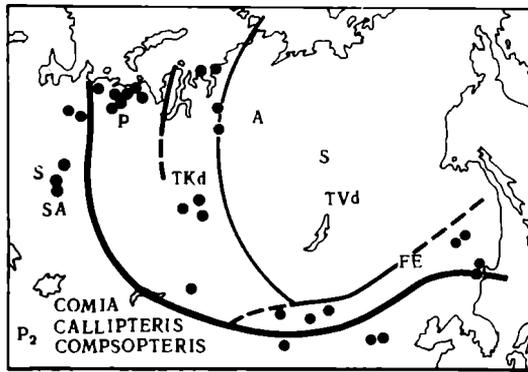
Р и с. 85. Распределение растений разной фитогеографической принадлежности в месторождениях второй половины нижней перми и верхней перми

1 — западноевропейские растения, 2 — субангарские растения, 3 — растения Ангарской области, 4 — катазиатские растения, 5 — гондванские растения, 6 — месторождения Ангарского царства, а также Hazro, Ga'ara и Vargal



Р и с. 86. Местонахождения Ruffloria и фитохории первой половины верхней перми

1 — Верхоянье, 2 — Восточный Таймыр, 3 — Западный Таймыр, 4 — Норильский бассейн, 5 — нижнее течение Нижней Тунгуски, 6 — центральная часть Тунгусского бассейна, 7 — Кузбасс, 8 — Приморье, 9 — Центральная Монголия, 10 — Южная Монголия, 11 — Печорское Приуралье, 12 — Тиман, 13 — Русская платформа, 14 — Сарытайпан; SA — Субангарская область, A — Ангарская область, P — Печорская провинция, S — Сибирская провинция; TKd — Таймыро-Кузнецкий округ, TVd — Тунгусо-Верхоянский округ, FE — Дальневосточная провинция



Р и с. 87. Распространение *Callipteris*, *Compsopteris* и *Comia* в верхней перми Северной Евразии (обозначения фитохории см. на рис. 84)

встречается в нижней части кузнецкой свиты, верхняя часть которой охарактеризована уже следующей крупной флорой — кольчугинской. Последняя получила название от кольчугинской серии, охватывающей кузнецкую свиту, ильинскую подсерию (с казанково-маркинской и ускатской свитами) и ерунаковскую подсерию (с ленинской, грамотеинской и тайлуганской свитами).

III и IV руфлориево-кордаитовые комплексы рассматриваются нами совместно. Они относятся к верхней перми. Сопоставить вмещающие толщи с ярусами Русской платформы пока невозможно. С появлением III руфлориево-кордаитового комплекса в Сибирской провинции можно выделить два округа. В Таймыро-Кузнецком округе (ТКО) присутствуют каллиптериды (*Comia*, *Callipteris*, *Compsopteris* ?; рис. 87), больше папоротников и различных родов неопределенного систематического положения (*Iniopteris* и др.). В Тунгусо-Верхоянском округе (ТВО) доминируют кордаиты и членистостебельные, папоротников меньше, чем в ТКО. В будущем, возможно, удастся предложить еще более детальное районирование. Так, можно заметить некоторую специфику северной (таймырской) части ТКО по сравнению с южной (кузнецкой). По всей провинции чаще всего доминируют кордаиты, отличающиеся от более древних мелкими листьями. Это руфлории из группы *R. brevifolia* и *Cordaites ex gr. gracilentus*. Встречаются (иногда большими скоплениями) и довольно крупные листья *Cordaites minax*, *C. sandalensis* и др. Много мхов и членистостебельных (*Phyllothesca*, *Annularia*), папоротников. Мхи часто приурочены к кровле угольных пластов. В Кузбассе почти с самого основания кузнецкой свиты появляются *Callipteris* и *Comia*, количество которых увеличивается вверх по разрезу. Флористические комплексы сильно обеднены в Вилюйской синеклизе и Верхоянье. Здесь резко доминируют мелколистный *Cordaites*, листьев *Ruffloria* мало. Флора Норильского бассейна (он входит в систему впадин Тунгусского бассейна) по составу растений близка к тунгусской, но здесь довольно много *Callipteris* и *Comia*. Флора Таймыра не изучалась после работ Н.А. Шведов (1961). Его определения листьев кордаитов (тогда они помещались в *Noeggerathiopsis*) нуждаются в ревизии. Более полные списки имеются по Западному Таймыру, где к верхней перми относят крестьянскую и макаревичско-бражниковскую свиты. Первая условно сопоставлена с кузнецкой и ильинской свитами Кузбасса и содержит (Шведов, 1961) *Koretrophyllites aff. polcashtensis* (Chachl.) Radcz., *Annularia lanceolata* Radcz., *Pecopteris anthriscifolia*, *Callipteris pseudoaltaica* Radcz., "*Noeggerathiopsis*" *aequalis* (Goepf.) Zal., "*N.*" *candalepensis* Zal., *Lepeophyllum piasinense* Schved., *Nephropsis mutafii* Schved., *Angarocarpus tychtensis* (Zal.) Radcz.

Руфлориево-сульцивный комплекс Сибирской провинции распространен

там же, что и предыдущие. Он отличается появлением *Cordaites* с сульцивным жилкованием (*C. clericii* и др.). Эти кордаиты мелколистные. В Кузбассе они появляются в верхах ускатской — низах ленинской свиты. В ТКО с этого уровня или немного выше начинает увеличиваться количество растений, имеющих мезофитный облик (*Tomia*, *Yavorskyia*, *Ginkgoites*, *Rhipidopsis* и др.), папоротников, *Iniopteris*. В остальном доминирующие группы остаются теми же, хотя видовой состав продолжает меняться. В ТВО перечисленные мезофитные растения в этом комплексе отсутствуют и резко преобладают листья кордаитов и членистостебельные.

В верхней части ленинской свиты Кузбасса происходит резкое исчезновение *Rufflogia*. Этот уровень прослеживается по всей Сибирской провинции (кроме Таймыра, где микроструктура кордаитов почти не изучена). Одновременно исчезают *Cladostrobos*, ассоциирующие с руфлориями в двух предшествующих комплексах. Выше этого уровня распространен сульцивный комплекс в котором главную роль играют мелколистный сульцивный кордаиты и ассоциирующие с ними семена (рис. 77, л—т). В ТКО в него входят *Callipteris*, *Comia*, многочисленные *Phyllothesa*, *Annularia*, перечисленные растения мезофитного облика, *Iniopteris*, папоротники. Количество кордаитов несколько сокращается, а папоротников увеличивается в верхней части разреза. В ТВО нет *Callipteris*, *Comia* и *Iniopteris*, из растений мезофитного облика встречается только *Yavorskyia*. Отложения с сульцивным комплексом в ТКО венчаются перерывом. В Кузбассе выше перерыва лежит мальцевская серия, обычно относимая к триасу (см. "Пермо-триасовые флоры"). В ТВО сульцивный комплекс сменяется бескордаитовым очень бедного состава (*Phyllothesa*, *Yavorskyia*, палеофитные папоротники). Выше идет вулканогенная толща с корвунчанской флорой (см. "Пермо-триасовые флоры").

К руфлориево-сульцивному и сульцивному комплексам можно условно отнести флору из макаревичско-бражниковской свиты Западного Таймыра. Список, составленный Н.А. Шведовым (1961) и требующий ревизии, включает *Annularia ? grandifolia* Schved., *A. ? lanceolata*, *A. ? aff. sibirica* Radcz., *Sphenopteris ? prynadae* Schved., *Pecopteris anthriscifolia*, *P. tajmyrensis* Schved., *Callipteris karskiana* Schved., *C. pseudoaltaica*, *C. kozlovii* Schved., *Cardioneura karskiensis* Schved., *Psymphyllum tajmyrensis* Schved., *Iniopteris petiolata* Schved., *Tajmyropteris parchanovii* Schved., *Comia enisejevensis* Schved., *C. major* Schved., "*Noeggerathiopsis*" *aequalis*, "*N.*" *candalepensis*, *Lepophyllum actaeonelloides* (Goepf.) Radcz., *L. piasinense*, *Pterophyllum kotschetkovii* Schved., *P. slobodskiense* Schved., *Nephropsis mutaffii*, *Angarocarpus tychtensis*, *Samaropsis irregularis*.

ДАЛЬНЕВОСТОЧНАЯ ПРОВИНЦИЯ

В Приморье известны отложения с комплексом растительных остатков, называемым дунайским (Зими́на, 1977). В нем выделяются два подкомплекса. Нижнедунайский подкомплекс, возможно, соответствует III руфлориевому комплексу Сибири, но не содержит доживающих элементов II руфлориевого комплекса, кроме *Angaropteridium buconicum* Tchirk. В верхнедунайском подкомплексе В.Г. Зими́на (1977) указывает наряду с кузнецкими и эндемичными видами, некоторые виды, свойственные также Печорской провинции: *Paracalamites frigidus* Neub., *Cordaites hypoglossus* (Neub.) S.M., *R. aff. recta*, *Nephropsis semiorbicularis*. Присутствие этих и эндемичных видов указывает на становление Дальневосточной провинции в середине ранней перми. Распределение видов в разрезе перми Приморья показано на табл. 4. На этой схеме барабашский горизонт соответствует владивостокской и части сицинской свиты табл. 1. Виды, известные в Печорском Приуралье, эндемичные и катазиатские, помечены разными значками. Количество отмеченных видов довольно велико, что подтверждает самостоятельность Дальневосточной провинции. Присутствие в ней многих

печорских растений, состав которых проанализирован В.И. Бурого (1976, 1979) и В.Г. Зиминной (1977), указывает на связи западной и восточной окраин Ангариды. Распределение в разрезе Приморья мезофитных элементов проанализировано В.И. Бурого (1973, 1977, 1978).

Небogatый комплекс растений печорско-дальневосточного типа найден на Аляске (С.Г. Мамай, личное сообщение). Он включает *Cordaites*, *Pecopteris unita* (или *P. niamdensis* Zal.), *Nieuropteris* (сравнимый с ангарскими невротеридами, обычно включаемыми в *Cardiopleura*) и *Zamiopteris*. Небольшая флора, опять же сравнимая как с печорской, так и с дальневосточной, найдена в Северной Гренландии (Р.Г. Вагнер, личное сообщение): *Pecopteris anthriscifolia*, *Rhipidopsis* sp., *Cordaites* sp.

С другой стороны, отмечается связь дальневосточной флоры с катазиатской. Сейчас еще не вполне ясно строение границы между обеими фитохориями в Приморье и в прилежащих районах Китая и Кореи. Здесь есть как смешанные, так и несмешанные комплексы обеих флор (см. раздел VI). До сих пор непонятно присутствие в Дальневосточной провинции гондванских растений (*Glossopteris*, *Gangamopteris Palaeovittaria?*, хвойных типа *Bugiadia*).

Помимо Приморья, верхнепермские местонахождения Дальневосточной провинции известны в Юго-Восточной Монголии (более древняя монгольская флора принадлежит Сибирской провинции, т.е. в поздней перми произошло расширение Дальневосточной провинции). По данным М.В. Дуранте (1976), здесь выделяются слои с *Rufloia* и слои без *Rufloia*. В первых встречены *Paracalamites* sp., *Phyllothea* ex gr. *turnaensis* (членистостебельных очень мало), *Pecopteris* cf. *leninskiensis* (Chachl.) Radcz., *P. anthriscifolia*, *P. bobrovii* Neub., *P. mucronata* Dur., *Cladophlebis mongolica* Dur., *Sphenopteris taiyuanensis* Halle (C), *S.* ex gr. *grabau* Halle (C), *Callipteris* ex gr. *sahnii* Zal. (P), *C. confluens* Neub., *C. mongoliensis* Neub., *C.* cf. *orientalis* Zal. (P), *Comia* sp., *Glossopteris mongolica* (Neub.) Zimina, *Iniopteris* sp., *Taeniopteris* sp. (C), *Rhipidopsis* ex gr. *palmata* Zal., *Ginkgoites* sp., *Zamiopteris dubia* Zim. (P), *Glottophyllum cuneatum* Zal., *Cordaites gracilentus* (Gorel.) S.Meyen, *C. tologojensis* Dur., *C.* sp. (с сульцивным жилкованием), *Rufloia delicata* Dur., *R. ulannurica* Dur., *Lepeophyllum actaeonelloides* (Goep.) Radcz., *Tungussocarpus* ex gr. *tychtensis*, *Tychtopteris cuneata* Zal. Здесь мы видим смесь эндемичных, кузнецких, приморских (P) и катазиатских (C) видов. В безруфлориевом комплексе встречены более многочисленные членистостебельные (*Phyllothea*, *Paracalamites*), сульцивные кордаиты (*C. clercii* Zal. и др.), *Lepeophyllum* и *Crassinervia* кузнецкого типа, *Callipteris confluens*, *Comia enisejevensis*, *C.* cf. *primitiva* Neub., *Iniopteris* sp., *Taeniopteris* sp., *Yavorskia mungatica* Radcz., *Rhipidopsis* sp., *Tajmyropteris* sp. и др. Эта флора гораздо ближе к таймыро-кузнецкой, чем к приморской, что, возможно, указывает на сокращение Дальневосточной провинции, которое М.В. Дуранте связывает с удалением от моря и с большей аридностью климата.

ПЕЧОРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ

Достаточно богатые комплексы растительных остатков появляются здесь лишь с кунгура. В артинских отложениях есть лишь палинологические комплексы (см. определения А.Б. Вербицкаса в работе: Кузькокова и др., 1980). Флороносная толща делится на две серии — воркутскую (левоворкутская свита с аячягинской и рудниковой подсвитами; интинская свита) и печорскую (сейдинская и тальбейская свиты). Выше с региональным перерывом залегают породы нижнего триаса. Воркутская и печорская серии угленосны. В воркутской серии есть морские прослои с фауной. Наиболее подробная характеристика комплексов макрофоссилий и миоспор дана в работе Л.М. Варюхиной и др. (1975, 1979), в которой определения макрофоссилий суммированы Л.А. Фефиловой. Принятие этими авторами корреляции местных подразделений с ярусами перми, как это показано на табл. 5, еще очень шатко (подробнее см.: Варюхина и др., 1979; Кузькокова и др. 1980). Много проблем остается и в сопоставлении разрезов

внутри Печорской провинции. В значительной мере они связаны с тем, что в этой провинции до сих пор не выделена достаточно детальная последовательность региональных биостратиграфических горизонтов (в том числе фитостратиграфических). Сейчас уверенно различаются только комплексы воркутской и печорской серии.

Для воркутской серии характерны: крупнолистные *Ruffloria* с очень узкими дорзальными желобками и окаймленными основаниями (*R. gecta* и др.); такие же морфологически *Cordaites* (*C. singularis* и др.); *Vojnovskya* и многочисленные семена; различные папоротники, иногда доминирующие в захоронениях, в том числе *Oligocarpia* и *Danaeites* (= *Orthotheca*; табл. XXXVII, фиг. 6; скопления стеблей (табл. XXXIV, фиг. 2), листья и мегаспор *Viatcheslavia*; аннулярии, филлотеки и *Paracalamites*; сфенофиллы, в том числе типа *S. thonii*; многочисленные мхи (главным образом *Intia*); род *Wattia* (табл. XLVIII, фиг. 5). В верхах воркутской серии появляются первые *Callipteris* и *Compsopteris*. Для печорской серии характерны: более мелкие руфлории, среди которых доминирует *R. synensis* (Zal) S. Meyen; *Cordaites* с мелкими и средней величины листьями, в верхней части серии много сульцивных кордаитов *C. clercii* Zal.; листья *Phylladoderma*, иногда слагающие бумажные угли, и ассоциирующие с ними семена *Nucicarpus*; *Comia*, *Callipteris* и *Compsopteris* (рис. 66; табл. XLI, фиг. 2—3); *Rhipidopsis*, большей частью принадлежащие к виду *R. ginkgoides* Schm.; членистостебельные *Paracalamites*; разнообразные папоротники; мхи, среди которых много *Protosphagnum*. В верхах серии появляются *Tatarina*.

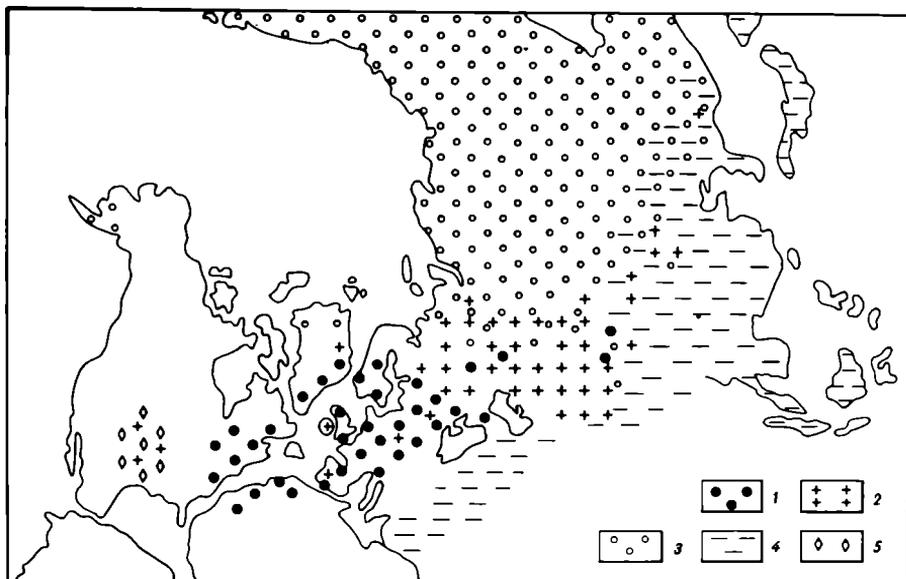
В смене видов *Phylladoderma* и кордаитов наблюдается определенная закономерность. В нижней части серии руфлории, аналогичные воркутским, ассоциируют с *Phylladoderma*, сходными с видами уфимских и казанских отложений Русской платформы. В верхах печорской серии появляется *Phylladoderma* subgen. *Aequistoma* (известна на Русской платформе только в верхнетатарском подъярусе). Род *Ruffloria* в верхней части печорской серии отсутствует, а в средней части ассоциирует с сульцивными кордаитами. Последние проходят до конца печорской серии, но в самых верхах ее очень редки. Эти данные о распределении разных *Phylladoderma*, *Cordaites* и *Ruffloria*, видимо, помогут детально расчленить печорскую серию.

Флора Печорской провинции дифференцирована по площади, что видно в комплексах и макрофоссилий и миоспор (Варюхина и др., 1975). На юго-западе провинции уменьшается количество кордаитов и флора имеет больше общего с субангарской. На северо-востоке, наоборот, флора имеет больше сибирских черт.

Недавно флора печорской серии была обнаружена на Новой Земле (Каменева и др., 1976), откуда Л.А. Фефилова определила *Phylladoderma*, *Nucicarpus*, *Cordaites*, *Rhipidopsis* и др.

СУБАНГАРСКАЯ ОБЛАСТЬ

Субангарская область включает выделявшиеся ранее (Мейен, 1970а, 1971б; Chaloner, Meyen, 1973; Meyen, 1978b) Уральско-Казахстанскую область ранней перми и Восточно-Европейскую область поздней перми, а временами также часть Средней Азии, Афганистан и Северный Китай (рис. 85, 86, 88). Сведения об области здесь даются сокращенно. Для Субангарской области характерно присутствие типично ангарских растений (*Ruffloria*, *Protosphagnum*, *Paracalamites*), растений, общих с растениями Печорской провинции (*Phylladoderma*), эндемичных родов, встречающихся в соседних провинциях Ангарской области (*Psygmodphyllum expansum*, *P. cuneifolium*, *Mauerites*, *Tatarina*), родов, общих с родами Западной Европы (*Quadrocladus*, *Pseudovoltzia*, *Rhaphidopteris*?), Северной Америки (*Wattia*) и Катазии (*Taeniopteris*, *Lobatannularia*). Субангарская область включает растения тех фитоорий, с которыми она соседствует. Поэтому на западе области больше западно-



Р и с. 88. Растения разной фитогеографической принадлежности в перми, показанные на мобилистской реконструкции

1 — растения западноевропейского типа, 2 — субангарские растения, 3 — растения Ангарской области, 4 — катазиатские растения, 5 — североамериканские растения

европейских растений, а на востоке — сибирских и дальневосточных. Состав, распространение и границы области еще изучены очень плохо, но ее самостоятельность не вызывает сомнений. Это экотонная область, связывающая Ангарскую область Ангарского царства с соседними царствами. Ту часть области, местонахождения которой расположены на Русской платформе и в Приуралье, будем для краткости именовать Западной Ангаридой (Мсуеп, 1976—1978).

Флора Западной Ангариды известна из всех ярусов — от артинского и выше до татарского включительно. В более древних преимущественно морских отложениях Приуралья и восточного склона Урала макроостатки растений встречаются редко и остаются неизученными. Миоспоры изучались Г.В. Дюпиной (Чувазов, Дюпина, 1973). По ее данным, характерное для Приуралья значительное количество двумешковых ребристых и нерребристых форм, а также *Vittatina* характерно для всего разреза перми и верхнего карбона. Эти миоспоры (кроме *Vittatina*) вместе с многочисленными одномешковыми встречаются в большом количестве и в среднем карбоне, что не отмечено для других районов с достаточно хорошо изученными комплексами миоспор. Можно полагать, что в районе Урала субангарская флора сформировалась раньше всего.

В артинских отложениях Западной Ангариды встречены *Walchia*, *Tylo dendron*, *Rufloia* (с узкими и широкими дорзальными желобками), *Psymphyllum expansum*, *P. cuneifolium*, *Paracalamites decoratus*, *Calamites suckowii*, *Callipteris*, *Pecopteris*, *Mauerites* и др.

Кунгурский комплекс Среднего Приуралья гораздо богаче. Выделить в нем доминирующую группу нельзя. Чаще других встречаются хвойные, птеридоспермы, кордаиты, *Psymphyllum* и *Paracalamites*. Многие определения кунгурских растений ненадежны, особенно многочисленные новые роды и виды, описанные М.Д. Залеским (1937, 1939). Все они нуждаются в полной ревизии. Более надежны следующие определения: *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal., *P. kurtorgae* (Gein.) Zal., *Sciadisca*, *Phyllothea campanularis* Zal., *Calamites suckowii* Brongn., *Sphenophyllum biarmicum*, *Pecopteris* div. sp., *Callipteris* div. sp., *Comia*, *Sylvia striata* Zal., *Mauerites gracilis* Zal. (табл. XLI, фиг. 4—6; табл. XLII, фиг. 1—3), *Biarmopteris*

pulchra, *Walchia appressa* Zal., *Pseudovoltzia* (табл. XLIX, фиг. 7), *Psygmoptyllum expansum*, *P. cuneifolium*, *Peltaspermum*, *Asterodiscus disparis* Zal., *Dicranopteridium regium* (Zal.) Schved., *Pholidophyllum ornatum* Zal., *Samaropsis triquetra* Zal., *Sylvella alata*, *Bardocarpus aliger* Zal., *Entsovia kungurica* S. Meyen, *Rufloria ex gr. recta*, *Cordaites* div. sp., *Nephropsis*. Есть очень много своеобразных растений, в том числе внешне сходные с гинкговыми (табл. XLIX, фиг. 2) и чекановскими, разнообразные фруктификации и др.

Уфимская флора, известная главным образом в Прикамье, очень бедная. В некоторых прослоях встречаются массовые скопления стеблей и мегаспор *Viatcheslavia*. Довольно обычны *Paracalamites* и *Psygmoptyllum*. В одном местонахождении найдена *Entsovia rarisulcata* S. Meyen. Известны находки мхов, *Calamites suckowii*, *Tylocladon*, *Callipteris*.

Казанская флора гораздо богаче. Лучше всего она представлена в Прикамье и Притиманье. Состав комплексов сильно меняется от захоронения к захоронению. В одних случаях доминируют членистостебельные, в других — хвойные, папоротники, птеридоспермы (в том числе *Phylladoderma* или *Rhaphidopteris*). В целом флора изучена плохо, и многие прежние определения нуждаются в ревизии. Более надежные определения *Protosphagnum*, *Signacularia noinskii* Zal., *Paracalamites kutorgae*, *P. decoratus*, *Annularia* (побеги имеют анизофильные мутовки и сходны с *Lobatannularia*), *Sphenophyllum stouckenbergii*, *Pecopteris helcnacana* Zal., минерализованные стволы осмундовых (см. раздел. IV), *Rhaphidopteris praecursoria* S. Meyen (к этому роду, видимо, принадлежат остатки, описанные в литературе как *Odontopteris* и *Brongniartites*), *Phylladoderma meridionalis* S. Meyen, *Nucicarpus*, *Permotheca sardykense* Zal., "*Odontopteris*" *rossica* Zal., *Callipteris*, *Psygmoptyllum expansum*, *Entsovia rarisulcata*, *Cordaites* typ. *candalepensis*, *Sylvella*, *Rufloria* sp. (очень редко), *Pseudovoltzia* (в том числе женские шишки; эти хвойные раньше ошибочно включались в *Ullmannia*; табл. XLVIII, фиг. 4; табл. XLIX, фиг. 3—6), *Quadrocladus* (?) sp., *Wattia* sp. (табл. XLIX, фиг. 1). В Южном Приуралье в казанских отложениях увеличивается количество кордаитов. Здесь они встречены по всему разрезу яруса, хотя на Русской платформе (например, в Прикамье) они есть лишь в самой нижней части яруса, а выше исчезают.

Нижнетатарская флора пока плохо изучена. Видимо, она мало отличается от верхнеказанской. Верхнетатарская флора, особенно из вятского горизонта, изучена гораздо лучше (Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, Гоманьков, 1980; Мейен, 1976—1978, 1980). В ней резко доминируют различные виды *Tatarina* — *T. conspicua*, *T. sinuosa*, *T. verrucosa*, *T. pinnata* и др. С ними ассоциируют *Peltaspermum buevichae* и другие виды рода, а также микроспорангии типа *Permotheca*. Обычны мхи *Protosphagnum* и хвойные *Quadrocladus dvinensis* S. Meyen (и другие виды рода, а также ассоциирующие фруктификации), плауновидные, представленные отпечатками коры, листьями с компактными устьичными полосами и мегаспорами, различные семена. Изредка встречаются папоротники и стебли членистостебельных.

В Южном Приуралье в нижней части верхнетатарского подъяруса вместе с мхами, *Tatarina* и *Quadrocladus* встречены сульцивные кордаиты (*C. clericii*), *Crassinervia*, *Samaropsis irregularis*.

Комплексы субангарского типа известны в Казахстане (здесь встречены *Phylladoderma*, *Peltaspermum*, *Walchia* cf. *appressa* и др.), присутствие их подтверждается палинологическими данными. Палеоботаническая характеристика перми Казахстана, в том числе и соотношения сибирских и западноангарских элементов в разновозрастных комплексах флоры, разработана в работах К.З. Сальменовой (1977, 1979). Сходные с западноангарскими палинологические комплексы известны в Западном, Центральном и Южном Казахстане и на Памире (Сиверцева, 1974), а также на Камчатке (Дюфур и др., 1977). Однако датировка и состав всех этих комплексов недостаточно ясны.

К Субангарской области относятся местонахождения макрофоссилий в Аф-

ганистане, Тянь-Шане и Нань-шане. Около Кабула в отложениях уфимского возраста найдены (Мейен, 1980) *Pecopteris* еврамерийского типа, *Lobatannularia*, *Cordaites*, *Pursongia*, *Phylladoderma*, *Taeniopteris*, *Walchia* с перистым расположением веток последнего порядка. Эта флора обнаруживает связь с флорами западноевропейского и катазиатского типов. В Тянь-Шане субангарская флора известна в местонахождении Сарытайпан (Сикстель, 1966; Масумов и др., 1978; Мейен, 1980). Она включает *Equisetinostachys*, *Paracalamites*, *Rufloia* с узкими дорзальными желобками (табл. XLVIII, фиг. 1, 2), *Cordaites* *typ. singularis*, *Vojnovskya* (?), *Nephropsis rhomboidea* (табл. XLVIII, фиг. 3), *Zamiopteris* (табл. XLYII, фиг. 8), хвойные, *Pursongia*, семена и др. В Наньшане в зоне С Бекселла Т.Г. Галле в 1937 г. определил ангарскую флору кузнецкого типа. Ревизия этой флоры показала (Дуранте, 1980), что она имеет позднетатарский возраст. Здесь есть западноангарские растения *Pursongia* (морфологически неотличимы от татарских *Tatarina*, но лишены кутикулы), *Peltaspermum* *typ. buevichae*, *Quadrocladus*, *Phylladoderma*. Остальные растения близки к дальневосточным, кузнецким и катазиатским (папоротники, *Callipteris*, *Compsopteris*, *Annularia*, *Lobatannularia*, *Ginkgophytopsis*, *Rhipidopsis*, *Sylvella*, *Cordaites*, семена).

Далее на восток достоверно субангарских комплексов макрофоссилий не найдено. Роль экотона между Ангарским и Катазиатским царствами на востоке Азии играет Дальневосточная провинция (см. выше).

ПЕРМО-ТРИАСОВЫЕ ФЛОРЫ

Рассмотрение пермо-триасовых флор не входит в задачу настоящей статьи, поскольку они лишь территориально отвечают Ангариде, но к ним эпитет "ангарская" никогда не применяется. В то же время в этих флорах мы находим некоторые доживающие ангарские элементы, судьбу которых интересно проследить.

В Кузбассе выше отложений с сульцивным комплексом с перерывом залегает мальцевская серия, обычно относимая к триасу. В ней встречаются плауновидные *Tomiostrubus* из сем. *Pleuromeiaceae*, хвойные *Quadrocladus sibiricus* (Neub.) S. Meyen, ассоциирующие с пыльцой *Lueckisporites*, *Tatarina*, папоротники *Cladophlebis*, *Pecopteris* и др.

В Тунгусском бассейне с мальцевской свитой сопоставляли вулканогенные отложения корвунчанской и паторанской серий с типично мезофитной флорой, содержащей многочисленные *Cladophlebis* и лишенной кордаитов. Сопоставление этих отложений по фауне остракод и конхострак с разрезами Русской платформы показывает, однако, что нижняя часть вулканогенной толщи сопоставляется с вятским горизонтом татарского яруса, а остальная часть отвечает перерыву между пермью и триасом на Русской платформе и, может быть, самым низам триаса. Флору вулканогенной толщи Тунгусского бассейна, Таймыра и Верхоянья удобно называть корвунчанской. В нижних комплексах этой флоры много *Cladophlebis* и других папоротников, *Lepidopteris*, *Tatarina*, встречаются *Taeniopteris*, *Scytophyllum*, *Stiphorus*, *Peltaspermum*, растения типа *Glossophyllum* (они, видимо, близки к *Tatarina*) и др. В верхних комплексах доминируют хвойные *Quadrocladus sibiricus* (ассоциирующие с пыльцой *Lueckisporites*, достигающей 60% в миоспоровых комплексах). Встречаются и другие хвойные (пока не изучены), а также папоротники (в том числе матониевые) и некоторые другие растения. Эти более верхние комплексы сопоставляются с мальцевской флорой. В их аналогах на Таймыре и в Верхоянье встречаются *Tomiostrubus* и *Pleuromcia*. Более подробные сведения о пермо-триасовых флорах Ангариды можно найти в литературе (Садовников, 1964, 1965; Добрускина, 1980; Dobruskina, 1978; Могучева, 1973).

Мальцевскую и корвунчанскую флоры пока нельзя надежно датировать. Поэтому они отнесены к пермо-триасу без уточнения. Эти флоры приходят на смену

палеофитным флорам Сибирской провинции. Появление корвунчанской флоры сопровождалось полной перестройкой сибирской флоры и миграцией в Сибирь субангарских пельтаспермовых (*Tatarina*, *Peltaspermum*) и хвойных (*Quadrocladus*). С этого момента ангарская флора прекращает свое существование.

VI. СООТНОШЕНИЕ АНГАРСКОЙ И СОВРЕМЕННЫХ ЕЙ ФЛОР

Многие данные о соотношении ангарской и одновременных с ней флор приведены в предыдущих разделах. Поэтому сейчас ограничимся общими выводами, в том числе и эволюционными. При обсуждении соотношений ангарской флоры с другими флорами Земли важно учитывать ее неоднородность в пространстве и во времени.

Теперь уже можно отвергнуть мнение, бытующее в литературе и до сих пор, что ангарская флора произошла от космополитной флоры раннего карбона, отделившись от еврамерийской флоры лишь в среднем карбоне. Ангарская флора низов турне составлена родами лепидофитов, соотношение которых с еврамерийскими не вполне ясно. И тем не менее видовой эндемизм ее несомненен, как и то, что она несравненно беднее еврамерийской флоры. Несмотря на многолетние сборы, она составлена единичными видами. В турне появляются и эндемичные ангарские роды, которые постепенно становятся доминирующими. В виле и серпухове родовой состав ангарской флоры почти нацело эндемичен.

В течение всего раннего карбона в ангарской флоре доминировали лепидофиты и растения с кардиоптероидными листьями. Нет и намека на разнообразие папоротников, членистостебельных и птеридоспермов, характерное для еврамерийской флоры раннего карбона.

В среднем—позднем карбоне в Ангариду проникает некоторое количество еврамерийских родов. Их особенно много во II руфлориевом комплексе, но и здесь они не стали доминантами, не нарушают общий строй сообществ. Далее их количество снижается. Можно уверенно говорить, что флора Ангарской области эволюционировала преимущественно автохтонно. Вполне возможно, что составляющие ее растения, в том числе и доминанты, имеют в конечном счете еврамерийское происхождение, но, раз проникнув в Ангариду, они далее эволюционировали автохтонно.

Сказанное о еврамерийской флоре карбона относится и к катазиатской флоре того же возраста. В ранней перми между ангарской и катазиатской флорами нельзя указать несомненные общие роды (кроме формальных вроде *Pecopteris* или *Samaropsis*). В поздней перми отмечается обмен между этими флорами. Катазиатские элементы проникают в Дальневосточную провинцию, распространены в Субангарской области. Сейчас о связях обеих флор мы судим по отпечаткам листьев. Для более определенных суждений нужны данные о фруктификациях или хотя бы о микроструктуре листьев.

Соотношению ангарской и гондванской флор посвящена уже большая литература, недавно резюмированная автором (Мейер, 1979b). Поэтому сейчас лишь отметим, что общность этих флор невелика. Это роды *Barakaria*, *Rhipidopsis*, может быть, некоторые папоротники (например, осмундовые) и сфенофиллы (типа *S. thonii*). В верхней перми Ангариды отмечены единичные *Glossopteris* (табл. XLVIII, фиг. 6) и *Gangopteris*. Сходство некоторых растений связано с параллелизмом, как, например, у ангарских *Tchernoviaceae* и гондванских *Gondwanostachyaceae*. Как уже говорилось, сходство миоспор также связано главным образом с параллелизмом. Разительный параллелизм наблюдается в строении женских фруктификаций ранних гондванских *Arberiales* и карбоновых ангарских *Ruflogiaceae*, миоспор ангарских пельтаспермовых и гондванских *Arberiales*. В триасе Гондваны появляются *Peltaspermataceae* и многочисленные *Corystospermataceae*. Не исключено, что те и другие имеют субангарское происхождение (Мейер, 1979a).

Североамериканская флора разительно отличается от флоры Ангарской области (Сибирской провинции), но, возможно, имеет немало общего с субангарской флорой среди птеридоспермов и хвойных.

К сожалению, далеко не всегда местонахождения синхронных, но разных флор расположены достаточно близко, чтобы изучить границу между ними. В карбоне такие сближенные местонахождения есть лишь в Казахстане. В Центральном Казахстане (Карагандинский и Экибастузский бассейны) флора принадлежит Казахстанской провинции Евразийской области. В Иртыш-Зайсанской зоне Северо-Восточного Казахстана флора уже типично ангарская, хотя и обедненная. Смена комплексов происходит менее, чем на 500 км. Резкая смена наблюдается в верхней перми между ангарскими местонахождениями Монголии и Приморья и катазиатскими флорами Китая и северо-востока Кореи. Высказывалось мнение, что эта резкость границы обеих флор связана со вторичными тектоническими сближениями.

Мы не рассматриваем в этой статье значение ангарских флор для формирования мезозойских флор мира, так как это сделано в других работах (Мейен 1971б; Меуен, 1976—1978, 1979а, 1980). Подчеркнем лишь, что мезозойским флорам мира особенно много дала субангарская флора.

Сравнение ангарской и одновременных с ней флор дает интересный материал для теории эволюции. В течение десятков миллионов лет ангарская флора эволюционировала в условиях высокой изоляции. Это привело к выработке своеобразных форм, не имеющих аналогов в других флорах (листья с дорзальными желобками, пыльца типа *Cladaitina*, семена типа *Sylvella*), но количество таких форм невелико. Большая часть ангарских растений имеет листья и фруктификации, которым можно найти аналоги в других флорах. При этом бросается в глаза архаичность ангарских растений. Так, лепидофиты, вплоть до среднего карбона по морфологии листовых подушек и протостелическому строению стеблей ближе всего к верхнедевонским—турнейским лепидофитам экваториального пояса. Ангарские членистостебельные *Tchernoviassae* вплоть до верхнепермских организованы примерно так же, как и кульмские евразийские археокаламитовые (хотя и имеют листовые влагалища). Пермские папоротники Ангариды по строению спорофиллов близки к средне-верхнекаменноугольным евразийским родам (Фефилова, 1973). В евразийской флоре парноперистые невроптериды исчезают в среднем карбоне, а в ангарской — в верхней перми. Кардиоптероидные перышки исчезают у евразийских растений в серпуховском веке, а в ангарской флоре — в перми. Ангарским растениям не свойственны многие направления специализации, отмеченные у евразийских растений. Им почти не свойственны листья с сетчатым жилкованием, у ангарских папоротников и птеридоспермов не обнаружены синангии (в евразийской флоре они известны с кульма). Количество подобных примеров очень велико. Поэтому можно не удивляться архаичному облику полиспермов (*Krylovia*) и микроспоркладов (*Kuznetskia*, *Pechorostrobis*) ангарских кордаитантовых.

Длительное выживание в ангарской флоре архаичных форм, по-видимому свойственное в большей или меньшей мере внутропическим флорам в целом, можно назвать внеэкваториальным персистированием. Его можно связать с тем, что в менее благоприятных абиотических условиях невозможны крупные морфологические преобразования, если они не дают немедленного адаптивного преимущества. В благоприятной же абиотической среде крупные новообразования легче сохраняются. Показательно, что формы, являющиеся тератологическими у современных растений умеренного климата, встречаются в качестве нормы у тропических растений. Можно полагать, что именно тропики и прилегающие к ним части субтропиков с постоянно безморозным климатом — главные генераторы существенно новых морфологических типов, а следовательно, крупных таксонов.

Это находит косвенное подтверждение и на материале Ангариды, периферическая часть которой (Субангарская область) лежала в достаточно низких широтах с теплым семиаридным климатом. Именно здесь мы видим раннее появление пельтаспермовых (Гоманьков, Мейен, 1979), вольциевых и некоторых других растений, характерных для мезофитных флор, в особенности аридного и семиаридного климата. Здесь же раньше всего появляются полузамкнутые вместилища семязачатков (*Cardiolepis*), которые можно сравнивать с мезозойскими проангиоспермами в понимании В.А. Красилова. Заметим, что из парных полиспермов *Siphogus*, если представить их сложенными вдоль средней жилки, легко вывести соплодия покрытосеменных типа *Trochodendrocarpus*. Кажется вероятным, что остатки некоторых субангарских растений с признаками, переходными между птеридоспермами и гинкговыми, действительно документируют возникновение порядка *Ginkgoales*. Другими словами, вклад субангарской флоры (в отличие от ангарской в узком смысле) в мезозойские флоры, по-видимому, был очень существенным.

Сделанные выше эволюционные выводы лишь слегка касаются остро стоящей проблемы о соотношениях между общей фитогеографией, филогенией растений, сравнительной морфологией и палеоэкологией. До сих пор такой комплексный подход к происхождению высших таксонов применялся лишь в редких случаях (например, в отношении хвойных и покрытосеменных). В остальном макроэволюцию растений еще предстоит осмыслить на фоне картины конкретных фитохорий.

ДОПОЛНЕНИЕ

Настоящая работа была уже сдана в печать, когда автор получил от В.А. Красилова и В.И. Бураго оттиск написанной ими статьи "Новая интерпретация рода *Gaussia* (*Vojnovskyales*)" (*Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1981, т. 32, с. 227—237). Предполагаемая этими авторами интерпретация родов *Gaussia* и *Vojnovskya* совершенно иная, чем та, которая предлагалась выше. Выросты упомянутых органродов они рассматривают как пестикоподобные структуры с единственным семязачатком в основании и длинной столбикоподобной частью, увенчанной лигулоподобным придатком. Углистое вещество на апикальной части выростов они интерпретируют как метаморфизованную пыльцеулавливающую жидкость.

Эти интерпретации и следующие из них выводы абсолютно несостоятельны. К сожалению, Красилов и Бураго не изучали типовых материалов ни рода *Gaussia*, ни *Vojnovskya*, хранящихся в Геологическом институте АН СССР, и не обратили внимания на те сравнимые с этими родами женские фруктификации ангарских кордаитантовых (особенно *Krylovia* и *Bardocarpus*), интерпретация которых однозначна. У родов *Krylovia* и *Bardocarpus* семена бесспорно были найдены в прикреплении. Пестикоподобные органы у этих родов, очевидно, отсутствуют. Существенное сходство между *Krylovia* и *Gaussia cristata* не вызывает сомнений. Семена в прикреплении не были найдены ни на одном образце *G. cristata*, но их ножки, абаксиально загнутые, как и у рода *Krylovia*, несут на концах характерные ромбические площадки, очевидно соответствующие семенным рубцам.

Образец, описанный Красиловым и Бураго, относится к другому виду — *G. scutellata*. В основном этот вид сходен с *G. cristata*, отличаясь от него главным образом большим количеством ножек. Эти ножки имеют такие же абаксиально загнутые верхушки с ромбическими площадками, как и у *G. cristata*. Проксимальный угол площадки отделен от абаксиальной поверхности ножки выступающим ребром, отраженным на отпечатке абаксиальной поверхности в виде бороздки, которую Красилов и Бураго приняли за воронку "столбика". В некоторых случаях на площадке бывает видна полукруглая линия, ограничивающая снизу ее дистальный угол. Часть площадки, расположенную дистально по

Т а б л и ц а 3. Стратиграфическое распространение ископаемых растений в Кузнецком и Тунгусском бассейнах

Ископаемые таксоны	Флористические комплексы, данные на табл. 1	Кузнецкий бассейн										Тунгусский бассейн								
		Карбон					Пермь					Lep-4	Pter.	Ruf-1+2	Ruf-3; RC-1+2	RC-3	RC-4	RS	Sul.	
		нижний		средний-верхний			нижняя		верхняя											
		Lep-4	Pter.	Ruf-1	Ruf-2	Ruf-3	RC-1	RC-2	RC-3	RC-4	RS									Sul.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
Водоросли (?)																				
Stenogramiella tomiensis (Radcz.) Radcz.															2	2
Martjanovskia angarica Radcz.		2	2	2	3													
Мхи																				
Salaisia longifolia Neub.								41
Uskatia conferta Neub.									2	2									..	2
Polysaievia spinulifolia Neub.									..	2										2
Bachtia ovata Neub.										2										2
Protosphagnum nervatum Neub.										2										
Bajdaievia linearis Neub.										2										
Лепидофиты																				
Angarodendron obrutchevii Zal.		1	2	3	2									1	2	2				
A. superum (Neub.) S.Meyen		..	1	1	1									..						
Tomiodendron ostrogianum (Zal.) Radcz.		3									2						
T. kemeroviense (Chachl.) Radcz.		3									2	..					
T. tetragonum Goret.		3					
T. asiaticum (Zal.) S.Meyen		1									1	..					
Caenodendron neuburgianum Radcz.		..	2	1	..				
Lophiodendron tyrganense Zal.		3				
Angarophloios planus (Neub.) S.Meyen		1										2				

Членистостебельные

<i>Sphenophyllum denticulatum</i> Zal.	1	1
<i>S. kemerovoense</i> Gorel.	..	1
<i>S. prokopievskiense</i> Gorel.	1	1	1	1
<i>S. tomiensis</i> Gorel.	1	1	1
<i>Koretrophyllites mungaticus</i> Radcz.	41	2
<i>Neokoretrophyllites crassifolius</i> Gorel.	..	2	2	1 1
<i>N. elegans</i> (Chachl.) Radcz.	1	1	1
<i>Phyllopitys heeri</i> (Schm.) Zal.	1	2	2	2 ..
<i>Phyllothea tomiensis</i> Chachl.	1	21	2 ..
<i>P. deliquescens</i> (Goep.) Schm.	2	2	2 2
<i>P. equisetitoides</i> Schm.	2	2	2 2 2 2
<i>P. multicostata</i> (Radcz.) S.Meyen	2	1	1 1 ..
<i>P. turnaensis</i> Gorel.	2	4	2	2 2 2
<i>P. tenuis</i> (Gorel.) S.Meyen	2	21
<i>P. grandis</i> (Gorel.) S.Meyen	2	2
<i>Annulina neuburgiana</i> (Radcz.) Neub.	1	2	2 2
<i>A. longifolia</i> (Gorel.) Gorel.	1 1
<i>Mesocalamites mrassiensis</i> Radcz.	2	1	2 ..
<i>Paracalamites brevis</i> Gorel.	1	2	2 2
<i>P. costatus</i> Gorel.	1	2	2
<i>P. crassus</i> Gorel.	..	1	2	2
<i>P. aff. decoratus</i> (Eichw.) Zal.	1	1	1
<i>P. mrassiensis</i> Radcz.	2	2	2	2 ..
<i>P. prokopievskiensis</i> Gorel.	1	2	2 2
<i>P. vicinalis</i> Radcz.	2	2	2	2 ..
<i>P. angustatus</i> Such.	1	2	2 2 ..
<i>P. communis</i> Gorel.	1	2	2	2	2 2 2
<i>P. goeppertii</i> Radcz.	2	2	2 2 2
<i>P. iljinskiensis</i> Gorel.	2	1
<i>P. robustus</i> Zal.	1	1 1
<i>P. tenuicostatus</i> Neub.	2	2	2	2 2
<i>Paracalamitina aculeata</i> Gorel.	1	1	1	1	1	1	1 ..
<i>P. batschatensis</i> Gorel.	..	1	1	1
<i>Annularia asteriscus</i> Zal.	41	1 41
<i>A. ischanovens</i> Gorel.	2	1
<i>A. kuznetskiana</i> Gorel.	1	2

Папоротники

<i>P. irregularis</i> Radcz.	2
<i>Pecopteris sibirica</i> Zal.	2	2
<i>P. anthriscifolia</i> (Goebb.) Zal.	2	2	2	..	2 2 ..
<i>P. venusta</i> Radcz.	2	2	..	2 2
<i>P. abensis</i> Zal.	2
<i>P. angaridensis</i> Zal.	2
<i>P. computa</i> Zal.	..	2	2	2	2
<i>P. martia</i> Neub.	2	2
<i>P. leninskiensis</i> (Chachl.) Radcz.	2	4l	..	1 2l
<i>P. pseudomartia</i> Radcz.	2	2
<i>P. tajmyrensis</i> Schved.	1	2	..	2
<i>Siberiella kosmovskii</i> Radcz.	1	2
<i>Sphenopteris tunguscana</i> (Schm.) Zal.	1	2	2	2
<i>S. batschatensis</i> Zal.	1	2	3
<i>S. bellatula</i> Zal.	2	3l
<i>S. eurea</i> Zal.	2	2	2 1
<i>S. izylensis</i> Zal.	2	4
<i>Todites evenkensis</i> Radcz.	2	..	4l
<i>T. sibiricus</i> (Schm.) Radcz.	2	2

Папоротниковидные растения
(птеридоспермы?)

<i>Cardiopteridium parvulum</i> (Schm.) Tchirk.	3
<i>Angaropteridium abaeatum</i> Zal.	2
<i>A. cardiopteroides</i> (Schm.) Zal.	1	1	2	2	1	4	1
<i>A. chakassicum</i> Radcz.	2
<i>A. ligulatum</i> Neub.	2	1
<i>A. tyrganicum</i> Zal.	1	2	2	1
<i>Aphlebia ostrogiana</i> Gorel.	2	1
<i>Tchirkoviella sibirica</i> Zal.	2
<i>Paragondwanidium petiolatum</i> (Neub.) S.M.	..	4	3	2	..
<i>P. odontopteroides</i> (Zal.) S.Meyen	..	4	1	2	..
<i>P. sibiricum</i> (Petunn.) S.Meyen	..	2	4	1	4	..
<i>Gondwanotheca sibirica</i> Neub.	..	2	2	1	..
<i>Angaridium finale</i> Neub.	..	1	2	3	3	1
<i>A. mongolicum</i> Zal.	..	1

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Ископаемые таксоны	Флористические комплексы, данные на табл. 1	Кузнецкий бассейн										Тунгусский бассейн							
		Карбон					Пермь					Lep-4	Pter.	Ruf-1+2	Ruf-3; RC-1+2	RC-3	RC-4	RS	Sul.
		нижний		средний-верхний			нижняя		верхняя										
		Lep-4	Pter.	Ruf-1	Ruf-2	Ruf-3	RC-1	RC-2	RC-3	RC-4	RS								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18

Папоротниковидные растения
(птеридоспермы?)

<i>A. potaninii</i> (Schm.) Zal				2			
<i>A. submongolicum</i> Neub.			3	1						..				2			
<i>Iniopteris sibirica</i> Zal.								1				..				1	2

Птеридоспермы

<i>Rhodeopteridium javorskyi</i> Radcz.	3!	21
<i>Neuropteris balachonskiensis</i> Gorel.	1	2	2
<i>N. dichotoma</i> Neub.	3	2
<i>N. ignotus</i> Gorel.	2	2
<i>N. izylensis</i> (Tchirk.) Neub.	..	4	2
<i>N. mrassiensis</i> Radcz.	2	2
<i>N. orientalis</i> Radcz.	..	2	2
<i>N. pulchra</i> Neub.	1	2	1	2	1
<i>N. sibiriana</i> Zal.	..	3!	3!
<i>N. tomiensis</i> (Zal.) Radcz.	..	2	3	3
<i>N. nikitinskiensis</i> Mensch.	1	1
<i>Pursongia asiatica</i> Zal.	2	1
<i>P. sibirica</i> Gorel.	1	2	2
<i>P. ussaensis</i> Gorel.	2	2	2	2
<i>Glossopteris tungusca</i> (Neub.) Zimina	2	2	2	2	2
<i>Callipteris acutifolia</i> Radcz.	2	2
<i>C. altaica</i> Zal.	2!	2	2	2

<i>C. ivancevia</i> Goresl.	2!	2
<i>C. zeilleri</i> Zal.	2!	2	2	1
<i>Compsopteris microphylla</i> Goresl.	2	2
<i>Comia dentata</i> Radcz.	2	2
<i>C. maganakovkiensis</i> Such.	1	1
<i>C. osinowskiensis</i> (Chachl.) Radcz.	2!	2	1	..

Кордаитантовые

<i>Cordaites batschatensis</i> Radcz. sp.	2	2	2
<i>C. brachyphyllus</i> Goresl.	2	2	2
<i>C. cuneifolius</i> Goresl.	2	2	2
<i>C. indeterminatus</i> Gluch.	..	2	1	..
<i>C. ? kryshtofovichii</i> Radcz. sp.	3	1	2
<i>C. latifolius</i> (Neub.) S.Meyen	2	2	4	2	3
<i>C. magnus</i> (Schved.) S.Meyen	2
<i>C. ? pseudoequalis</i> (Radcz.) Goresl.	2	2	3	3
<i>C. singularis</i> (Neub.) S.Meyen	2	3	3
<i>C. ? tyrpanicus</i> (Radcz.) Goresl.	1	2
<i>C. adleri</i> (Radcz.) S.Meyen	3	3	2
<i>C. angustifolius</i> (Neub.) S.Meyen	2	2
<i>C. candalepensis</i> Zal. sp.	1	2	3	3	1
<i>C. chachlovii</i> (Goresl.) S.Meyen	2	2	2	1
<i>C. clericii</i> Zal.	2	3	2	2
<i>C. gorelovae</i> S.Meyen	2	2	..	2
<i>C. gracilentus</i> (Goresl.) S.Meyen	1	3	2	..	2
<i>C. insignis</i> (Radcz.) S.Meyen	2	3	..	3
<i>C. khalfinii</i> (Goresl.) S.Meyen	2	2	2	2
<i>C. kuznetskianus</i> (Goresl.) S.Meyen	3	2
<i>C. minax</i> (Goresl.) S.Meyen	2	2	2
<i>C. minimus</i> (Neub.) S.Meyen	2	2
<i>C. praeincisus</i> Goresl.	2	2
<i>C. radzenkoi</i> (Goresl.) S.Meyen	2	2
<i>C. sphenoides</i> (Goresl.) S.Meyen	2!	..	2
<i>C. surijokovensis</i> Goresl. sp.	2	3	2	2
<i>Ruflloria archaica</i> Gluch.	..	2	2
<i>R. birjulinskiensis</i> Gluch.	2	2
<i>R. subangusta</i> (Zal.) S.Meyen	..	1	4	3	3
<i>R. theodorii</i> (Tchirk. et Zal.) S.Meyen	2	3!	2	1	3
<i>R. derzavini</i> (Neub.) S.Meyen	1	2	3	4	1	..	4
<i>R. ensiformis</i> (Zal.) S.Meyen	2
<i>R. meyenii</i> Gluch.	2	2	2	2	2
<i>R. multipapillata</i> Gluch.	2	2

Таблица 3 (продолжение)

Ископаемые таксоны	Флористические комплексы, данные на табл. 1	Кузнецкий бассейн										Тунгусский бассейн							
		Карбон					Пермь					Lep-4	Pter.	Ruf-1+2	Ruf-3; RC-1+2	RC-3	RC-4	RS	Sul.
		нижний		средний-верхний			нижняя		верхняя										
		Lep-4	Pter.	Ruf-1	Ruf-2	Ruf-3	RC-1	RC-2	RC-3	RC-4	RS								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	

Кордантановые

<i>R. nervata</i> Gluch.					2	2													
<i>R. plana</i> Gluch.				2	2	2								2					
<i>R. poryvaica</i> Gluch.						2													
<i>R. rasskazovae</i> S.Meyen							2												
<i>R. tuberculosa</i> Gluch.						2	2							2					
<i>R. arta</i> (Zal.) S.Meyen								2!											
<i>R. brevifolia</i> (Gorel.) S.Meyen									3	3							3	2	
<i>R. elliptica</i> (Radcz.) S.Meyen										4	2						3		
<i>R. minuta</i> (Radcz.) S.Meyen										4!	2						3		
<i>R. minima</i> (Such.) S.Meyen										4	2						4	2	
<i>R. mitinaensis</i> (Gorel.) S.Meyen										4	2						2		
<i>R. oljerassica</i> (Gorel.) S.Meyen										4!	3						3	2	
<i>R. sibirica</i> (Radcz.) S.Meyen														1					
<i>R. tajmyrica</i> (Schved.) S.Meyen															2				
<i>R. tebenjkovii</i> (Schved.) S.Meyen															2				
<i>R. typica</i> S.Meyen										2							2		
<i>R. notabilis</i> Gluch.					2										1				
<i>Evenkiella schortonotensis</i> Gorel.			2!	3															
<i>E. zamiopteroidea</i> Radcz.			2	2	2	2													
<i>Crassinervia angusta</i> Gorel.			1	2	2	2											1		

<i>C. gorlovskiana</i> Such.	..	1	1	2
<i>C. kuzbassica</i> Gorel.	..	2	2	2
<i>C. kuznetskiana</i> (Chachl.) Neub.	..	2	2	2	1	..	2	..
<i>C. ovalis</i> Radcz.	2	2	..
<i>C. primitiva</i> Radcz.	..	2	2	2	2	..
<i>C. prokopieviensis</i> (Chachl.) Radcz.	..	2	2	2	2	..
<i>C. tunguscana</i> Schved.	..	1	1	1	3	..
<i>C. venosa</i> Gorel.	..	2	2	2	2	..
<i>C. abaschevensis</i> Gorel.	2	2!	..
<i>C. arta</i> Radcz.	1	2!	1	..
<i>C. iljinskiensis</i> Gorel.	1	3	..	2!
<i>C. ivancevia</i> Gorel.	2!	2	..	3
<i>C. lanceolata</i> Gorel.	2	2	..	1
<i>C. nervosa</i> Gorel.	2	2
<i>C. peltiformis</i> Gorel.	2!	2	..	2
<i>C. pentagonata</i> Gorel.	1	3!
<i>C. sibirica</i> Gorel.	2	2!	2
<i>C. tenera</i> Gorel.	2	2	..	2
<i>Lepeophyllum acutifolium</i> Radcz.	..	2	2	2
<i>L. maksimovii</i> Gorel.	2	2	2	..
<i>L. actaeonelloides</i> (Gein.) Radcz.	2	3	3	2
<i>L. belovoense</i> Gorel.	2	2
<i>L. kostomanovii</i> Gorel.	3!	..	2
<i>L. tajluganensense</i> Gorel.	1	3!	2
<i>Nephropsis crassipes</i> Gorel.	..	2	2	2
<i>N. grandis</i> Gorel.	1	2
<i>N. integerrima</i> (Schm.) Zal.	..	2	3	3	2	..
<i>N. rhomboidea</i> Neub.	..	1	4!	2	2	..
<i>N. apiculiformis</i> Such.	1	3	4
<i>N. cordata</i> Radcz.	1	4	2	..	2
<i>N. elongata</i> Neub.	2	2	2	..	2
<i>N. lampadiformis</i> Gorel.	3!	2	2
<i>N. marginata</i> Gorel.	2	2!	2	..	2
<i>N. schmalhauseni</i> Radcz.	2	2	2	..	2
<i>N. tomiensis</i> Zal.	1	2	2	2	2
<i>N. rotundata</i> Neub.	2!	..
<i>Cordaicladus neuburgae</i> S.Meyen	..	1	2	1	2
<i>Vojnovskya mirabilis</i> (Gorel.) Gorel.	..	2	3!	2
<i>V. usjatensis</i> Gorel.	..	2	2	3!

G. usjatense Gorel.	1	3	1
G. cuneatum (Schm.) Zal.	1	3	2	2	..
G. elongatum Radcz.	2	2	2	2
G. karpovii Radcz.	3
Tychopteris neamnigeschica Gorel.
T. cuneata Zal.	2
T. primitiva Gorel.	2	2	3	2	3	..
Listrophyllum uscatense Zal.	3	1
Taeniopteris norinii f. magna Radcz.	1
Ginkgophyllum primaevum Rassk.	..	2	2
G. vsevolodii Zal.	..	2!	2	1	1
Ginkgoites plotnikovoensis Gorel.	2
Dicranophyllum effusum Chachl.	..	2	1
Rhipidopsis palmata Zal.	1	1	3!	3
Yavorskia mungatica Radcz.	3!	2
Tomia oblonga Gorel.	2

Семена

Rhabdocarpus ? tomiensis Zal.	..	2!	2!
Samaropsis siberiana Zal.	..	2!	2!
S. lutuginii Neub.	1
S. mungatica Neub.	..	1
S. patula Zal.	3	2
S. pauxilla Zal.	..	1	4	1	2
S. euryptera Such.	2
S. tcheremitchkiensis Such.	2!	2!
S. auriculata Neub.	3	2
S. skokii Neub.	? 2	3	1	4!	..
S. prokopievskiensis Such.	1	1	1
S. cf. ampulliformis Neub.	1	1	1	4	..
S. pseudoelegans Such.
S. pseudotriquetra Neub.	1	4	..
S. triquetraeformis Such.	2.
S. khalfinii Such.
S. gorbiaczinensis Such.	2	4!	1	2	..
S. uncinata Neub.	1	1	..

Таблица 3 (окончание)

Искапаемые таксоны	Флористические комплексы, данные на табл. 1	Кузнецкий бассейн										Тунгусский бассейн							
		Карбон					Пермь					Lep-4	Pter.	Ruf-1+2	Ruf-3; RC-1+2	RC-3	RC-4	RS	Sul.
		нижний		средний-верхний			нижняя		верхняя										
		Lep-4	Pter.	Ruf-1	Ruf-2	Ruf-3	RC-1	RC-2	RC-3	RC-4	RS								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>S. uncinata</i> f. <i>nana</i> Such.																			
<i>S. neuburgii</i> f. <i>bingurica</i> Such.							2	1								1			
<i>S. pusilla</i> Neub.																			
<i>S. erunakovensis</i> Radcz.									1	2	3!							2	2
<i>S. irregularis</i> Such.									1	3	4!						1		
<i>S. borisovaensis</i> Such.									2										
<i>S. iljinskiensis</i> Such.																			
<i>S. kureikaensis</i> Such.									2										1
<i>S. grjasevii</i> Such.											1								
<i>S. rectialata</i> Neub.			1!								2!								
<i>S. submoravica</i> Rassk.														1!					
<i>S. angarica</i> Rassk.			1!											2!					
<i>S. angarica</i> f. <i>degrata</i> Such.															2				
<i>S. tasichinii</i> Rassk.														1					
<i>S. severmaensis</i> Such.														1					
<i>S. jurabaensis</i> Rassk.														1					
<i>Angarocarpus ungensis</i> (Zal.) Radcz.			1	3!	1									2!					
<i>A. ovoideus</i> Kovb.	1	1																	
<i>A. ivanovii</i> Kovb.		1	1																
<i>Cardiocarpus krivljakiensis</i> Such.														2					

S. uncinata f. *nana* Such.
S. neuburgii f. *bingurica* Such.
S. pusilla Neub.
S. erunakovensis Radcz.
S. irregularis Such.
S. borisovaensis Such.
S. iljinskiensis Such.
S. kureikaensis Such.
S. grjasevii Such.
S. rectialata Neub.
S. submoravica Rassk.
S. angarica Rassk.
S. angarica f. *degrata* Such.
S. tasichinii Rassk.
S. severmaensis Such.
S. jurabaensis Rassk.
Angarocarpus ungensis (Zal.) Radcz.
A. ovoideus Kovb.
A. ivanovii Kovb.
Cardiocarpus krivljakiensis Such.

Т а б л и ц а 4. Стратиграфическое распространение ископаемых растений в Перми Приморья (Дальний Восток) Составлено В.И. Бураго (P₁ — нижняя пермь; P₂ — верхняя пермь)

Ископаемые таксоны	Свиты, подсвиты горизонты и пачки→	Южное Приморье						Юго-Восточное Приморье			Центральное и Северное Приморье								
		P ₁		P ₂				P ₁		P ₂	P ₁		P ₂						
		Дунайская	Нижнеабресская		Верхнеабресская (Верхнепоспеловская)	Владивостокская	Чандалазская	Людянэннская	Нижнерешетниковская		Верхнерешетниковская	Владивостокская	Барабашская	Дунайская	Тела порфиритов	Нижнепоспеловская	Верхнепоспеловская	Владивостокская	Югоджинская
			Пачка 1	Пачка 2					Пачка 1	Пачка 2									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
Мхи																			
<i>Intia</i> sp.	
<i>Uskatia</i> (?) sp.	
<i>Pollyssaievia</i> (?) sp.	2	1	2	
Членистостебельные																			
<i>Sphenophyllum meyenii</i> Zimina (E)	..	2	
<i>S. osipoviense</i> Zimina (E)	..	2	
" <i>Koretrophyllites</i> " <i>gracilis</i> Verb.	..	2	
" <i>K.</i> " <i>longifolia</i> Gor.	2	
" <i>K.</i> " <i>prokopievskiensis</i> Gorel.	1	
<i>Phyllopitys heeri</i> (Schm.) Zal.	..	1	
<i>Phyllothea equisetitoides</i> Schm.	1	2	
<i>Annulina neuburgiana</i> (Radcz.) Neub.	1	2	2	2	
<i>Calamites</i> sp.	1	1	
<i>Paracalamites brevis</i> Gorel.	1	2	
<i>P. crassus</i> Gorel.	2	4	..	2	3	4	2	
<i>P. frigidus</i> Neub (P)	1	

Членистостебельные

<i>P. decoratus</i> (Eichw.) Zal.	..	2	2	2	..	2	3!	2	..	1	3!
<i>P. vicinalis</i> Radcz.	..	4	2
<i>P. pseudovicinalis</i> Radcz.	..	1	2	1	3
<i>P. angustus</i> Such.	..	2	2!	1	2	2
<i>P. communis</i> Gorel.	..	2	..	2	3	2	2
<i>P. goeppertii</i> Radcz.	2
<i>P. iljinskiensis</i> Gorel.	2	2	2	2
<i>P. robustus</i> Zal.	2!	2	3
<i>P. tenuicostatus</i> Neub.	2
<i>Paracalamitina crassa</i> Gorel.	2
<i>P. striata</i> Zal. (P)	..	2
<i>Annularia planifolia</i> Radcz.	..	2	aff	2
<i>A. planifolia</i> f. <i>crassinervia</i> Radcz.	3!	2	2	2
<i>A. rarifolia</i> Radcz.	..	3
<i>A. tenuifolia</i> Neub.	..	2	2	2
<i>A. grandifolia</i> Schved.	2
<i>A. jerunakovensis</i> Neub.	2!
<i>A. lanceolata</i> Radcz.	2
<i>A. sibirica</i> Radcz.	2	2!	..
<i>A. tajluganensis</i> Radcz.	2
<i>A. syrjagensis</i> Neub. (P)	2
<i>A. mucronata</i> Schenk. (C)	2!	3!
<i>A. orientalis</i> Kaw. (C)	2
<i>A. papilioformis</i> Kaw. (C)	2
<i>Lobatannularia lingulata</i> Halle (C)	2	3!	2	2	1	..
<i>L. lingulata</i> f. <i>coalita</i> Bur. (E)	2!	2	..
<i>L. heianensis</i> (Kod.) Kaw. (C)	1	2
<i>L. sinensis</i> (Halle) Kaw. (C)	2
<i>Schizoneura striata</i> Kaw. et Konno (C)	2!	2!	2
<i>Sciadisca petchorensis</i> Zal. (P)	2
<i>Tchernovia kuznetskiana</i> Neub.	1
<i>T. striata</i> Neub. (P)	aff
<i>Sphenophyllostachys</i> sp.	2

Папоротники

<i>Marattiopsis</i> (?) <i>orientalis</i> Bur. (E)	2!	3!
<i>Asterotheca primoriensis</i> Bur. (E)	3!	2	2	2	2
<i>Prynadaopteris tunguscana</i> (Schm.) Radcz.	2	3!	2	2	1	2	3!	3	..
<i>P. imitans</i> (Neub.) Radcz.	2	3
<i>P. synica</i> (Zal.) Bur. (P)	1	3	3	2	2	2
<i>P. karpovii</i> (Radcz.) Radcz.	1	2

Т а б л и ц а 4 (продолжение)

Искапаемые таксоны	Свиты, подсвиты горизонты и пачки→		Южное Приморье					Юго-Восточное Приморье					Центральное и Северное Приморье							
			P ₁		P ₂			P ₁		P ₂			P ₁		P ₂					
			Дунайская	Нижнеабресская		Верхнеабресская (верхнепоспеловская)	Владивостокская	Чандалазская	Людянзинская	Нижнерешетниковская		Верхнерешетниковская	Владивостокская	Барабашская	Дунайская	Тела порфиритов	Нижнепоспеловская	Верхнепоспеловская	Владивостокская	Югоджинская
				Пачка 1	Пачка 2					Пачка 1	Пачка 2									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			

Палоротники

<i>Pecopteris anthriscifolia</i> (Goep.) Zal.	2	3!	2	2	1	3
<i>P. anthriscifolia</i> f. <i>vorcutensis</i> Zal. (P)	2	2!
<i>P. comptula</i> Zal.
<i>P. martia</i> Neub.	1	2
<i>P. pseudomartia</i> Radcz.	..	1	2	1	1
<i>P. niamdensis</i> f. <i>markuchinae</i> Bur. (E)	..	1	..	2!	2	3!	2
<i>P. bobrovii</i> Neub. (E)	2
<i>P. sp. nov.</i> 1 (E)	1	2	2	2	2
<i>P. compta</i> Radcz.	2	2	1	2	2
<i>P. dissimilaris</i> Bur. (E)	3	2	3	3
<i>P. leninskiensis</i> (Chachl.) Radcz.	2	2	2	..	2
<i>P. maritima</i> Zal. (E)	2	2	2	2	2
<i>P. oviformis</i> Radcz.	2	3	1
<i>P. andersonii</i> Halle (C)	2	2	1
<i>P. arcuata</i> Halle (C)	2!	2	1
<i>P. lativenosa</i> Halle (C)	2	2	2
<i>P. tenuicostata</i> Halle (C)	2!	2	2	2	2
<i>P. unita</i> Brongn. (C)	2	1
<i>P. yabei</i> Kaw. (C)	2	4	3	2	1	2
<i>Sphenopteris batchatensis</i> Zal.	..	2	2	2!	1

<i>S. septentrionalis</i> Zal. (P)	2!	2!
<i>S. nystroemii</i> Halle (C)	2
<i>S. tenuis</i> Schenk (C)	1	2	2	aff
<i>S. gothanii</i> Halle (C)	1	..	1	..
<i>Cladophlebis melnikovii</i> Bur. (E)	..	2	3	2	2
<i>C. mongolica</i> Dur. (E)	..	2	2
<i>C. sp. nov.</i> (E)	..	2	2	2 3!

Птеридоспермы

<i>Neuropteris pulchra</i> Neub.	2	2	2
<i>Cardioneura tebenjkovii</i> Schved.	3!	2	..
<i>Pursongia ussaensis</i> Goret.	2
<i>Glossopteris tunguscana</i> (Neub.) Zimina	2!	2
<i>G. orientalis</i> Zimina (E)	..	2	2
<i>G. mongolica</i> (Neub.) Zimina (E)	..	2!
<i>G. sp.</i>	1	2	..	1	..
<i>Gangamopteris pacifica</i> Zimina (E)	2!
<i>G. ussuriensis</i> Zimina (E)	1	1
<i>Angaropteridium buconicum</i> Tchirk.	2!	2!
<i>Neuropteridium coreanicum</i> Koikai (C)	2!	1	..	3!	2
<i>N. kaishanense</i> Kon'no (C)	1
<i>Callipteris adzvensis</i> Zal. (P)	2	1	..	2	3!
<i>C. adzvensis f. concinna</i> Gor.	1 2
<i>C. bella</i> Zal.	..	2	aff	1	2
<i>C. grandifolia</i> Gor.	..	2	2
<i>C. ivancevia</i> Goret.	2	1	..	2	1
<i>C. mongoliensis</i> Neub. (E)	..	2	2
<i>C. orientalis</i> Zal. (E)	2	3	3	3	..	3!	2 2
<i>C. paulovii</i> (Zal.) Bur. (E)	..	2	3!
<i>C. sahnii</i> Zal. (E)	..	3	4!	4!	2	..	2 3 4!
<i>C. zeilleri</i> Zal.	..	2	3	2	3!	..	2
<i>C. sp. nov.</i> (E)	..	1	2	3!
<i>Odontopteris</i> (?) sp. nov. (E)	..	2
<i>O. (?) ussuriensis</i> Zal. (E)	..	1	2	2	2
<i>Comia primitiva</i> Neub.	..	2
<i>C. enisejevensis f. petchorensis</i> Tchal. (P)	..	1	2	..	1	3!
<i>C. yichunensis</i> Huang (E)	..	2	1	3!	1!
<i>C. dobrolubovae</i> Tchal. (P)	..	2	1	1
<i>C. congermana</i> (Zal.) Bur. (E)	..	2	2	2	..	2	2 1
<i>C. latifolia</i> Tchal. (P)	..	2	2	2	2	..	1 2
<i>C. pereborensis</i> Zal. (P)	2	2!
<i>C. dentata</i> Radcz.	2

Т а б л и ц а 4. (продолжение)

Искапаемые таксоны	Свиты, подсвиты горизонты и пачки→		Южное Приморье					Юго-Восточное Приморье			Центральное и Северное Приморье									
			P ₁		P ₂			P ₁		P ₂	P ₁		P ₂							
			Дунайская	Нижнеабрек- ская		Верхнеабресская (Верхнепоспеловская)	Владивостокская	Чандалазская	Людяинская	Нижнерешет- никовская		Верхнерешетниковская	Владивостокская	Барабашская	Дунайская	Тела порфиритов	Нижнепоспеловская	Верхнепоспеловская	Владивостокская	Югоджинская
				Пачка 1	Пачка 2					Пачка 1	Пачка 2									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			

Птеридоспермы

<i>C. sp. nov.</i>								3!	2	1
<i>Protoblechnum imaizumii</i> Kon'no (C)				2	3										..	2	2
<i>P. hallei</i> Yabe et Oishi (C)				2	2											2	..
<i>P. salicifolium</i> (Fischer) Bur.				..	2											..	1
<i>Phylladoderma</i> sp.				2!	..					1					
<i>Peltaspermum</i> sp. A (P)				..	1					2

Кордаитантовые

<i>Cordaites</i> (?) <i>angaricus</i> Radcz. sp.				2!
<i>C. batschatensis</i> (Radcz.) Gorel.				1
<i>C. cuneifolius</i> Gorel.				2	2
<i>C. (?) kryshtofovichii</i> (Radcz.) Gorel.				..	1	3!	2	1
<i>C. latifolius</i> (Neub.) S.Meyen				2	3	3	3	3	3	3
<i>C. lineatus</i> (Neub.) S.Meyen (P)				2	2
<i>C. magnus</i> (Schved.) S.Meyen				1	2	..	2
<i>C. pseudoaequalis</i> (Radcz.) Gorel.				2	2	1	1
<i>Cordaites primorskiensis</i> Zimina (E)				1	..	3!	2	2
<i>C. singularis</i> (Neub.) S.Meyen				3	2	2
<i>C. buragoi</i> Zimina (E)				2	3	2	3
<i>C. (?) candalepensis</i> (Zal.) S.Meyen				2	..	1	2	2	3	2

<i>C. (?) concinnus</i> (Radcz.) S.Meyen	2	3!	3	3!	2
<i>C. iljinskiensis</i> (Radcz.) S.Meyen	2	2	1
<i>C. kuznetskianus</i> (Gorel.) S.Meyen	2	2	2!	3!	1
<i>C. minax</i> (Gorel.) S.Meyen	2	2	2	2	1	2	..	3
<i>C. platyphyllus</i> S.Meyen	2	aff
<i>C. principalis</i> (Germ.) Gein.	2
<i>Rufloia sibirica</i> (Radcz.) S.Meyen	2!	1	2
<i>R. aff. theodorii</i> (Tech. et Zal.) S.Meyen	3!	2	3	3!
<i>R. attenuata</i> (Neub.) S.Meyen (P)	..	2	2	1	2
<i>R. derzavini</i> (Neub.) S.Meyen	3	3	4!	2	1	4!	4!	2	3	3!	aff
<i>R. ensiformis</i> (Zal.) S.Meyen	2	3	2
<i>R. loriformis</i> (Neub.) S.Meyen	2	..	2	1
<i>R. rasskazovae</i> S.Meyen	2	2
<i>R. recta</i> (Neub.) S.Meyen (P)	2	2	2
<i>R. tebenjkovii</i> (Schved.) S.Meyen	..	2	2	2	2	2
<i>R. ussurica</i> Zimina (E)	3!	aff
<i>R. (?) vassiljevii</i> Zimina (E)	3	2
<i>Evenkiella zamiopteroidea</i> Radcz.	2	2!
<i>Xiphophyllum kulikii</i> Zal. (P)	3!	2!	2
<i>Crassinevia angusta</i> Gorel.	1	2
<i>C. kuznetskiana</i> (Chachl.) Neub.	2	2
<i>C. tunguscana</i> Schved.	..	1	2	2	1
<i>C. ivancevia</i> Gorel.	..	1	aff	1	1
<i>C. pentagonata</i> Gorel.	2	..	2	2
<i>C. tenera</i> Gorel.	2	..	2	2
<i>Lepeophyllum acutifolium</i> Radcz.	1	1
<i>L. trigonum</i> Neub. (P)	1	2	2	1
<i>Nephropsis asiatica</i> Zimina (E)	..	1	2	..	1	aff	..	2!	2	..	2
<i>N. integerrima</i> (Schm.) Zal.	..	2	3	1	2	3	3
<i>N. pospeloviensis</i> Zimina (E)	3
<i>N. pseudosimilis</i> Bur. (E)	2!
<i>N. semiorbicularis</i> Neub. (P)	2
<i>N. grandis</i> Gorel.	2	1	1
<i>N. lampadiformis</i> Gorel.	1	2	2
<i>N. tomiensis</i> Zal.	2
<i>Vojnovskya elegans</i> Zimina (E)	2
<i>V. mirabilis</i> (Gorel.) Gorel.	2	2	2
<i>V. pacifica</i> Zimina (E)	..	2	2!
<i>Gaussia scutellata</i> Neub.	3!	1	..	2!	aff
<i>G. sp. nov.</i> (E)	2
<i>G. relaxata</i> Radcz.	2!

<i>P. demetrian</i> (Zal.) Bur. (P)	2	3!	2	2!	2	3!
<i>Sitzopteris superba</i> Zal. (E)	2
<i>Sauropteris</i> sp. nov. (E)	2
<i>Bicoempletopteris</i> aff <i>longifolium</i> (Kod.) Asama (C)	2
<i>Wattia</i> (?) <i>neuburgiana</i> (Zimina) Bur. (E)	3!	2	..	1	1	..
<i>Ginkgophytopsis gigantea</i> Bur. (E)	1	3!	2!
<i>Rhipidopsis angustobata</i> Radcz.	2!	2	3!	1	3	..	1	2
<i>R. elegans</i> Zal. (E)	2	2	1
<i>R. panii</i> Chow (C)	2	2	2
<i>Sphenobaieta macrofolia</i> Bur. (E)	2	2
" <i>Pterophyllum</i> " ex. gr. <i>samchokense</i> Kaw. (C)	2	2	4!	2	2	1
<i>Sphenozamites permica</i> Bur. (E)	2	1	aff
<i>Tomia orientalis</i> Bur. (E)	2!	1

СЕМЕНА

<i>Samaropsis danilovii</i> Such.	2	3!	3	2	3	2
<i>S. prokopievskiensis</i> Such.	2	2
<i>S. dixonovensis</i> Schved.	2	2
<i>S. pseudoelegans</i> Such.	2	2
<i>S. frigida</i> Neub. (P)	..	2	3
<i>S. pusilla</i> Neub. (P)	3!	1	2
<i>S. khalfinii</i> Such.	..	1	4!	..	2	3!	4!
<i>S. triquetra</i> Zal. (P)	1	aff	aff	..
<i>S. triquetraeformis</i> Such.	2
<i>S. subelegans</i> Neub. (P)	2	2
<i>S. stricta</i> Neub. (P)	1
<i>S. pseudotriquetra</i> Neub. (P)	2	2	aff	aff
<i>S. grjasevii</i> Such.	2
<i>Angarocarpus oviformis</i> Radcz.	2
<i>Cordaicarpus burundukensis</i> (Neub.) Such. (P)	2	aff	3!
<i>C. foliformis</i> Verb.	4!
<i>C. iljinskiensis</i> Radcz.	2	2
<i>C. petrikensis</i> Such.	3
<i>Cornucarpus kojimensis</i> Neub. (P)	1	..	1	1
<i>Bardocarpus discretus</i> (Neub.) Neub.
<i>Tungussocarpus subtychtensis</i> Such.	3!
<i>T. superus</i> (Neub.) Such. (P)	1
<i>T. tychtensis</i> (Zal.) Such.	3!	1

Т а б л и ц а 4 (окончание)

Ископаемые таксоны	Свиты, подсвиты горизонты и пачки→	Южное Приморье						Юго-Восточное Приморье				Центральное и Северное Приморье							
		P ₁			P ₂			P ₁		P ₂		P ₁		P ₂					
		Дунайская	Нижнеабрек- ская		Верхнеабресская (Верхнепоспеловская)	Владивостокская	Чандалазская	Людянзинская	Нижнерешет- никовская		Верхнерешетниковская	Владивостокская	Барабашская	Дунайская	Тела порфиритов	Нижнепоспеловская	Верхнепоспеловская	Владивостокская	Югоджинская
			Пачка 1	Пачка 2					Пачка 1	Пачка 2									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		

Семена

<i>T. elongatus</i> (Such.) Such.	2
<i>Skokia elongata</i> (Taras.) Such.	2	аГ	2	2
<i>Condomajella tankaensis</i> Such.	2
<i>C. rotunda</i> Such.	1	3!
<i>C. baranovii</i> Such.	2
<i>Sylvella elongata</i> Such.	1	2!	2	1
<i>S. sp. nov.</i> (E)	2	2	2!

Условные обозначения те же, что и на табл. 3: (E) — эндемики Дальневосточной провинции; (P) — элементы, характерные для Печорской провинции; (C) — катазиатские элементы.

Таблица 5. Корреляция нижнего карбона Кузнецкого и Минусинского бассейнов (по Грайзеру, 1967)

Ярусы	Кузнецкий бассейн (горизонты)	Минусинский бассейн (свиты)
Серпуховский	Острогский	Конгломератовая
Визейский	Верхотомский	Подсиньская
	Подъяковский	Байновская
Турнейский	Фоминский	Ямкинская
	Тайдонский	Соломенская
	Абышевский	Кривинская
Девонский	—	Самохвальская
		Камыштинская
		Алтайская
		Быстринская
		Тубинская

отношению, этой линии, Красилов и Бурого ошибочно интерпретировали как лигулоподобный вырост над воронкой. У *G. scutellata*, так же как у *G. cristata* и *Krylovia*, семяножки постепенно укорачиваются к основанию побега. Самые базипетальные семяножки очень короткие. У *G. cristata* некоторые из них несут недоразвитые семена. Округлые тельца, наблюдавшиеся Красиловым и Бурого (табл. I, фиг. 3) в центре фруктификации, по-видимому, представляют собой такие недоразвитые семена. Их размеры такие же, как у самых базальных семян *G. cristata*.

Как у *G. cristata*, так и у *G. scutellata* верхушки семяножек и их терминальные площадки расположены в очень правильных пересекающихся парастихах, указывая на то, что зонтикоподобный облик этих фруктификаций (в отличие от рода *Krylovia*) не является артефактом захоронения органа, имевшего первоначально головчатую форму, как полагают Красилов и Бурого (ситуация с родом *Vojnovskya* другая). Абаксиально загнутые верхушки ножек и у *Krylovia* и у *Gaussia* часто утолщены. Углистое вещество этих утолщенных верхушек интерпретировалось Красиловым и Бурого как метаморфизованная пыльцеулавливающая капля. Эта интерпретация, спровоцированная, очевидно, открытием Г.У. Ротвелла, обнаружившего фоссилезированную пыльцеулавливающую каплю у рода *Callosporangium* из угольных почек, кажется излишней.

Красилов и Бурого ошибочно сближают роды *Gaussia*, *Vojnovskya* и *Niazonaria*. Выросты у рода *Vojnovskya* в отличие от *Gaussia* никогда не демонстрируют семенных рубцов. В двух случаях очень характерные семена были найдены между выростами, которые, таким образом, оказываются межсеменными чешуями. Природа рода *Niazonaria* остается загадочной. На его заостренных выростах никогда не наблюдались семенные рубцы. Нельзя исключать, что *Niazonaria* является базальной обверткой, подстилавшей мужскую или женскую фруктификацию.

Нет необходимости говорить, что общие выводы, сделанные Красиловым и Бурого на основе неверных интерпретаций растительных остатков, полностью несостоятельны.

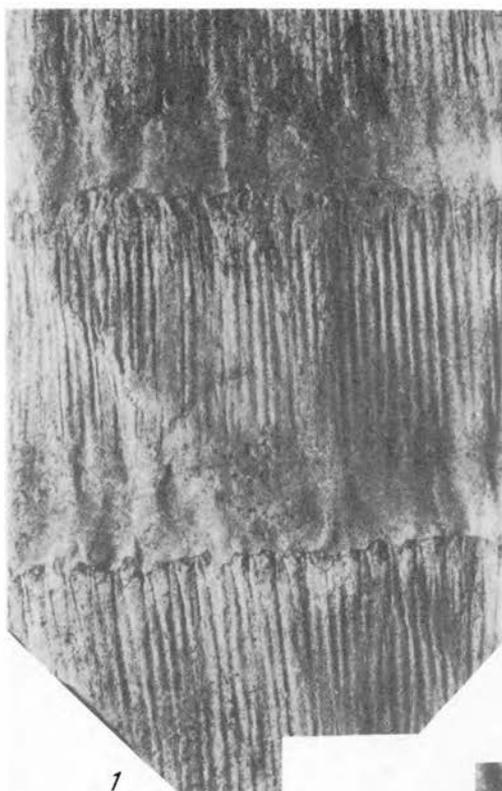
ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ
ОТ БЕННЕТТИТОВ ПУТЕМ ГАМОГЕТЕРОТОПИИ
(переноса признаков с одного пола на другой)

Не так давно Стеббинс (Stebbins, 1974, с. 198) констатировал: «Более века назад Чарлз Дарвин заявил, что происхождение покрытосеменных — это «отвратительная тайна». К сожалению, несмотря на многочисленные открытия новых ископаемых, обширные исследования современных семенных растений и тьму новых теорий, тайна все еще существует. Ее постоянство проистекает главным образом из-за обескураживающего факта: ископаемые остатки каких-либо растений, которые могли бы дать правдоподобные связующие звенья между покрытосеменными и любой иной группой сосудистых растений, все еще полностью отсутствуют. Поэтому мы должны целиком опираться на дедукции и умозаключения».

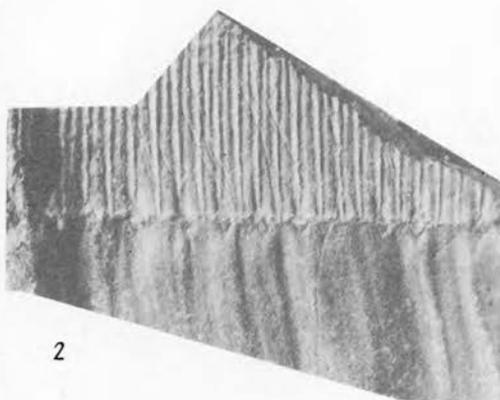
За прошедшие с тех пор годы ничего не изменилось, хотя о древнейших покрытосеменных конца раннего — начала позднего мела стало известно несравненно больше (см. подробнее: Вахрамеев, Красилов, 1979; Dilcher, 1979; Dilcher, Crane, 1984—1985; Crane, Dilcher, 1984—1985; Doyle, 1978; Friis, 1984—1985; Hickey, Doyle, 1977; Stewart, 1983; Taylor, 1981; и др.). Между этими наиболее древними покрытосеменными и одновременными или более древними голосеменными так и не найдено переходных форм. Поэтому, как и раньше, в качестве предковых попеременно фигурируют разные порядки голосеменных, а недостающие промежуточные формы мысленно конструируются. Наибольшее внимание в качестве возможных предков покрытосеменных сейчас привлекают кейтониевые (Stebbins, 1974) и глоссоптериды (Melville, 1983; Retallack, Dilcher, 1981a). Вообще же в потенциальных предках покрытосеменных уже перебрали практически все основные группы высших растений, а также красные водоросли (см. обзоры выдвигавшихся гипотез: Тихомиров, 1965; Hughes, 1976; Melville, 1983).

Между тем специальный анализ эволюционных тенденций у голосеменных показал (Мейен, 1982; Мейен, 1984a), что наиболее вероятно происхождение покрытосеменных от радиоспермических голосеменных (класс *Cycadopsida*). Кейтониевые, глоссоптериды (арбериевые) и некоторые другие порядки, ранее фигурировавшие в числе гипотетических предков покрытосеменных (лептострбовые или чекановские, пельтаспермовые, пентоксилеевые), принадлежат к платиспермическим голосеменным (класс *Ginkgoopsida*), и поэтому их предковая роль маловероятна.

К радиоспермическим голосеменным относятся палеозойские лагеностомовые и тригонокарповые, мезозойские беннеттитовые, известные с мезозоя цикадовые, современные гнетовые и вельвичиевые (вполне достоверно неизвестны в ископаемом материале). Ожидать происхождения покрытосеменных непосредственно от лагеностомовых и тригонокарповых трудно, так как те и другие никогда не встречались в мезозойских отложениях, а морфологическая дистанция между ними и древнейшими покрытосеменными слишком велика. О беннеттитах как о предках покрытосеменных писали много, особенно после известной работы Арбера и Паркина (Arber, Parkin, 1907), на которых произвели большое впечатление исследования меловых беннеттитов, выполненные Г.Р. Виландом, и особенно реконструкция обоеполого «цветка» *Cycadeoidea*. Поскольку только у беннеттитов и покрытосеменных мы видим обоеполые фруктификации, невозможно было удержаться от гипотезы об их родстве. Арбер и Паркин сконструировали гипотетическую переходную группу «гемиангиоспермов», сочетавшую признаки беннеттитов и магнолиевых. Однако принципиальные отличия в строении гинецея покрытосеменных и женских фруктификаций беннеттитовых заставили отказаться от этой гипотезы. В самом деле, непонятно,



1



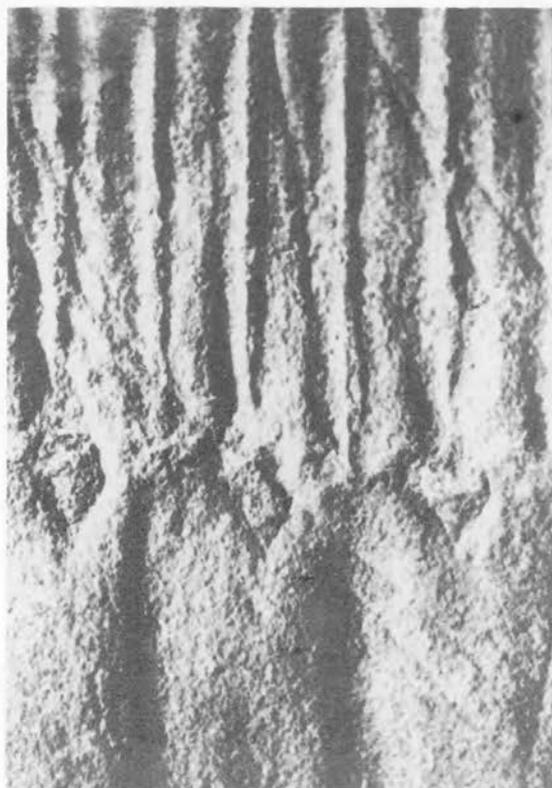
2



4



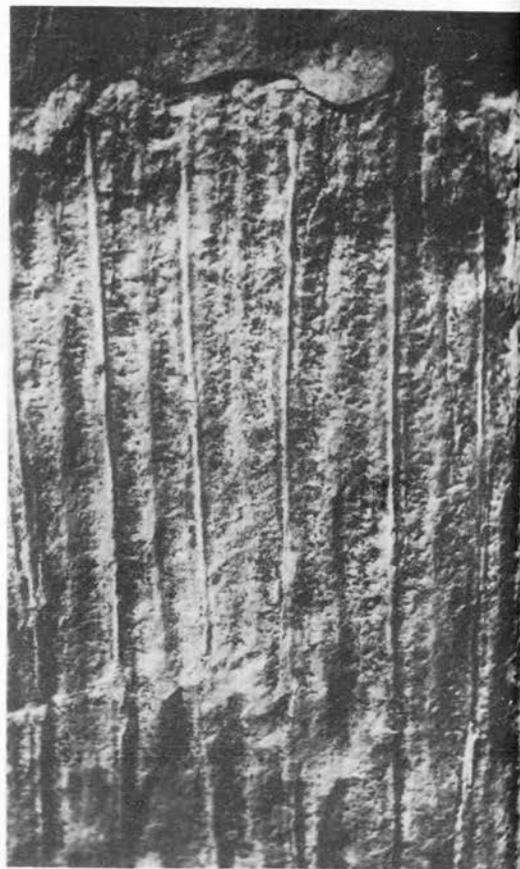
5



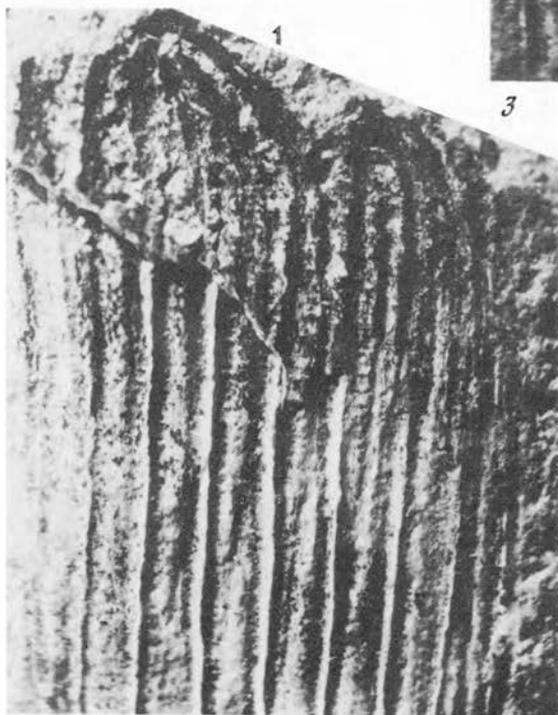
3



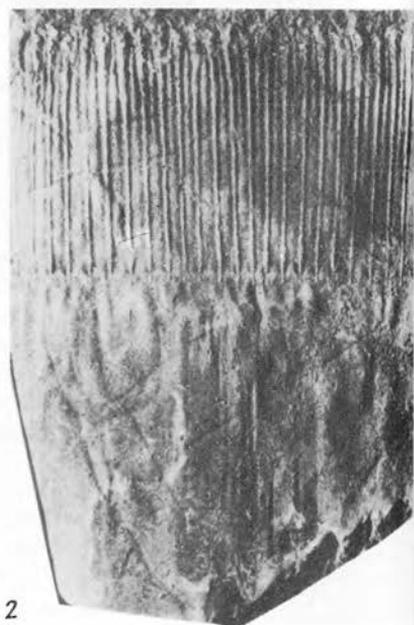
4



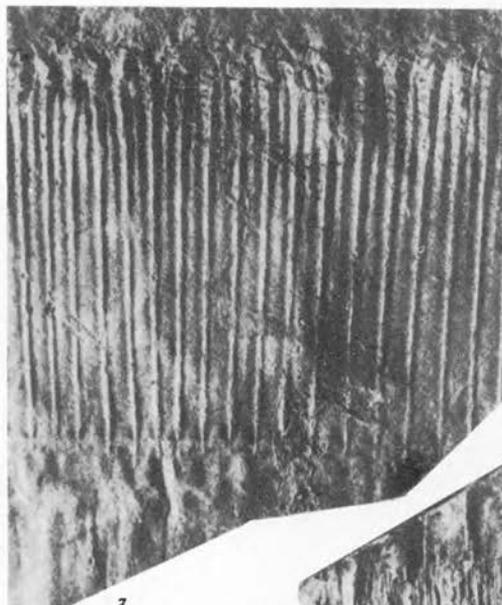
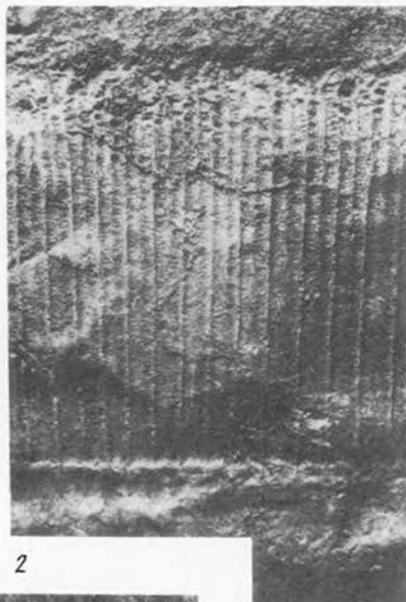
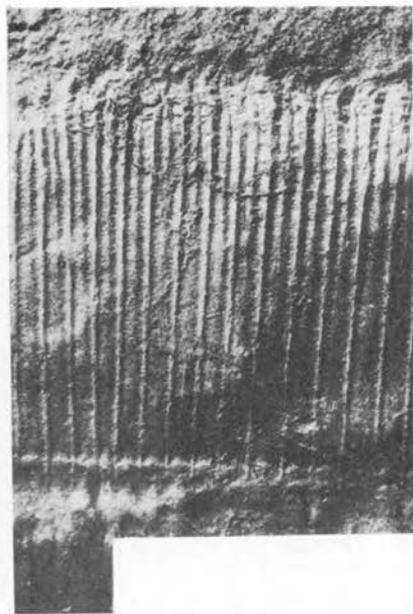
3



1



2

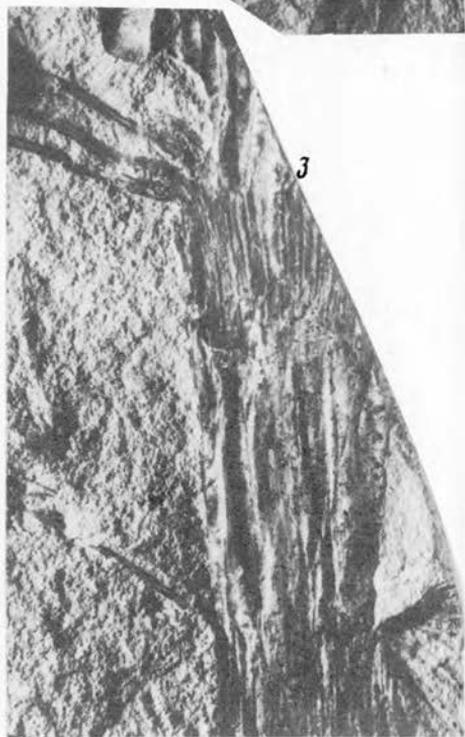
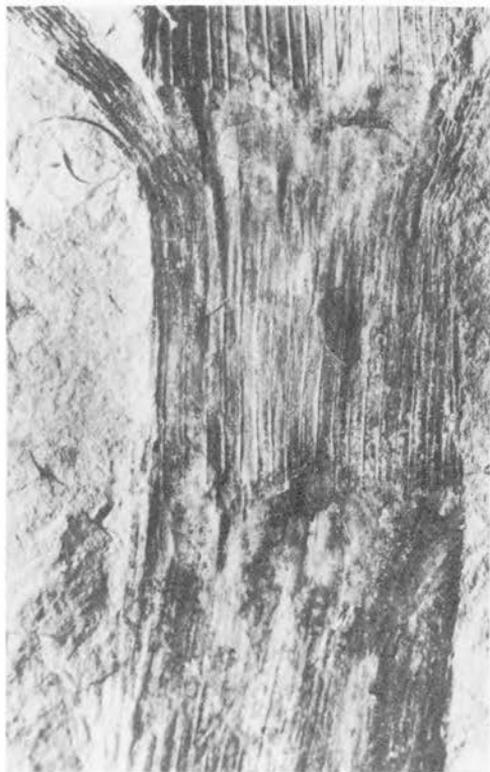




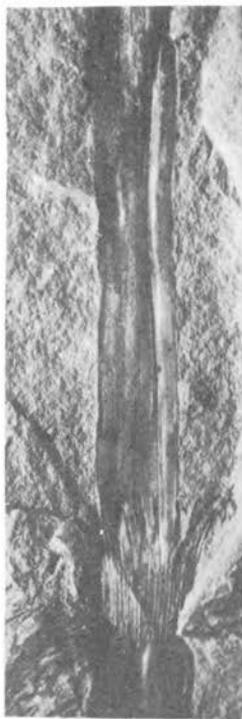
4



2



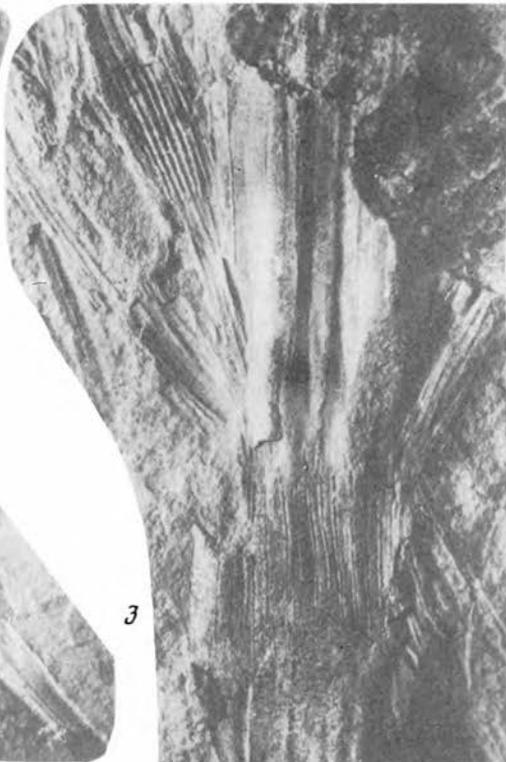
3



4



2



3



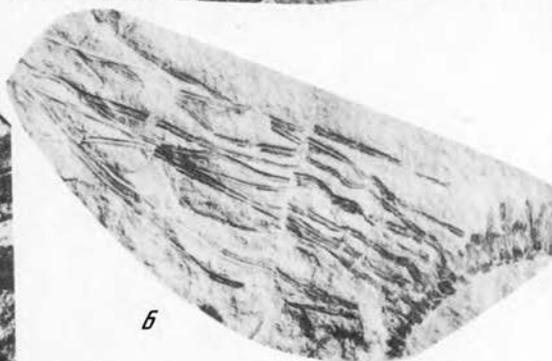
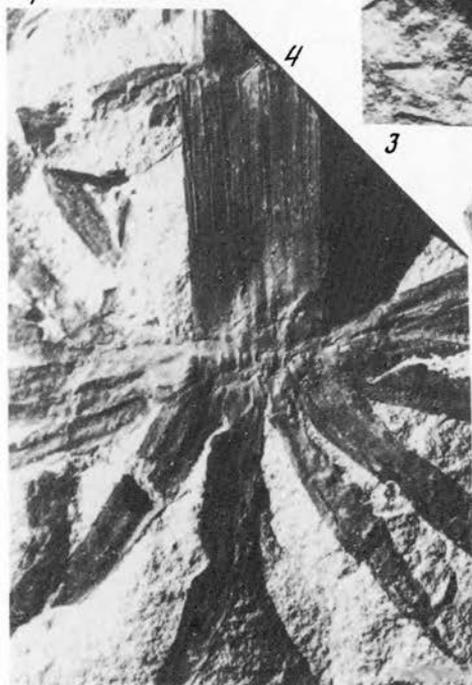
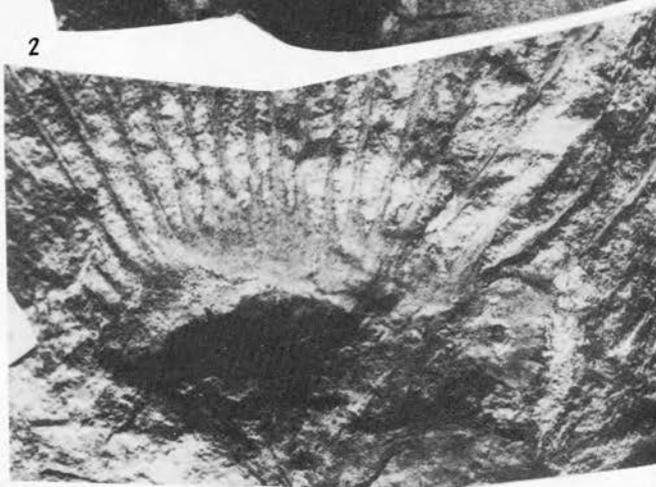
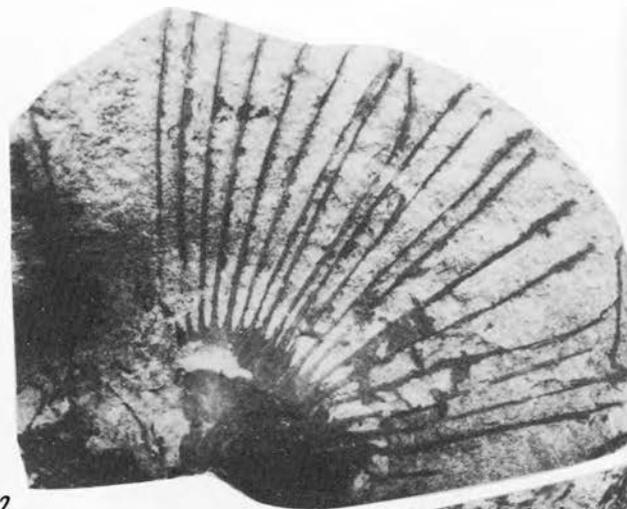
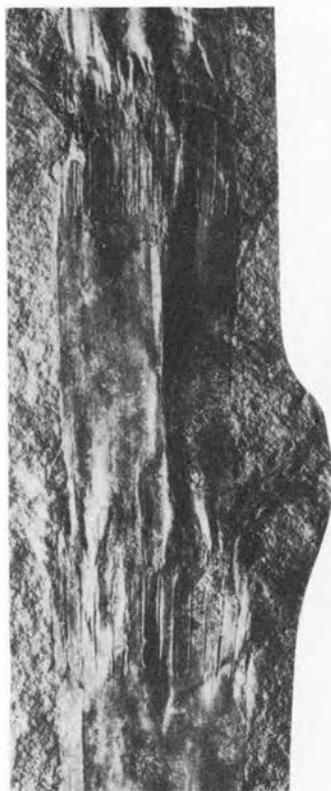
1



6



5





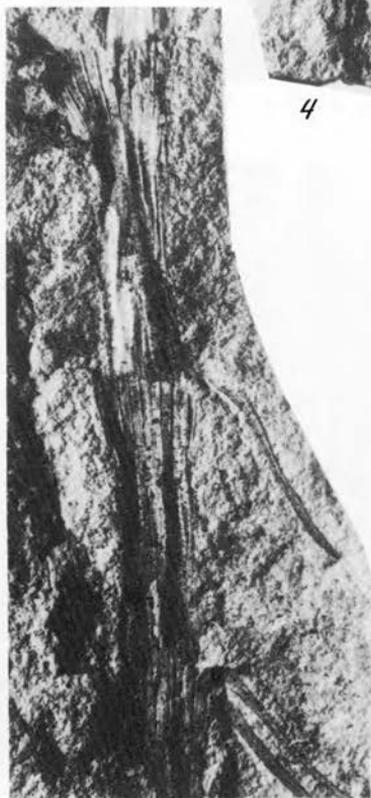
1



4



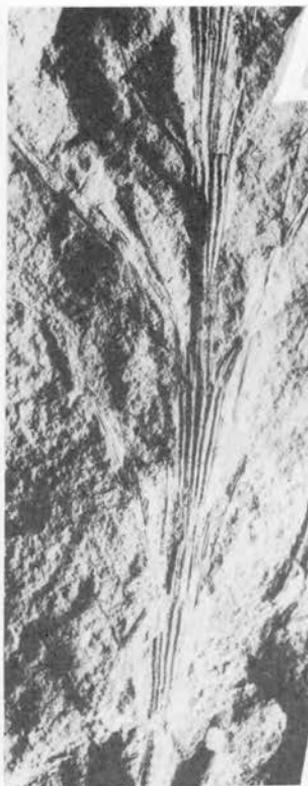
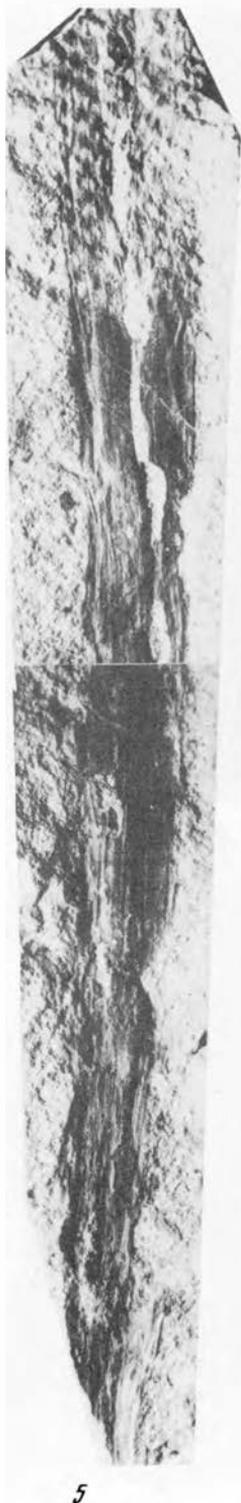
5



2



3



1



3

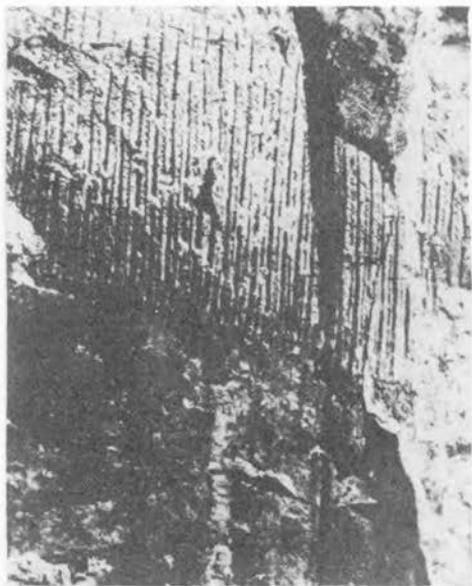


4



2

5



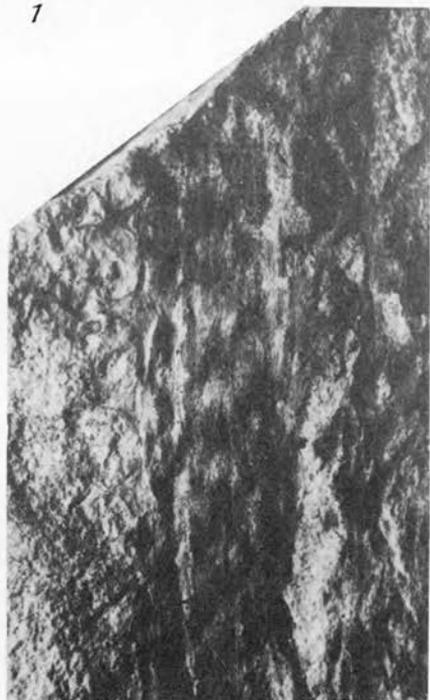
7



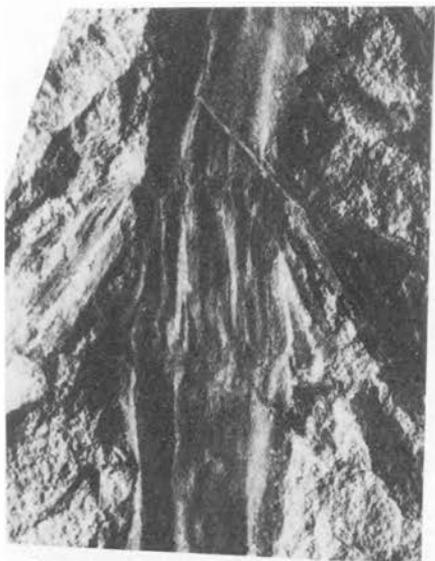
4



2



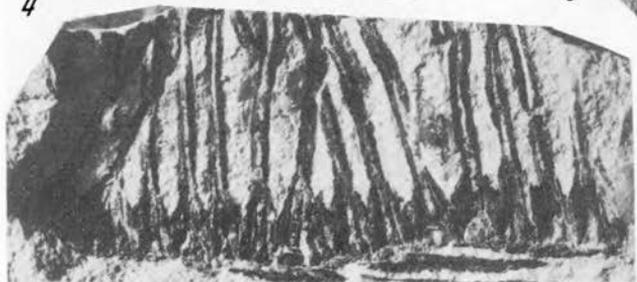
3



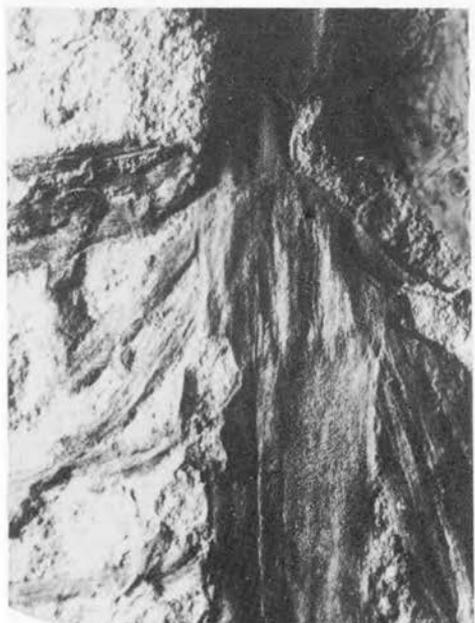
4



3



1

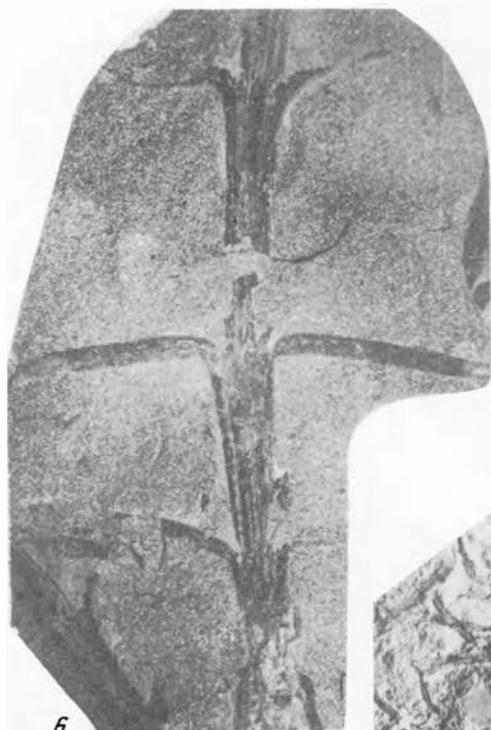


5



2

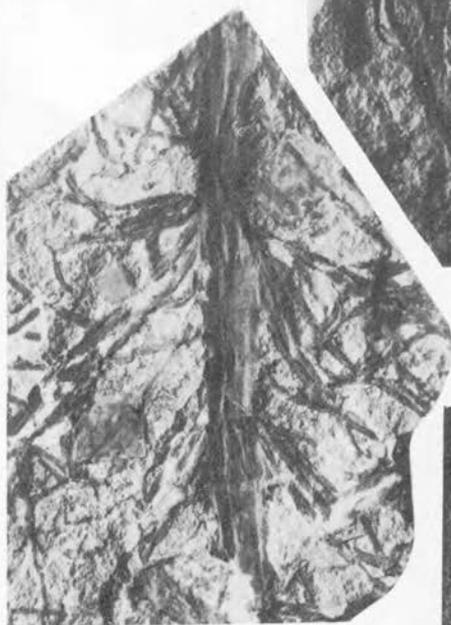




6



3



2



4



1



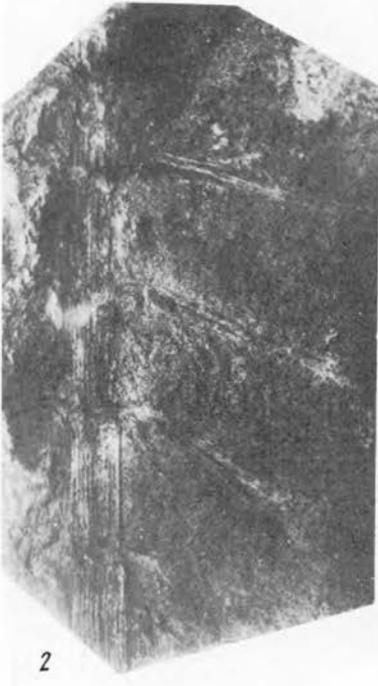
5



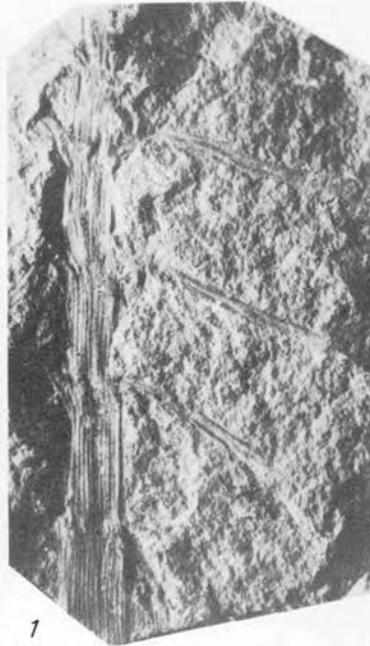
5



4



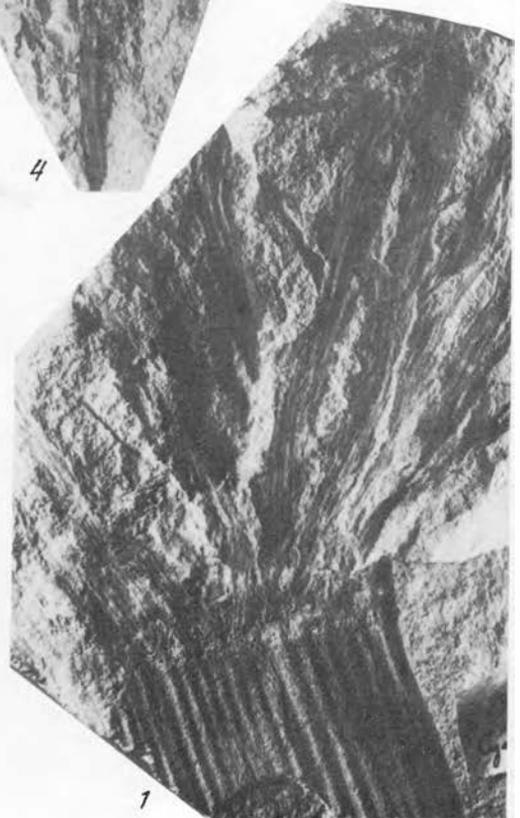
2



1



3





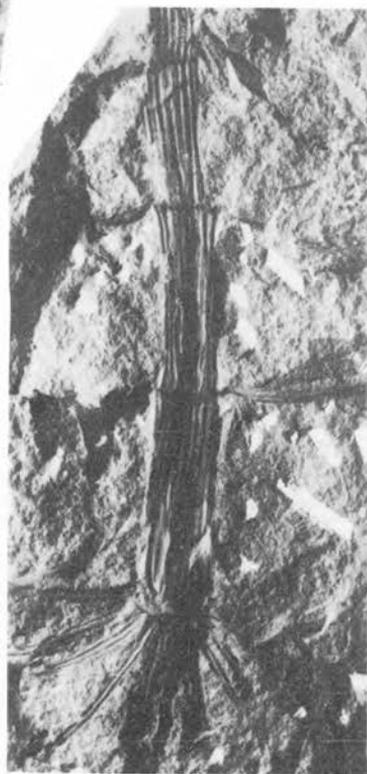
2



3



4





1



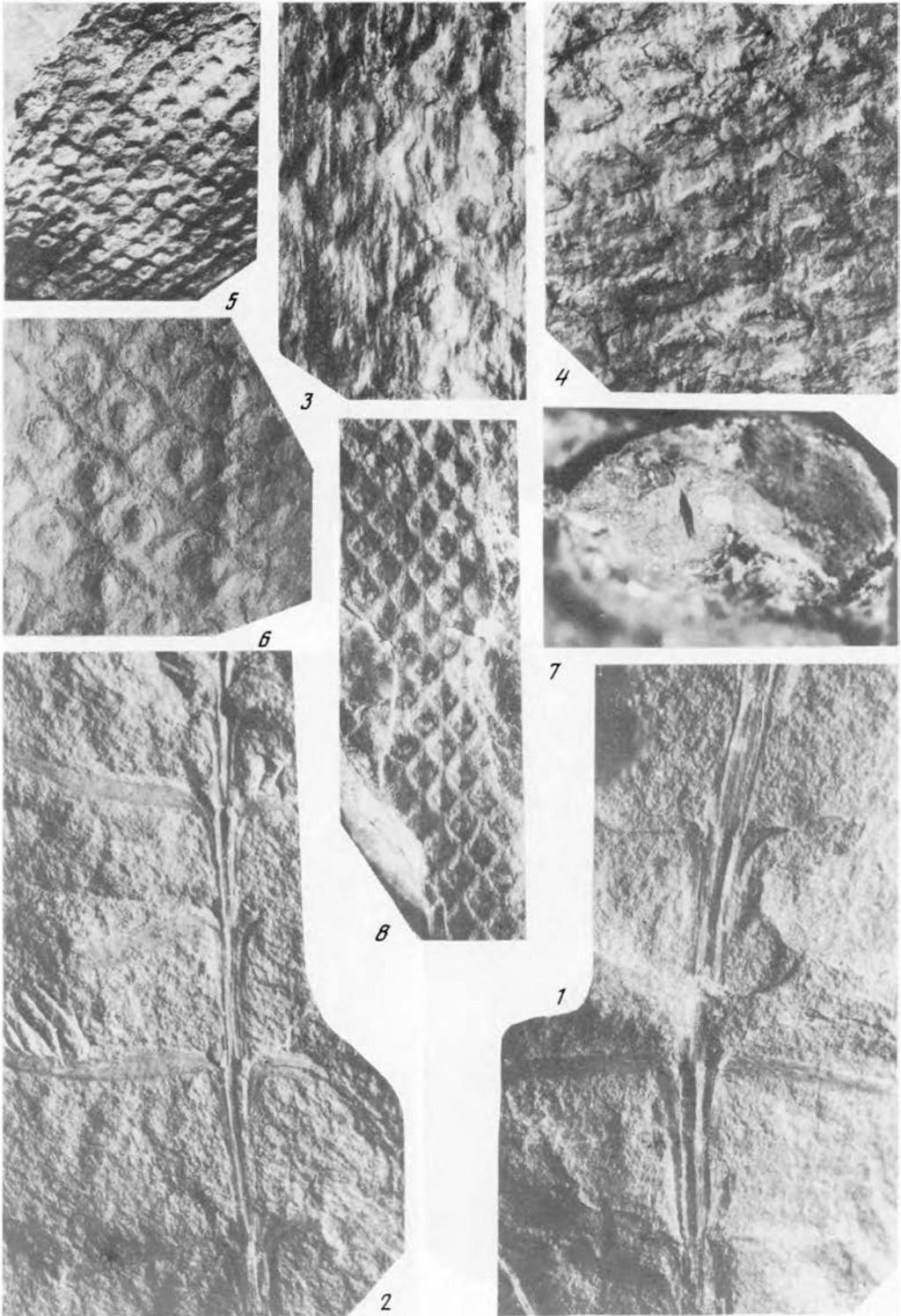
2

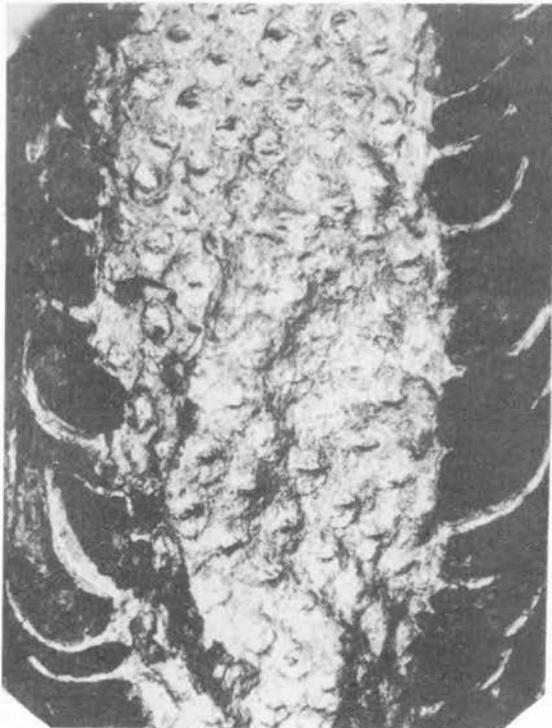


3



4

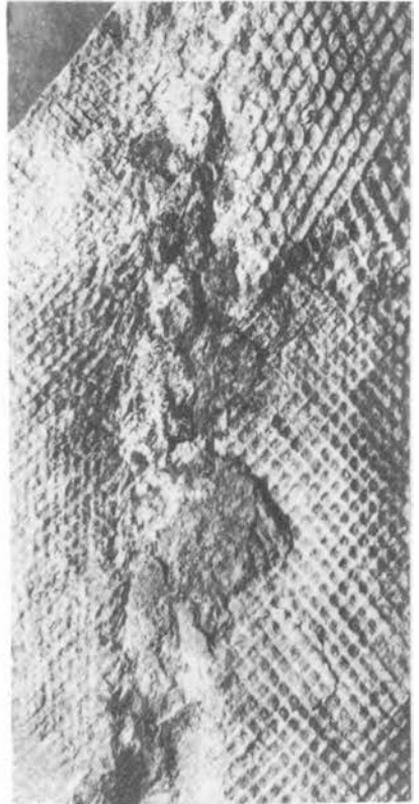


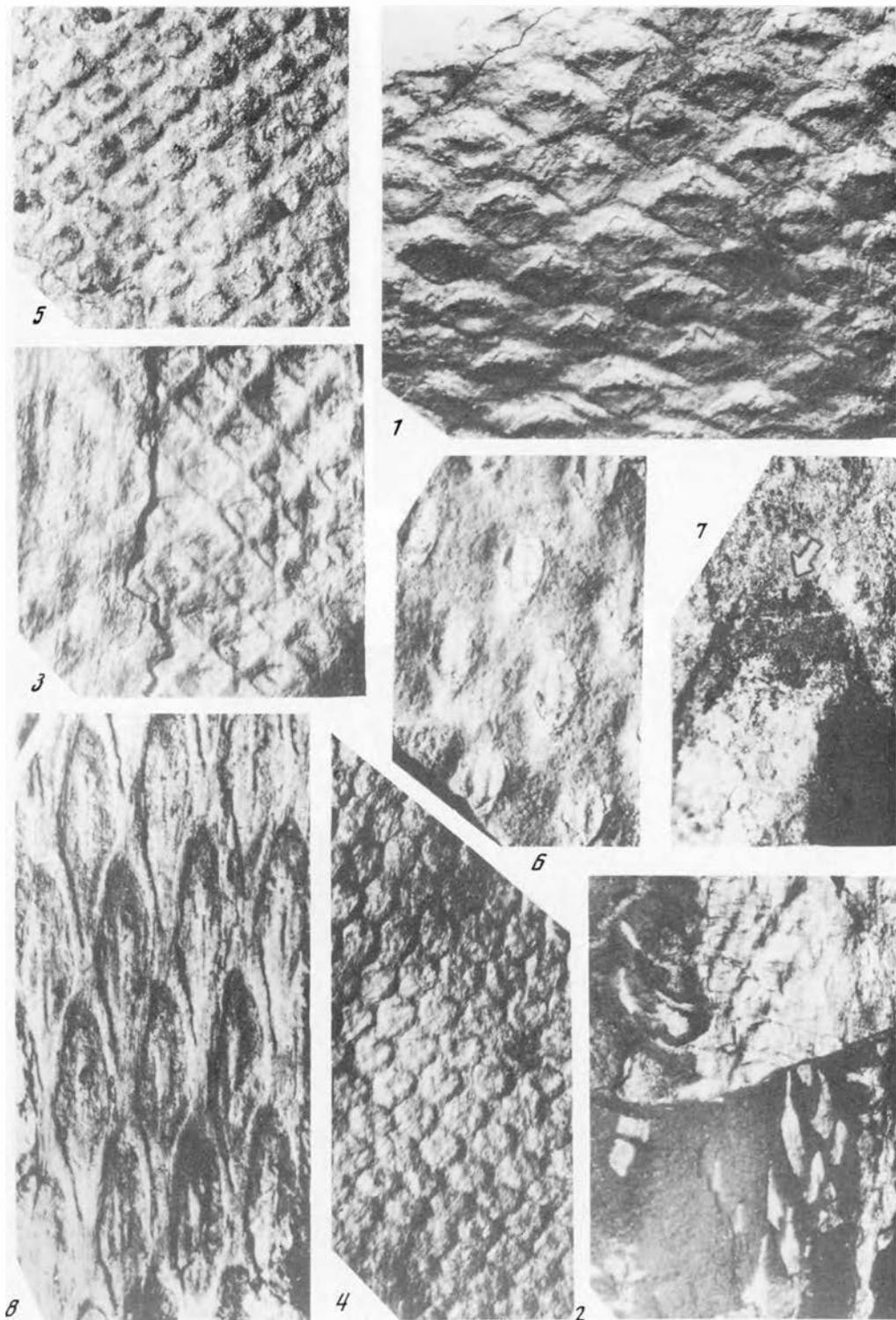


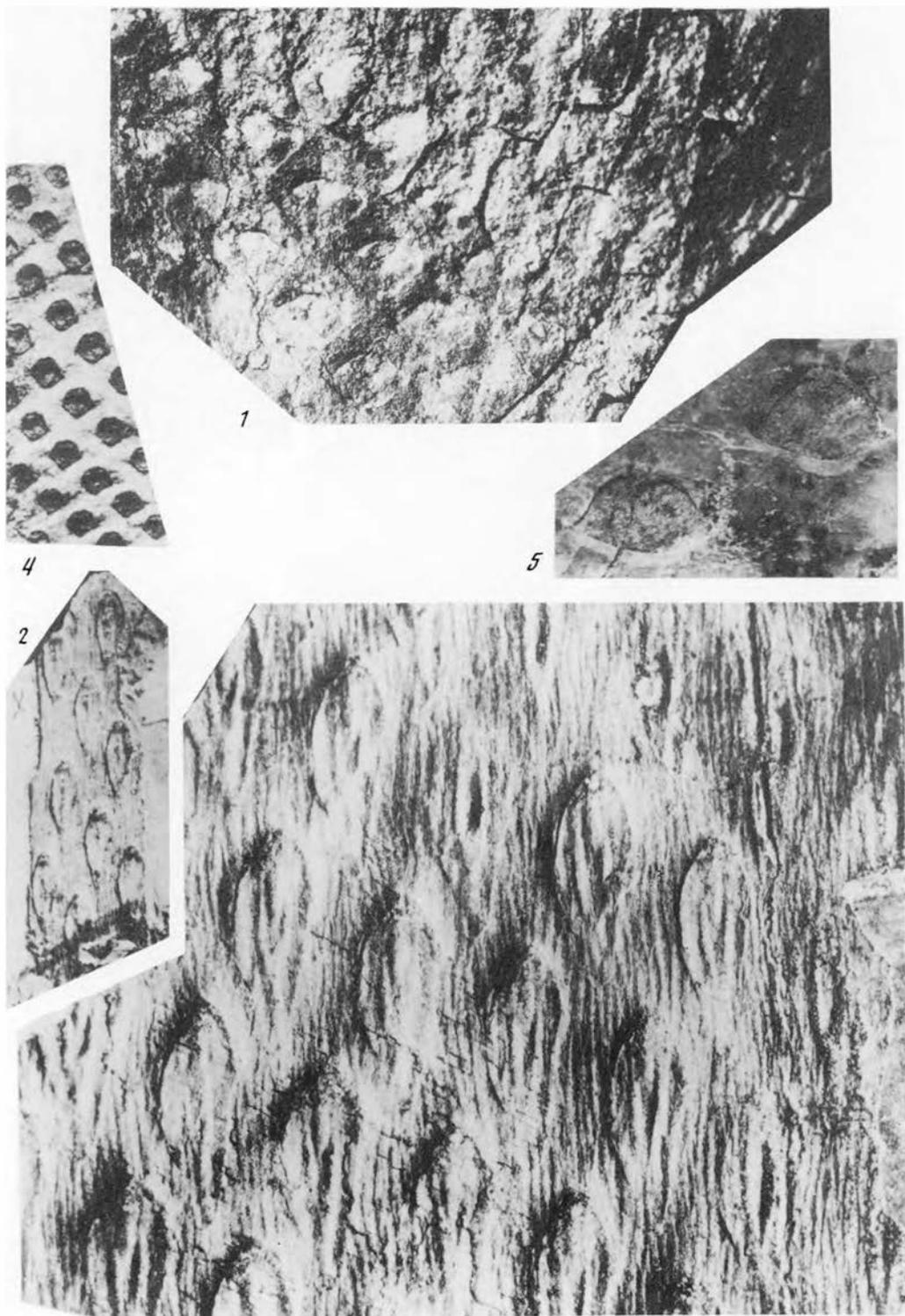
б

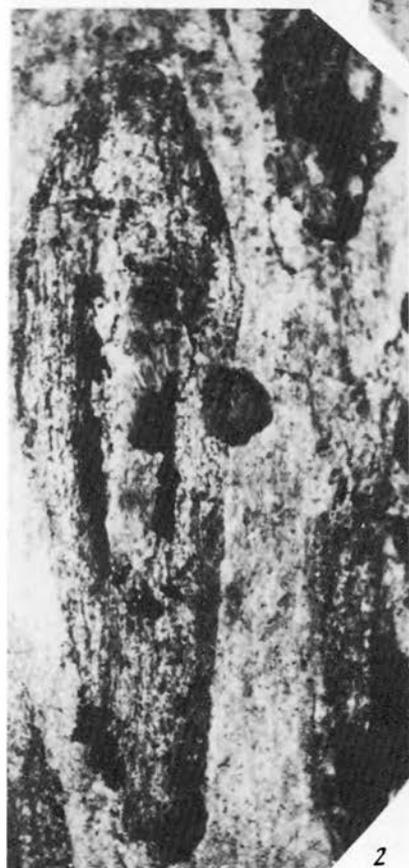
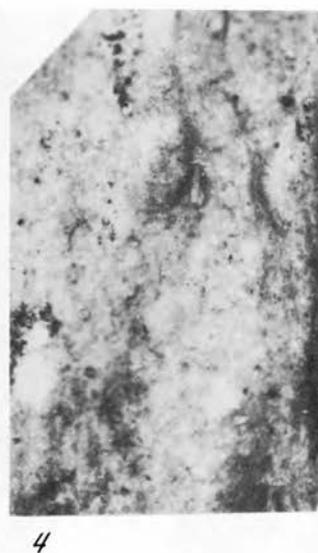
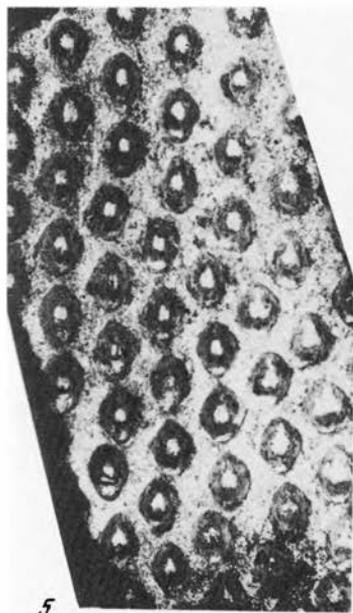
2











7



2

3

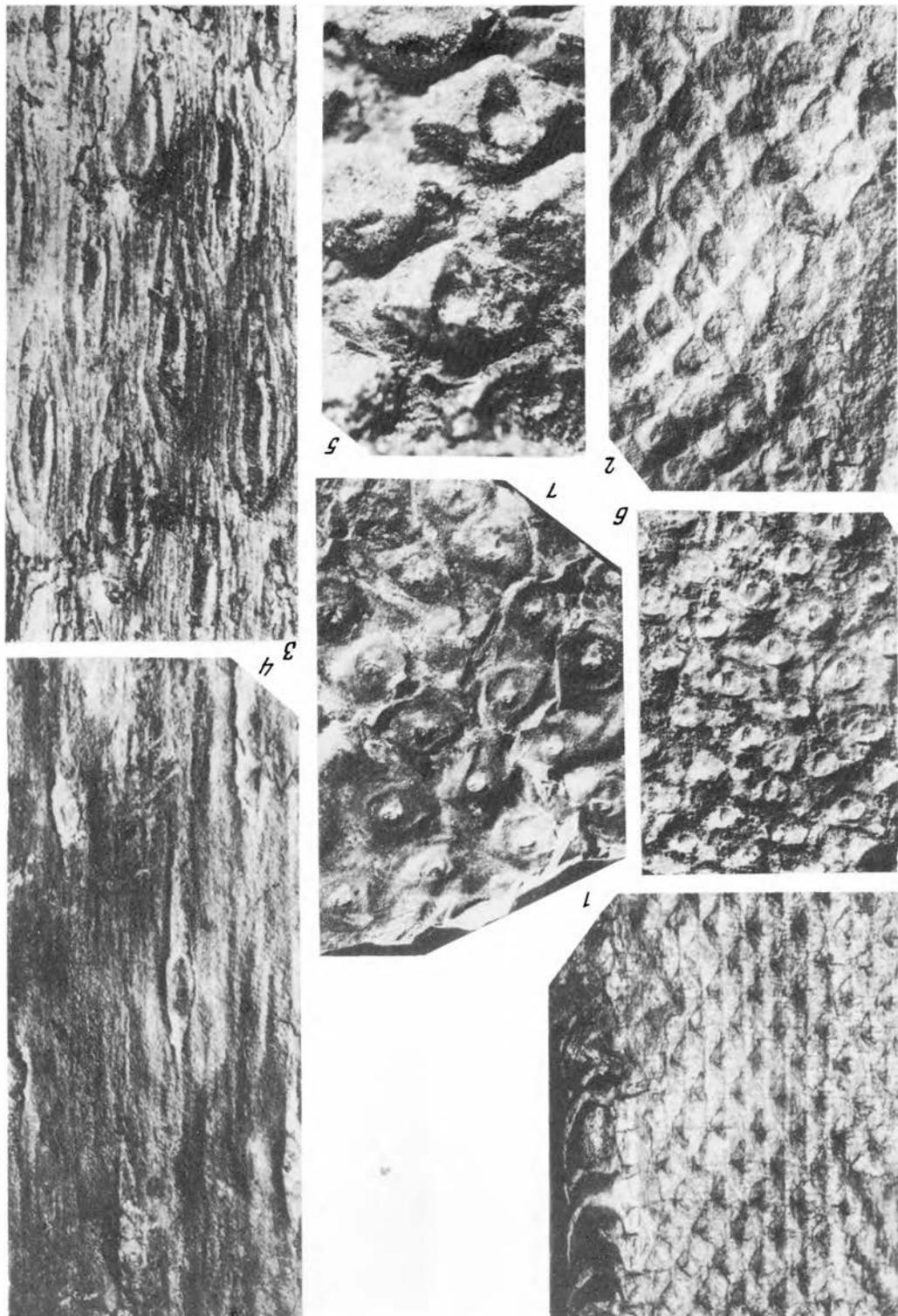
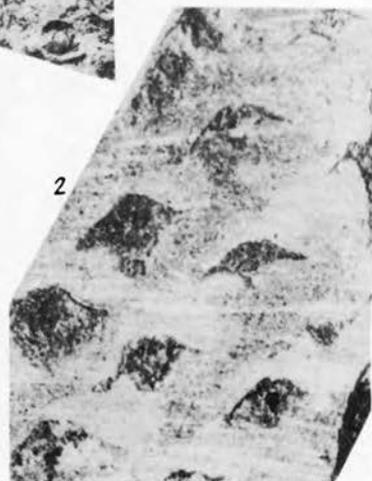
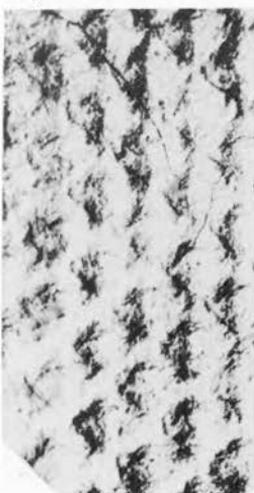
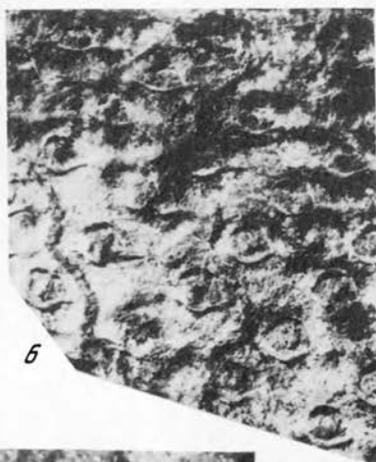
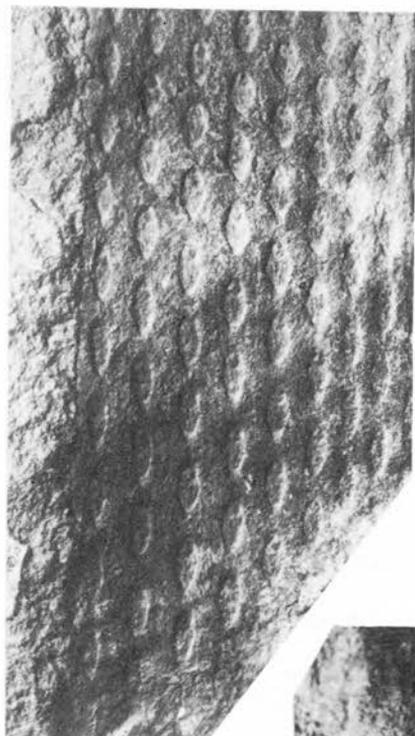
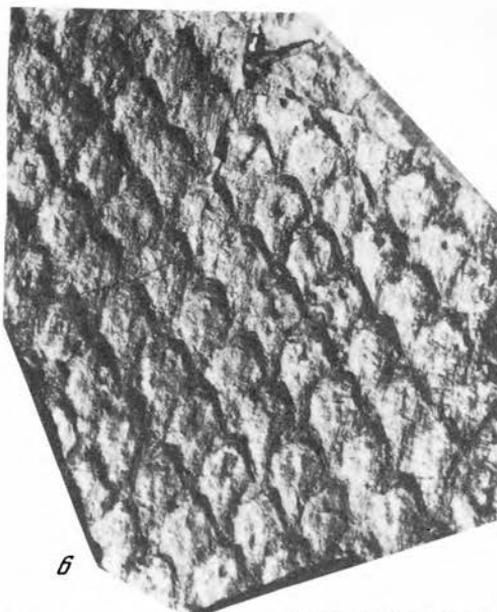


Таблица XXIII

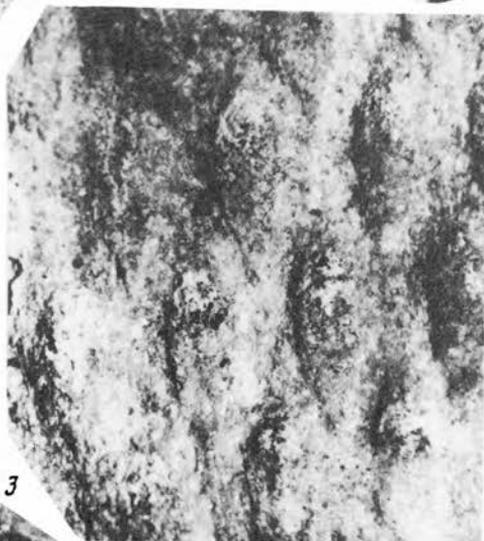




2



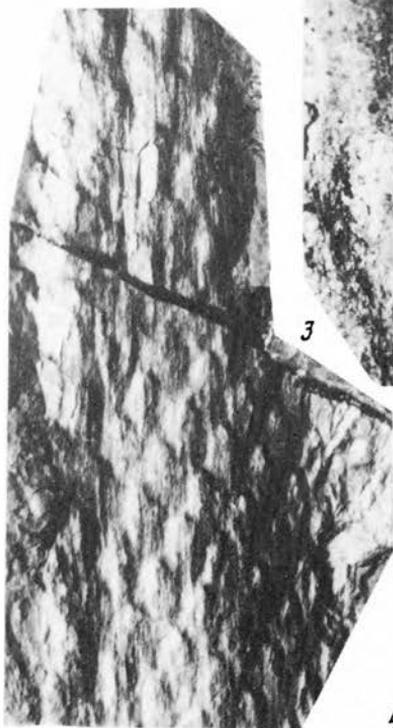
6



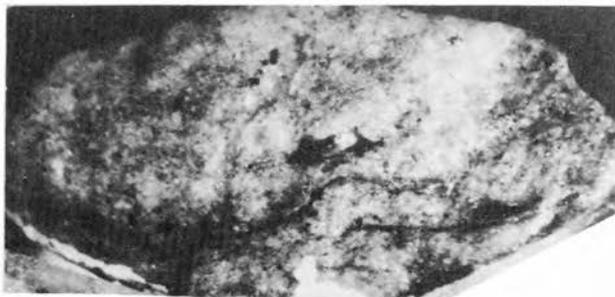
3



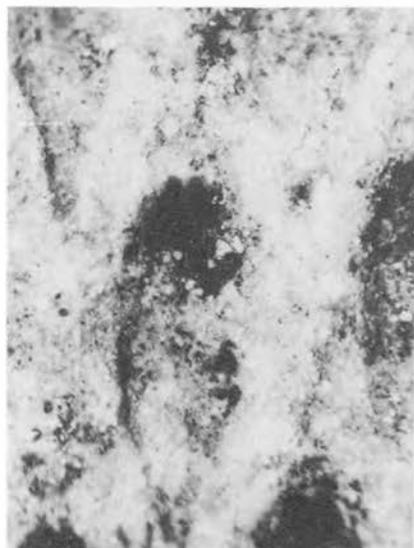
5



3



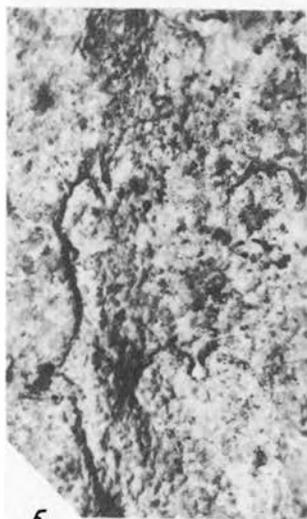
4



1



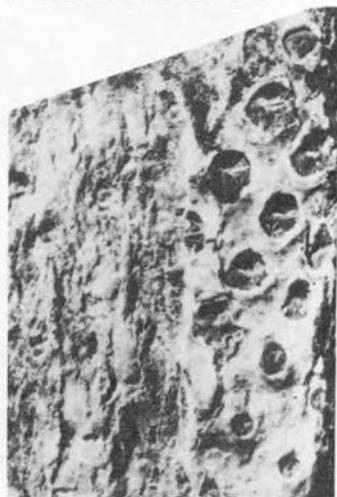
4



5



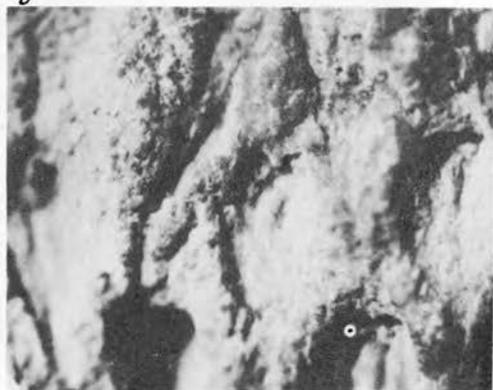
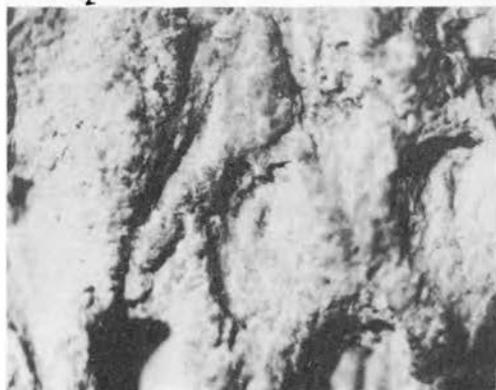
6

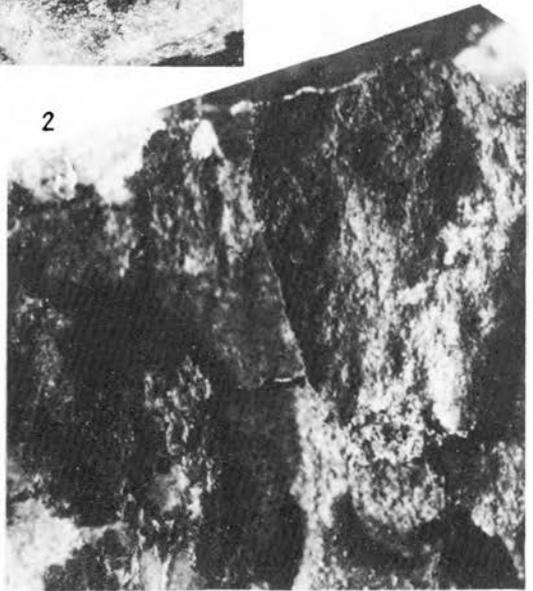


7

2

3







2
1



3



5



4





5



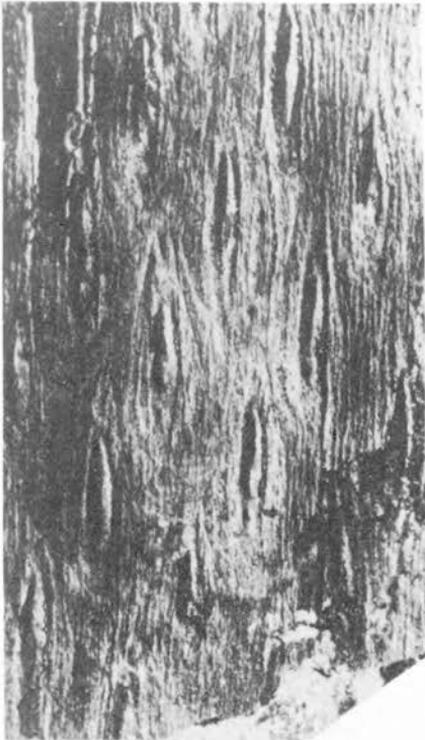
2



7

1

8

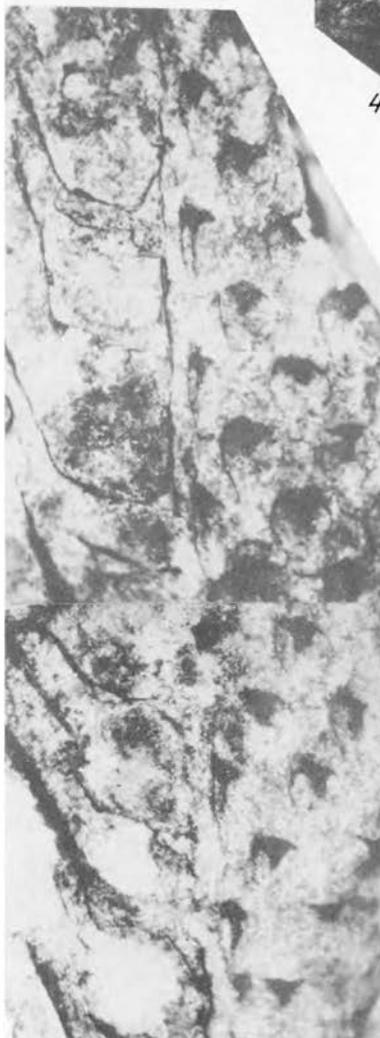




2



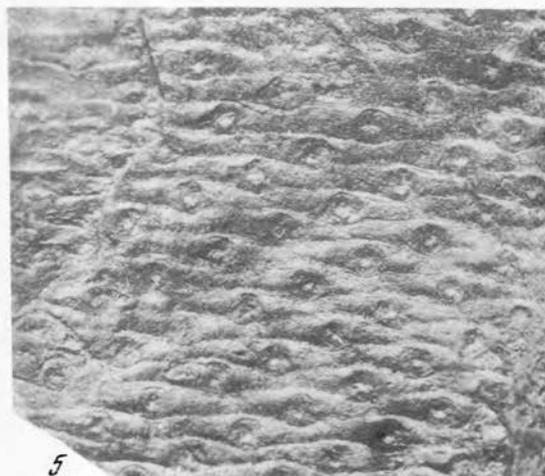
4



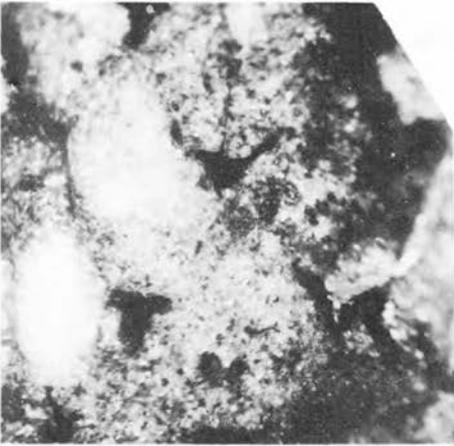
3



7



5



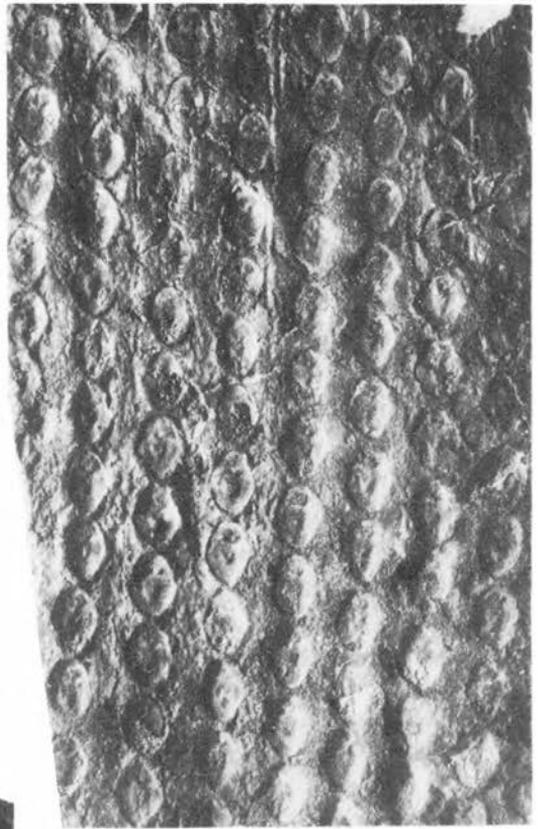
4



5



3



1



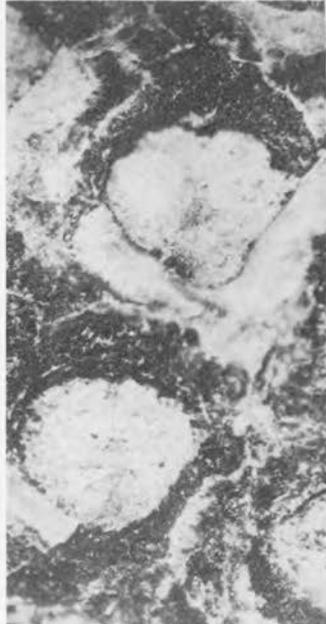
2



3

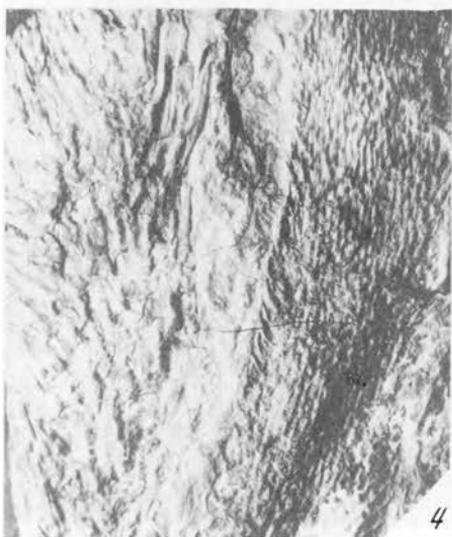
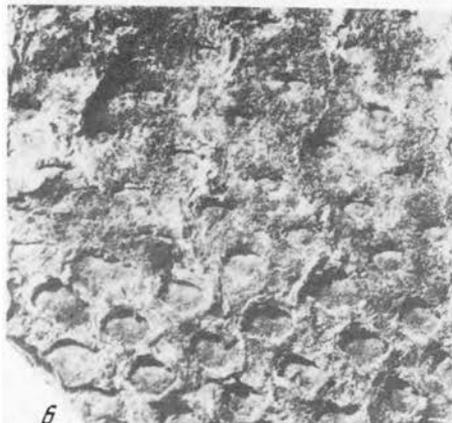


4



5







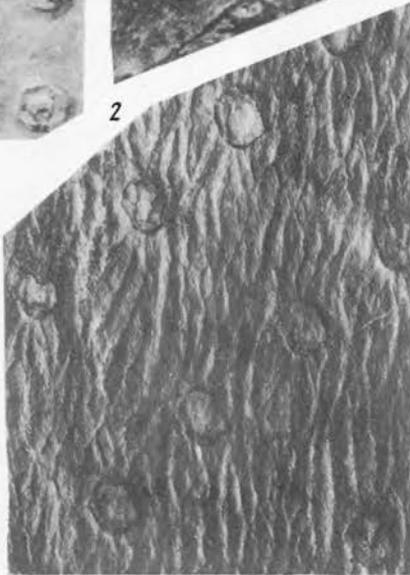
1



2



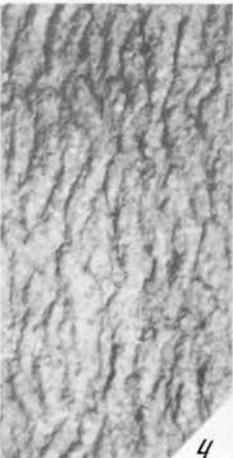
3



5



6



4



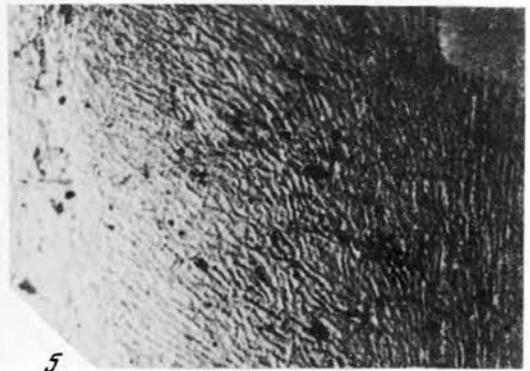
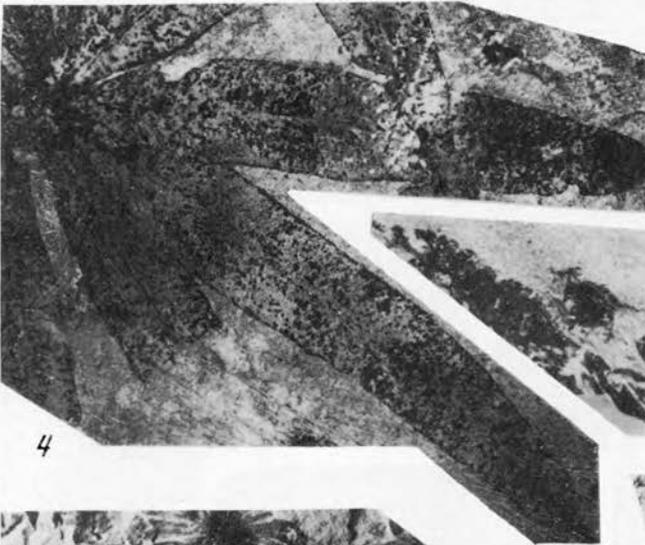
9

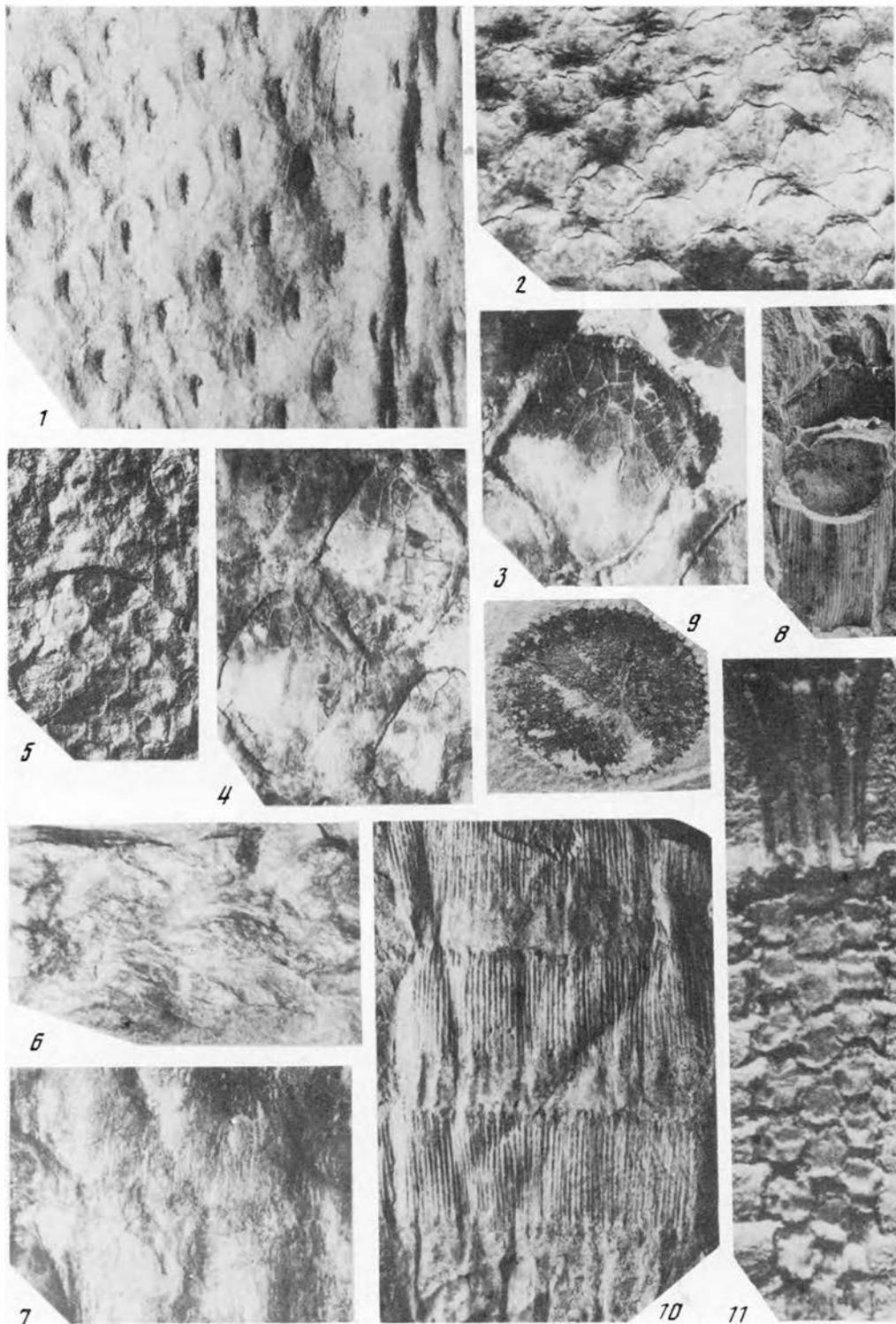


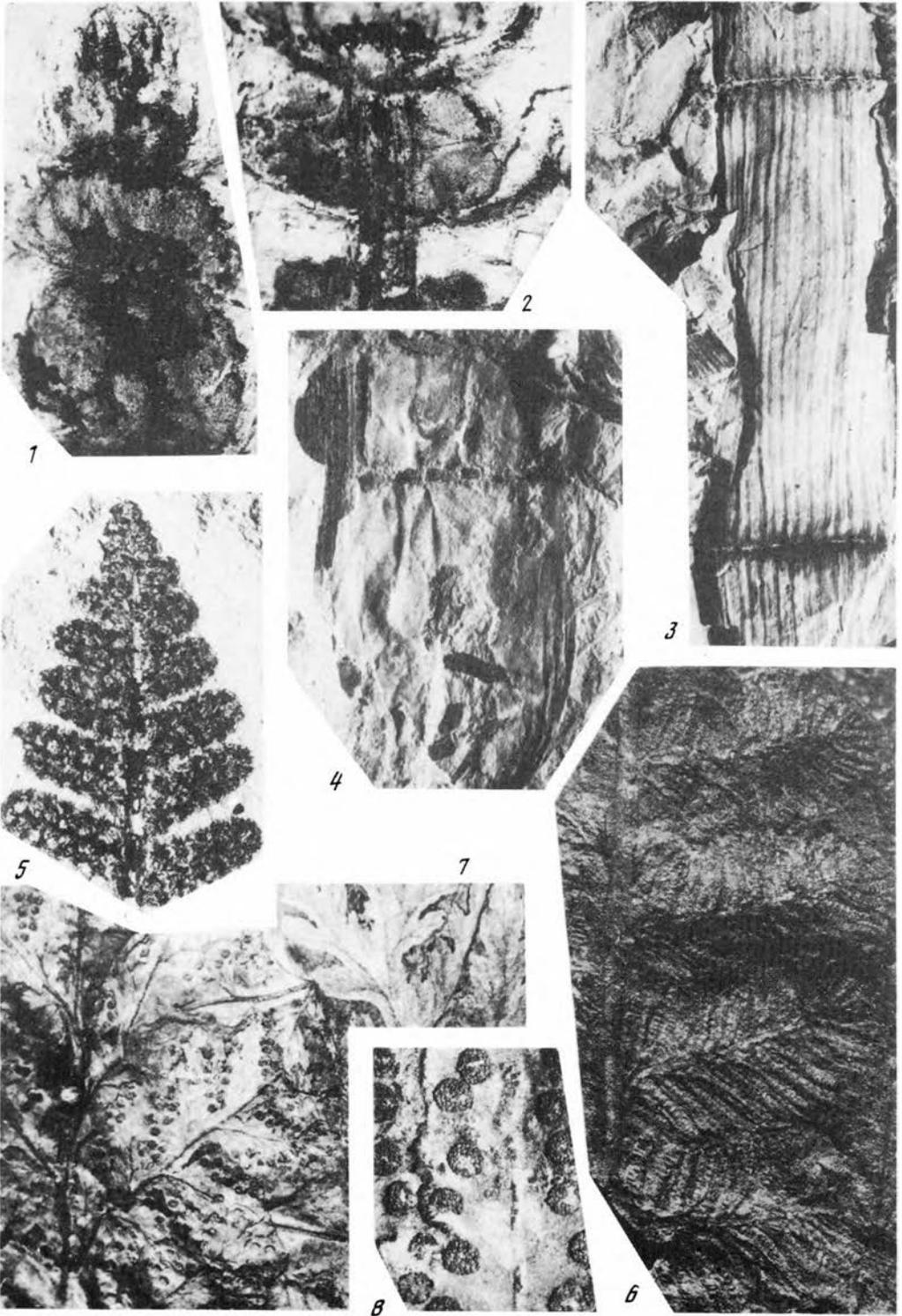
8

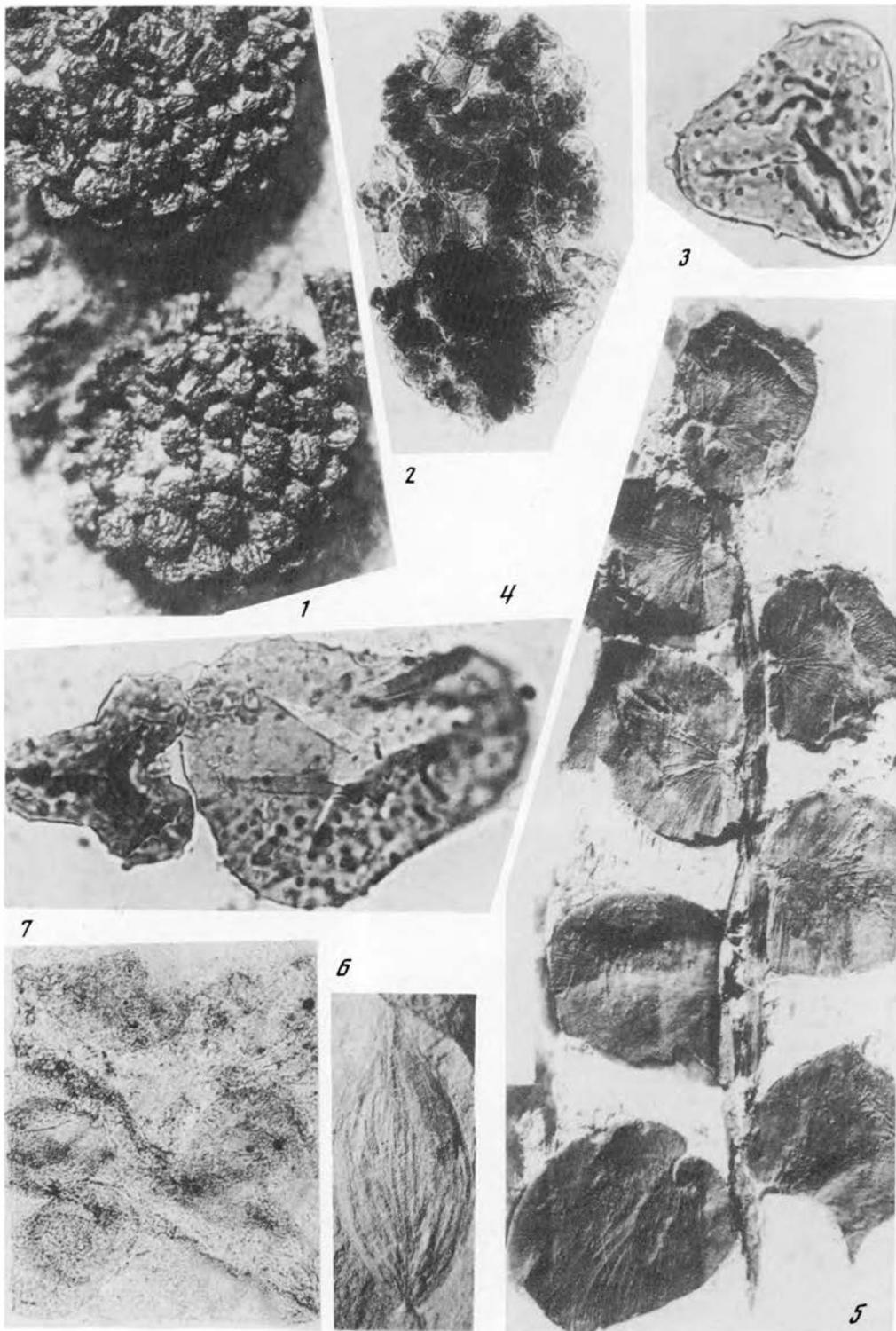


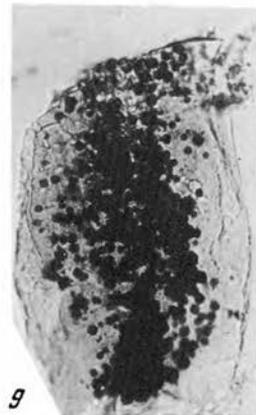
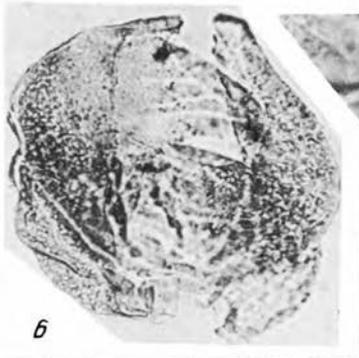
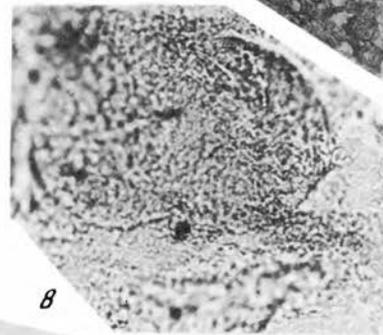
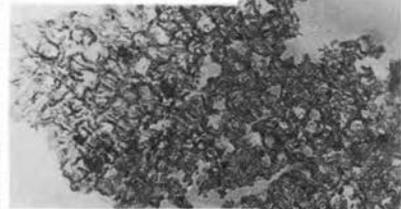
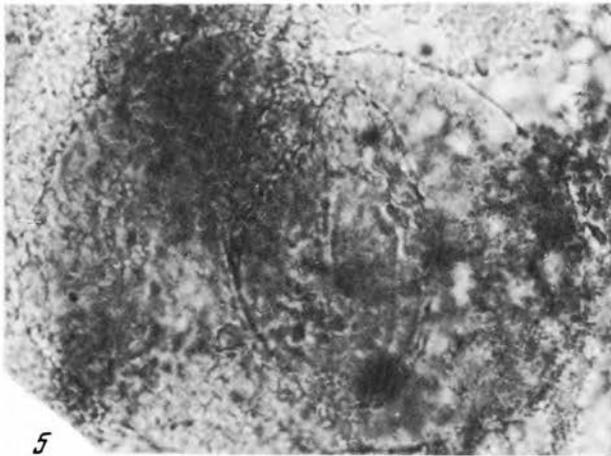
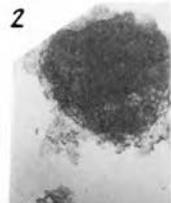
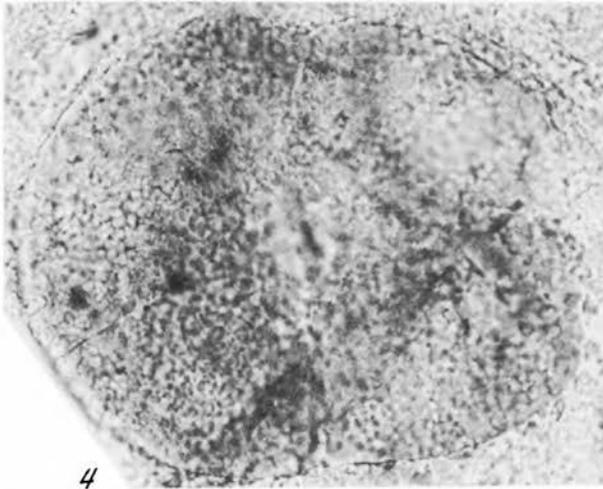
7

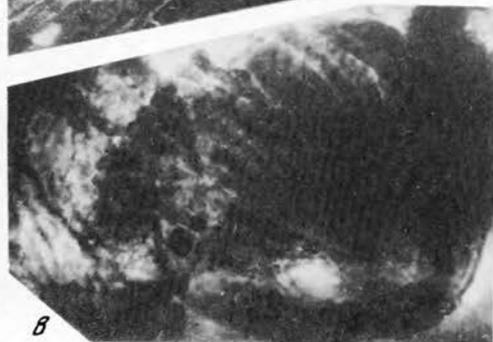
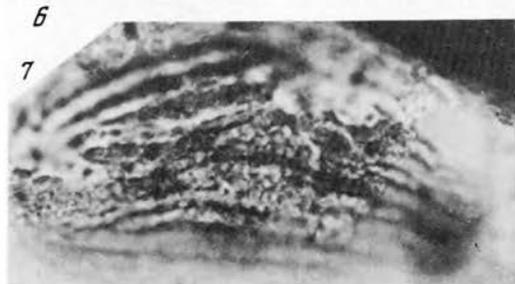
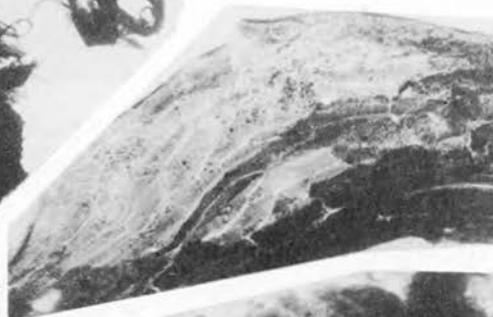
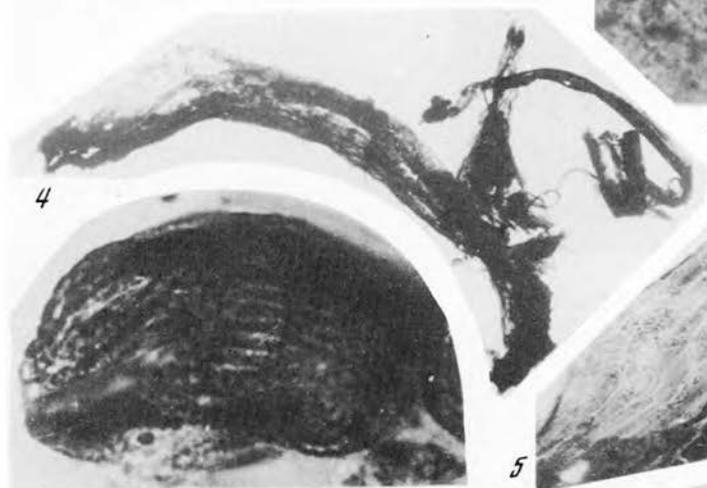
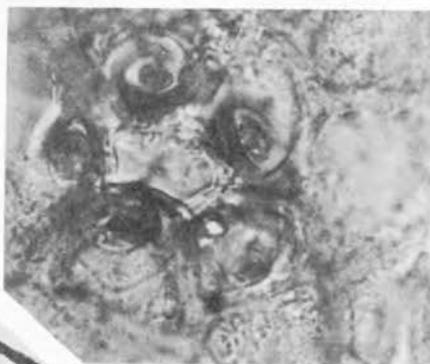
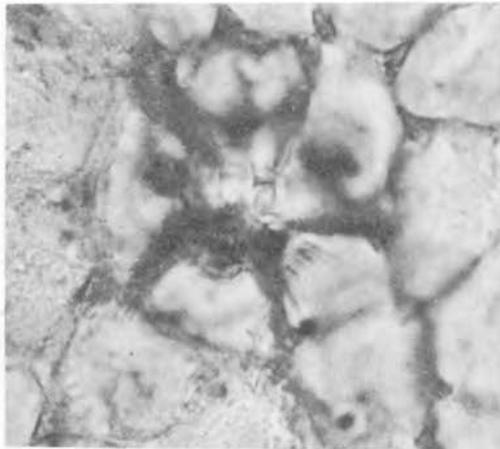
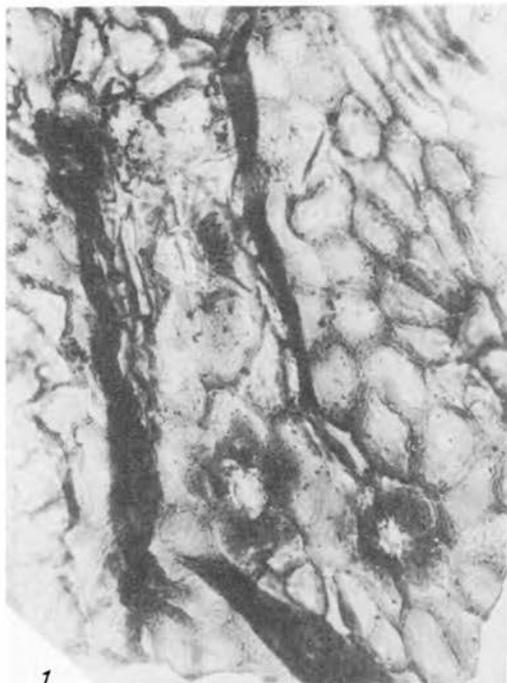


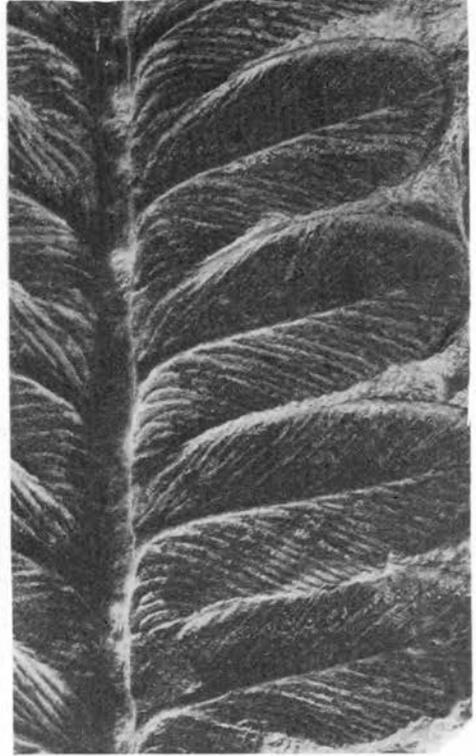
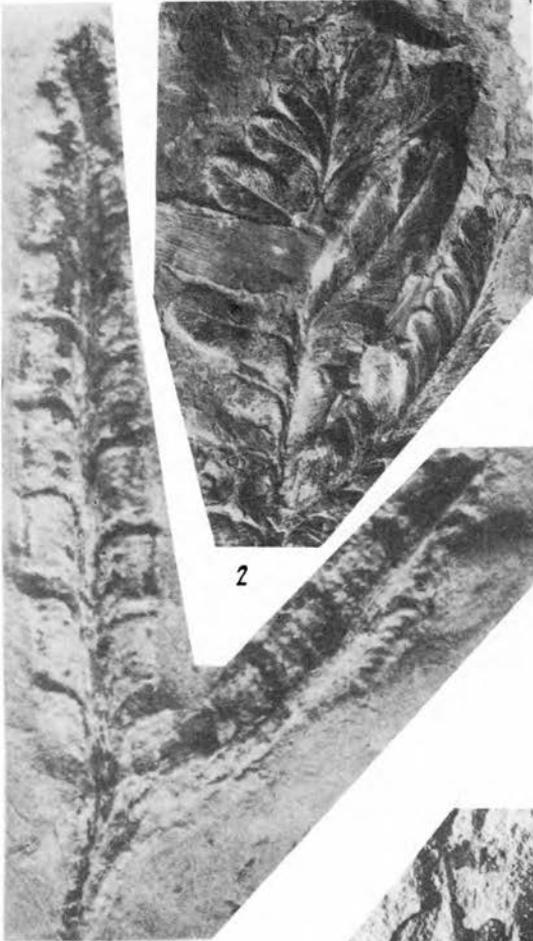


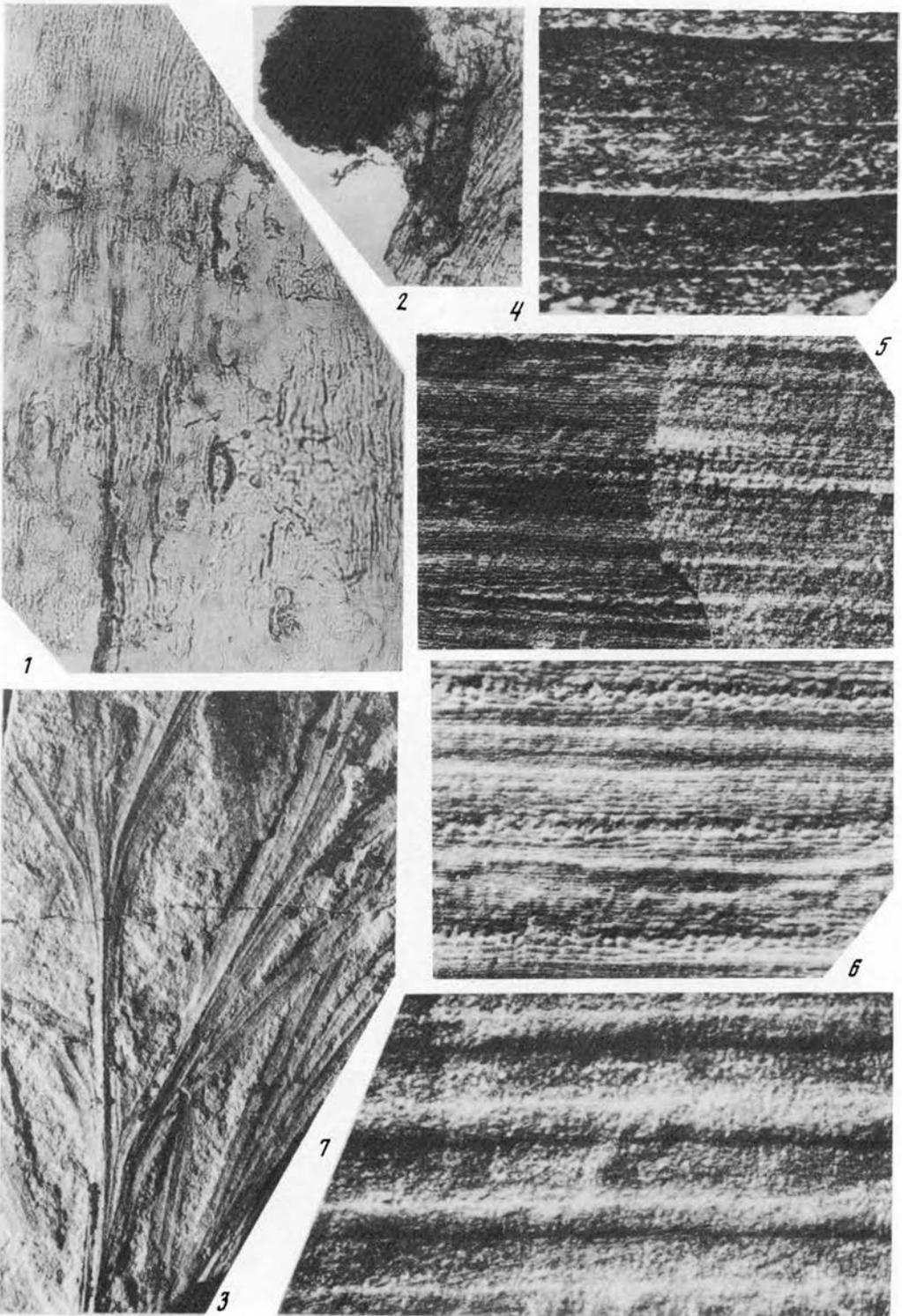


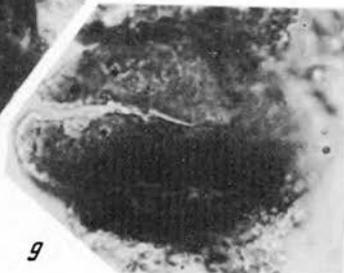
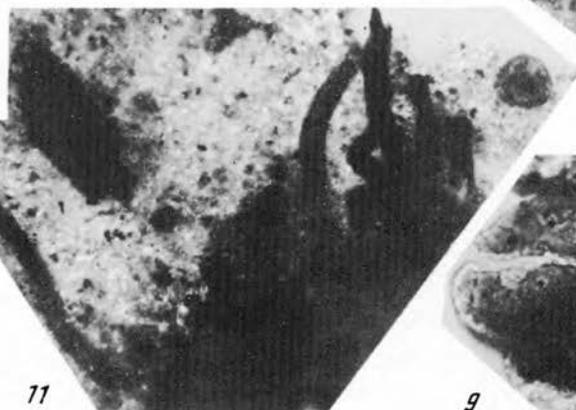
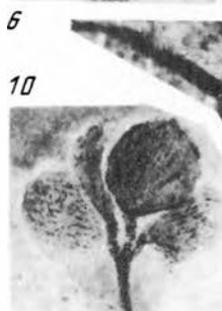
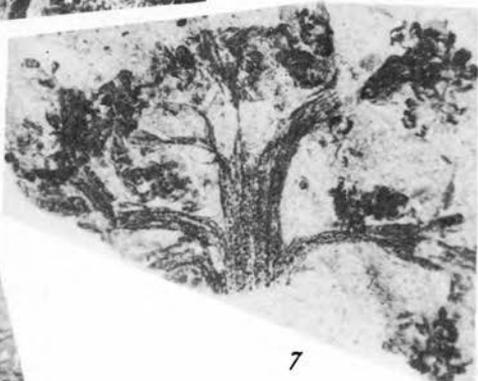
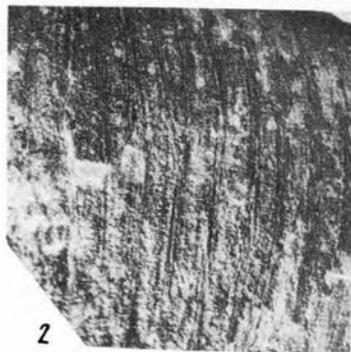
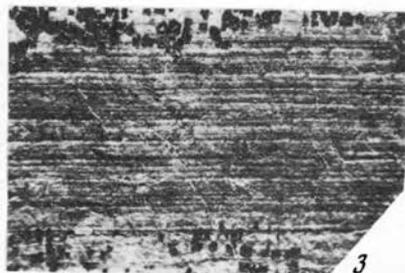


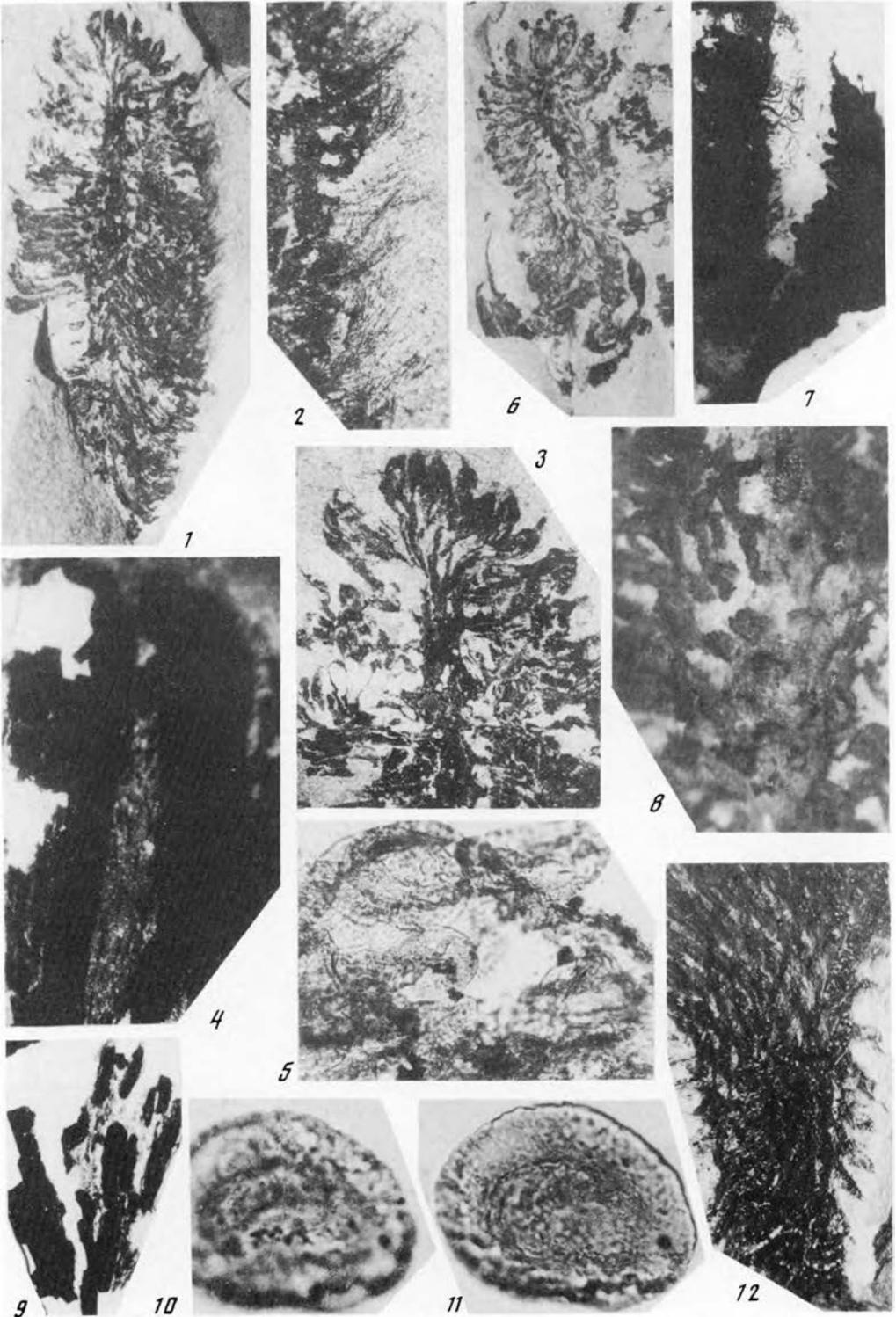


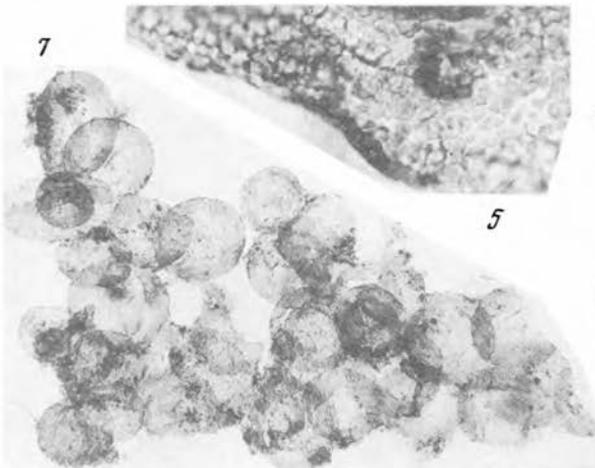
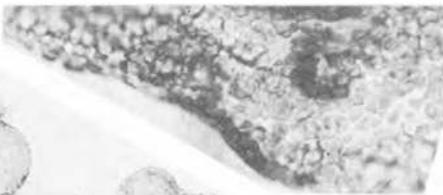
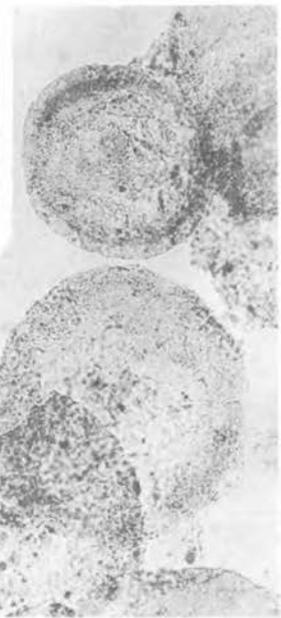
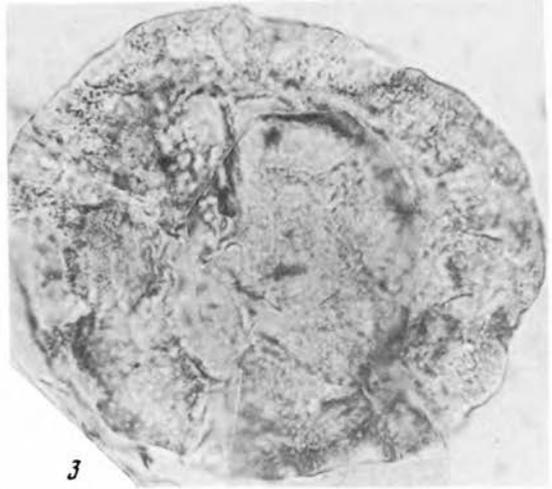
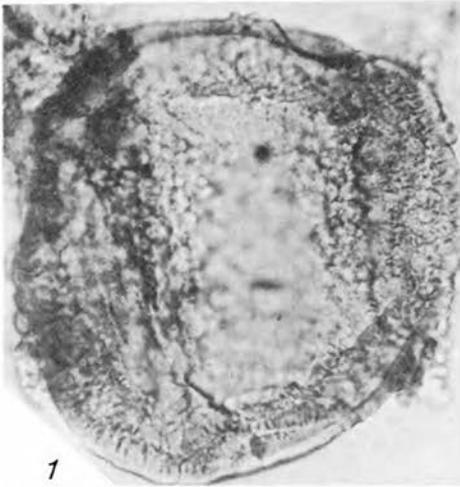


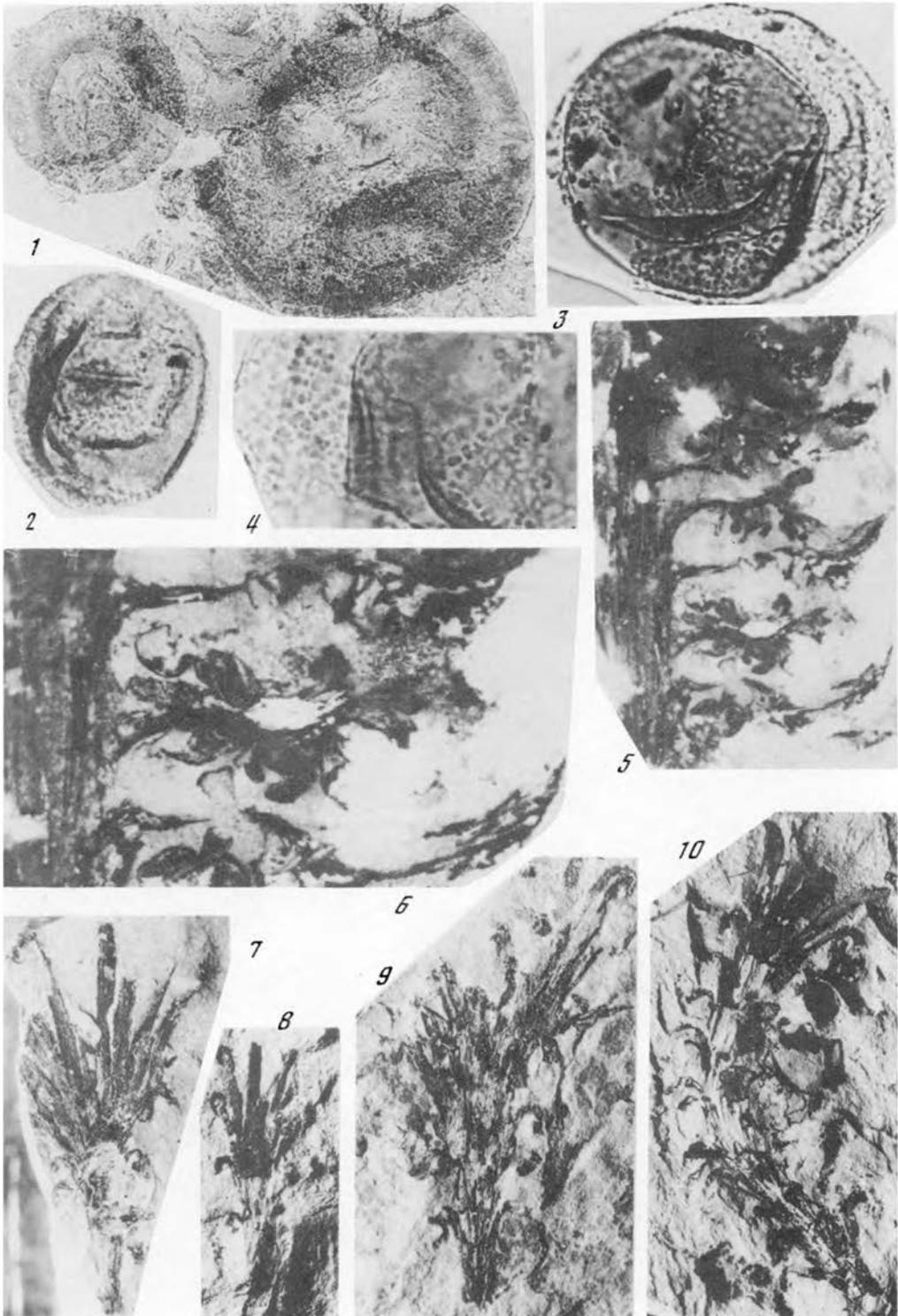


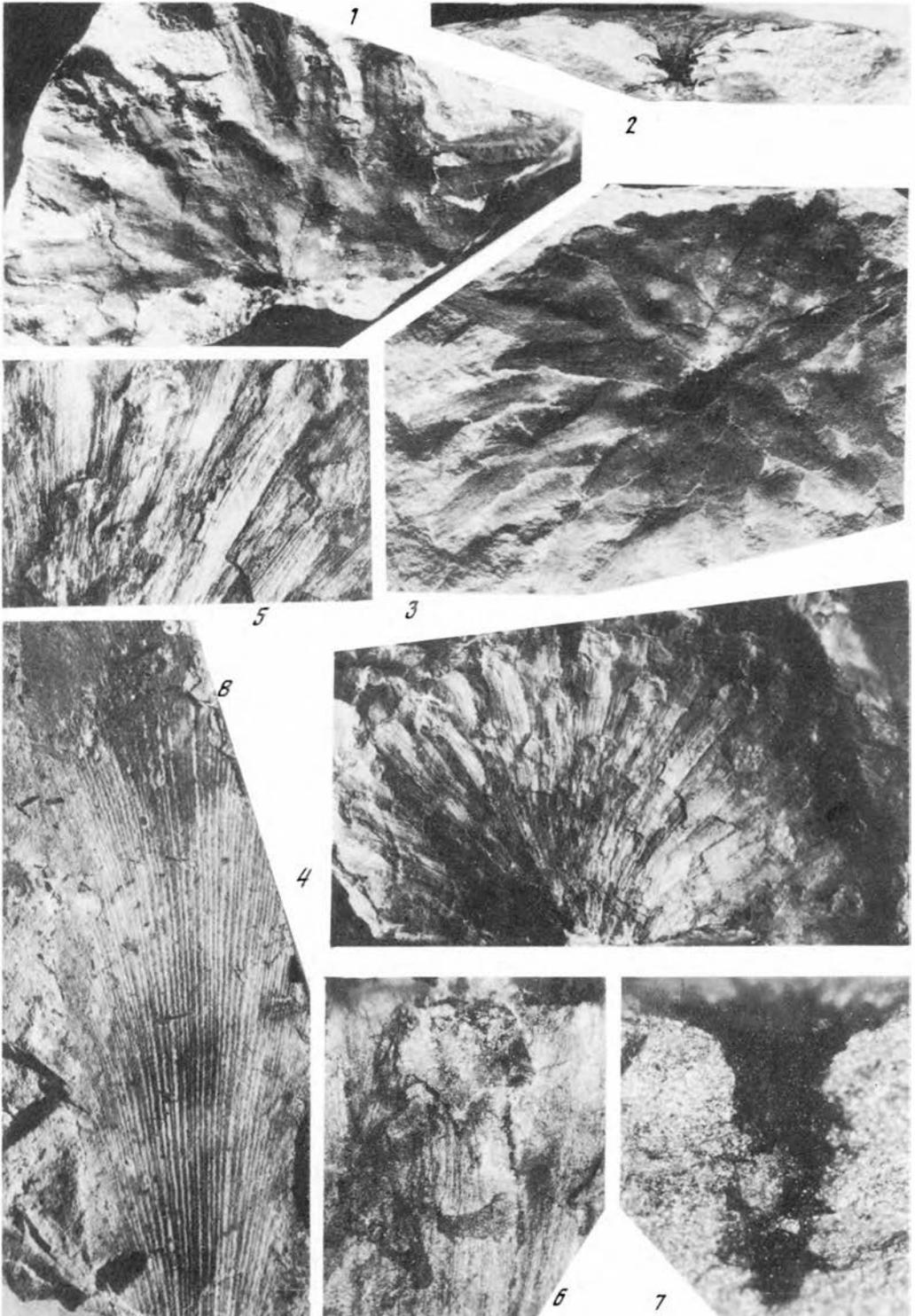


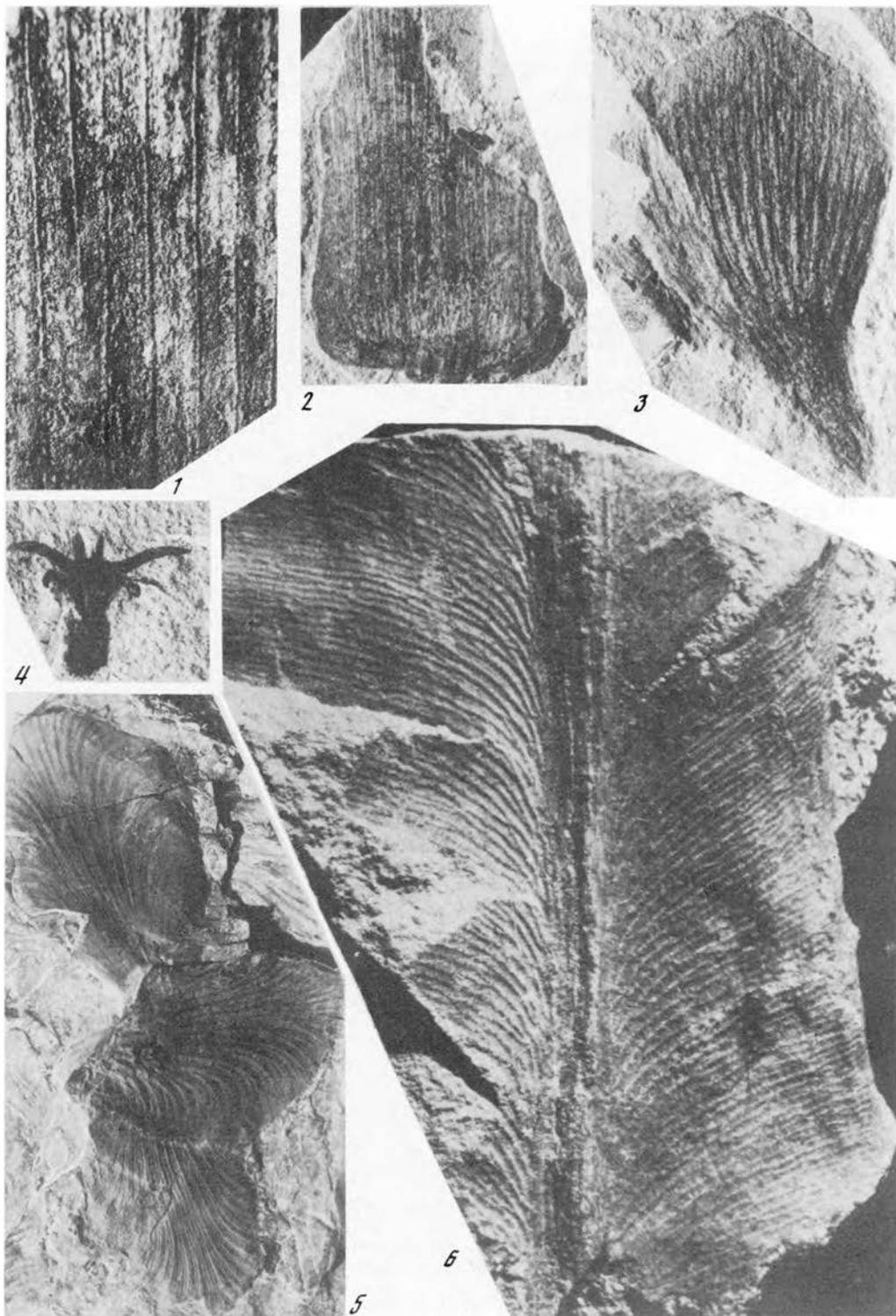


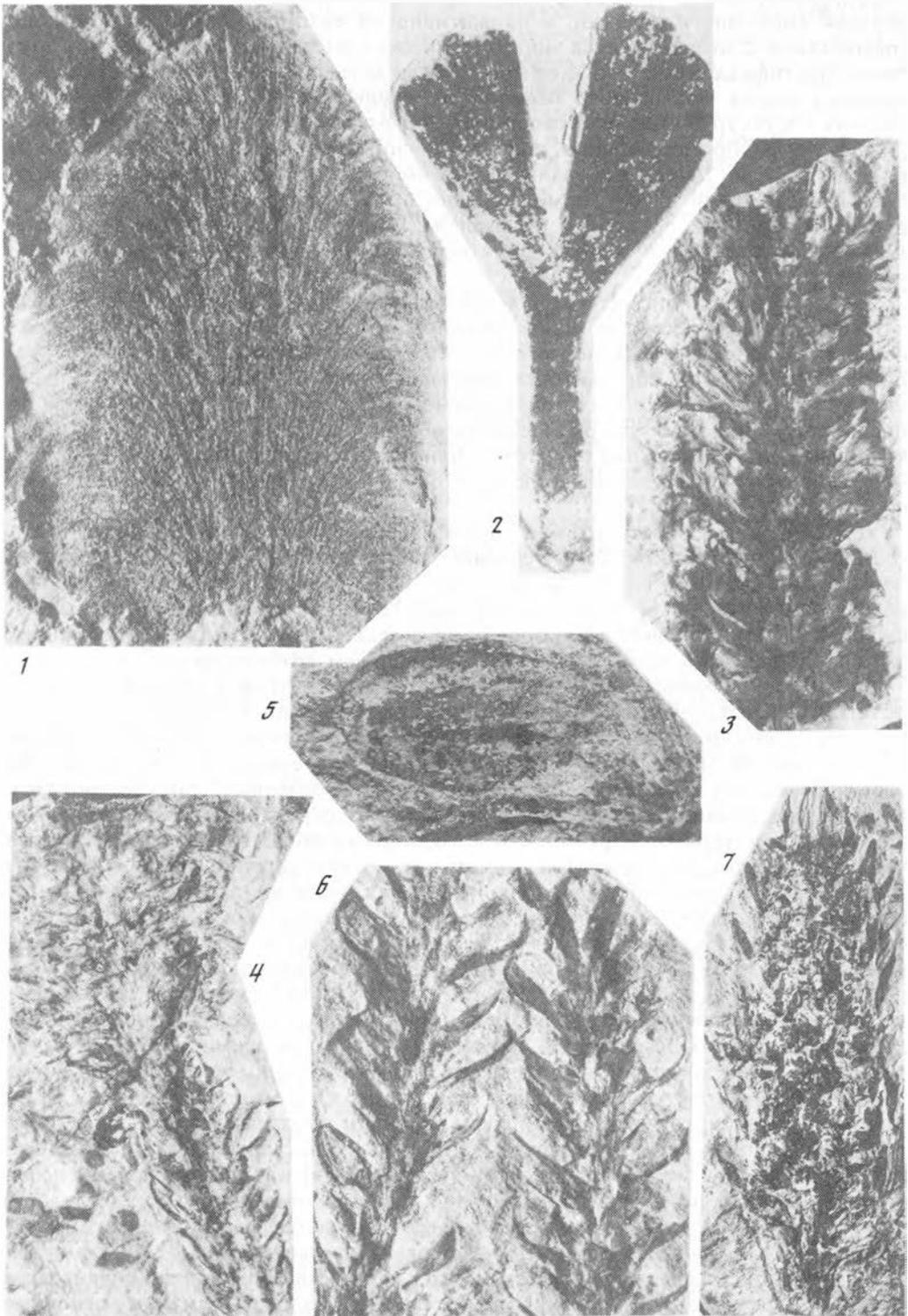












как из головчатых полиспермов, несущих вперемешку семязачатки и семенные чешуи, можно вывести любой примитивный гинецей, в особенности магнолиевый гинецей типа многолисточка, в примитивности которого Арбер и Паркин не сомневались. Слишком велика морфологическая дистанция между теми и другими фруктификациями, чтобы ее можно было заполнить серией гипотетических промежуточных форм. Нечто похожее на предковую по отношению к плодолостику структуру имел нижнепермский род *Archaeosucas*, близкий к цикадовым (Mann, 1976). Происхождение покрытосеменных от цикадовых допускали и другие авторы. Давно отмечались многочисленные черты сходства между покрытосеменными и гнетовыми. Недавно была подтверждена близость тех и других в строении древесины (Muhammad, Sattler, 1982). Тем не менее морфологическая дистанция между фруктификациями обеих групп весьма значительна.

Сейчас уже очевидно, что раскрытие "отвратительной тайны" — прерогатива палеоботаники. Имеющихся палеоботанических данных о своеобразии древнейших покрытосеменных достаточно, чтобы окончательно отказаться от надежды найти среди современных растений такие, которые недвусмысленно укажут на облик предка всех покрытосеменных. Важно и то, что материалы по древнейшим меловым покрытосеменным оставляют мало надежд на подкрепление многочисленных гипотез о полифилии покрытосеменных. Это значит, что требуется найти единственную предковую группу среди голосеменных, а не несколько таких групп.

Устойчивость "отвратительной тайны", несомненно, связана с неполнотой геологической летописи. Самые древние остатки покрытосеменных представлены только пылью (типа *Clavatiipollenites* и *Asteropollis*). Такая пыльца раньше всего появляется в барремском ярусе нижнего мела в низких и средних палеоширотах (Габон, Англия). Макроостатков в заведомо барремских отложениях пока не найдено, они появляются лишь в следующем, аптском ярусе.

Допустимо предположение, что именно из-за отсутствия данных о макроостатках покрытосеменных в отложениях, ключевых по возрасту и географическому положению, мы не можем разобраться в предках покрытосеменных. Однако против "списывания" всей проблемы на неполноту геологической летописи можно выдвинуть ряд соображений. Во-первых, таксоны в ранге порядка, как правило, существуют длительно и распространены на достаточно крупных территориях. Вероятность того, что мы вообще не находим остатков целого порядка голосеменных, не так уж велика. Можно отстаивать точку зрения, что на уровне порядков геологическая летопись полна и, более того, представители всех когда-либо существовавших порядков (а может быть, и семейств) голосеменных уже лежат в палеоботанических коллекциях, хотя не всегда их таксономическая принадлежность правильно расшифрована (см. подробнее: Мейен, 1984; Меуеп, 1984а). Во-вторых, нельзя смешивать таксономический и морфологический аспекты полноты геологической летописи. Исследования последних десятилетий познакомили нас со многими таксонами голосеменных, давно лежавших в коллекциях и лишь ждавших расшифровки. Однако это обогащение систематики почти не сопровождалось параллельным обогащением известного нам разнообразия структур голосеменных. Были исправлены морфологические интерпретации тех или иных органов голосеменных, некоторые давно известные типы органов были включены в общую картину, но ни одного существенно нового типа органов голосеменных открыто не было. Для морфологии было существенно познание таких своеобразных женских фруктификаций, какими обладали лептострбовые или кейтониевые, но сами эти фруктификации были впервые описаны (хотя и ошибочно интерпретированы) еще в прошлом веке. Иными словами, можно отстаивать положение, что все основные типы органов, свойственные голосеменным в течение всей их истории, нам уже

известны, хотя и с разной степенью полноты. А это значит, что трудно ожидать открытия совершенно неведомой и отсутствующей в палеоботанических коллекциях группы голосеменных с совершенно необычными органами. Если так, то предков покрытосеменных надо скорее искать среди уже известных голосеменных, чем ждать обнаружения этой неведомой группы.

Следовательно, у нас может быть, и нет оснований уверенно заявлять, что и предки покрытосеменных, и свойственные им органы размножения еще лежат в земных пластах и ждут своих первооткрывателей. Допустимо осторожное предположение, что в действительности и то и другое давно ожидает не своего открытия, а своей правильной интерпретации, лежа в коллекционных лотках. Поэтому продолжение поиска разумно не только в обнажениях и кернохранилищах, но и в уже имеющихся коллекциях, а также путем пересмотра привычных интерпретаций ранее описанных форм.

Заключения о родстве тех или иных растений (и вообще организмов) в конечном счете зависят от того, какие преобразования органов в филогенезе считаются допустимыми, а какие — запрещенными. Так, исключение гнетовых или беннеттитовых из числа возможных предков покрытосеменных диктуется "существенными различиями" их органов размножения, что означает невозможность семофилогенетического выведения органов одного типа от органов другого типа по принятым канонам этой процедуры. В число этих канонов в отношении органов размножения голосеменных входит негласное и кажущееся очевидным допущение, что семофилогенетические последовательности (линии выведения) должны реконструироваться отдельно для мужских и женских фруктификаций. Специального обоснования этого допущения, вероятно, никто никогда не производил, это кажется само собой разумеющимся. Между тем здесь-то, возможно, и кроется самый существенный просчет во всех построениях. Мы не имеем права исключать возможность того, что органы, отражающие половой диморфизм, могут видоизменяться с передачей каких-то признаков от одного пола к другому. Очевидно, что при резком половом диморфизме подобная передача признаков будет создавать непонятные перерывы в семофилогенетических последовательностях, а сами эти последовательности не будут укладываться в традиционные правила выведения.

ЯВЛЕНИЕ ГАМОГЕТЕРОТОПИИ

Для простоты изложения полезно иметь особый термин для явления передачи признаков с одного пола на другой. Было предложено называть это явление гамогетеротопией (Meуen, 1984b). Очевидно, что передача признаков с одного пола на другой пол — это лишь частный случай гетеротопии, т.е. облигатного, наследуемого изменения в положении какой-либо части (мерона) организмов данного таксона в свойственной данному таксону общей структуре (архетипе). Этим и объясняется этимология термина (греч. gamos — брак).

Явление гамогетеротопии известно давно. И.И. Шмальгаузен (1945, 1968) подробно проанализировал многочисленные случаи гамогетеротопии у млекопитающих, птиц и насекомых в контексте стабилизирующего отбора, ссылаясь и на более ранних исследователей этого явления, в том числе на Дарвина, который привлекал гамогетеротопию при анализе полового отбора. При этом Шмальгаузен специально подчеркивал, что гамогетеротопия имеет существенно регуляторную природу и происходит скачкообразно. Сейчас бы мы сказали, что гамогетеротопия не требует новых структурных генов и связана с действием генов-регуляторов (или эпигенетических механизмов). У животных чаще отмечается передача мужских признаков женским (сюда относится известный случай уподобления женских гениталий пятнистой гиены мужским), но известны и обратные случаи. После гамогетеротопии половой диморфизм по

переданному признаку исчезает, так что этот признак становится обычным мноморфным таксономическим признаком. Хотя в токогенетической линии (от предка к потомкам) гамогетеротопия происходит сальтационно, в популяции она может захватывать лишь часть особей и иногда проявляется лишь в определенных частях ареала таксона, например в специфических климатических условиях.

Все многочисленные примеры гамогетеротопии, которые приводит Шмальгаузен, касаются животных. Автору известен лишь один случай обращения к гамогетеротопии у растений (Huis, 1983). С гамогетеротопией не следует смешивать давно известное появление гермафродитности у таксонов, обладающих в норме раздельнополыми фруктификациями. При этом также происходит передача части признаков с одного пола на другой, но нас это явление сейчас интересовать не будет.

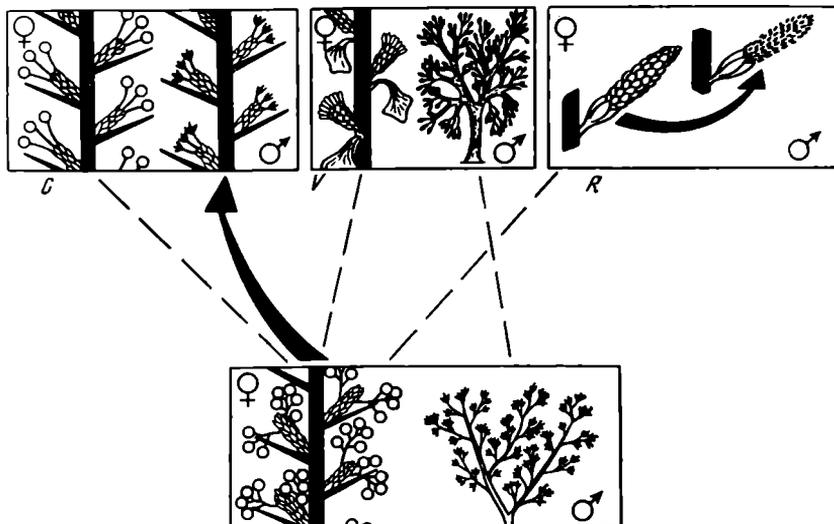
Известно, что у растений смена пола происходит гораздо легче, чем у животных, и в меньшей степени детерминируется генетически. Впрочем, и у животных детерминация пола не контролируется лишь половыми хромосомами, а имеет многофакторную природу (Bull, 1983). У растений эта многофакторность ярче и чаще проявляется. Признаки обоих полов закодированы и в аутосомах, а их проявление определяется регуляторными механизмами. Приводились данные, что ауксин способствует проявлению женских, а гиббереллин — мужских признаков (Denfer et al., 1978).

Регуляторный характер проявления не только половых, но и других признаков растений может приводить к "гибридным" органам, совмещающим признаки разных органов предковых форм (Meuser, 1984a; Sachs, 1982) и нередко трактуемых как якобы надежное свидетельство семофилогенетической связи между теми органами, признаки которых совмещаются. Можно привести случаи, когда взаимные переходы между органами возникают заведомо вторично, приходят на смену дискретным различиями тех же органов у предковых форм. Например, ни у одного из меловых покрытосеменных не наблюдается постепенных переходов между тычинками и членами околоцветника. Очевидно, такие переходы (как в хрестоматийном примере нимфейных, у которого тычинки связаны постепенным переходом с лепестками) возникли в филогении покрытосеменных вторично и ничего не говорят о семофилогенетических отношениях соответствующих органов.

Сказанного достаточно, чтобы заключить, что у растений не только нет "противопоказаний" для проявления гамогетеротопии, но есть для этого все предпосылки как в отношении детерминации половых признаков, так и вообще в отношении "перемещения" признаков с одного органа на другой (т.е. для гетеротопий — Sattler, 1975). Поэтому есть достаточные основания попытаться найти такие преобразования фруктификаций, которые могли происходить путем гамогетеротопии. Кажется маловероятным, что у животных с их гораздо более интегрированным онтогенезом и более жестко детерминируемыми признаками определенного пола гамогетеротопия широко распространена, а у растений с более мозаичным онтогенезом и менее жесткой детерминацией пола гамогетеротопии вообще не бывает. Очевидно, она происходит и у растений, но мы ее просто не замечаем, а соответствующие преобразования интерпретируем неправильно.

ПРИМЕРЫ ГЕТЕРОТОПИИ У РАСТЕНИЙ

Наиболее убедительные примеры гамогетеротопии дают фруктификации палеозойских кордаитантовых (рис. 89), строение которых подробнее разбирается в других работах автора (Мейен, 1982; Meuser, 1982, 1984a). Женские фруктификации семейств Cordaitanthaceae, Vojnovskyaceae и Ruffloriaceae имеют

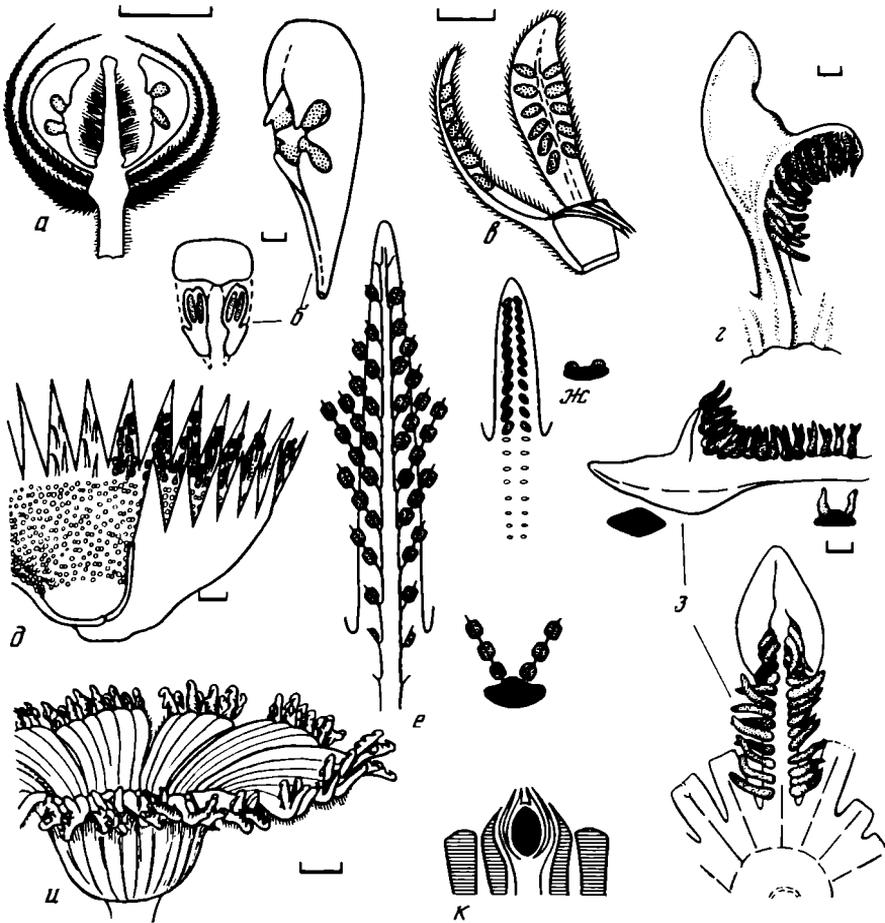


Р и с. 89. Схема гамогетеротопного преобразования фруктификаций в порядке Cordaitanthales; мужские фруктификации сем. Cordaitanthaceae (С) и сем. Ruflogiaceae (R) уподобляются полиспермам, фруктификации сем. Vojnovskyaceae (V) сохраняют резкий диморфизм фруктификаций, как у гипотетической предковой группы (показана внизу), у которой микроспорокляды были такими же, как у *Lagenostomales*, и менее редуцированными, чем у *Vojnovskyaceae*. Стрелками показана гамогетеротопная передача признаков, пунктирной линией — обычное наследование признаков

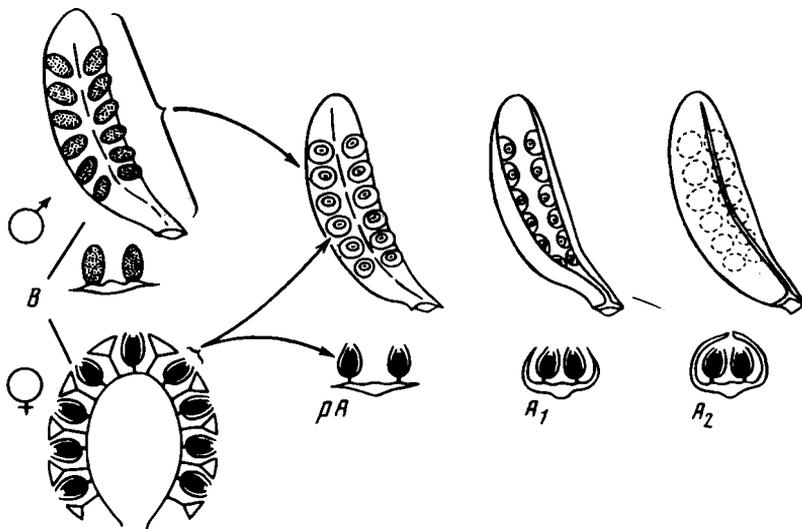
стробиловидное строение: на оси четырьмя рядами, сближенными попарно, или по спирали сидят брактеечно-пазушные комплексы либо (в простых полиспермах) стерильные чешуи и семена. Можно полагать, что такая же стробиловидная архитектура женских фруктификаций свойственна ближайшему общему предку этих трех семейств, т.е. наиболее примитивным кордаитантовым раннего карбона. Иначе обстоит дело у мужских фруктификаций. Войновские имеют ветвистые нестробиловидные микроспорокляды, совершенно такие же (но меньшего размера), как и у предков кордаитантовых — порядка лагеностомовых. Очевидно, древнейшие кордаитантовые имели такие же ветвистые микроспорокляды. Следовательно, стробиловидность была приобретена мужскими фруктификациями семейств *Cordaitanthaceae* и *Ruflogiaceae* вторично. Учитывая сходство фруктификаций обоих полов в пределах каждого из этих двух семейств, а также различия по конструкции фруктификаций между этими семействами, можно предполагать, что уподобление мужских фруктификаций женским произошло в этих семействах независимо. У войновских же процесса гамогетеротопии не произошло, так что удержались микроспорокляды лагеностомового типа, испытавшие значительную редукцию в размерах и интенсивности ветвления.

Упомянутые два семейства кордаитантовых дают наиболее убедительные примеры гамогетеротопии у семенных растений. Разумеется, предъявить решающие доказательства, что здесь произошла именно гамогетеротопия (признаки конструкции женских фруктификаций были перенесены на мужские), а не постепенное параллельное преобразование фруктификации обоих полов, невозможно. Но допущение гамогетеротопии разом снимает множество морфологических проблем, возникающих в противоположном случае. Становится понятным поразительное сходство в конструкции мужских и женских фруктификаций продвинутых форм, особенно у тех позднепермских руфлориевых (рис. 89, R; см. также: Меуел, 1984а), у которых одиночные спорангии и семена занимают одинаковое положение в конструкции фруктификации, чего мы не знаем у других голосеменных.

Вернемся теперь к вопросу о происхождении покрытосеменных. Наибольшие трудности связаны здесь с выведением структуры плодолистика и вообще гинцея из женских фруктификаций голосеменных, причем радиоспермических. Будем исходить из представления, разделяемого большинством специалистов, и подтверждаемого палеоботаническими данными (Вахрамеев, Красилов, 1979; Dilcher, 1979; Dilcher, Crane, 1984—1985; Takhtajan, 1980), что наиболее примитивный тип плодолистика — листовка с краевой или адаксиальной ламеллярной плацентацией. Все сходятся на том, что первичные семязачатки были битегмическими. Следовательно, у каких-то голосеменных требуется найти фруктификации, состоящие из листоподобных семяносных органов, причем семена должны быть



Р и с. 90. Обоеполые (а), мужские (б—и) и женские (к) фруктификации беннеттитов: а, б — *Williamseniella coronata* Thomas, схема строения фруктификации (а), общий вид и поперечный разрез микроспороклада (б); в — *Weltrichia setosa* (Nath.) Harris; г — *Weltrichia santalensis* (Sith. et Bose) Bose; д — *Weltrichia sol* Harris, многочисленные кружки — нектарникоподобные органы; е, ж — микроспорофиллы *Weltrichia whitbiensis* (Nath.) Harris (е) и *W. spectabilis* (Nath.) Harris (ж); з — *W. santalensis*, микроспорофилл иного вида, чем в г; и — *Weltrichia hirsuta* Schweitz.; к — схема строения семязачатка, окруженного межсеменными чешуями у *Vardekloeftia conica* Harris; синангии показаны крапом на а—з; линейка — 1 см (а, в—д, з, и), 1 мм (б); с изменениями по: Harris, 1969 (а—в, д), Ситоли и Бозе из: Andrews, 1961 (г), Schweitzer, 1977 (е, ж, и), Sitholey, Bose, 1971 (з), Harris, 1932 (к)



Р и с. 91. Схема гамогетеротопного образования плодолистика покрытосеменных (A_2) из фруктификаций беннеттитов (B); стрелками показана передача признаков; микроспорофилл беннеттита нарисован по образцу *Welltrichia scitosa* (см. рис. 93,в); pA — гипотетический проангиосперм с плодолистами, не имеющими рыльца; A_1 — предковая форма покрытосеменных с не полностью замкнутым плодолистом; A_2 — замкнутый плодолистик (типа листовки)

многочисленными, расположенными адиаксиально или по краю пластинки, должны иметь внешний интегумент (купулу). Таких-то голосеменных мы и не знаем. Ближе всех к этому облику подходят юрские цикадовые типа *Palaeosucas* и уже упоминавшиеся пермские растения типа *Archaeosucas*. Однако мы не знаем, действительно ли семена *Archaeosucas* были радиоспермическими и адиаксиальными, с внешним интегументом, да и по возрасту этот род трудно связать с древнейшими покрытосеменными (их разделяет временной интервал свыше 100 млн лет). Филогенетическую связь между покрытосеменными и цикадовыми отрицать нельзя, но, допустив ее, мы будем вынуждены искать множество объяснений для многочисленных черт различия между цикадовыми и покрытосеменными, особенно в строении мужских фруктификаций, проводящей системы и устьиц.

Допустим теперь, что становление гинецея покрытосеменных сопровождалось гамогетеротопией, причем архитектоника гинецея была заимствована у мужских фруктификаций предковой группы. Мысленно поменяем синангии, сорусы или спорангии на семязачатки у известных нам мезозойских радиоспермических голосеменных и посмотрим, какого типа органы у нас получатся. При этом сразу отпадают цикадовые, так как у них микроспорофиллы гипоспорангиатные (сорусы прикреплены к нижней поверхности микроспорофиллов), а размещение будь то спорангиев, синангиев или семян на нижней или на верхней стороне несущего органа — очень консервативный признак для голосеменных, случаи его невыдержанности в филогенетических линиях неизвестны. Иное дело беннеттиты. У них синангии расположены или на концах веточек перистых микроспорофиллов, или на верхней стороне упрощенных микроспорофиллов, расположенных в один цикл и нередко срастающихся основаниями на значительную часть длины (рис. 90). Мысленно поменяв синангии беннеттитов типа *Williamsoniella* на семязачатки, мы получаем структуру, вполне соответствующую искомой. На верхней стороне уплощенного органа будут сидеть одно- или двупокровные семязачатки. Чтобы получить примитивный плодолистик типа

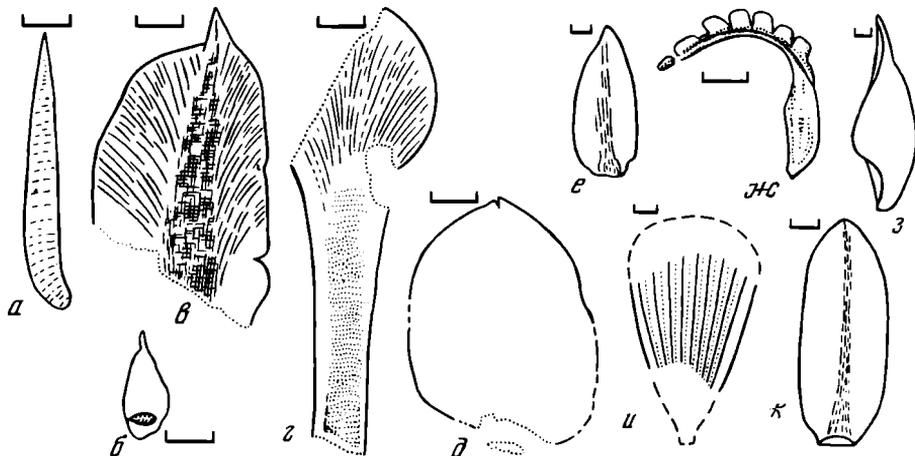


Рис. 92. Элементы обертки фруктификации беннеттитов (а—з) и околоцветника мелового цветкового *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher et Crane (и, к); а — *Cuscadolepis sphenicus* Harris; б — *C. nitens* Harris; в—д — *C. hallei* Harris; е—з — *C. stenopus* Harris (ж — чешуя того же типа с редуцированным листом типа *Anozamites nilssonii* (Phillips) Seward на верхушке); и — внутренний элемент околоцветника (*Archaepetala obscura* Dilcher et Crane); к — внешний элемент околоцветника (*Archaepetala beckeri* Dilcher et Crane); линейка — 1 см (а—д, и, к), 5 мм (ж), 1 мм (е, з). С изменениями по: Harris, 1969 (а—з), Dilcher, Crane, 1984—1985 (и, к)

листочка, остается сложить этот орган вдоль средней жилки (рис. 91). Любопытно, что микроспорофиллы беннеттитов могут нести многочисленные трихомы (рис. 90, в). У примитивных меловых *Archaeanthus* плодolistики также несут трихомы, особенно густые вдоль рыльца, (Dilcher, Crane, 1984—1985). Получить из микроспорофиллов беннеттитов примитивные тычинки также несложно, на что указывали многие ботаники. Здесь особенно интересно строение стенки синангиев беннеттитов. В ней есть внешняя палисадная ткань, а спорангии окружены дополнительным слоем тонкостенных клеток. Таким образом, здесь, как и у многих покрытосеменных, различаются стенка синангия (пыльника) и стенка спорангия. Ламинарные тычинки, считающиеся примитивными у покрытосеменных (см.: Takhtajan, 1980), и микроспорофиллы беннеттитовых типа *Williamsoniella согоната* (рис. 90, а, б) с погруженными синангиями сходны во многих отношениях. К этому добавим, что фруктификации беннеттитов имеют и готовый околоцветник из различных по облику брактеев, которые иногда вполне подобны элементам околоцветника некоторых меловых покрытосеменных (рис. 92).

Изложенная гипотеза снимает главное возражение против выведения покрытосеменных из беннеттитов, а именно принципиальную невыводимость гинецея покрытосеменных из полиспермов беннеттитов. Если не учитывать возможность гамогетеротопии, то, действительно, связать какими-либо разумными преобразованиями гинецей покрытосеменных (любого типа) и головчатый полисперм беннеттитов с его моноспермами, перемешанными с межсеменными чешуями, совершенно невозможно. Однако, допустив гамогетеротопию, в таком выведении нет и необходимости.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ БЕННЕТТИТОВ И ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Допустив принципиальную возможность возникновения гинецея покрытосеменных от полиспермов беннеттитов, перенявших от мужских фруктификаций свою общую конструкцию, мы должны посмотреть, насколько согласуются с этим допущением другие признаки обеих групп. Здесь важно учесть общую методику установления гамогетеротопии как таковой. Ни у одной из групп животных, для

которых И.И. Шмальгаузен указывал гетеротопию, нет палеонтологического материала, демонстрирующего перенос признаков с одного пола на другой. Вывод о гамогетеротопии делался лишь путем сравнения современных форм. При этом анализировалось распределение признаков, сцепленных с полом. Если в какой-то группе наблюдался половой диморфизм по определенному признаку, а у некоторых членов группы — мономорфизм по тому же признаку, то образование мономорфизма (когда его невозможно было считать первичным) связывалось с гамогетеротопией. В самом деле, у оленей, как правило, только самцы имеют рога, а самки безрогие. Однако у самок северного оленя есть хорошо развитые рога. Очевидно, здесь сработала генетическая программа, первоначально действовавшая лишь у самцов. Появление признаков другого пола иногда связано с кастрацией.

На ископаемом материале установить гамогетеротопию несравненно сложнее. Надо, чтобы диморфизм в архитектонике фруктификаций сменился мономорфизмом на фоне сохраняющихся прочих признаков. Именно это наблюдается у кордаитантовых. Для беннеттитов и первых покрытосеменных такого материала пока нет. Поэтому мы вынуждены ограничиться сравнением тех признаков, которым филогенетики традиционно (и оправданно) придают большое значение при выведении одного таксона из другого. Здесь мы сразу сталкиваемся с внушительным списком общих черт, которые не раз ставили в тупик исследователей, снова и снова возвращали их к мысли о филогенетической связи беннеттитов и покрытосеменных.

Древесина. На поразительное сходство в строении древесины беннеттитов и бессосудистых покрытосеменных палеоботаники давно обратили внимание. В этом отношении любопытна история изучения рода *Homoxylon*, позже переименованного по номенклатурным причинам в *Sahnioxylon* (этим названием мы и будем в дальнейшем пользоваться, хотя в некоторых из первоисточников, на которые мы будем ссылаться, употребляется прежнее название). При первом описании на материале из Индии эти древесины сравнивались с покрытосеменными (Sahni, 1932). Затем при описании видов этого рода из юры и мела СССР А.В. Ярмоленко (1939) долго колебался, относить ли эти растения к покрытосеменным или к беннеттитам. Он склонялся к мысли, что перед ним все же покрытосеменные, но так и не принял окончательного решения. Дополнительное изучение индийского материала дало убедительные свидетельства того, что все же это остатки беннеттитов (Bose, Sah, 1954), но вопрос о систематическом положении других древесин близкого типа остался. Нисида (Nishida, 1974) отнес их частично к беннеттитам, частично к покрытосеменным, но сделал это весьма условно и предварительно. Любопытно, что он отнес к покрытосеменным описанный Ярмоленко *Sahnioxylon ugamicum* Jarmol. из нижней юры Казахстана, хотя принадлежность каких-либо нижеюрских растений к покрытосеменным более чем сомнительна. Очевидно, что нижеюрский вид относится к беннеттитам, из чего следует, что критерии, которые Нисида принял для разграничения древесин беннеттитовых и покрытосеменных, несостоятельны.

Вопрос о составе и систематическом положении *Sahnioxylon* подробно рассмотрели А.А. Яценко-Хмелевский и И.А. Шилкина (1964). Главное их возражение против отнесения этого рода к покрытосеменным касалось не столько признаков древесины, сколько того обстоятельства, что вместе с этими фоссилиями не встречено никаких других остатков покрытосеменных. Заключение их очень показательно и заслуживает того, чтобы процитировать его почти полностью (с. 109): "...не исключая возможности отнесения сахниоксилонов к покрытосеменным, мы все же склоняемся к мысли (возможность которой допускал и Сахни) о том, что эти древесины представляют собой остатки некоторой, до сих пор нам ближе не известной группы вымерших растений, предшественников

Angiospermae. При этом надо подчеркнуть, что вряд ли возможно рассматривать эти фоссилии как остатки параллельной группы, т.е. принадлежащей к различным таксонам, в процессе эволюции создавшим в своих пределах примерно одинаковый уровень специализации древесины. Все, что мы знаем о таких признаках, как пикносилия и общий тип организации вторичной оболочки трахеальных элементов, говорит о том, что эти черты структуры возникают в результате согласованного действия ряда биохимических и цитологических систем и практически не изменяются в пределах весьма крупных таксонов (таких, например, как хвойные или двудольные), почему весьма маловероятно их возникновение примерно в одно и то же время в разных систематических группах... Эта своеобразная группа фоссилий не может быть без натяжек отнесена к ныне известным таксонам голосеменных и представляет собой весьма важный этап на том пути, который привел маноксилые группы Gymnospermae к созданию жизненной формы пикноксилного дерева, той жизненной формы, с которой покрытосеменные начали свою историю".

Сказать, что принадлежность *Sahnioxylon* к беннеттитам известна с полной определенностью, нельзя, но из всех растений, с которыми ассоциируют древесины этого рода, сейчас их можно связать только с беннеттитами (Bose, 1974). Так или иначе, строение древесины не только не противоречит предположению о родстве беннеттитов и покрытосеменных, но и прямо говорит в его пользу.

Устьица. Строению устьиц как филогенетическому маркеру в последние десятилетия уделяется все больше внимания. Все известные до сих пор беннеттиты имеют парацитные устьица, отсутствующие у всех других ископаемых голосеменных и характерные для гнетовых, вельвичиевых и многих покрытосеменных, в том числе меловых. В литературе были указания на парацитные устьица и у других голосеменных, но это были ошибки в наблюдении. Примечательно полное отсутствие парацитных устьиц у всех тех вымерших голосеменных, в которых нередко видели предков покрытосеменных. Эта выделенность беннеттитовых по структуре устьиц среди голосеменных создает трудности в установлении предков самих беннеттитов, но нас сейчас этот вопрос не интересует. Для нас важно лишь то, что строение устьиц подтверждает близость покрытосеменных именно к беннеттитам, гнетовым и вельвичиевым, а не к каким-либо другим голосеменным. Заметим, кстати, что вероятное происхождение гнетовых и вельвичиевых от беннеттитов предполагалось издавна и мысль о нем высказывалась неоднократно (Arber, Parkin, 1908, цит. по: Scott, 1923; Тахтаджян, 1956, 1978; и др.).

Пыльца. Признакам пыльцы, как и устьиц, филогенетики с годами уделяют все больше внимания. Пыльца беннеттитов округлая или овальная, обычно сложена в лодочку, апертура в виде борозды или "поры", т.е. утоньшенного участка экзины (Harris, 1974; Taylor, 1981). Однобороздная пыльца беннеттитов и покрытосеменных неразличима под световым микроскопом. Само по себе это сходство пыльцы при наблюдении со световым микроскопом еще мало о чем говорит, поскольку такой же облик имеет пыльца цикадовых, пельтаспермовых, гинкговых и, вероятно, лептострбовых и пентоксилеевых. Поэтому гораздо важнее ультраструктурные признаки экзины. Они были изучены у *Cuscadeoidea dacotensis* (McBride) Ward (Taylor, 1973). Экзина оказалась двуслойной, причем нэкзина и секзина гомогенные. Для голосеменных характерна ламеллярная (слоистая) нэкзина. Гомогенная нэкзина указывалась для лагеностомовых, но это наблюдение относится к роду *Crossothecca*, который, по-видимому, сборный, объединяющий микроспороклады голосеменных и спорофиллы мараттиевых папоротников. Типовой вид рода *C. crepinii* Zeill. принадлежит к папоротникам (Brousset, 1982). Систематическая принадлежность экземпляра, у которого была изучена структура экзины (Millay et al., 1978), проблематична. В любом случае для продвинутых голосеменных гомогенная нэкзина необычна, и потому

этот признак может служить филогенетическим маркером. Правда, среди древнейших меловых покрытосеменных пока известны лишь формы с гомогенной нэксинной и колумеллятной (столбиковой), а не гомогенной сэксинной (Doyle et al., 1975). Однако, исходя из сравнительного анализа пыльцы современных покрытосеменных, выдвигалась и точка зрения, что исходный тип сэксинной — атектатный неколумеллятный (Walker, Doyle, 1975; Walker, Skvarla, 1975), т.е. такой же, как у *Cuscadeoidea dacotensis*. К этому добавим, что у нижнемеловой пыльцы рода *Afropollis*, относимой к покрытосеменным, колумеллы присутствуют у одних видов и отсутствуют у других, т.е. сам этот признак у древнейших покрытосеменных недостаточно устойчивый. Таким образом, и по строению пыльцы беннеттиты ближе к покрытосеменным, чем любая иная группа голосеменных.

Нектарники. Гаррис (Harris, 1973) нашел у мужских фруктификаций беннеттитов рода *Weltlichia* своеобразные органы, которые ранее интерпретировались Натгорстом как абортивные синангии. По мнению Гарриса, эта интерпретация не исключает иную — перед нами органы, функционировавшие как нектарники и привлекавшие насекомых-опылителей. Превращение тычинок в нектарники характерно для многих покрытосеменных и неизвестно у мужских фруктификаций голосеменных.

Брактеи. Мужские, женские и обоеполые фруктификации беннеттитов сопровождаются весьма разнообразными по форме и расчленению брактелями, слагающими своеобразную обертку. Провести прямую параллель между этими брактелями и элементами околоцветника покрытосеменных пока трудно. Однако обращает на себя внимание сходство между нерасчлененными брактелями беннеттитов (типа *Cuscadolepis*) и примитивными элементами околоцветника у среднемеловых покрытосеменных *Archacanthus* (рис. 92) и *Lesqueria* (Crane, Dilcher, 1984—1985; Dilcher, Crane, 1984—1985). Подобно элементам околоцветника покрытосеменных, брактее беннеттитов обнаруживают тенденцию к слиянию.

Покровы семени. Семязачатки некоторых беннеттитов (*Vardekloeftia*) имеют свободную купулу (как у лагеностомовых), которой, вероятно, не было у других беннеттитов, имевших лишь один интегумент (Harris, 1932, 1969). Таким образом, у беннеттитов можно говорить об уни- и битегмических семязачатках, как и у многих покрытосеменных. Другим группам голосеменных изменчивость по этому признаку не свойственна.

Зародыш. Во фруктификациях *Cuscadeoidea* найдены неопавшие семена с хорошо развитыми зародышами внутри, имеющими две семядоли. У других ископаемых представителей *Cuscadopsida* зародыши в семенах пока не найдены. Как известно, у современных цикадовых зародыш достигает полного развития в семенах лишь после их опадения.

Клейстогамия. Обоеполые фруктификации *Cuscadeoidea* часто изображались с распростертыми перистыми микроспорофиллами. Однако было показано (Delevorgas, 1968; Crepet, 1974), что микроспорофиллы созревали в нераскрывшейся фруктификации и высевали пыльцу в сложенном виде. Таким образом, среди беннеттитов были как ксеногамные (большинство родов), так и клейстогамные формы, опять же как у покрытосеменных.

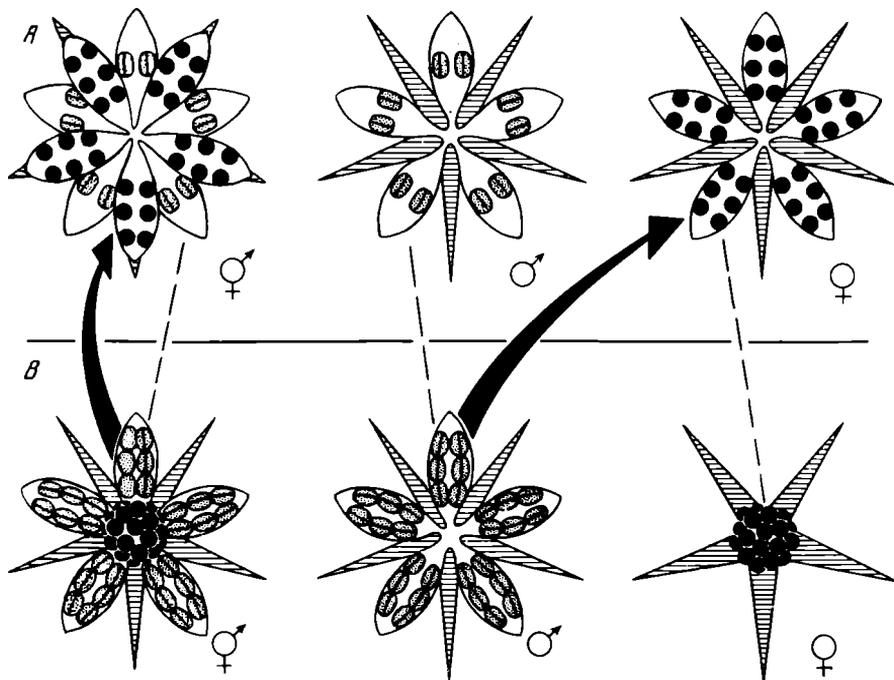
Энтомофилия. Неоднократно высказывалось предположение, что хотя бы части беннеттитов была свойственна энтомофилия. Косвенным свидетельством этого служат уже упоминавшиеся нектарникоподобные органы, а также ходы, проеденные жуками (?) во фруктификациях *Cuscadeoidea*.

Полиморфизм по одно-двулопости фруктификаций. Беннеттиты — единственная группа голосеменных, у которой наблюдаются как обоеполые, так и однополые фруктификации. Таксономической вес этого различия, вероятно, не был высоким, так как соответствующая изменчивость фруктификаций не скоррелирована с существенными изменениями других признаков у тех же форм.

Строение "гинецея", синангиев, пыльцы, брактеев и других органов у обоеполюх и однополюх форм не различается сколько-нибудь принципиально. Лучше всего это видно у вильямсониевых. Поэтому представляется более важным аспектом сходства беннеттитов и покрытосеменных не то, что у тех и других есть обоеполюе фруктификации (на это обращают внимание прежде всего), а то, что в обеих группах есть как обоеполюе, так и однополюе фруктификации, причем и тут и там этот признак изменчив, не запрограммирован так жестко, как у остальных семенных растений. У многих покрытосеменных обоеполюе — однополюе цветка лишь родовой, а иногда и видовой признак. Широко распространено и сочетание обоеполюх и однополюх цветков на одной особи (полигамия). Вероятно, с переходом от беннеттитов к покрытосеменным потенциальный полиморфизм по этому признаку сохранился. Покрытосеменные могли унаследовать от беннеттитов механизм относительно легкой и обратимой смены обоеполюх и однополюх фруктификаций. Если так, то теряет смысл давно обсуждаемый вопрос о том, какие цветки покрытосеменных более примитивны. По-видимому, примитивной надо считать саму способность к смене типов фруктификации по признаку однополюе—обоеполюе, а продвинутой — фиксацию этого признака у цветков данного таксона. В любом случае пока нет оснований выбирать какой-то один из этих типов фруктификаций беннеттитов в качестве исходного при анализе возможного гетеротопного преобразования. Последнее могло произойти у любого типа фруктификаций (рис. 93).

С предположением о происхождении покрытосеменных от беннеттитов хорошо согласуются и другие факты. Судя по данным последних лет (Doyle et al., 1977, 1982), покрытосеменные появились в экваториальных районах, прилежащих к Атлантике. Именно в приэкваториальных и экваториальных флорах наблюдается наибольшее разнообразие беннеттитов. К сожалению, проследить распространение беннеттитов по палинологическим данным почти невозможно, так как их пыльца не может быть уверенно определена среди дисперсных микоспор. Поэтому трудно отобрать подходящий материал для детального исследования пыльцы тех растений, которые занимали промежуточное положение между беннеттитами и покрытосеменными и жили в начале мела. Очевидно, это должна быть пыльца, совмещающая признаки голосеменных и покрытосеменных. В этом отношении интересна пыльца типа *Monosulcites*, детально изученная Тревизан (Trevisan, 1980) на материале из нижнего мела Италии. По данным И.З. Котовой (1984), которая обратила внимание автора на эту пыльцу, процент *Monosulcites* sp. № 1 (такое условное обозначение используется Тревизан) довольно высок в экваториальных палинофлорах нижней части нижнего мела, изучавшихся И.З. Котовой по материалам глубоководного бурения. Пыльца *Monosulcites* sp. № 1 монокольчатая. Борозда протягивается по всей длине зерна, края ее параллельные или слегка сходятся в центре борозды и приоткрываются у ее концов. Экзина гладкая или слегка шагреневая. В экзине ясно выделяется внутренний ламеллярный слой А, соответствующий нэксине. За ним следует почти гомогенный тонкозернистый слой В и внешний, тоже гомогенный, электронно-плотный слой С. Слои В и С тесно связаны друг с другом, так что при менее детальном расчленении можно выделить в экзине лишь внутренний ламеллярный и внешний гомогенный слой.

У древнейших покрытосеменных нэксина гомогенная, но в районе апертуры подстилающий слой, относящийся к эндэксине, ламеллярный. Дойл с соавторами (Doyle et al., 1975) считают, что переход от пыльцы с ламеллярной нэксинной, собственной голосеменным, к пыльце с гомогенной нэксинной, характерной для покрытосеменных, осуществлялся за счет редукции ламеллярного слоя, который удерживался лишь в области апертуры. Дальнейшее образование колумеллярной или иной экзины осуществлялось как бы заново из оставшегося слоя. Поэтому нельзя проводить прямые параллели между гранулярной или гомо-



Р и с. 93. Схема гамотеротопного преобразования обоеполых и однополых фруктификаций беннеттитовых (В) в обоеполые и однополые цветки покрытосеменных (А); перенос признаков с одного пола на другой показан стрелками; синангин и пыльники показаны крапом, семязачатки — черными кружочками, элементы обертки или околоцветника заштрихованы

генной экзиной покрытосеменных и сходной экзиной голосеменных. То же можно, очевидно, сказать про колумеллятную экзину в обеих группах. На возможность принципиальных различий между колумеллятной или подобной ей пылью голосеменных (*Classopollis*, *Lasiostrobus* и др.) и одноименной пылью покрытосеменных автору указал Б. Люгардон (личное сообщение).

Упомянутая пыльца *Monosulcites* sp. № 1, может быть, представляет как раз ту организацию, которая могла стать предковой для пылицы покрытосеменных. Если представить редукцию ламеллярного слоя за пределами апертуры, то мы получим примерно тот тип пылицы с гомогенной экзиной, который предлагалось считать исходным у покрытосеменных (Walker, Doyle, 1975; Doyle et al., 1975). Здесь, правда, стоит внести поправку и говорить о типе пылицы не самих покрытосеменных, а их предков. Вероятно, у наиболее древних покрытосеменных экзина была колумеллятной, причем этот признак мог быть скоррелирован с механизмом распознавания рыльцевой поверхности, а значит, и с формированием рыльца как органа, воспринимающего пыльцу. Именно появление рыльца как такого органа отмечает завершение становления покрытосеменных.

Стеббинс (Stebbins, 1974) привел веские соображения в пользу гипотезы о том, что становление покрытосеменных происходило в условиях семиаридного (или сезонно сухого) климата; основным преимуществом покрытосеменных была способность осваивать нарушение местообитания, чему содействовало ускорение репродуктивного цикла, в том числе раннее развитие зародыша. Все это вполне можно отнести к юрским—раннемеловым беннеттитам. Реталлак и Дильчер (Retallack, Dilcher, 1981b) выдвинули гипотезу прибрежного проис-

хождения покрытосеменных и привели в ее пользу многочисленные аргументы. И в этом отношении беннеттиты могут быть привлечены как предковая группа, поскольку среди них, вероятно, были растения, населявшие заросли приливно-отливной зоны (мангрового типа).

Выше приведены лишь те признаки беннеттитов, которые чаще всего упоминаются в литературе. Круг сходства признаков у беннеттитов и покрытосеменных, очевидно, может быть расширен, если провести специальное изучение литературы и, что важнее, под данным углом зрения снова изучить коллекционные материалы. Не исключено, что обнаружатся меловые растения, которые были помещены в число беннеттитов или покрытосеменных без достаточных на то оснований. Изложенная выше история с древесинами типа *Sahnioxylon* может повториться и с другими растениями. В этом отношении интересно переопределение фруктификаций, относившихся к беннеттитам и оказавшихся покрытосеменными типа *Lcsqueria* (см. подробнее: Crane, Dilcher, 1984—1985).

ОСТАЮЩИЕСЯ ВОПРОСЫ

Выдвигая гипотезу, важно проанализировать ее слабые места, подумать над тем, что ей противоречит уже сейчас, какие проверяемые следствия могут ее опровергнуть (или, наоборот, подтвердить). Самыми слабыми местами предлагаемой гипотезы можно считать следующие.

Само гетеротопное преобразование женских фруктификаций беннеттитов можно будет считать доказанным лишь в том случае, если обнаружатся распределения признаков, подобные таковым у кордаитантовых или у тех животных, которые перечисляются в упоминавшихся работах И.И. Шмальгаузена. У кордаитантовых только при допущении гамогетеротопии можно понять распределение по семействам и родам стробиловидных и ветвистых фруктификаций. Иного способа объяснить это распределение просто не существует. То же мы видим и в примерах Шмальгаузена. Очевидно, что имитация мужских гениталий у самок пятнистой гиены не могла произойти помимо гамогетеротопии. В противном случае нужно идти на нелепое допущение, что предки гиены были гермафродитными.

Материала, сравниваемого по убедительности, беннеттиты пока не дают. Во всяком случае, их фруктификации нуждаются в специальном и детальном анализе под этим углом зрения. В особенности важно провести детальное сравнение их мужских фруктификаций, включая васкуляризацию, с гинеецем наиболее примитивных покрытосеменных. Пока о васкуляризации гинееца древнейших покрытосеменных практически нет сведений. Минерализованные остатки беннеттитов конца юры — начала мела известны. Вероятно, именно такой возраст имеет известная флора Раджмахальских холмов с многочисленными беннеттитами. Отсюда, кстати, происходит и типовой материал рода *Sahnioxylon*. Детальное изучение захоронений с такими и подобными древесинами, целенаправленный поиск в них других частей тех же растений и их детальное исследование могут дать решающий материал в пользу или против гипотезы, развиваемой в настоящей статье.

Мы еще очень плохо знаем ультраструктуру пыльцы беннеттитов. Систематические исследования здесь еще не начинались. Мало даже тщательных наблюдений пыльцы беннеттитов со сканирующим и интерференционным световым микроскопами. Так, неизвестно, каково строение "поры", наблюдавшейся Гаррисом у пыльцы некоторых беннеттитов. Среди беннеттитов пока не обнаружено разных типов устьиц, свойственных покрытосеменным. Раннемеловым покрытосеменным свойственны не только парацитные, но и аномоцитные, латероцитные, гемипарацитные и другие типы устьиц (Urchurch, 1984—1985).

Правда, отсутствие у беннеттитов иных устьиц, кроме парацитных, не удивительно и, вероятно, проистекает из принятой процедуры идентификации листьев беннеттитов: все ископаемые листья, не имеющие парацитных устьиц, просто не признаются беннеттитами. Случалось, что листья с характерной для беннеттитов кутинизацией замыкающих клеток, но не парацитным типом устьиц включались в число цикадовых (Webb, 1981).

Серьезная трудность предлагаемой гипотезы — выведение листьев покрытосеменных со свойственным им сетчатым жилкованием из листьев, известных у беннеттитов, которые если и имеют сетчатое жилкование, то совершенно иное, свойственное другим голосеменным. На это серьезное различие листьев обеих групп указывалось неоднократно. Однако вполне вероятно, что, пытаясь вывести примитивные листья покрытосеменных из листьев какого-либо порядка голосеменных (здесь казались особенно подходящими листья глоссоптерид и кейтониевых — Melville, 1983; Retallack, Dilcher, 1981a; Stebbins, 1974), филогенетики напрасно ограничивались сравнением лишь гомологичных модификаций листьев. Иными словами, сравнивались друг с другом лишь пластинки нормальных вегетативных листьев. Обычно так же поступали и при сравнении разных групп голосеменных, что порождало непреодолимые трудности в семифилогенетическом выведении, например, игловидных листьев хвойных или лентовидных листьев кордаитов от многократноперистых листьев предковых форм (наиболее примитивных голосеменных). Теперь уже ясно, что при выведении разных типов листьев надо учитывать еще два процесса: 1) филлодизацию и 2) распространение онтогенетической программы катафиллов на нормальную вегетативную листву. Филлодизация, вероятно, произошла при переходе от лагеностомовых к кордаитантовым (Meupel, 1984a). Листовые пластинки кордаитантовых по анатомическому строению и макроморфологии поразительно сходны с черешками примитивных лагеностомовых. Второй процесс, видимо, осуществился при возникновении хвойных от кордаитантовых: игловидные листья хвойных появились в результате распространения на вегетативные побеги онтогенетической программы чешуевидных листьев фертильных побегов, т.е. брактей и стерильных чешуй пазушного комплекса (Meupel, 1984a). Нет принципиальных оснований отрицать возможность тех же процессов и при возникновении покрытосеменных от беннеттитов. Это означает, что, обсуждая происхождение листьев покрытосеменных, мы должны сравнивать листья древнейших форм не обязательно с нормальными вегетативными листьями беннеттитов, но и с различными катафиллами. Элементы обертки фруктификаций беннеттитов (рис. 92, в, г) несравненно ближе к листьям покрытосеменных, чем нормальные вегетативные листья. К сожалению, специально по этим признакам катафиллы беннеттитов не сравнивались и вообще их детальное исследование предпринималось лишь изредка (Barale, 1981; Harris, 1969). Существенно, что у катафиллов беннеттитов (типа *Cycadolepis*) наблюдаются отклонения от строгой парацитности устьиц и некоторые устьица выглядят как аномоцитные (Barale, 1981).

В последние годы удалось получить сведения о древнейших фруктификациях покрытосеменных (см. ссылки в начале статьи). Обнаружились как формы, близкие к гипотетическому "раналиевому" предку, так и совершенно иные фруктификации, в том числе олигомерные и однополые. Фруктификации второго типа легче связать с прошедшими гамогетеротопное преобразование фруктификациями беннеттитов. Как могли получиться путем гамогетеротопии цветки "раналиевого комплекса", сказать трудно. Общее с беннеттитами в архитектонике гинецея этих цветков лишь сильное развитие цветоложа. Разумеется, гамогетеротопия могла сопровождаться полимеризацией органов, спирализацией их расположения (как происходит при махровости), но пока это лишь дополнение одной гипотезы другой. Правда, допуская происхождение гнетовых от бенне-

титов (что хорошо согласуется с развиваемой в настоящей статье гипотезой), мы так или иначе допускаем сильную полимеризацию органов вдоль оси фруктификаций. Заметим, кстати, что выведению гнетовых из беннеттитов не препятствует разница в строении листьев тех и других.

Было бы легкомыслием утверждать, что "отвратительная тайна" происхождения цветковых наконец-то раскрыта. Смысл настоящей статьи не в стремлении уже сейчас покончить с этой тайной, а в ином — в показе еще одного направления возможных исследований, в указании на механизм, о котором в данном контексте, вероятно, никто не думал (а если и думал, то не оставил об этом заметного следа в литературе). Короче говоря, гипотеза предлагается лишь в качестве рабочей. В этом статусе ей трудно отказать в праве на существование.

Даже приняв происхождение покрытосеменных от беннеттитов, мы не решаем всех вопросов, связанных с "отвратительной тайной". Дело прежде всего в том, что мы не знаем происхождения самих беннеттитов. Неотеническое происхождение синангиев беннеттитов от таковых тригонокарповых допускал Стидд (Stidd, 1980, 1981). Правда, у тригонокарповых купула превратилась во внешний интегумент, семязачатки стали унитегмическими. Это случилось еще в карбоне, и неясно, мог ли произойти обратный процесс восстановления свободной купулы наподобие той, которую мы знаем у карбоновых лагеностомовых. Для выведения же беннеттитовых прямо из лагеностомовых пока нет достаточных данных, хотя Лонг (Long, 1977) и допускал чуть ли не прямую связь лагеностомовых и покрытосеменных, минуя тригонокарповых. Древнейшие беннеттиты известны из кейпера (среднего—верхнего триаса). Очевидно, предками беннеттитов были какие-то более древние радиоспермические голосеменные, вероятно, позднепермские потомки лагеностомовых и тригонокарповых. О позднепермских радиоспермических голосеменных мы знаем сейчас настолько мало (здесь было бы особенно важно обратиться к голосеменным Катазии), что вопрос о происхождении беннеттитов может перерасти в еще одну "отвратительную тайну" и занять воображение филогенетиков на многие годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ покрытосеменных и основных групп голосеменных по признакам наиболее устойчивым в филогенезе показывает, что предками покрытосеменных должны быть радиоспермические голосеменные (класс *Cycadopsida*). Все порядки класса *Cycadopsida* ранее фигурировали в числе возможных предков покрытосеменных, но далее от соответствующих гипотез пришлось отказаться, так как из женских органов этих голосеменных нельзя вывести орган типа плодолистика путем общепринятых модусов преобразования фруктификаций.

При реконструкции эволюционных преобразований раздельнополых фруктификаций не учитывается возможность гамогетеротопии (переноса первичных и вторичных половых признаков с одного пола на другой пол при половом диморфизме). Гамогетеротопия широко распространена у разных групп животных, и нет оснований отрицать возможность этого явления у растений. Вероятно, именно благодаря гамогетеротопии у кордаитантовых первичный резкий диморфизм фруктификаций сменился мономорфизмом (стробиловидные мужские и женские фруктификации *Cordaitanthaceae* и *Ruflofloraceae*).

Примитивным покрытосеменным, вероятно, было свойственно существенное сходство микроспорофиллов (ламинальных с адаксиальными микроспорангиями) и плодолистиков (также ламинальных с адаксиальными семязачатками). Поэтому можно предположить, что этот мономорфизм (по общей организации) возник путем гамогетеротопии. Предковые фруктификации могли быть существенно диморфными.

При таком допущении наиболее подходящим на роль предка покрытосеменных оказывается порядок Bennettiales. Если предположить, что: 1) женские фруктификации приобрели организацию, до этого свойственную только микроспорофиллам, и 2) получившиеся семяносные органы сложились вдоль средней жилки, то мы получаем примитивный плодолистик типа листовки. Чтобы получились примитивные тычинки из микроспорофиллов некоторых беннеттитовых, достаточно было лишь уменьшиться числу синангиев.

Прочие признаки беннеттитов (строение древесины, гомогенная нкзина, паразитные устьица, нектарники и др.) полностью согласуются с предложенной гипотезой, которая хорошо укладывается и в имеющиеся палеофитогеографические, стратиграфические и палеоэкологические данные о месте, времени и условиях происхождения покрытосеменных. Выведение покрытосеменных из беннеттитов делает понятными многочисленные черты сходства покрытосеменных с гнетовыми, происхождение которых от беннеттитов считается вероятным.

Журнал общей биологии. 1986. Т. XLVII, № 3.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Главный стебель с чередующимися ребрыстыми влагалищами и гладкими междоузлиями. Обр. 3772/73; × 2. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 2. Образец, отнесенный М.Ф. Нейбург (1948, табл. 8, фиг. 4) к *P. eliaschewitschii* (см. также рис. 1). Вдоль узла видны веточные следы. Обр. 2349/1589; × 2. Кузнецкий бассейн. Верхняя пермь.
- Фиг. 3. То же; × 10.
- Фиг. 4. Главный стебель; листья в верхней части влагалища поперечно-морщинистые и, по-видимому, извилисты. Обр. 3772/84; × 3. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 5. Противопечаток голотипа. Обр. 12/321; × 1. Кузнецкий бассейн. Верхняя пермь (фото С.Г. Гореловой)

Т а б л и ц а II

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. I, фиг. 4; × 10.
- Фиг. 2. Влагалище (наверху) и междоузлие главного стебля. Обр. 3772/71; × 2. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 3. Структура влагалища с различными ребрами, соответствующими комиссурам. Обр. 3772/63-3; × 10. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 4. Главный стебель с ветками. Обр. 3772/74; × 2. Местонахождение Кербо

Т а б л и ц а III

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1—3. Тот же образец, что и на табл. II, фиг. 2, сфотографированный с разными направлениями света; × 2.
- Фиг. 4. Влагалище и два междоузлия главного стебля. Обр. 3772/63-3; × 2. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 5. Тот же образец, что и на табл. II, фиг. 4; × 1.
- Фиг. 6. Главный стебель с четырьмя цилиндрическими влагалищами. Обр. 3772/69; × 1. Местонахождение Кербо.

Phyllothesa stellifera Schmal.

- Фиг. 7. Синтип (Schmalhausen, 1879, табл. II, фиг. 6). Обр. 103/1987; × 3. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Phyllothesa sp.

- Фиг. 8. Изолированное влагалище, сходное с изображенным на табл. IV, фиг. 6. Обр. 3772/67; × 5. Местонахождение Кербо

Т а б л и ц а IV

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. II, фиг. 4; × 3.
- Фиг. 2. Главный стебель с ветками (см. также рис. 2). Обр. 3772/77; × 2. Местонахождение Кербо.
- Фиг. 3, 4. Образец с цилиндрическими влагалищами и по-разному направленными свободными частями листьев. Обр. 3772/124; × 2. Местонахождение Кербо

Т а б л и ц а V

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тонкий побег с ветками. Обр. 3772/75; × 1. Местонахождение Кербо.
Фиг. 2. То же, видно цилиндрическое влагалище; × 2.
Фиг. 3. Тот же образец, что и на табл. IV, фиг. 2; × 3.
Фиг. 4. Тонкий неветвистый главный стебель с различимыми цилиндрическими влагалищами (см. также рис. 4). Обр. 3772/62-1; × 3. Местонахождение Кербо.

Phyllothesa equisetitoides Schmalh.

- Фиг. 5. Лектотип (Schmalhausen, 1879, табл. 12, фиг. 3) в правильной ориентации (см. также рис. 8). Обр. 103/1980-1; × 1. Сфотографировано в ксилоле. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Phyllothesa stellifera Schmalh.

- Фиг. 6. Синтип. Обр. 103/1988; × 3. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь

Т а б л и ц а VI

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. III, фиг. 6; справа фрагмент боковой ветви; × 3.

Phyllothesa equisetitoides Schmalh.

- Фиг. 2. Синтип (Schmalhausen, 1879, табл. 12, фиг. 1). Влагалище и свободные части листьев. Обр. 103/1982; × 1. Сфотографировано в ксилоле. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.
Фиг. 3. То же, в сухих условиях, виден пояс влагалища; × 2.

Phyllothesa stellifera Schmalh.

- Фиг. 4. Синтип (Schmalhausen, 1879, табл. 11, фиг. 11). Обр. 103/1276; × 3 (см. также рис. 10). Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.
Фиг. 5. Верхушки листьев с мукро. Обр. 103/1874; × 10. Типовое местонахождение.

Phyllothesa sp.

- Фиг. 6. Изолированное влагалище, сходное с описанным С.Г. Гореловой и Г.П. Радченко (1962) как *P. magnivaginata*. Обр. 3772/65; × 1. Местонахождение Кербо

Т а б л и ц а VII

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. V, фиг. 1; × 2.
Фиг. 2. Образец с повисающими свободными частями листьев (см. также рис. 3). Обр. 3772/157; × 2. Местонахождение Кербо.
Фиг. 3. То же; × 1.
Фиг. 4. Ветка, прикрепленная к фрагменту главного стебля (см. также рис. 5). Обр. 3772/64; × 1. Местонахождение Кербо.
Фиг. 5. Ветки с влагалищами, полностью перекрывающими междоузлия. Обр. 3772/87-1, 2; × 2. Местонахождение Кербо

Т а б л и ц а VIII

Phyllothesa tumaensis Gorel.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. VII, фиг. 4 (см. также рис. 5); × 2.
Фиг. 2. Ветки. Обр. 3772/86-1, 2; × 2. Местонахождение Кербо.
Фиг. 3. То же (см. также рис. 6); × 3.

Tschernovia ? sp.

- Фиг. 4. Фертильный побег, отнесенный С.Г. Гореловой (Горелова, Радченко, 1962) к *P. turanaensis*; × 1. Кузнецкий бассейн. Верхняя пермь.

Tschernovia sp.

Фиг. 5. Один из фертильных образцов, встреченных совместно с *P. tumaensis* в местонахождении Кербо, и идентичный образцам, отнесенным Н.Г. Вербицкой (Вербицкая, Радченко, 1968) к "*Gamophyllites stenophylloides*" Verb. Обр. 3772/148; × 1

Т а б л и ц а IX

Phyllothesa tumaensis Gorel.

Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. VII, фиг. 5; × 3.

Phyllothesa sp.

Фиг. 2. Тот же образец, что и на табл. VI, фиг. 6; × 3.

Tschernovia sp.

Фиг. 3. Тот же образец, что и на табл. VIII, фиг. 5 (см. также рис. 7); × 3.

Phyllothesa equisetitoides Schmalh.

Фиг. 4. Образец, сходный с образцом, изображенным на табл. XI, фиг. 4, и расположенный на том же блоке породы. Обр. 103/1980-3; × 2. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Phyllothesa eliaschewitschii Radcz.

Фиг. 5. Синтип (Радченко, 1934, табл. 3, фиг. 8; Нейбург, 1948, табл. 8, фиг. 2). Кузнецкий бассейн. Верхняя пермь

Т а б л и ц а X

Phyllothesa sp.

Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. III, фиг. 8; × 3.

Phyllothesa stellifera Schmalh.

Фиг. 2, 3. Синтипы [Schmalhausen, 1879, табл. 11, фиг. 9, 10 (противоотпечаток)]. Обр. 103/1986; × 3. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Phyllothesa czekanowskii (Schmalhausen) S. Meyen = "*Sorocaulus*" *czekanowskii* (Schmalh.) Radcz.

Фиг. 4, 5. Голотип (Schmalhausen, 1879, табл. 9, фиг. 15). Обр. 103/1981 (см. также рис. 11); видны влагалища; × 3. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь

Т а б л и ц а XI

Tschernovia sp.

Фиг. 1. Фертильный образец того же типа, что и на табл. VIII, фиг. 5, табл. XI, фиг. 3. Обр. 3772/118; × 1. Местонахождение Кербо.

Фиг. 2. То же; × 2.

Phyllothesa equisetitoides Schmalh.

Фиг. 3. Образец с различным поясом влагалища в том же блоке породы, что и лектотип (см. также рис. 9, 14, г). Обр. 103/1980-2; × 2. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Paracalamites sp.

Фиг. 4. Обр. 103/2153а, отнесенный Шмальгаузенем (1879, табл. 10, фиг. 2) к *Phyllothesa deliquescens*, а Радченко (см. текст, табл. 2) к *Sorocaulus* или *Koretrophyllites*; × 1. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь.

Фиг. 5. То же; × 2.

? *Phyllothesa deliquescens* (Goerpp.) Schmalh.

Фиг. 6. Обр. 103/2152, отнесенный Шмальгаузенем (1879, табл. 10, фиг. 5) к *P. deliquescens*, а Радченко (см. текст, табл. 2) к *Sorocaulus* или *Koretrophyllites*; × 2. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь

Т а б л и ц а XII

Phyllothesca sp.

Фиг. 1. Изолированное влагалище, сходное с изображенным на табл. III, фиг. 8 и табл. X, фиг. 1. Обр. 3772/68; × 3. Местонахождение Кербо.

Phyllothesca czekanowskii (Schmalhausen) S. Meyen = "*Sorocaulus*" *czekanowskii* (Schmalh.) Radcz.

Фиг. 2. Тот же образец, что и на табл. X, фиг. 4, 5; × 1.

Tschernovia ? sp.

Фиг. 3. Обр. 103/2204, отнесенный Шмальгаузенем (1879, табл. 9, фиг. 17) к *P. deliquescens*, а Радченко (см. текст, табл. 2) к *Sorocaulus* или *Koretrophyllites*; × 2. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь.

Tschernovia sp.

Фиг. 4. Обр. 103/2153 (см. также рис. 12), отнесенный Шмальгаузенем (1879, табл. 9, фиг. 16, 16а) к *P. deliquescens*, а Радченко (см. текст, табл. 2) к *Sorocaulus*, *Koretrophyllites* или *P. deliquescens*; × 2. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь. Сфотографировано в ксилоле.

Phylloptys heeri (Schmalh.) Zal.

Фиг. 5. Ветка. бр. 3779/1а-3; × 2. Северная часть Западного Верхоянья, бассейн р. Бытантай, р. Халджин. Нижняя часть эндыбальской свиты. Нижняя пермь.

Фиг. 6. Дубликат оригинала Нейбург (1948). Обр. 2761/982-1; × 3. Сфотографировано в ксилоле. Кузнецкий бассейн, правый берег р. Томь, Кемерово. Нижняя часть кемеровской свиты, кровля пласта Горловского. Нижняя пермь

Т а б л и ц а XIII

? *Phyllothesca deliquescens* (Goepf.) Schmalh.

Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. XI, фиг. 6; × 1.

Фиг. 2. То же, сфотографировано в ксилоле; × 1.

Tschernovia sp.

Фиг. 3. Тот же образец, что и на табл. XII, фиг. 4, сфотографированный в сухих условиях; × 2.

Phyllothesca equisetitoides Schmalh.

Фиг. 4. Обр. 3087/9863, отнесенный Рассказовой (1961а, табл. 5, фиг. 1) к *Koretrophyllites* ? *typicus* Radcz.; × 2. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Фиг. 5. То же, сфотографировано в ксилоле; × 3

Т а б л и ц а XIV

"*Phyllothesca deliquescens*" Schmalh. non Goepf.
(требуется новое название)

Фиг. 1. Обр. 103/2203, отнесенный Шмальгаузенем (1879, табл. 10, фиг. 1) к *Phyllothesca deliquescens*, а Радченко (см. текст, табл. 2) к *Sorocaulus* и *Koretrophyllites*; × 1. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь.

Tschernovia sp.

Фиг. 2, 3. Тот же образец, что и на табл. XII, фиг. 4, табл. XIII, фиг. 3; × 3. Сфотографировано в ксилоле.

Phylloptys heeri (Schmalh.) Zal.

Фиг. 4. Молодой главный стебель с ветвями. Обр. 3745/432; × 1. Левый берег р. Нижней Тунгуски напротив устья р. Боргухли. Боргуклинская свита. Нижняя пермь

Т а б л и ц а XV

Phyllothesca aff. *stellifera* Schmalh.

Фиг. 1. Обр. 3087/955 (см. также рис. 13), отнесенный Рассказовой (1961а, табл. 5, фиг. 4) к *Koretrophyllites* ? *typicus* Radcz.; × 2. Тунгусский бассейн. Верхняя пермь.

Phyllopitys heeri (Schmalh.) Zal.

- Фиг. 2. Главный стебель с ветвями. Обр. 3779/1; × 1. То же местонахождение, что и табл. XII, фиг. 5.
Фиг. 3. Фертильная ветвь. Обр. 3779/11a-1; × 2. То же местонахождение.
Фиг. 4. Дубликат к оригиналу Нейбург (1948). Обр. 2761/981-1; × 1. То же местонахождение, что и табл. XII, фиг. 6

Т а б л и ц а XVI

Phyllopitys heeri (Schmalh.) Zal.

- Фиг. 1. Фертильные ветви. Обр. 3779/13-4; × 2. Местонахождение то же, что и табл. XII, фиг. 5.
Фиг. 2. Лектотип (Schmalhausen, 1879, табл. 14, фиг. 10). Обр. 103/2136; × 2. Тунгусский бассейн. Нижняя пермь.
Фиг. 3. Оригинал к монографии Нейбург (1948, табл. 69, фиг. 3). Обр. 2761/981-2; × 3. То же местонахождение, что и на табл. XII, фиг. 6.
Фиг. 4. Тот же образец, что и на табл. XII, фиг. 4. Сфотографирован в ксилоле; × 3

Т а б л и ц а XVII

Phyllopitys heeri (Schmalh.) Zal.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. XII, фиг. 6, сфотографированный в сухих условиях; × 3.
Фиг. 2. Оригинал к монографии Нейбург (1948, табл. 69, фиг. 2). Обр. 2761/982-2; × 3. То же местонахождение, что и на табл. XII, фиг. 6.

Lophiodendron tyrganense Zalessky

- Табл. XVII, фиг. 3—6, табл. XVIII, фиг. 2—4 и табл. XX, фиг. 1 — моноотпная серия *L. tyrganense* из типового местонахождения.
Фиг. 3. Декортицированный ствол с продольной морщинистостью. Обр. 988/1; × 3.
Фиг. 4. Неотип (№ 988/4a), освещенный с левого верхнего угла (ср. табл. XX, фиг. 1); × 3.
Фиг. 5. Зона роста. Обр. № 988/8; × 1.
Фиг. 6. Слегка декортицированный ствол с хорошо выраженными подлиствыми пузырями. Обр. 988/8; × 3.

Lophiodendron variabile S. Meyen

- Фиг. 7. Поперечное сечение ствола с сохранившейся стелой (рис. 28). Река Парень, левый берег, в 1,3 км ниже устья ручья Белые Снеги. Обр. 3791/184-1. × 3.
Фиг. 8. Листовые подушки. Обр. 3791/46-1; × 2. Типовое местонахождение

Т а б л и ц а XVIII

Phyllopitys heeri (Schmalh.) Zal.

- Фиг. 1. Тот же образец, что и на табл. XVI, фиг. 3, сфотографированный в ксилоле; × 3.

Lophiodendron tyrganense Zalessky

- Фиг. 2. Ствол с продольно-ромбическими листовыми подушками. Обр. 988/3; × 3.
Фиг. 3. Ствол с квадратными листовыми подушками и межподушечными морщинами. Обр. 988/4; × 3.
Фиг. 4. Ствол с продольно-ромбическими листовыми подушками. Обр. 988/3; × 3.

Lophiodendron variabile S. Meyen

Типовое местонахождение

- Фиг. 5. Облиственный побег (=рис. 23). Обр. 3791/7-1; × 1.
Фиг. 6. Молодой облиственный побег. Обр. 3791/47-1; × 5

Т а б л и ц а XIX

Lophiodendron variabile S. Meyen

- Фиг. 1. Голотип. Край побега с основаниями неопавших листьев (-рис. 22). Обр. 3791/45-1; × 10.
Фиг. 2. Листовые подушки. Обр. 3791/49-1; × 1 (см. также рис. 21). Типовое местонахождение.
Фиг. 3. Вариации очертаний листовых подушек в пределах одного побега. Река Парень, левый берег, около устья ручья Белые Снеги. Обр. 3791/237-1; × 1.

Tomiodendron ostrogianum (Zalessky) Radczenko

- Фиг. 4. Неотип. № 2349/28a (-рис.. 29); × 1.

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 5. Ствол с листовыми подушками; обращает на себя внимание сетчатая поверхность коры. Большая Чесноковка, обнажение Прощеталовой. Слой 46. Обр. 873/136; × 1

Таблица XX

Lophiodendron tyrganense Zalessky

- Фиг. 1. Неотип (№ 989/4a), освещенный сверху (ср. табл. XVII, фиг. 4); × 3.

Lophiodendron variabile S. Meyen

Типовое местонахождение

- Фиг. 2. Заостренные листья (-рис. 24). Обр. 3791/87-2; × 3.
Фиг. 3—5. Вариации очертаний листовых подушек. Фиг. 3 (обр. 3791/49-1) — × 3 (см. также рис. 21);
фиг. 4 и 5 (образцы 3791/76a, 48-2) — × 2.

Tomiodendron asiaticum (Zalessky) S. Meyen. Неотип

- Фиг. 6. Фрагмент с листовыми подушками наилучшей сохранности; × 2.
Фиг. 7. Верхняя часть листовой подушки со слепком лигульной ямки (стрелка); × 10. Сфотографировано в ксилоле.

Tomiodendron ostrogianum (Zalessky) Radczenko

- Фиг. 8. Слегка декортицированный образец, несущий хорошо выраженные подлиственные пузыри и продольную штриховку. Обнажение Прощеталовой. Обр. 873/75; × 2

Таблица XXI

Lophiodendron variabile S. Meyen

- Фиг. 1. Побег с неопавшими листьями. Типовое местонахождение. Обр. 3791/49a-1; × 5.

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 2, 3. Стволы с листовыми подушками; обращает на себя внимание сетчатая поверхность коры. То же местонахождение, что и на табл. XIX, фиг. 5. Фиг. 2 (обр. 873/76) — × 1; фиг. 3 (обр. 873/121-2) — × 3.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

- Фиг. 4. Образец, несущий листовые подушки с округленным верхним краем и прямыми нижними краями, формирующими открытый угол. Минусинский бассейн, шахтное поле 9. Обр. 2759/568a; × 2.
Фиг. 5. Две листовые подушки с лигульными ямками (-рис. 30). Река Кан, в 8 км выше г. Канска (Рассказова, 1962, табл. 5, фиг. 9). Обр. 3092/42/1; × 5

Т а б л и ц а XXII

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 1—3. Различно декортицированные листовые подушки. Фиг. 3 показывает лигульную ямку. Большая Чесноковка, обнажение Прощеталовой. Слой 46. Образцы 873/70-1, 126, 70-2; × 10.

Tomiodendron varium (Radczenko) S. Meyen

Фиг. 4. Листовая подушка с неясными очертаниями и хорошо сохранившимся слепком лигульной ямки. Коллекция Радченко. Обр. 12(169)/9259; × 10.

Angarophloios sp.

Фиг. 5. Образец с хорошо выраженными подлиствыми пузырями и нерегулярным листорасположением. Верховье р. Парень. Обр. 3791/265; × 1

Т а б л и ц а XXIII

Lophiodendron variabile S. Meyen

Фиг. 1. Облиственный побег; кили листовых подушек, относящихся к одному ортостиху, выстраиваются в прямую линию. Типовое местонахождение. Обр. 3791/65; × 3.

Фиг. 2. Голотип; листовые подушки (ср. табл. XIX, фиг. 2, табл. XX, фиг. 3 и табл. XXXV, фиг. 5); × 3.

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

Фиг. 3, 4. Различно декортицированные образцы. То же местонахождение, что и на табл. XIX, фиг. 5. Образцы 873/126, 109a-1; × 3.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

Фиг. 5. Часть образца, изображенного в работе Нейбург (1948, табл. 48, фиг. 9); × 5.

Фиг. 6. Обр. 3092/42/1 с хорошо сохранившимися подлиствыми пузырями; × 3. Река Кан, в 8 км выше г. Канска (Рассказова, 1962).

Фиг. 7. Обр. 3092/269, изображенный в работе Рассказовой (1962, табл. 2, фиг. 8), с лигульными ямками и с узором из ромбов, симулирующих листовые подушки (-рис. 47); × 2. Река Чуняя, д. Муторай

Т а б л и ц а XXIV

Lophiodendron variabile S. Meyen

Фиг. 1. Ствол с квадратными листовыми подушками. Река Парень, левый берег, около устья ручья Белые Снеги. Обр. 3791/229; × 5.

Фиг. 2. Поперечное сечение неоппадающих листьев (ср. рис. 25, 26). То же местонахождение. Обр. 3791/241; × 10.

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

Фиг. 3. Листовая подушка (-рис. 31; ср. табл. XXII, фиг. 1—3). То же местонахождение, что и на табл. XXII, фиг. 1—3. Обр. 873/86; × 10.

"*Lepidodendropsis*" *concinna* Radczenko

Фиг. 4, 5. Листья с зубчатым краем на обратной стороне обр. 9(313)/9259, изображенного в работе Радченко (1960) на табл. 3, фиг. 9; × 5, 10. Сфотографировано в спирте.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

Фиг. 6. Обр. 3092/42/14 с различно сохранившимися подлиствыми складками и подлиствыми пузырями (-рис. 45). Река Кан, в 8 км выше г. Канска (Рассказова, 1962); × 3

Т а б л и ц а XXV

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

Фиг. 1. Декортицированный образец с основаниями неоппадающих листьев вдоль левого края. Река Ирбыхан (верхнее течение), левый берег. Обр. 3791/32-1; × 1.

Tomiodendron regulare S. Meyen

Фиг. 2. Голотип, общий вид; × 1.

Tomiodendron varium (Radczenko) S. Meyen

Фиг. 3. Часть голотипа; × 5. Сфотографировано в сухом состоянии.

Ursodendron chacassicum Radczenko

Фиг. 4. Поперечное сечение ствола, показывающее обугленную стелу. Дубликат из коллекции Радченко. Обр. 95(179)/9259; × 10. Минусинский бассейн, гора Изых.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

Фиг. 5. Два различно декортицированных фрагмента, рассматривавшиеся Нейбург (1948, табл. 48, фиг. 7, 7а) как единый образец; × 3.

Лепидофит неясной систематической принадлежности

Фиг. 6. Общий вид обр. 3791/156, листовые подушки которого показаны на рис. 39. Река Парень, левый берег, в 1,3 км ниже устья ручья Белые Снеги; × 1

Т а б л и ц а XXVI

Tomiodendron varium (Radczenko) S. Meyen

Фиг. 1. Голотип № 10(243)/9259; листовая подушка с лигульной ямкой (-рис. 33); × 10. Сфотографировано в спирте.

Фиг. 2, 3. Стереофотоснимки одного и того же участка, показывающие обращенный рельеф и лигульные ямки. Коллекция Радченко. Обр. 93(310)/9259; × 10.

Фиг. 4. Тот же образец; × 5.

Ursodendron distans (Chachlov) S. Meyen

Фиг. 5. Образец, отнесенный Шмальгаузенем (Schmalhausen, 1878, табл. 1, фиг. 8) к *Lepidodendron wijkianum* Heer; × 5.

Lophiodendron tyrganense Zalessky

Фиг. 6. Образец, отнесенный Нейбург (1948, табл. 46, фиг. 10, 10а) к *Lepidodendron ? anomalum* Neuburg; × 5.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

Фиг. 7. Изменение размера листовых подушек в зоне роста. Река Кан, в 8 км выше г. Канска (Рассказова, 1962). Обр. 3092/42/6; × 5

Т а б л и ц а XXVII

Angarophloios leclercqianus S. Meyen. Голотип

Фиг. 1, 2. Стереофотоснимки трансфер-препарата с двумя листовыми подушками, показывающими подлистовой пузырь, самую нижнюю часть листовой пластинки и крылья; × 10.

Фиг. 3. Левая часть трансфер-препарата, показанного на фиг. 1 и 2. Хорошо видны подлистовой пузырь и крылья; × 20.

"*Lepidodendropsis*" *concinna* Radczenko

Фиг. 4. Голотип № 8(273)/9259, ошибочно рассматривавшийся Радченко (1960, табл. 3, фиг. 8а, б) как фертильный побег; верхняя часть; × 5.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

Фиг. 5. Листовая подушка с большим слепком лигульной ямки (см. также табл. XXIX, фиг. 5). Река Чуя, д. Муторай. Обр. 3092/317, изображенный в работе Рассказовой (1962, табл. 2, фиг. 5)

Т а б л и ц а XXVIII

Angarophloios planus (Neuburg) S. Meyen. Голотип

Фиг. 1. Листовая подушка с хорошо сохранившимся подлистовым пузырем; × 10. Сфотографировано в ксилоле.

Фиг. 2. Общий вид в сухом состоянии; × 3.

Ursodendron chacassicum Radczenko

Фиг. 3. Поперечное сечение ствола, показывающее обугленную стелу (-рис. 43; Радченко, 1960, табл. 6, фиг. 2; ср. табл. XXV, фиг. 4). Обр. 23(269)/9259; × 10. Минусинский бассейн, гора Изых.

Фиг. 4, 5. Боковая часть голотипа *Ursodendron meleschtenkoi* Radcz. с неоппадающими листьями, несущими лигульную ямку в пазухе (-рис. 42); × 5, × 10. То же местонахождение

Т а б л и ц а XXIX

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

Фиг. 1. Обр. 873/69 (ср. табл. XXIII, фиг. 3, 4); × 3. Местонахождение то же, что и на табл. XIX, фиг. 5.

Angarophloios leclercqianus S. Meyen

Фиг. 2. Часть голотипа 3791/166a; × 3.

Ursodendron chacassicum Radczenko

Фиг. 3. Листовая подушка с хорошо сохранившимся слепком лигульной ямки (-рис. 42,а). Голотип *Ursodendron meleschtenkoi* Radcz. То же местонахождение. Обр. 22(173)/9259; × 10. Минусинский бассейн, гора Изых.

Angarodendron obrutschewii Zalessky

Фиг. 4. Обр. 3092/318, изображенный в работе Рассказовой (1962, табл. 2, фиг.4), с узором из косых параллелепипедов, симулирующих листовые подушки. Река Чуня, д. Муторай; × 3.

Фиг. 5. Обр. 3092/317, изображенный в работе Рассказовой (1962, табл. 2, фиг. 5), с узором из ромбов, симулирующих листовые подушки. То же местонахождение; × 3

Т а б л и ц а XXX

Lophiodendron variables S. Meyen

Фиг. 1. Листовые подушки (ср. табл. XVII, фиг. 8, табл. XX, фиг. 3—5). Обр. 3791/57; × 2. Типовое местонахождение.

Tomiodendron regulare S. Meyen

Фиг. 2. Голотип; та же листовая подушка, что и на рис. 34 (справа); × 5.

"*Lepidodendropsis*" *concinna* Radczenko

Фиг. 3. Голотип. (ср. табл. XXVII, фиг. 4); × 5. Сфотографировано в спирте.

Angarodendron ? superum (Neuburg) S. Meyen

Фиг. 4. Голотип; листовая подушка; × 10.

Angarodendron obrutschewii Zalessky

Фиг. 5. Обр. 2349/906 с подлиствыми складками, сливающимися в горизонтальные ряды (Нейбург, 1948, табл. 49, фиг. 1, 2); × 2

Т а б л и ц а XXXI

Angarophloios sigillarioides S. Meyen

Фиг. 1. Голотип № 3791/266-1; × 1.

Фиг. 2. Два ортостиха с тесно сближенными листовыми подушками. Типовое местонахождение. Обр. 3791/266-2; × 3.

Фиг. 3. Образец, поперечное сечение которого показано на рис. 38. Река Парень, правый берег, в 100 м ниже устья ручья Белые Снеги. Обр. 3791/263; × 1.

"*Lepidodendropsis*" *concinna* Radczenko

Фиг. 4. Голотип (см. также табл. XXVII, фиг. 4 и табл. XXX, фиг. 3), поперечное сечение листьев; × 10. Сфотографировано в спирте

Angarodendron obrutschewii Zalessky

Фиг. 5. Обр. 3092/269, изображенный в работе Рассказовой (1962, табл. 2, фиг. 8); листовая подушка с лигульной ямкой (-рис. 47); × 10. Река Чуня, д. Муторай

Т а б л и ц а XXXII

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 1. Листовая подушка с лигульной ямкой. Обр. 873/76; × 10. Местонахождение то же, что и на табл. XXII, фиг. 1—3.
- Фиг. 2. Частично декортицированная листовая подушка с латерально смещенной лигульной ямкой. Обр. 873/121-2; × 10. То же местонахождение.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

- Фиг. 3—5. Стереофотоснимки обр. 3092/42/7 (Рассказова, 1962, табл. 5, фиг. 1) с хорошо сохранившимся рельефом; левый и центральный фотоснимки дают рельеф, как он виден в образце, правый снимок — обращенный (первоначальный) рельеф. Река Кан, в 8 км выше г. Канска; × 10. Ср. рис. 48

Т а б л и ц а XXXIII

Tomiodendron kemeroviense (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 1. Верхняя часть листовой подушки, отпрепарированная для показа крыльев и основания листа (-рис. 30). Обр. 873/80-1; × 10. Местонахождение то же, что и на табл. XXII, фиг. 1—3.

Angarophloios altemans (Schmalhausen) S. Meyen

- Фиг. 2. Голотип № 1489/50; × 1.

Облиственный побег, вероятно относящийся к *Tomiodendron kemeroviense* (Chachlov) Radczenko

- Фиг. 3. Обр. 3791/224. Река Парень, левый берег, около устья ручья Белые Снеги; × 3.
- Фиг. 4. Тот же побег в натуральную величину с облиственным побегом *Lophiodendron variabile* S. Meyen справа.

Angarodendron obrutschevii Zalessky

- Фиг. 5. Зона роста (-рис. 46). То же местонахождение, что и на табл. XXVI, фиг. 7. Обр. 3092/49/10; × 2.
- Фиг. 6. Нижняя часть того же образца; × 3

Т а б л и ц а XXXIV

- Фиг. 1. *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., экз. № 3797/814, × 1; мыс Стрелка (Левшинская стрелка) при слиянии рек Кама и Чусовая; солихамский горизонт, 0,5—1,5 м ниже слоя 10 П.А. Власова (1937).
- Фиг. 2. *Viatcheslavia vorcutensis* Zal., экз. № 3090/36, × 2 (Нейбург, 1960б, табл. 7); верхи кунгура или уфимский ярус, воркутинская серия; Печорское Приуралье, Интинское месторождение, шахта 1, отвалы.
- Фиг. 3. *Dictyodendron tetragonum* Chachl., голотип, музей Томского университета, кол. 25, обр. 10, × 5 (Хахлов, 1947, фиг. 10); Кузбасс, Прокопьевский р-н; серпуховский ярус, острогская свита.
- Фиг. 4. То же, нижняя часть образца в декортицированном состоянии.
- Фиг. 5. Лепидофит, аналогичный тем, которые С.Г. Горелова (1978) относит к *Stigmaria ? ostrogiana* Gorel., экз. № 873/133; × 3; Кузбасс, Верхотомское; серпуховский ярус, острогская свита.
- Фиг. 6. *Tomiodendron kemeroviense* (Chachl.) Radcz., экз. № 873/136, листовая подушка (-рис. 51, и; Meyen, 1976, табл. 5, фиг. 39), × 10; там же.
- Фиг. 7. То же, экз. № 873/76 (Meyen, 1976, табл. 4, фиг. 31; см. также табл. XXI, фиг. 2 в настоящей работе), × 3; там же.
- Фиг. 8. Лепидофит типа *Tomiodendron* (-рис. 51, ж), × 5. Фотография в спирте.
- Фиг. 9. Лепидофит типа *Ursodendron* (-рис. 47, д, е), × 10. Фотография в спирте

Т а б л и ц а XXXV

- Фиг. 1—4. *Angarophloios planus* (Neub.) S. Meyen: фиг. 1 — экз. № 4033/265, × 2; различно декортицированные участки ствола, показывающие соответствие между подлиствыми пузырями на листовых подушках (слева) и поровыми лакунами в форме сохранности *Клоптия* (справа); фиг. 2 — экз. № 4033/260, × 2; отпечаток поверхности ствола с листьями, уходящими в

- породу; фиг. 3 — экз. № 4033/259, × 5, листовая подушка с неотпрепарированным основанием листа (-рис. 51, в); фиг. 4 — экз. № 4033/259, × 5; неотстпрепарированные подушки.
- Фиг. 5. *Lophiodendron variabile* S. Meyen, голотип № 3791/45-1 (Meyen, 1976, рис. 4; табл. 2, фиг. 17; см. также рис. 20 в настоящей работе), × 1,8; Северо-Восток СССР, Омолонский массив, верхнее течение р. Ирбычан (левый приток р. Гижиги); нижний карбон, комплекс L—4.
- Фиг. 6, 7. *Angarotheca originalis* Schachl., музей Томского университета, кол. 26, обр. 52 (Хахлов, 1948, фиг. 27); × 5; средний—верхний карбон, комплекс R—2; Кузбасс, Кемеровский р-н, шахта Пионер.
- Фиг. 8. Сердцевинный отлив *Parascalamites* с узловой диафрагмой *Sciadisca*, экз. № 3738/93, × 1 (-Нейбург, 1964, табл. 37, фиг. 2); Инта-Неченский профиль, Печорский бассейн, правый берег р. Нечавож в 5,6 км выше устья, скв. ИК-465, гл. 311—312,2 м; печорская серия, верхняя пермь.
- Фиг. 9. Изолированная узловая диафрагма *Sciadisca petchorensis* Zal., экз. № 3705/146, × 2; средняя Печора, левый приток р. Щугор в 1 км ниже устья Средние Ворота; воркутская серия.
- Фиг. 10. *Phyllothesa tutaensis* Georel., экз. № 3772/6-1, × 1 (=Meyen, 1971с, табл. 16 фиг. 1); Тунгусский бассейн, Р. Таймура у факторин Кербо; верхняя пермь, сульцивный комплекс.
- Фиг. 11. *Equisetinostachys altema* (Neub.). S.Meyen, голотип № 30003/2286 х4 (=Нейбург, 1964б табл. 39б фиг. 2; табл. 41, фиг. 4); Печерское Приуралье, западное крыло Воркутской мульды, скв. 153, гл. 171,5 м, 4 м выше пласта L₁; уфимский ярус, интинская свита

Т а б л и ц а XXXVI

- Фиг. 1. *Phylloptys heeri* (Schm.) Zal., экз. № 2349/416, х2; побеги, отнесенные М.Ф. Нейбург (1948) к *Walchia* sp.; там же, что и на рис. 53, а.
- Фиг. 2. *Sendersonia matura* Mensch. et S.Meyen, голотип № 4570/44, х3; узел с мутовкой стробилов, сфотографировано в ксилоле (=рис. 51); Кузбасс, Егозово-Красноярское месторождение, скв. 5850 (Менчерепская), гл. 384 м, в 12 м ниже угольного пласта Инский II; верхняя пермь, грамотейнская свита, сульцивный комплекс.
- Фиг. 3. То же, экз. № 4570/68а, х3; сфотографировано в ксилоле; там же.
- Фиг. 4. *Annularia jerunakovensis* Neub., голотип № 2761/628, х5 (=Нейбург, 1948, табл. 5, фиг. 2); фрагмент мутовки с мухранными листьями, видна поперечная морщинистость, сфотографировано в ксилоле; Кузбасс, левый берег р. Томи ниже р. Ерунаковой, породы кровли пласта 83; верхняя пермь, тайлуганская свита, сульцивный комплекс.
- Фиг. 5. Тот же экземпляр, клеточная структура на реплике, преп. № 2761/628-а, х40; сфотографировано в косом свете, справа средняя жилка.
- Фиг. 6. *Annularia asteriscus* Zal., экз. № 493/727, х3; наверху сближенные верхушечные розетки; там же, что и на рис. 55, а.
- Фиг. 7. Узловая линия сердцевинного отлива, ассоциирующего со стробилами *Calamostachys* (рис. 55, а), облиственными побегами *Annularia asteriscus* (фиг. 6) и стеблями (табл. XXXVII, фиг. 3—4), экз. № 493/696, х3; там же, что и на рис. 55, а

Т а б л и ц а XXXVII

- Фиг. 1. *Calamostachys* sp., верхушка правого стробила на рис. 55, а; × 10
- Фиг. 2. То же, основание среднего стробила; × 10.
- Фиг. 3. Сердцевинный отлив, ассоциирующий со стробилами *Calamostachys* sp. (рис. 55, а) и листьями *Annularia asteriscus* (табл. XXXVI, фиг. 6), экз. № 493/676, х2; слева наверху стеблевые листья.
- Фиг. 4. Поверхность стебля из той же ассоциации (?), узел с веточными рубцами, экз. № 493/698, х2.
- Фиг. 5. *Asteriothesa* sp., экз. № 3737/20, х3; Среднее Приуралье, левый берег р. Сылвы ниже устья р. Чекарды; верхнекунгурской подъярус.
- Фиг. 6. *Danacites* (= *Orthothesa*) *petchorensis* Fef. sp., экз. № 3009/64, х4; Печерское Приуралье, р. Хей-Яга; средняя часть печорской серии, верхняя пермь.
- Фиг. 7. *Geragartenis* cf. *imitans* (Neub.) S.Meyen, экз. № 2492/558, х2 (=Нейбург, 1948, табл. 13, фиг. 7, 8, 8а; табл. 14, фиг. 1), сфотографировано в спирте; Кузбасс, правый берег р. Усы в 1 км ниже р. Верхней, гора Челыхгая; нижняя пермь, промежуточная? свита, комплекс R-3 или RC-1.
- Фиг. 8. То же, асинхротипонд № 743/2107А (трансфер-препарат), х5; расположение сорусов на перышке; Кузбасс (=рис. 57б)

Т а б л и ц а XXXVIII

- Фиг. 1. Тот же трансфер-препарат, что и на табл. XXXVII, фиг. 8; два соруса; х50.
- Фиг. 2. Тот же экземпляр, целая споровая масса, извлеченная из спорангия, преп. № 743/2107, т. 8, х300.
- Фиг. 3. Споры, тот же преп., т. 2, х100.

- Фиг. 4. Тот же преп., т. 4, споры двух размеров, х100.
 Фиг. 5. *Angaropteridium cardiopteroides* (Schm.) Zal., экз. № 2492/1358а, х1 (=Нейбург, 1948, табл. 34, фиг. 2, типотип); Кузбасс, д. Иваново, шахта "Пионер", породы кровли пласта Нового; средний—верхний карбон, комплекс R-2.
 Фиг. 6. *Angarocarpus ungensis* (Zal.) Radcz., экз. № 988/159, х3; левый берег р. Чумыш у д. Костенково; тот же комплекс.
 Фиг. 7. Пыльца типа *Vesicaspora* в синангии, ассоциирующем с *Phylladodema* и изображенном на рис. 62, в, табл. XXXIX, фиг. 3; преп. № 3743/173-1, т. 1, х300

Т а б л и ц а XXXIX

- Фиг. 1, 2. *Stiphorus biseriatus* S.Meyen; фиг. 1 — экз. № 3773/1785, х3 (=рис. 62, в); фиг. 2 — смоляное тельце и фрагмент нижней (?) кутикулы голотипа на рис. 62а, б, преп. № 3782/273-2а, т. 1, х100.
 Фиг. 3—5. Синангия типа *Pemtotheca*, ассоциирующей с *Phylladodema* (=рис. 62, в), и заключенная в нем пыльца типа *Vesicaspora*, экз. № 3743/173-1; фиг. 3 — х10, сфотографировано в ксилоле; фиг. 4 — преп. № 3743/173-1, т. 2, х1000; фиг. 5 — преп. № 3743/173-1, т. 1, х1000.
 Фиг. 6, 7. Пыльца типа *Protohaploxurpinus* из синангия на рис. 64, б; преп. № 3773/1399-1, т. 1, х500 (фиг. 6) и х1000 (фиг. 7).
 Фиг. 8, 9. Пыльца типа *Alisporites-Falcisporites* (фиг. 8) и смоляное тельце, пораженное бактериями (фиг. 9) из синангия на рис. 64, а; преп. № 3773/1346а; фиг. 8 — т. 2, х500; фиг. 9 — т. 1, х300

Т а б л и ц а XL

- Фиг. 1. *Stiphorus crassus* (Mog.) S.Meyen, кутикула голотипа на рис. 60, е, преп. № 735/50 (60), т. 1, х300.
 Фиг. 2, 3. *S. biseriatus* S.Meyen, устье на верхней (?) эпидерме голотипа (см. рис. 60, а, б), преп. № 3782/273-2, т. 2, х1000; фиг. 2 — нижний фокус, видны внутренние кутиновые шипы в углах клеток; фиг. 3 — верхний фокус, проксимальные папиллы побочных клеток.
 Фиг. 4—8. Спорангий с пылью типа *Vittatina*, преп. № 4552/465-3; фиг. 4 — общий вид растрескавшегося спорангия, х30; фиг. 5 — стенка спорангия, х100; фиг. 6—8 — пыльца, х1000; р. Малая Северная Двина, местонахождение Аристово; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт

Т а б л и ц а XLI

- Фиг. 1. *Sporophyllites petschorensis* (Schm.) Fef., вильчатый микроспорофил, экз. № 3705/154 (=Фефилова, 1978а, табл. 1, фиг. 4); правый берег р. Печоры, обн. 27 В.И. Чалышева; верхняя пермь, верхняя часть печорской серни.
 Фиг. 2. *Callipteris advzensis* Zal., с различно рассеченными перьями, экз. № 3718/154, х1; средняя Печора, обн. 28(6) Т.А. Добролюбовой; верхняя пермь, печорская серня.
 Фиг. 3. *C. advzensis* Zal., жилкование перышек, экз. № 3718/137, х3; там же.
 Фиг. 4—6. *Mauerites gracilis* Zal., экземпляр, с которого получена кутикула; фиг. 4 — верхняя кутикула с устьицами и неровной поверхностью, преп. № 3773/650-1, т. 2, х300; фиг. 5 — экз. № 3773/650а-1, х2; фиг. 6 — противоположный № 3773/650-1, х3; дихотомизирующие ребра на породе отвечают бороздам вдоль жилок; там же, что и на табл. XXXVII, фиг. 5.

Т а б л и ц а XLII

- Фиг. 1, 2. Тот же экземпляр, что и на табл. XLI, фиг. 4—6, преп. № 3773/650-1; фиг. 1 — нижняя кутикула с устьицами и тонкоресчатой поверхностью, т. 4, х200; фиг. 2 — смоляное тельце и фрагмент нижней кутикулы с тонкоресчатой поверхностью, т. 3, х100.
 Фиг. 3. *Mauerites gracilis* Zal., экз. № 3737/150, там же, что и на табл. XXXVII, фиг. 5.
 Фиг. 4. *Cordaites latifolius* (Neub.) S.Meyen, голотип № 2492/333, х40 (Нейбург, 1948, табл. 56, фиг. 2; Мейн, 1966, табл. 32, фиг. 7); ложные жилки между настоящими жилками; Кузбасс, Прокопьевск, шахта 5, отвалы пород по пласту Мощному; нижняя пермь, верхнебалахонская подсерня, комплекс RC-1 или RC-2.
 Фиг. 5, 6. *Ruffloria ex gr. derzavini* (Neub.) S.Meyen, экз. № 3752/572а-8, х40; фиг. 5 — фитолейма справа с оттисками жилок и клеток верхней эпидермы, слева — отпечаток на породе нижней поверхности листа с двумя дорзальными желобками; фиг. 6 — реплика с нижней эпидермы, видны три дорзальных желобка, сфотографировано в косом проходящем свете; Тунгусский бассейн, р. Фокина, в 3 км ниже устья р. Серебряной; нижняя пермь, бургулкинская свита, комплекс RC-1.
 Фиг. 7. *Ruffloria theodorii* (Tch. et Zal.) S.Meyen, экз. № 2276/780, х20 (=Нейбург, 1948, табл. 52, фиг. 1); широкие дорзальные желобки на отпечатке поверхности листа; Кузбасс, д. Старая Балахонка, лог Мосточки в 2 км выше деревни; нижний—средний карбон, комплекс R-2, породы почвы пласта Александровского

Т а б л и ц а XLIII

- Фиг. 1, 2. *Vojnovskya paradoxa* Neub., голотип № 3039/194 (см. рис. 73, ж, з, и); фиг. 1 — отпечаток поверхности оси с плоскими широкими рубцами, оставленными листьями *Nerphopsis* и более мелкими вдутиями в местах прикрепления полиспермов, х2; фиг. 2 — поверхность листа *Nerphopsis* (его прикрепление показано на рис. 73, з внизу), х5.
- Фиг. 3—5. Листья *Cordaites clericii* Zal. (фиг. 3, 4) и чешуя *Leporephyllum* (фиг. 5), ассоциирующие с семенами *Samaropsis irregularis* Neub. (см. рис. 75, а—к); фиг. 3 — сульцевидное жилкование листа, экз. № 3773/1350а, х10; фиг. 4 — лист на рис. 75, д, х2; фиг. 5 — экз. № 3773/1379а-3, х3.
- Фиг. 6. Чешуевидный лист типа *Leporephyllum* с подвернутым верхним краем, экз. № 3714/178, х2 (=Мейен, 1966, рис. 34, г, д; табл. 15, фиг. 5); Печорское Приуралье, Юньягинское месторождение, скв. ЮК-103, гл. 123,3—124 м, низы пакетов R-T; кунгурский ярус, лекворкутская свита.
- Фиг. 7. *Kuznetskia* sp., экз. № 45/73, х2, верхняя часть микроспороклада, сфотографировано в ксилоле; Кузбасс, Ерунаковский р-н, скв. 2593 (Жерновская), гл. 339,2 м, в 16 м ниже пласта 80; верхняя пермь, сульцевидный комплекс.
- Фиг. 8, 9. *K. planiuscula* S.Meyen, пыльца, извлеченная из спорангиев, преп. № 4570/81, х1000; фиг. 8 - т. 9, развернутые и лодочковидные зерна; фиг. 9 — т. 11, лодочковидное зерно; Кузбасс, типовой разрез по р. Томь; верхняя пермь, грамотейнская свита, сульцевидный комплекс, в 19 м выше пласта 66.
- Фиг. 10 *Kuznetskia* sp., экз. 601/1120, х10, прикрепление спорангиев к разветвлениям микроспороклада, видны темные участки на стенке спорангиев; Кузбасс, Кузедеевский р-н, правый берег р. Кондома у д. Верхний Калтан; верхняя пермь, комплекс RC-3.
- Фиг. 11. *Pechorostrobos bogovii* S.Meyen, голотип № 3743/405, х100, волоски на верхушке спорангия на трансфер-препарате; Печорское Приуралье, правый берег р. Большая Сыня в 5 км выше ручья Красный Камень; верхняя пермь, печорская серия

Т а б л и ц а XLIV

- Фиг. 1—11. *Pechorostrobos bogovii* S.Meyen: фиг. 1 — экз. № 4548/12, х3, микроспороклад, снято в ксилоле; фиг. 2 — то же, правая сторона, видны многочисленные волоски на верхушках спорангиев, х10, снято в ксилоле; фиг. 3 — то же, верхушка микроспороклада, х5, снято в ксилоле; фиг. 4 — то же, спорангии, видны темные участки на стенке, преп. № 4548/12-А, х30; фиг. 5 — то же, пыльца в спорангии, преп. № 4548/12, т. 5, х300; фиг. 6 — голотип № 3743/405, х3, микроспороклад и подстилающие чешуи, снято в ксилоле; фиг. 7 — трансфер-препарат с того же экземпляра, слева масса спорангиев с волосками, справа подстилающая чешуя, х10; фиг. 8 — то же, ось микроспороклада с основаниями опавших спорангиев, х10; 9 — то же, преп. № 3743/405-А, х50, темные участки на стенке спорангия; фиг. 10, 11 — пыльцевое зерно с проксимальной щелью, снятое с разным фокусом, преп. № 3743/405, т. 6, х500; там же. что и на табл. XLIII, фиг. 11.
- Фиг. 12. *Vojnovskya paradoxa* Neub., голотип № 3039/194е(С), нижняя часть полисперма с чешуевидными выростами, х5 (см. рис. 26, з сверху)

Т а б л и ц а XLV

- Фиг. 1—5. *Pechorostrobos bogovii* S.Meyen: фиг. 1 — пыльца из споранкия, преп. № 4548/12-А, т. 9 (фото образца см. на табл. XLIV, фиг. 1—4), х1000; фиг. 2 — то же, другой фокус, видны тапетальные (?) зерна; фиг. 3 — пыльцевое зерно из спорангия того же экземпляра, на фигуре смонтированы две фотографии, сделанные с разным фокусом, проксимальная щель отсутствует, преп. № 4548/12, т. 6, х1000; фиг. 4 — лодочковидно сложенное пыльцевое зерно из спорангия того же экземпляра, преп. № 4548/12, т. 9, х500; фиг. 5 — тапетальные ? зерна на стенке спорангия голотипа (см. табл. XLIV, фиг. 6), преп. № 3743/405, т. 9, х1000.
- Фиг. 6—8. Изолированное семя *Bardocarpus discretus* (Neub.) Neub. и прилипшая к его поверхности масса пыльцы; фиг. 6 — экз. № 743/2258-1, х3; фиг. 7 — слипшаяся масса пыльцы с того же экземпляра, преп. № 743/2258-1С, т. 2, х100; фиг. 8 — то же, х300

Т а б л и ц а XLVI

- Фиг. 1. То же, что и на табл. XLV, фиг. 7, 8; тот же преп., т. 1, х300.
- Фиг. 2—6. *Cladostrobos lutuginii* Zal.: фиг. 2 — пыльцевое зерно из спорангия, мешок со всех сторон прижат к телу, так что зерно выглядит безмешковым, преп. № 3761/383-1-17/1, х1000 (ср. рис. 65, д); Тунгусский бассейн, местонахождение Янгуракта (см. рис. 68, 70); фиг. 3 — тот же экземпляр, преп. № 3761/383а-1-20, х1000, мешок отстоит от тела (ср. рис. 65ж); фиг. 4 — то же зерно, сфотографированное с обратной стороны, виден интраретикuloид мешка, х400; фиг. 5 — часть оси стробила с прикрепленными микроспорофилами, х5, сфотографировано в спирте с образца в музее ЗСГУ, Новокузнецк (=Горелова, Радченко, 1962, табл. 32, фиг. 5; Maheshwari,

Meуen, 1975, фиг. 1, F,G); фиг. 6 — то же, х10; Кузбасс, Ерунаковское месторождение, скв. 862, гл. 265 м, 25 м выше пласта 39; верхняя пермь, комплекс RC-4.
Фиг. 7—10. *Krylovia sibirica* Chachl., полиспермы, изображенные (кроме фиг. 7) соответственно на рис. 79,б, г, ж; фиг. 7 — экз. № 4033/21 с семенем, то же месторождение; х3

Т а б л и ц а XLVII

Фиг. 1, 2. *Gaussia cristata* Neub., вид сверху (фиг. 1=рис. 75,в) и сбоку в разрезе (фиг. 2=рис. 75г), х3.
Фиг. 3. *Gaussia cristata* Neub., тот же экземпляр, что и на рис. 73а, х3.
Фиг. 4—7. *G. scutellata* Neub., фиг. 4—6 — голотип; фиг. 4 — общий вид, экз. № 2492/652а, х3; фиг. 5 — отпечатки семяножек с рубцами от опавших семян, экз. № 2492/652, х5; фиг. 6 — семяножка с рубцом от опавшего семени, экз. № 2492/652а, х10 (см. также рис. 75е); фиг. 7 — разрез ножки полисперма с выростами (=рис. 75д), снято в ксилоле, х10.
Фиг. 8. *Zamiopteris* ex.gr. *neuburgiana* S.Meуen, экз. № 4552/69, х1; Средняя Азия, Ленинабадская обл., Кураминский хребет, р. Башбулаксай, местонахождение Сарытайпан; кунгурский—уфимский ярусы, равашская свита

Т а б л и ц а XLVIII

Фиг. 1, 2. *Ruffloria* ex gr. *derzavinii* (Neub.) S.Meуen: фиг. 1 — отпечаток нижней поверхности листа с дорзальными желобками, видно их вставление, экз. № 4559/10, х10; фиг. 2 — широкое окаймленное основание листа, экз. № 4559/57-1, х2; там же, что и на табл. XLVII, фиг. 8.
Фиг. 3: *Nephropsis thomboidea* Neub., экз. № 4559/22, х2; там же.
Фиг. 4. Изолированная семенная чешуя *Pseudovoltzia* sp.; ассоциирующие шишки, листья и семя см. на табл. XLIX, фиг. 3—6; Кировская обл., Малмыжский р-н, бассейн р. Вятки, левый берег р. Китяк напротив д. Китяк, верхнеказанский подъярус; экз. № 1438/6, х3.
Фиг. 5. *Wattia* sp., экз. № 3707/193, х1; Северо-Западный Пай-Хой, ханьон р. Хейяга; верхняя пермь, печорская серия.
Фиг. 6. *Glossopteris tuguscana* (Neub.) Zimina, голотип № 3703/225, х2; (=Бобров, Неябург, 1957, рис. 1, д); Тунгусский бассейн, правый берег р. Верхняя Пелятка в 3,2 км выше устья; верхняя пермь, комплекс RC-3 или RC-4.

Т а б л и ц а XLIX

Фиг. 1. *Wattia* sp., экз. № 4100/194, х2; Западное Притиманье, правый берег р. Вымь в 4 км ниже устья р. Коин.
Фиг. 2. Гинкгоподобный лист, экз. № 3773/626, х1; то же местонахождение, что и на табл. XXXVII, фиг. 5.
Фиг. 3—6. *Pseudovoltzia* sp.: фиг. 3 — экз. № 1438/24, х2, женская шишка, изолированную семенную чешую см. на табл. XLVIII, фиг. 4, то же местонахождение; фиг. 4 — экз. № 1438/23, х2, женская шишка на конце облиственного побега, слева сверху семя, показанное на фиг. 5; фиг. 5 — см. объяснение к фиг. 4, х10; фиг. 6 — вегетативные побеги, прежде наверно относившиеся к *Ullmannia*, экз. № 1438/4, х3.
Фиг. 7. *Pseudovoltzia* sp., экз. № 3737/259, х1, женская шишка, ассоциирующая с вегетативными побегами, описанными в литературе как *Walchia appressa* Zal., то же местонахождение, что и на табл. XXXVII, фиг. 5

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьев А.Р., Грайзер М.И., Ульмасвай Ф.С.** О возрасте тушамской свиты Сибирской платформы // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189, № 5. С. 1065—1068.
- Ананьев А.Р., Еганов Э.А.** О возрасте быстрянкой свиты на юго-востоке Западной Сибири в связи с открытием в ней *Cyclostigma kiltorkense* Naughton в районе Ужура // Докл. АН СССР. 1957. Т. 113, № 2. С. 403—406.
- Ананьев А.Р., Михайлова Ю.В.** О возрасте отложений нижней части Минусинской серии в связи с открытием *Lepidodendropsis himeri* Lutz в самохвальской свите // Докл. АН СССР. 1958. Т. 123, № 6. С. 1081—1084.
- Ананьев А.Р., Михайлова Ю.В.** [См.: Биостратиграфия палеозоя ... 1962]
- Ананьев В.А.** Лепидофит *Ursodendron distans* (Chachlov) nov. comb. из отложений нижнего карбона Минусинских впадин и Кузнецкого бассейна // Природа Кузбасса. Новокузнецк, 1973. С. 182—187.
- Ананьев В.А.** О возможности проведения границы между девонем и карбоном в Минусинских впадинах по палеоботаническим данным // Геология и полезные ископаемые Сибири. Стратиграфия и палеонтология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974 а. Т. 1. С. 19—20.
- Ананьев В.А.** К изучению нижнекаменноугольных лепидофитов Ангариды // Геология и полезные ископаемые Сибири. Стратиграфия и палеонтология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974 б. Т. 1. С. 16—18.
- Ананьев В.А.** Материалы к изучению плауновых растений пограничных слоев девона и карбона Новоселовского района (Красноярской край) // Тр. Том. ун-та. 1974 в. Т. 227. С. 16—30.
- Ананьев В.А.** Специфика изучения нижнекаменноугольных плауновидных Ангарской области // Тр. Том. ун-та, 1974 г. Т. 232. С. 194—202.
- Ананьев В.А.** О систематическом положении вида *Lepidodendropsis himeri* Lutz Материалы I конф. молодых ученых. Томск, 1974 д. Вып. 2. С. 98—100.
- Ананьев В.А.** Основные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. 85 с.
- Андреева Е.М., Мандельштам М.О., Радченко Г.П.** и др. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузбасса. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 407 с.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г.** К вопросу об "острогской свите" Кузбасса. М.: Наука, 1975. С. 93—106. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 220).
- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области / Ред. Л.Л. Халфин.** Новосибирск, 1962. Т. 3 (Верхний палеозой). 569 с. (Тр. СНИИГИМС; Вып. 21).
- Бобров В.А., Нейбург М.Ф.** О верхнепермских угленосных отложениях Южной Монголии // Докл. АН СССР. 1957. Т. 114, № 3. С. 609—612.
- Борсук М.О.** Под *Kazakhiodendron* // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды (Тр. ВСЕГЕИ, Н.С.: Вып. 12, Палеонтология). 1956. С. 203—205.
- Будников В.И.** Закономерности осадконакопления в карбоне и перми запада Сибирской платформы: Автореф. дис. ... докт. геол.-минерал. наук. Томск, 1972. 63 с.
- Бураго В.И.** Новый вид рода *Tomia* из верхнепермских отложений Южного Приморья // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 141—144.
- Бураго В.И.** О флористических связях между западными и восточными частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94—103.
- Бураго В.И.** Элементы мезозойской флоры в позднепермской флоре Южного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 45—51.
- Бураго В.И.** *Taeniopteris* в пермских отложениях Южного Приморья // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 127—137.
- Бураго В.И.** Раннепермская флора Даубинской зоны // Дальневосточная палеофлористика Хабаровск, 1979. С. 49—67. (Тр. Биол.-почв. ин-та. ДВНЦ АН СССР. Н. С.; Т. 53 (156)).
- Бураго В.И., Киселева А.В., Котляр Г.В.** и др. Палеонтологическая характеристика пермских отложений Южного Приморья // Палеозой Дальнего Востока. Хабаровск, 1974. С. 214—235.
- Варюхина Л.М.** Споры и пыльца красноцветных и угленосных отложений перми и триаса северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1971. С. 3—158.
- Варюхина Л.М., Колода Н.А., Молин В.А.** и др. Биогеографическое районирование Европейского Севера СССР (пермь и триас). Л.: Наука, 1975. 308 с.
- Вахрамеев В.А.** Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных *Cheilelepidiaceae* // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 19—34.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.** Палеозойские и мезозойские

- флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 837 с. (Тр. ГИН АН СССР Вып. 208).
- Вахрамеев В.А., Красилов В.А.* Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана // Палеонтол. дурн. 1979. № 1. С. 121—128.
- Вербицкая Н.Г., Радченко Г.П.* Новые сибирские членистостебельные // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968. С. 13—18.
- Власов П.А.* Обнажение Левшинской стрелки // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. Вып. к XVII сес. Междунар. геол. конгр. 1937. Ч. 1. С. 67—73.
- Глухова Л.В.* Значение микроморфологии для систематики рода *Ruflofia* // Палеонтол. журн. 1969. № 2. С. 107—116.
- Глухова Л.В.* Эпидермальное строение раннепермских и каменноугольных *Ruflofia* Кузбасса // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 2. С. 185—192.
- Глухова Л.В.* К систематике рода *Ruflofia* // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 116—121.
- Глухова Л.В.* О находке *Entsovia* в карбоне Тунгусского бассейна // Палеонтол. журн. 1978. а. № 3. С. 139—140.
- Глухова Л.В., Меньшикова Л.В.* Микроструктура кордаитов из верхнепермских отложений Кузнецкого бассейна // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 107—117.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О представителях семейства *Peltaspermaeae* из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 124—138.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О соотношении комплексов растительных макро- и микрофоссилий в перми Ангариды // Палеонтол. журн. 1980. № 4. С. 114—122.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 401).
- Горелова С.Г.* Новый позднепермский кузнецкий корэтрофиллит // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960. Ч. 1. С. 29—30.
- Горелова С.Г., Мейен С.В., Сухов С.В.* Палеоботаническая характеристика стратиграфических подразделений верхнепалеозойских отложений Средней Сибири // Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1978. С. 111—125.
- Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л.* Фитостратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Тр. СНИИГТИМС. 1973. Вып. 140. С. 3—170.
- Горелова С.Г., Радченко Г.П.* Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. С. 39—242. (Тр. ВСЕГЕИ; Т. 79).
- Грайзер М.И.* Нижнекаменноугольные отложения Саяно-Алтайской складчатой области. М.: Наука, 1967. 146 с.
- Гроссгейм А.А.* Ксероморфогенез и некоторые вопросы истории флоры // Ботан. журн. 1947. Т. 32, № 1. С. 43—44.
- Дибнер А.Ф.* Пыльца кордаитовых Ангариды // Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и био-стратиграфия. 1971. Вып. 32. С. 5—66, 79.
- Дибнер А.Ф.* Опыт установления палинозон на примере верхнепалеозойских отложений Западной Ангариды // Тр. Всесоюз. н.-и. геол. ин-та. 1977. Вып. 279. С. 31—36.
- Дибнер А.Ф., Любер А.А.* Комплексы миоспор из верхнепалеозойских отложений Сибирской платформы и их значение для стратиграфии // Палеопалиноботанический метод в стратиграфии. Л., 1968. С. 41—51.
- Добрускина И.А.* Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическая положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 35—58. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 190).
- Добрускина И.А.* Триасовые лепидофиты // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 111—124.
- Добрускина И.А.* Роль пельтаспермовых птеридоспермов в позднепермских и триасовых флорах // палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 120—132.
- Добрускина И.А.* Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 346).
- Добрускина И.А.* Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 182 с.
- Долуденко М.П.* О соотношении родов *Rachypteris* и *Thinnfeldia* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 14—34. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 190).
- Дуранте М.В.* Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с. (Тр. Совместн. Сов.-ММонг. геол. эксп.; Вып. 19).
- Дуранте М.В.* Возможности зональных фитостратиграфических подразделений (на примере флороносных верхнепалеозойских отложений Северной Евразии) // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 29—37.
- Дуранте М.В.* О соотношении верхнепермской флоры Наньшаня с одновозрастными ангарскими флорами // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 125—135.
- Дуранте М.В., Израилев Л.М.* Флористические комплексы и стратиграфия каменноугольных и пермских отложений меридиональной части Западного Верхоянья // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, № 4. С. 112—124.
- Дюфур М.С., Ерешко Э.М., Лебедев М.М.* и др. О спорово-вильцевых комплексах из метаморфизированных отложений Камчатки и возрасте вмещающих их толщ // Вопр. региональной геологии. 1977. № 2. С. 103—113.
- Есаулова Н.К.* Новые данные о филладодермах верхней перми Татарины // Материалы по стратиграфии верхней перми на территории СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. С. 181—196.
- Залесский М.Д.* О двух новых ископаемых растениях из нижнекаменноугольных отложений Донецкого бассейна // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. 1930. № 3. С. 229—233.
- Залесский М.Д.* О двух новых *Dicranophyllum* из артинских отложений Приуралья // Изв. АН

СССР. Отд. матем. и естеств. наук. 1932. № 9. С. 1361—1364.

Залесский М.Д. О подразделениях и возрасте антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук. 1933 а. № 4. С. 607—630.

Залесский М.Д. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук. 1933 б. № 8. С. 1213—1258.

Зимина В.Г. О Nephropsis из пермских отложений Южного Приморья // ископаемые фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток, 1969. Ч. 1. С. 79—94.

Зимина В.Г. Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. М.: Наука, 1977. 127 с.

Ищенко Т.А. Лепидодендропсисовая флора на южной окраине Донецкого бассейна // Палеонтол. журн. 1961. № 3. С. 98—102.

Каменева Г.И., Пovyшева Л.Г., Сосипатрова Г.П. и др. О возрасте почорской серии // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230. № 5. С. 1180—1182.

Киричкова А.И., Храмова С.Н. О некоторых птеридоспермовых из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск. 1980. С. 3—18.

Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосемянных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с.

Котова И.З. Палинологическая характеристика нижнемеловых отложений Марокканский впадины (скв. 416) // Пробл. совр. палинологии. Новосибирск: Наука, 1984. С. 124—126.

Красилов В.А. О классификации органов древних растений: Тез. докл. к XIII сес. Всесоюз. Палеонтол. о-ва Л., 1967. С. 28—30.

Красилов В.А. К вопросу об определении палеоботанических таксонов форм-род и орган-род (в порядке обсуждения) // Палеонтол. журн. 1969. № 2. С. 125—126.

Красилов В.А. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 6. С. 679—689.

Красилов В.А. Эволюция и систематика хвойных (критический обзор) // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 7—20.

Красилов В.А. О морфологии и систематике гинкговых и чекановских // Палеонтол. журн. 1972. № 1. С. 113—118.

Красилов В.А. Предки покрытосемянных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 76—106.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.

Кренке Н.П. Соматические показатели и факторы формообразования // Феногенетическая изменчивость. М.: Биол. ин-т им. Тимирязева, 1933—1935. Т. 1. С. 11—415.

Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 21—85.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостептехиздат, 1957. 650 с.

Кронквист А.Г., Тахтаджян А.Л., Циммерман В. Высшие таксоны Embryophyta // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 629—634.

Кузькокова Н.Н., Михайлова З.П., Черных В.А. и др. Опорный разрез нижней перми р. Кожим // Науч. докл. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1980. Вып. 58. с. Препринт.

Линчевский И.А. От редакции русского издания // Международный кодекс ботанической номенклатуры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.

Любичев А.А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 7—29.

Маловецкая И.М., Новожилов Н.И., Садовников Г.Н. Этапы развития флоры и пресноводной фауны Тунгусского бассейна в поздней перми и раннем триасе // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Л.: Наука, 1976. С. 296—302.

Материалы по флоростратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области / Ред. Г.П. Радченко. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. 252 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.; Т. 79).

Масумов А.С., Борисов О.М., Бенш Ф.Р. Верхний палеозой Среднего и Южного Тянь-Шаня. Ташкент: ФАН, 1978. 176 с.

Мейен С.В. Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордантов // Палеонтол. журн. 1962. № 2. С. 133—144.

Мейен С.В. Предисловие. Дополнительные данные к морфологии Tschernovia // Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2. Членистостебельные (Sphenopsida). М.: наука, 1964. С. 5—6, 77—78. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 111).

Мейен С.В. Кордантовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966 а. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 150).

Мейен С.В. О палеофлористическом районировании территории СССР в харбоне // Палеонтол. журн. 1966 б. № 4. С. 109—113.

Мейен С.В. О методике исследования и описания ископаемых растений // Палеонтол. журн. 1968 а. № 3. С. 103—112.

Мейен С.В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // Докл. АН СССР. 181968 б. Т. 180. № 4. С. 186—189.

Мейен С.В. Новые роды Entsovia и Slivkovia из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. 1969. № 4. С. 93—100.

Мейен С.В. Некоторые теоретические вопросы современной палеоботаники // Палеонтол. журн. 1970 а. № 4. С. 3—15.

Мейен С.В. Каменноугольные флоры. Пермские флоры // Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970 б. С. 43—157. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).

Мейен С.В. Концепция рода в палеоботанике // III Международная палинологическая конференция. Новосибирск, 1971 а. 10 с.

- Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья. М.: Наука, 1971б. С. 294—308. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).
- Мейен С.В. Современная палеоботаника и эволюционная теория // Природа. 1971 в. № 2. С. 48—57.
- Мейен С.В. Основные проблемы палеофлористики карбона и перми // Стратиграфия. Палеонтология. Т. 3 (Итоги науки и техники). М.: ВИНТИ, 1972. С. 94—107.
- Мейен С.В. Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидодитов // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 97—110.
- Мейен С.В. Cardiolepidaceae — новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 130—140.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 495—508.
- Мейен С.В. Новые данные о спороношениях верхнепалеозойских папоротников Ангариды // Палеонтол. журн. 1982 а. № 4. С. 108—111.
- Мейен С.В. Органы размножения голо-семенных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биологии. 1982б. Т. 43. № 3. С. 303—323.
- Мейен С.В. Фруктификация верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1982 в. № 2. С. 109—120.
- Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голо-семенных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 3—14.
- Мейен С.В. Верить ли геологической летописи? // Знание — сила. 1984. № 2. С. 7—10.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В. Пельтаспермовые птеридоспермы рода *Tatrina* // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 116—132.
- Мейен С.В., Меньшикова Л.В. Систематика верхнепалеозойских членистостебельных семейства *Tschetoviacae* // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 6. С. 721—729.
- Мейен С.В., Мигдисова А.В. Эпидермальное исследование анарговских *Callipteris* и *Compsopteris* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 59—84. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 190).
- Мейер Н.Р., Тахтаджян А.Л. Подкласс хвойные, или пиниды (*Pinidae*). Спородерма // Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 327—328.
- Меннер В.В., Сарычева Т.Г., Черняк Г.Е. [См.: Стратиграфия каменноугольных..., 1970].
- Могучева Н.К. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна // Тр. СНИИГГиМС, 1973. Вып. 154. 160 с.
- Молин В.А., Колода Н.А. Верхнепермские спорово-пыльцевидные комплексы севера Русской платформы. Л.: Наука, 1972. 100 с.
- Муравьев И.С., Коновалова М.В., Иоффе Г.А. Казанские отложения Западного Притиманья // Материалы по региональной геологии. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1975. С. 20—30.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с. (Палеонтология СССР; Т. 12, ч. 3. вып. 2).
- Нейбург М.Ф. Опыт фито-стратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангариды и Гондваны (Индия) // Вопр. геологии Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. С. 765—798.
- Нейбург М.Ф. Новые представители нижнепермской флоры Ангариды // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102, № 3. С. 613—616.
- Нейбург М.Ф. О "новом" роде *Ricciopsis* Radczenko и некоторых методах в палеоботанической работе // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957. № 2. С. 105—108.
- Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. М.: Изд-во АН СССР, 1960а, 104 ис. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 19).
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 1. Плауновые и гинкговые (*Lycopodiales et Ginkgoales*) // М.: Изд-во АН СССР, 1960 б. 64 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 43).
- Нейбург М.Ф. *Pleuromcia Corda* из нижнетриасовых отложений Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960 в. С. 65—92. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 43).
- Нейбург М.Ф. Семейство *Vojnovskyaceae* Neuburg, 1955 // Основы палеонтологии. Голо-семенные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 301.
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2. Членистостебельные (*Sphenopsida*). Б.: Наука, 1964. С. 5—139. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 111).
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3. Кордаитовые войновские и семена голосеменных. М.: Наука, 1965. 144 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 116).
- Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 468 с. (Палеонтология СССР. Н. С. Т. 1).
- Новик Е.О. Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения. Киев: Наук. думка, 1968. 342 с.
- Осипова И.А., Бельская Т.Н. Опыт литолого-палеозоологического изучения визе-намюрских отложений Московской синеклизы // Литология и полезные ископаемые. 1967. № 5. С. 118—142.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с.
- Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 743 с.
- Ашуркова М.В. Мегаспоры из каменноугольных отложений Тунгусской угленосной площади // Палеопалинологический метод в стратиграфии. Л., 1968. С. 52—61.
- Палеонтология. Л.: Недра, 1966. Т. 1, 2.
- Палинология протерофита и палеофита. М.: Наука, 1974. 222 с. (Тр. III Междунар. палинол. конф.).
- Парфенова М.Д., Сухов С.В. [См.: Биостратиграфия палеозоя..., 1962].
- Пашкевич Н.Г., Дрягина Л.Л., Петерсон Л.Н., Сузарева Л.Г. Миоспоры позднепалеозойских растений Средней Сибири // Применение

информационно-поисковой системы в палеопалинологии для решения некоторых таксономических и стратиграфических задач. Якутск, 1974. С. 50—156.

Петрова Е.К. Пермские комплексы из центральной части Вилюйской синеклизы и их стратиграфическое значение // Применение информационно-поисковой системы в палеопалинологии для решения некоторых таксономических и стратиграфических задач. Якутск, 1978. С. 157—168.

Принада В.Л. Ископаемая флора корвунчанской свиты. Бассейн реки Нижней Тунгуски. М.: наука, 1970. 79 с.

Путеводитель экскурсии по разрезам палеозойских и мезозойских отложений Кузбасса: III Международная палинологическая конференция. Новосибирск. 1971. 96 с.

Путеводитель экскурсии по Кузнецкому бассейну: VIII Международный конгресс по стратиграфии и геологии карбона. М.: Наука, 1975. 169 с.

Радченко Г.П. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна // Материалы по геологии Западно-Сибирского края. 1934. Вып. 13. С. 3—55.

Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 2. С. 42—153.

Радченко Г.П. Роды *Staurofucus*, *Martjanowskia*, *Ricciopsis*, *Siberiodendron*, *Tomiodendron*, *Abacodendron*, *Koretrophyllites*, *Sorocaulus*, *Paraschizoneura* // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. М.: Госгеолтехиздат, 1956 а. С. 190—194. (Тр. ВСЕГЕИ; Вып. 12. Палеонтология).

Радченко Г.П. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1956 б. С. 110—206.

Радченко Г.П. К вопросу о первом проявлении ботанико-географической и климатической зональности в Северной Евразии // Вопр. палеоботаники и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957 а. С. 42—63. (Тр. I сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва).

Радченко Г.П. Морфологические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции // Сборник памяти А.Н. Криштофовича. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1957 б. С. 33—54.

Радченко Г.П. Новые раннекаменноугольные плауновидные Южной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960 а. Ч. 1. С. 15—28.

Радченко Г.П. Новый раннекаменноугольный прапалоротник Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960 б. Ч. 1. С. 45—49.

Радченко Г.П., 1962 [См.: Материалы...].

Радченко Г.П. Наземная флора (распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование) // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 447—460.

Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 447—460.

Радченко Г.П., Шведов Н.А. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна реки Нижней Тунгуски // Тр. Арктич. н.-и. ин-та. 1940. Т. 157. С. 5—140.

Радченко М.И. Флора каменноугольных отложений Карагандинского бассейна и Восточного Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1958. Вып. 2(31). С. 28—36.

Радченко М.И. О роде *Cardiopteris* Schimper из нижнекаменноугольных отложений Восточного Казахстана // Тр. ИГН АН КазССР. 1960. Т. 3. С. 63—67.

Расказова Е.С. Членистостебельные верхнего палеозоя из Тунгусского бассейна // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. 1961. С. 46—73. (Тр. НИИГА; Вып. 24).

Расказова Е.С. Ископаемая флора катской свиты Тунгусского бассейна. М.: Наука, 1962. С. 3—56. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 67).

Расказова Е.С. Хвойные в перми Тунгусского бассейна // Научно-исслед. ин-т геол. Арктики: Сб. ст. по палеонтологии и биостратиграфии. 1963. Вып. 31. С. 72—78.

Руженцов В.Е. Изменение органического мира на рубеже палеозоя и мезозоя // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наха, 1965. С. 117—136. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 208).

Садовников Г.Н. О возрасте вулканогенных образований Тунгусской синеклизы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1964. № 11. С. 68—77.

Садовников Г.Н. Стратиграфия и палеонтологическая характеристика верхнепермских и триасовых отложений центральной части Тунгусской синеклизы: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М., 1965. 19 с.

Садовников Г.Н. Окаменелости членистостебельных из тутончанской свиты верхней перми Тунгусского бассейна // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 6. С. 830—836.

Салганик Л.М. Англо-русский словарь генетических и цитологических терминов. Новосибирск: Наука, 1973. 143 с.

Сальменова К.З. Пермская флора Северного Прибалхашья // Палеонтол. журн. 1978. № 5. С. 122—127.

Сальменова К.З. Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 119—127.

Самылина В.А. Значение эпидермально-кутикулярных исследований листьев для познания мезозойских голосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С.31—42.

Сенянинова-Корчагина М.В. О ксероморфизе вечнозеленых болотных верескоцветных // Учен. зап. ЛГУ. 1956. № 213. Сер. геогр. наук, вып. 11. (Ючерки по растительному покрову СССР; Сб. 2). С. 3—110.

Сиверцева И.А. О нижнепермской флоре Памира по палиноогическим данным // Палинология протерозоя и палеофита. М.: Наука, 1974. С.139—141.

Сиверцева И.А. О пермской флоре Камчатки // Вестн. ЛГУ. 1975. № 18. С. 141—145.

Сиверцева И.А., Смирнова А.И. О пермской флоре Камчатки // Основные вопросы палеонтологии перми и триаса СССР: Тез. к семинару 22—26 октября 1973 г. Сыктывкар, 1973. С. 25—26.

Сикстель Т.А. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Фергана // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент, 1962. Кн. 1. С. 284—414.

Сикстель Т.А. К фитостратиграфии перми Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966. С. 5—60.

Скворцов А.К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М.: Наука, 1968, 262 с. (Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые МОИП. Н. С., отд. ботан.; Вып. 15(23)).

Скрипко О.К. Об одном углеобразователе пласта Челинского II Анжерского района Кузбасса // Учен. зап. Том. ун-та. Естеств. науки. 1962. № 44. С. 17—25.

Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 269 с.

Смирнов Н. Растительные остатки из Ursa-Stufe реки Улу-Кем // Тр. СПб. о-ва естеств. Секц. геол. и минерал. 1912. Т. 35, вып. 5. С. 137—144.

Снигиревская Н.С. Анатомическое изучение растительных остатков из угольных почеч Донбасса. Семейство Lepidodendraceae // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1964. Вып. 5. С. 5—38.

Снигиревская Н.С. Takhtajanodoxa Snig. — новое звено в эволюции плауновидных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 45—53.

Станиславский Ф.А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев: Наук. д-ка, 1976. 257 с. Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Верхоянья / Под ред. В.В. Меннера, Т.Г. Сарычевой, Г.Е. Черняка. Л.: Недра, 1970. 190 с. (Тр. НИИГА; Вып. 154).

Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири // Тр. СНИИИГГМС. 1969. Вып. 64. 264 с.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.

Тахтаджян А.Л. Класс гнетовые, или гнетопсиды (Gnetopsida) // Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978 а. Т. 4. С. 299—309.

Тахтаджян А.Л. Отдел голосеменные (Pino-phyta, или Gymnospermae). Общая характеристика. Подкласс хвойные, или пиниды (Pinidae). Общая характеристика // Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978 б. Т. 4. С. 257—263, 317—335.

Тахтаджян А.Л. Отдел цветковые, или покры-

тосеменные растения (Magnoliophyta, или Angiospermae). Общая характеристика // Жизнь растений. Цветковые растения. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. ч. 1. С. 7—8.

Тахтаджян А.Л., Вахрамеев В.А., Радченко Г.П. (ред.). 1963. [См.: Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные].

Тэфанова Т.А. Казанская флора района Тарловки на Каме // Геология Поволжья и Прикамья. Казань, 1971. С. 74—122.

Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Проблемы филогении растений. М., 1965. С. 175—189. (Тр. МОИП; Т. 13).

Толстых А.Н. Позднепалеозойская флора восточной части Тунгусской синеклизы. М.: Наука, 1969. 124 с.

Урманцев Ю.А. Изомерия в живой природе. 1. Теория // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 153—169.

Урманцев Ю.А. Что должно быть, что может быть, чего быть не может для системы // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 294—304.

Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральяского прогиба. Л.: Наука, 1973. 192 с.

Фефилова Л.А. Новые пермские растения Предуральяского прогиба // Геология и полезные ископаемые Северо-Востока Европейской части СССР: Ежегодник, 1975. Сыктывкар, 1976. С. 38—45.

Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1978 а. 119 с.

Фефилова Л.А. Sporophyllites из верхнепермских отложений Северного Приуралья и его таксономическое положение // Тр. Ин-та геол. Коми фил. АН СССР, 1978 б. Вып. 25. С. 29—41.

Халфин Л.Л. (ред.) [См.: Биостратиграфия палеозоя..., 1962].

Хахлов В.А. Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна // Тр. Н.-и. угольного ин-та "Востокугля". Серия Г. 1931. Вып. 4. С. 1—33.

Хахлов В.А. Остатки пермо-карбоновой флоры на Алтае. Томск, 1933. С. 1—18. (Материалы по геологии Западно-Сибирского края; № 4).

Хахлов В.А. Палеоботаническое обоснование новой стратиграфической схемы Кузбасса // Тр. Н.-и. угольного ин-та "Кузбассугля". (1933). 1934. С. 1—28.

Хахлов В.А. Ископаемые растения Осинского района Кузбасса // Тр. Том. ун-та. 1938. Т. 93. С. 63—103.

Хахлов В.А. Ископаемые растения балахонской свиты Кемеровского района Кузбасса // Тр. Том. ун-та. 1939. Т. 96. С. 1—20.

Хахлов В.А. Стратиграфия Тунгусского угленосного бассейна на основании изучения ископаемой флоры. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1940 а. С. 176—199. (Тр. Науч. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири; Т. 2).

Хахлов В.А. Верхнедевонская флора из Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та,

1940 б. С. 509—515. (Тр. Науч. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири; Т. 2).

Халлов В.А. Растительные остатки Минусинской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1940 в. С. 501—508. (Тр. Науч. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири; Т. 2).

Халлов В.А. Остатки нижнекаменноугольной флоры из Прокапьевского района Кузбасса // Учен. зап. Том. ун-та, 1947 а. № 5. С. 93—100.

Халлов В.А. О некоторых нижнекаменноугольных растениях из окрестностей г. Кемерово // Учен. зап. Том. ун-та. 1947б. № 6. С. 87—92.

Халлов В.А. Материалы к познанию ископаемой флоры Кемеровского района Кузбасса // Тр. Том. ун-та. 1948 а. Т. 99. С. 167—182.

Халлов В.А. Некоторые остатки ископаемых растений из Горловского угленосного бассейна // Тр. Том. ун-та. 1948б. Т. 99. С. 201—213.

Халлов В.А. Растительные остатки из юго-восточной части Минусинской котловины // Тр. Том. ун-та. 1948в. Т. 99. С. 183—200.

Халлов В.А. Вернепалеозойская флора севера Сибири. Хвощевые. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1964. Вып. 1. 182 с.

Халлов В.А., Поллак А. Материалы к изучению ископаемой флоры Прокопьевской свиты в Кузбассе // Тр. Том. ун-та. 1935. Т. 88. С. 28—50.

Чувазов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала // Тр. Ин-та геол. и геох. УНЦ АН СССР. 1973. Вып. 105. 208 с.

Шведов Н.А. Пермская флора Енисейско-Ленского края // Тр. Н.-и. ин-та геол. Арктики. 1961. Т. 103. С. 3—151.

Шижкин М.А. Необратимость эволюции и факторы морфогенеза // Палеонтол. журн. 1968. № 3. С. 3—11.

Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 6. С. 363—378.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с.

Юрjana А.Л. Девонская флора Центрального Казахстана. М.: Изд-во МГУ, 1969. 207 с. (Материалы по геологии Центрального Казахстана; Т. 8).

Ярмоленко А.В. О лишенных сосудов ископаемых древесинах из мезозоя Союза ССР // Сов. ботаника. 1939. № 6/7. С. 234—245.

Яценко-Хмельевский А.А., Шилкина И.А. Новые находки и обзор рода *Sahnioxylon* // Палеонтол. журн. 1964. № 3. С. 100—110.

Alvin K.L. Cheirolepidiaceae5 Biology, structure and paleoecology // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 71—98.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa: Prodromus of South African megaflores Devonian to Lower Cretaceous. Rotterdam, Balkema, 1985.

Andrews H.N. *Dichophyllum moorei* and certain associated seeds // Ann. Mo. Bot. Gard. 1941. Vol. 28. P. 375—384.

Anderws H.M. Studies in paleobotany. N.Y.; L.: Wiley, 1961. 487 p.

Anderws H.M. Early seed plants // Science. 1963. Vol. 142. P. 925—931.

Anderws H.M. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965 // Geol. Surv. Bull. 1970. N 1300. P. 1—354.

Anderws H.M., Phillips T.L. Rhacophyton from the Upper Devonian of West Virginia // Bot. J. Linn. Soc. 1968. Vol. 61. P. 37—64.

Arber A. The natural philosophy of plant form. (Conn.): Hafner, 1970.

Arber E.A.N. Catalogue of the fossil plants of the Glossopteris flora in the Department of Geology. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1905. Vol. 74. 255 p.

Arber E.A.N., Parkin J. The origin of angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1907. Vol. 38. P. 29—80.

Asama K. Similarities in the patterns of macroevolution of vascular plants and vertebrates // Professor Saburo Kanno memorial volume. 1980. P. 415—434.

Ash S. The systematic position of *Eoginkgoites* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 1321—1331.

Ash S. An unusual bennettitalean leaf from the Upper Triassic of the south-western United States // Palaeontology. 1977. Vol. 20. P. 641—659.

Axelrod D.J. The evolution of flowering plants // The evolution of life. Chicago: Univ. press, 1960. P. 227—305.

Banerjee M. *Senotheca murulidihensis*, a new glossopterid fructification from India associated with *Glossopteris taeniopteroides* Feistmantel // J. Sen memorial volume. Calcutta, 1969. P. 359—368.

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. and Palynol. 1972. Vol. 14. P. 19—40.

Barale G. *Rhaphidopteris*, nouveau nom de genre de feuillage filicoide mesozoique // C. r. Acad. sci. ZD. 1972a. Vol. 274. P. 1011—1014.

Barale G. Sur la presence du genre *Rhaphidopteris* Barale dans le Jurassique superieur de France // Ibid. 1972 b. Vol. 275. P. 2467—2470.

Barale G. La paléoflore Jurassique du Jura Français: Etude systématique; aspects stratigraphiques et paléoécologiques // Doc. lab. géol. Lyon. 1981. N 81. P. 1—467.

Barnard P.D.W., Long A.G. On the structure of a petrified stem and some associated seeds from the Lower Carboniferous rocks of East Lothian, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1973. Vol. 69. P. 91—108.

Barthel M. Die Gattung *Dicranophyllum* Gr. Eury in den varistischen Innensenken DDR // Hallesches Jb. Geowiss. 1977. N 2. S. 73—86.

Barthel M., Haubold H. Zur Gattung *Callipteris*. 1 // Schr.-R. Geol. Wiss. Berlin. 1980. Bd. 16. S. 49—105.

Barthel M., Kozur H. Ein *Callipteris*-Vorkommen in Thüringer Wald // Freiberg. Forschungsh. C. 1981. Bd. 363. S. 27—41.

Basinger J.F., Rothwell G.W., Stewart W.N. Cauline vasculature and leaf trace production in medullosa pteridosperms // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. P. 1002—1015.

Baxter R.W., Hartman E.L. The coal-age flora of

- Kansas: A forssit coniferophyte wood // *Phytomorphology*. 1954. N 4. P. 316—325.
- Beck C.B. Reconstruction of Archaeopteris, and further consideration of its phylogenetic position // *Amer. J. Bot.* 1962. Vol. 49. P. 373—382.
- Beck C.B. *Eddyia sullivanensis* gen. et sp. nov., plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York // *Palaeontographica*. B. 1967. Bd. 121. S. 1—22.
- Beck C.B. The appearance of gymnospermous structure // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 1970. Vol. 45, N 3. P. 379—400.
- Beck C.B. Archaeopteris and its role in vascular plant evolution. // *Paleobotany, paleoecology, and evolution*. N.Y.: Praeger, 1981. Vol. 1. P. 193—230.
- Beck C.B. Gymnosperm phylogeny — a commentary on the veivs of S.V. Meyen // *Bot. Rev.* 1985. Vol. 51. P. 273—294.
- Beck C.B., Schmidt R., Rothwell G.W. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants // *Ibid.* 1983. Vol. 48. P. 691—815.
- Bell W.A. Flora of Pennsylvanian Pictou group of New Brunswick // *Bull. Geol. Surv. Canada*. 1962. Vol. 87. P. 1—71.
- Bharadwaj D.C. Lower Gondwana formation // *C.r. 6e Congr. Intern. stratigr. géol. Carbonifère*, Sheffield, 1967. L., 1969. Vol. 1. P. 255—278.
- Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. N.Y.: Macmillan, 1971.
- Black B.P., Morgan W.K., While M.E. Age of a mixed *Cardiopteris*-*Glossopteris* flora from Rb-Sr measurements on the Nynchum volcanics, North Queensland // *J. Geol. Soc. Austral.* 1972. Vol. 19, pt. 2. P. 189—196.
- Blazer A.M. Index of generic names of fossil plants, 1966—1973 // *Geol. Surv. bill.* 1975. N 1396. P. 1—54.
- Bohlin B. Late Palaeozoic plants from Yüerh-hung, Kansu, China. Stockholm, 1971. 150+296 p.
- Bose M.N. *Bennettitales* // *Aspects and appraisal of Indian paleobotany*. Lucdnow: Sahni Inst. Paleobot., 1974. P. 189—200.
- Bose M.N., Sah S.C.D. on *Sahnioxylon rajmahalense*, a new name for *Homoxylon rajmahalense* Sahni, and *S. andrewsii*, a new species of *Sahnioxylon* from Amrapara in the Rajmahal Hills, Bihar // *Palaeobotanist*. 1954. Vol. 3. P. 1—8.
- Bose M.N., Srivastava S.C. *Nidistrobis* gen. nov., a pollen-bearing fructification from the Lower Triassic of Gopad River. Valley, Nidpur // *Geophytology*. 1972. N 2. P. 211—212.
- Bose M.N., Srivastava S.C. Some micro- and megastrobili from the Lower Trkiasic of Gopad River Valley, Nidpur // *Ibid.* 1973. N 3. P. 69—80.
- Boureau E. *Traité de paléobotanique*. P.: Masson et Cie, 1967. T. 2: Bryophyta, Psilophyta, Lycophta.
- Boureau E. *Les Sphénophytes: Biologie et histoire évolutive*. P.: Librairie Vuibert, 1971. 167 p.
- Bouroz A., Einor O.L., Gordon M. et al. Proposals for an international chronostratigraphic classification of the Carboniferous // *General problems of the Carboniferous stratigraphy*; Huitieme congr. Intern. stratigr. géol. carbonifere, Moscow, Sept. 8—13, 1975. Moscow, 1979. Vol. 1. P. 36—52.
- Brozman N.L.C. North American petrified cordaitan ovules: Ph. D. Thesis. 1974.
- Broumiche C. Sue la synonymie de *Crossotheca boulayi* Zeiller, 1886—1888 et *Crossotheca bourozi* Danzé, 1956 avec l'espèce-type du genre: *Crossotheca crepinii* Zeiller, 1883. Une nouvelle interprétation de la fructification // *Geobios*. 1982. Vol. 15. P. 679—703.
- Bull J.J. Evolution of sex determining mechanism. Menlo Park: Cumming, 1983. 316 p.
- Chaloner W.G. *Locophyta* // *Traité de paléobotanique* / Ed. E.Boureau. P.: NMasson et Cie, 1967. T. 2. P. 434—802.
- Chaloner W.G. The cone of *Cyclostigma kiltorkense* Haughton, from the Upper Devonian of Ireland // *Bot. J. Linn. Soc.* 1968. Vol. 61. P. 25—36.
- Chaloner W.G. The evolution of miospore polarity // *Geosci. Canada*. 1970. Vol. 1. P. 47—56.
- Chaloner W.G., Collinson M.E. Application of SEM to a sigillarian impression // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1975. Vol. 20. P. 85—101.
- Chaloner W.G., Hill A.J., Lacey M.S. First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution // *Nature*. 1977. Vol. 265. P. 233—235.
- Chaloner W.G., Meyen S.V. Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // *Atlas palaeobiogeography*. Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 169—186.
- Chandra S., Surange K.R. Cuticular studies of the reproductive organs of *Glossopteris*. 3 // *Palaeontographica*. B. 1977. Bd. 164. S. 127—152.
- Chandra S., Surange K.R. Revision of the Indian species of *Glossopteris* // *Birbal Sahni Inst. Paleobot. Monogr.* 1979. N 2. P. 1—291.
- Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 4. The conifer *Ortisea Florin* from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps \AA Italy with special reference to a revised concept of the *Walchiaceae* (Goppert) Schimper // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1974. Vol. 41.P. 51—166.
- Crane P.R., Dilcher D.L. *Lesqueria*: an early angiosperm fruiting axis from the Mid-Cretaceous // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1984—1985. Vol. 71. P. 384—402.
- Crepet M.L. Investigation of North American cycadeoids: the reproductive biology of *Cycadeoidea* // *Palaeontographica*. B. 1974. Bd. 148, N 4/6. S. 144—169.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Boston: Mifflin, 1968.
- Cronquist A., Takhtajan A.L., Zimmermann W. On the higer taxa of Embryobionta // *Taxon*. 1966. Vol. 15. P. 129—134.
- Daber R. Versuche von Vergleichen des *Chacassooperis*-Blattes mit *Ginkgo*, *Anisopteris*, *Diplopteridium* und einiger *Pteridospermen* // *Geologier*. 1972. Bd. 21. S. 1108—1117.
- Daber R. *Chacassooperis* — a fossil intermediate form // *Palaeobotanist*. 1972—1974. Vol. 21. P. 52—58.
- Dauber R. Zum Problem der Gabelwedelformen des Karbons und Perms : eine Übersicht // *Schr.-R. Geol. Wiss. Berlin*. 1980. Bd. 16. S. 15—48.

- Daghlian C.P., Taylor T.N.* A new structurally preserved Pennsylvanian cordaitan pollen organ // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. P. 290—300.
- Delevoryas T.* Investigations of North American cycadeoids: structure, ontogeny and phylogenetic considerations of Cycadeoidea // Palaeontographica B. 1968. Bd. 121, N 4/6. P. 122—133.
- Delevoryas T.* Perspectives on the origin of cycads and cycadeoids // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 32. P. 115—132.
- Delevoryas T., Hope R.C.* Fertile coniferophyte remains from the Late Triassic Deep River Basin, North Carolina // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. P. 810—818.
- Delevoryas T., Hope R.C.* More evidence for a stndter growth habit in Mesozoic cycadophytes // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1976. Vol. 21. P. 93—100.
- Delevoryas T., Hope R.C.* More evidence for conifer diversity in the Upper Triassic of North Carolina // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. P. 1003—1007.
- Delevoryas T., Taylor T.N.* A probable pteridosperm with eremopterid foliage from the Allegheny Group of Northern Pennsylvania // Postilla. 1969. N 133. P. 1—14.
- Denffer D.V., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H.* Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart: Fischer, 1978. 1080 S.
- Dilcher D.L.* Early angiosperm reproduction: An introductory report // Rev. palaeobot. and Palynol. 1979. Vol. 27. P. 291—328.
- Dilcher D.L., Crane P.R.* Archacanthus: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America // Ann. Mo. Bot. CGard. 1984—1985. Vol. 71. P. 351—383.
- Doubinger J.* Contribution à l'étude des flores autuno-stéphaniennes // Mém. Soc. géol. France. 1956. Vol. 35(75). P. 1—180.
- Doyle J.A.* Origin of angiosperms // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1978. Vol. 9. P. 365—392.
- Doyle J.A., Biens P., Doerenkamp A., Jardiné S.* Angiosperm pollen from the pre-Albian Lower Cretaceous of Equatorial Africa // Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquit. 1977. T. 1, N 2. P. 451—473.
- Doyle J.A., Jardiné S., Doerenkamp A.* Afropollis, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palyno-stratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana // Ibid. 1982. T. 6, N 1. P. 39—117.
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B.* Observations on exine structure of Eucommiidites and Lower Cretaceous angiosperm pollen // Pollen et spores. 1975. Vol. 17, N 3. P. 429—486.
- Eames A.J.* Morphology of angiosperms. N.Y.: McGraw-Hill, 1961.
- Edwards D.* Devonian floras // Atlas of palaeobiogeography. Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 105—115.
- Eggert D.A., Kryder R.W.* AA new species of Auacotheca (Pteridospermales) from the Middle Pennsylvanian of Iowa // Palaeontology. 1969. Vol. 12. P. 412—419.
- Eichwald E.* Lethaea rossica: Text et atlas. Stuttgart. 1860. Vol. 1. 681 p.
- Embergerr L.* Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants: (Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée). P.: Masson et Cie, 1968.
- Faegri K.* Organ and form genera: Significance and nomenclatural treatment // Taxon. 1963. Vol. 12. P. 20—28.
- Feistmantel O.* Versteinerungen der böhmischen Kohlen-Ablagerungen. 3 // Palaeontographica. 1876. Bd. 23. S. 223—316.
- Florin R.* Über Nilssoniopteris glandulosa n.sp., eine Bennettitaceae aus der Juraformation Bornholms // Ark. bot. A. 1933a. Bd. 25, N 20. S. 1—19.
- Florin R.* Zur Kenntnis der paläozoischen Pflanzengattungen Lesleya Lesquereux und Megalopteris Dawson // Ibid. 1933b. Bd. 25, N 19. S. 1—23.
- Florin R.* Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica B. 1938—1945. Bd. 85, N 1/8. S. 1—729.
- Florin R.* The morphology of Trichopitys heteromorpha Saporta, a seed-plants of Palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae // Acta hort. Berg. 1949. Vol. 15. P. 80—109.
- Florin R.* Evolution in cordaites and conifers // Ibid. 1951. Vol. 15. P. 285—388.
- Florin R.* The distribution of conifer and taxad genera in time and space // Ibid. 1963. Vol. 20. P. 121—312.
- Friis E.M.* Preliminary report of Upper Cretaceous angiosperm reproductive organs from Sweden and their level of organization // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984—1985. Vol. 71. P. 403—418.
- Fry W.L.* Notes on the generic name for Cordaitan cones // Bull. Torrey Bot. Club. 1955. Vol. 82, N 6. P. 486—490.
- Galtier J.* Les sporanges de Botryopteris antiqua Kidston // C.r. Acad. sci. D. 1967. Vol. 264. P. 897—900.
- Galtier J.* Recherches sur les végétaux à structure conservée du Carbonifère inférieur français // Paléobiol. contin. 1970. Vol. 1 (4). P. 1—221.
- Galtier J.* Sur l'organisation de la fronde des Calamopitys, ptéridospermales probables du Carbonifère inférieur // C.r. Acad. sci. D. 1974. Vol. 279. P. 975—978.
- Galtier J.* Structures foliaires de Fougères et Ptéridospermales du Carbonifère inférieur et leur signification évolutive // Palaeontographica B. 1981. Bd. 180. S. 1—38.
- Galtier J., Holmes J.C.* New observations on the branching of Carboniferous ferns and pteridosperms // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. P. 737—746.
- Gensel P.G., Skog J.E.* Two early Mississippian seeds from the Price Formation of Southwestern Virginia // Brittonia. 1977. Vol. 29. P. 332—351.
- Gillespie W.H., Rothwell G.W., Scheckler S.E.* The earliest seed // Nature. 1981. Vol. 293. P. 462—464.
- Goepfert H.R.* // Tchihatcheff P.A. Voyage scientifique dans l'Altai oriental. P., 1845. P. 378—392.
- Good C.W.* Botryopteris pinnules with abaxial sporangia // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. P. 19—25.

- Gorelova S.G.* The flora and stratigraphy of the coal-bearing Carboniferous of Middle Siberia // *Palaeontographica B.* 1978. Bd. 165. S. 53—77.
- Gothan W.* Fossile Pflanzen aus den Karruschichten der Umgebung des Uluguragebirger in Deutsch-Ost-Africa // *Palaeontographica. R.* 2. 1927. Suppl. 7, T. 1, S. 143—152.
- Goltham W., Weyland H.* Lehrbuch der Paläobotanik. B., 1954. 535 S.
- Gould R.E.* *Palaeosmunda*, a new genus of siphonostelic osmundaceous trunks from the Upper Permian of Queensland // *palaeontology.* 1970. Vol. 13. P. 10—28.
- Gould R.E., Delevoryas T.* The biology of *Glossopteris*: Evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs // *ASlcheringa.* 1977. N 1. P. 387—399.
- Grand'Eury C.* Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France // *Mém. Acad. sci. Inst. nat. France.* 1877. Vol. 24(11). P. 1—624.
- Grand'Eury C.* Sur les graines trouvées attachées au *Pecopteris pluckenettii* Schlot. // *C.r. Acad. sci. D.* Vol. 140. P. 920—923.
- Grauvogel-Stamm L.* la flore du grés à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France): Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. Strasbourg, 1978. 225 p. (Univ. L. Pasteur. Inst. Geol. Mém.; Vol. 50).
- Grierson J.D., Banks H.P.* Lycopods of the Devonian of New York state // *Paleontogr. Amer.* 1963. N 4(31). P. 217—295.
- Grove G.G., Rothwell G.W.* *Mitrospermum vinculum* sp. nov., a cardiocarpalean ovule from the Upper Pennsylvanian of Ohio // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. P. 1051—1058.
- Guéédès M., Dupuy P.* Morphology of the seed-scale complex in *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1974. Vol. 68. P. 127—141.
- Halle T.G.* Some xerophytic leaf-structures in Mesozoic plants // *Geol. fören. Stockholm-förhandl.* 1915. Bd. 37, II. 5. S. 306.
- Halle T.G.* Palaeozoic plants from Central Shansi // *Palaeontographica A.* 1927. Bd. 2(1). S. 5—316.
- Halle T.G.* Some seed-bearing pteridosperms from the Permian of China // *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. Ser. 3.* 1929. Vol. 6(8). P. 3—24.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. 2. Description of seed plants incertae sedis, together with a discussion of certain cycadophyte cuticles // *Medd. Gronland.* 1932a. Vol. 85, N 3, 5. P. 1—112.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 3. Caytoniales and Bennettitales // *Ibid.* 1932b. Vol. 85, N 5. P. 1—133.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. 4 // *Ibid.* 1935. Vol. 112, N 1. P. 1—176.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora. 2. Caytoniales and Pteridospermes. L., *Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, 1964. 191 p.
- Harris T.M.* Naming a fossil conifer // *J. Sen memorial volume. Calcutta,* 1969 a. P. 243—252.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora. 3. Bennettitales // *Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ.* 1969 b. N 675. P. 1—186.
- Harris T.M.* The strange Bennettitales: 19th Sir A.Ch.Seward memorial lecture, 1970. Lucknow: B.Sahni Inst. Palaeobot., 1973. 11 p.
- Harris T.M.* *Williamsoniella lignieri*: its pollen and the compression of spherical pollen grains // *Palaeontology.* 1974. Vol. 17, N 1. P. 125—148.
- Harris T.M.* The Mesozoic gymnosperms // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 21. P. 119—134.
- Harris T.M., Millington W., Miller J.* The Yorkshire Jurassic flora. 4 // *Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ.* 1974. N 724. P. 1—150.
- Haubold H.* Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. 2 // *Ztschr. Geol. Miss. Bd. 8.* S. 747—763.
- Haubold H., Barthel M., Katzung G.* et al. Die Lebewelt des Rotliegenden. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1982.
- Havlena V.* New information about the species *Lepidodendron ostraviense* Susta // *Sb. geol. ved.* 1929. Sv. 13. S. 87—92.
- Hedrick P.W., McDonald J.F.* Regulatory gene adaptation: An evolutionary model // *Heredity.* 1980. N 45. P. 83—97.
- Henning W.* Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. B.: Dt. Zentr.-Verl., 1950. 370 S.
- Hickey L.J., Doyle J.A.* Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution // *Bot. Rev.* 1977. Vol. 43, N 1. P. 3—104.
- Hirmer M.* Handbuch der Palaeobotanik. B.: Oldenbourg, 1927. Bd. 1. 708 S.
- Holmes W.B.K.* A pinnate leaf with reticulate venation from the permian of New South Wales // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 1977. Vol. 102(2). P. 52—57.
- Hughes F.N.* The need for agreed standards of recording in palaeopalynology and palaeobotany // *Palaeontographica B.* 1970. Bd. 3, N 3/4. S. 357—364.
- Hughes N.F.* Palaeobiology of angiosperm origins: Problems of Mesozoic seed-plant evolution. N.Y., Cambridge: Univ. press, 1976. 242 p.
- Iltis H.H.* From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation // *Science.* 1983. Vol. 222. P. 886—894.
- International code of botanical nomenclature adopted by IX Intern. bot. congr., Montreal, Aug., 1959. Utrecht, 1961.
- Jennings J.R.* A new lycopod genus from the Salem Limestone (Mississippian) of Illinois // *Palaeontographica B.* 1972. Bd. 137, N 1/2. S. 72—84.
- Jongmans W.J.* Die Kohlenfelder von Gross Britanien // *Geol. meded. Jaarverslag, 1938/1939.* Heerlen: Nijgebe, 1940. S. 15—222.
- Jonker F.P.* The taxonomic position of the Cordaitales // *J. Palynol.* 1978. Vol. 14. P. 12—21.
- Jovet-Ast S.* Bryophyta // *Traité de paléobotanique.* P.: Masson et Cie, 1967. T. 2. P. 2—186.
- Kawasaki S.* The flora of the Heian System. Pt 2. Korea // *Geol. Sury. Bull.* 1934. Vol. 6. P. 45—311.
- Kerp J.H.F.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 2 // *Acta bot. neerl.* 1982. Vol. 31. P. 417—427.

- Kidston R.* The fossil plants of the Carboniferous rocks of Canonbie, Dumfriesshire and parts of Cumberland and Northumberland // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1903. Vol. 40. P. 741—833.
- Knoll A.H., Rothwell G.W.* Palaeobotany: Perspectives in 1980 // *palaeobiology*. 1981. N 7. P. 7—35.
- Krasser F.* Students über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten. 2 // *Denkschr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.* 1918. Bd. S. 489—554.
- Krassilov V.A.* Approach to the classification of Mesozoic "Ginkgoalean" plants from Siberia // *Palaeobotanist*. 1969. Vol. 18, N 1. P. 12—19.
- Krassilov V.A.* Dirhopalostachyaceae — a new family of proangiosperms and its bearing on the problem of angiosperms ancestry // *palaeontographica B*. 1975. Bd. 153. S. 100—110.
- Krassilov V.A.* Bennettitalean stomata // *Palaeobotanist*. 1976/1978. Vol. 25. P. 179—184.
- Krassilov V.A.* The origin of angiosperms // *Bot. Rev.* 1977. Vol. 43. P. 143—176.
- Krassilov V.A., Birago V.I.* New interpretation of *Gaussia* (*Vojnovskyales*) // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1981. Vol. 32. P. 227—237.
- Kräusel R.* Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder-Osterreich und von Neuwelt bei Basel // *Palaeontographica B*. 1943. Bd. 87. S. 59—93.
- Kräusel R., Schaarschmidt F.* Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. 4. Pterophyllum und Taeniopteriden // *Schweitzer Paläontol.* 1966. Abh. 84. S. 5—64.
- Lacey W.S.* Welsh Lower Carboniferous plants. 1. The Lower Brown limestone in the Vale of Clwyd, North Wales // *palaeontographica B*. 1962. Bd. 111, N 4/6. S. 126—160.
- Lacey W.S.* Fossil bryophytes // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 1969. Vol. 44, N 2. P. 189—205.
- Laveine J.-P.* Les Neuropterides du Nord de la France // *Etud. Géol. Atl. Top. sout. H.B.N.P.C. Flore fossile*. 1967. Fasc. 5. P. 1—344.
- Laveine J.-P., Coquel R., Loboziak S.* Phylogénie générale des Calliptéridiacées (Pteridospermopsida) // *Geobios*. 1977. N 10. P. 757—847.
- Leary R.L.* *Lacoea* with sporangia and *Calamospora* spores from Rock Island, Illinois // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1980. Vol. 29. P. 23—28.
- Leavitt R.G.* A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants // *Bot. Gaz.* 1909. N 47. P. 30—68.
- Leisman G.A., Roth J.* A reconsideration of *Stephanospermum* // *Ibid.* 1963. N 124. P. 231—240.
- Leisman G.A., Stidd B.M.* Further occurrences of *Spencerites* from the Middle Pennsylvanian of Kansas and Illinois // *Amer. J. Bot.* 1967. Vol. 54, N 3. P. 316—323.
- Lejal-Nicol A.* Contribution à l'étude de la flore paléozoïque à Lycophytes de Libye et des bassins du Djado et de Fort-Polgnac (Illizi): These de doctorat d'état es-sci. natur. P., 1972. 464 p.
- Lemoigne Y., Meyen S.V.* On *Dicksonites pluckeneti* (*Schlotheim*) *Sterz* and its affinity with *Callistophytales* // *Geobios*. 1986. N 19. P. 87—97.
- Lepekhina V.G.* Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives // *palaeontographica B*. 1972. Bd. 138. S. 44—106.
- Li Xingxue, Yao Zhaohi.* Fructifications of Yigantopterids from South China // *Ibid.* 1983. Bd. 185. S. 11—26.
- Long A.G.* On the structure of *Samaropsis scotica* Calder (emended) and *Eurystoma angulare* gen. et sp. n., petrified seeds from the Calciferous sandstone series of Berwickshire // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1960. Vol. 64. P. 260—280.
- Long A.G.* *Calathopteris heterophylla* gen. et sp. nov., a Lower Carboniferous pteridosperm bearing two kinds of petioles // *Ibid.* 1976. Vol. 69. P. 327—336.
- Long A.G.* Lower Carboniferous pteridosperm cupules and the origin of angiosperms // *Ibid.* 1977. Vol. 70. P. 13—35.
- Long A.G.* Observations on the Lower Carboniferous genus *Pitus* *Witham* // *Ibid.* 1979. Vol. 70. P. 111—127.
- Lubischew A.A.* On some contradictions in general taxonomy and evolution // *Evolution*. 1963. Vol. 17, N 4. P. 414—430.
- Lutz J.* Zur Kulmflora von Geigen bei Hof // *Palaeontographica B*. 1933. Bd. 78, N 3/6. S. 114—157.
- Mägdefrau K.* Paläobiologie der Pflanzen. Stuttgart: Fischer, 1968. 395 S.
- Maheshwari H.K., Meyen S.V.* *Cladostrobos* and the systematics of cordaitalean leaves // *Lethaia*. 1975. N 8. P. 103—123.
- Maithy P.K.* Some contribution to the knowledge of Indian Lower Gondwana ferns // *Palaeobotanist*. 1973—1975. Vol. 22. P. 29—38.
- Mamay S.H.* *Padgettia*, a new genus based on fertile neuropterid foliage from the Permian of Texas // *Ibid.* 1962. Vol. 9. P. 53—57.
- Mamay S.H.* *Tinsleya*, a new genus of seed-bearing callipterid plants from the Permian of north-central Texas // *Geol. Surv. Prof. pap.* 1966. N 523-E. P. 1—23.
- Mamay S.H.* *Sandrewia*, n. gen., a problematical plant from the Lower Permian of Texas and Kansas // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1975. Vol. 20. P. 75—83.
- Mamay S.H.* Paleozoic origin of the Lower Permian of North America // *Palaeobotanist*. 1976/1978. Vol. 25. P. 290—297.
- Mamay S.H., Read C.B.* Additions to the flora of the Spotted Ridge Formation in central Oregon // *Geol. Surv. Prof. Pap.* 1956. N 274. P. 211—226.
- Mamay S.H., Watt A.D.* An ovuliferous callipteroid plant from the Hermit Shale (Lower Permian) of the Grand Canyon, Arizona // *Ibid.* 1971. N 750-C. P. 48—51.
- Mapes G., Rothwell G.W.* *Quaestora amplecta* gen. et sp. nov., a structurally simple medullosan stem from the Upper Mississippian of Arkansas // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. P. 636—647.
- Marques-Toigo M.* Ammonoids X pollen and the Carboniferous or Permian age of San Gregorio formation of Uruguay, Parana Basin // *Aad. Brasil. Ciênc.* 1972. Vol. 44, Supl. P. 237—341.
- Matten L.G., Lacey W.S., Lucas R.C.* Studies on

the cupulate seed genus *Hydrasperma* Long from Berwickshire and East Lothian in Scotland and Country Kerry in Ireland // *Bot. J. Linn. Soc.* 1980. Vol. 81. P. 249—273.

McCoy F. On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia // *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1847. Vol. 20. P. 145—157.

Meeuse A.D.J. The so-called "megasporephyll" of *Cycas* — a morphological misconception: Its bearing on the phulogeny and classification of the Cycadophyta // *Acta bot. neerl.* 1963. Vol. 12. P. 119—128.

Melchior H., Werdermann E. // *Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien.* B., 1954.

Melville R. Glossopteridae, Angiospermidae and the evidence for angiosperm origin // *Bot. J. Linn. Soc.* 1983. Vol. 86. P. 279—323.

Mensah M.K., Chaloner W.G. Lower Carboniferous lycopods from Ghana // *Palaeontology.* 1971. Vol. 14(2). P. 357—369.

Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // I Symp. stratigr. y paleont. Gondwana: Res. de trabaj. Mar del Plata, 1967. P. 13—14.

Meyen S.V. The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // *Argum. palaeobot.* 1969a. N 3. P. 1—14.

Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // Gondwana stratigraphy IUGS symp., Buenos Aires, 1967. P.: UNESCO, 1969b. P. 141—157.

Meyen S.V. Epidermisuntersuchungen an permischen Landpflanzen des Angaragebietes // *Paläontol. Abh. R.B.* 1970. Bd. 3, H. 3/4. S. 523—552.

Meyen S.V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // *Geophytology.* 1971 a. Vol. 1, N 1. P. 34—47.

Meyen S.V. Phyllotheca-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Anaraland // *Plaeontographica B.* 1971 b. Bd. 133, N 1/3. S. 1—33.

Meyen S.V. Are there ligula and parichnos in Angara Carboniferous lepidophytes? // *Rev. Palaeobot. and palynol.* 1972. Vol. 14(1/2) P. 149—157.

Meyen S.V. The Permian-Triassic boundary and its relation to the Paleophyte-Mesophyte floral boundary // *The Permian and Triassic systems and their mutual boundary.* Calgary, 1973a. P. 662—667. (*Canad. Soc. Petrol. Geolog. Mem.*; N 2).

Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* 1973 b. Vol. 39. P. 205—260.

Meyen S.V. Comparison of the Late Palaeozoic saccate miospore assemblages of Angaraland and the Indian part of Gondwanaland // *Geophytology.* 1975. N 5. P. 117—125.

Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // *Palaeontographica B.* 1976. Bd. 157. S. 112—157.

Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // *palaeobotanist.* 1976—1978. Vol. 25. P. 298—313.

Meyen S.V. An attempt at a radical improvement

of suprageneric taxonomy of fossil plants ?? *Phyta.* 1978 a. N 1. P. 76—86.

Meyen S.V. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: The need for cross-pollination // *Acta biotheor.* 1978b. Vol. 27, suppl.: *Folia biotheor.*, N 7. P. 21—36.

Myen S.V. The North American Permian flora — an Angara palaeobotanist's first impression // *IOP Newslett.* 1979 a. N 10. P. 9—10.

Meyen S.V. permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1979b. Vol. 28. P. 191—201.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // IV Intern. Gondwana symp., 1977, Calcutta, India. *Dehli: Hinmdustan,* 1979 c. P. 45—50.

Meyen S.V. Extra-equatorial persistence // *IOP Newslett.* 1981a. N 14. P. 6—7.

Meyen S.V. Some true and alleged Permotriassic conifers of Siberia and the Russian platform and their alliance // *palaeobotanist.* 1981b. Vol. 28/29. P. 161—176.

Meyen S.V. *Trichopitys*, *Medullopteris* and *Autunia* revisited // *IOP Newslett.* 1982 a. N 18. P. 4—6.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: (a. synthesis) // *Biol. Mem.* 1982 b. Vol. 7, N 1. P. 1—109.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // *Bot. Rev.* 1984 a. Vol. 50, N 1. P. 1—111.

Meyen S.V. Gamaheterotopy — a probable process in morphological evolution of higer plants // *IOP Newslett.* 1984b. N 25. P. 4—5.

Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostotchkia* Chachlov (Upper Palaeozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order *Dicranophyllales* // *Rev. Palaeobot. and palynol.* 1986. Vol. 47. P. 205—223.

Millay M.A. Studdies of Palaeozoic marattialean: a monograph of species of *Scolecoptris* // *Palaeontographica B.* 1979. Bd. 169. S. 1—69.

Millay M.A., Eggert D.A., Dennis R.L. Morphology and ultrastructure of four Pennsylvanian prepollen types // *Micropaleontology.* 1978. Vol. 24, N 3. P. 303—315.

Millay M.A., Taylor T.N. Morphological studies of Paleozoic saccate pollen // *Palaeontographica B.* 1974. Bd. 147. S. 75—99.

Millay M.A., Taylor T.N. Evolutionary trends in fossial gymnosperm pollen // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 21. P. 65—91.

Millay M.A., Taylor T.N. Paleozoic seed fern pollen ograns // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45. P. 301—375.

Miller C.N. Mesozoic conifers // *Bot. Rev.* 1977. Vol. 43. P. 217—280.

Miller C.N. Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers // *Rev. palaeobot. and Palynol.* 1982. Vol. 37. P. 99—114.

Miller C.N. A critical review of S.V. Meyen's "Basic feature of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record" // *Bot. Rev.* 1985. Vol. 51. P. 295—318.

- Muhammad A.F., Sattler R.* Vessel structure of Gnetum and the origin of angiosperms // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 6. P. 1004—1021.
- Namboodiri K.K., Beck C.* A comparative study of the primary vascular system of conifers // Ibid. 1968. Vol. 55. P. 447—472.
- Němejc F.* On the problem of the origin and phylogenetic development of the angiosperm // Sb. nár. mus. v Praze. R. B. 1956. Sv. 12B. S. 59—143.
- Němejc F.* Notes on the evolution and taxonomy of the stachyospermic gymnosperms // Preslia. 1959. N 31. P. 251—272.
- Němejc F.* Paleobotanika. 2. Rostliny mechovitě, psilofytové, akapradorsty. Pr., 1963. 529 s.
- Němejc F.* Paleobotanika. 3. Pr.: Akademia, 1968. 474 s.
- Neuburg M.F.* Present state of the question on the origin, stratigraphic significance and age of Paleozoic floras of Angaraland // C.r. Congr. stratigr. géol. carbonifère. Heerlen, 1961. T. 2. P. 443—452.
- Niklas K.J.* Simulated wind pollination and airflow around ovules of some early seed plants // Science. 1981. Vol. 211. P. 275—277.
- Nishida M.* Diagnostic characters between vesselless angiospermous woods and cycadean woods // B. Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Publ. 1974. N 2. P. 47—49.
- Oestry-Stidd L.L., Stidd B.M.* Paracytic (syndetohelic) stomata in Carboniferous seed ferns // Science. 1976. Vol. 193. P. 156—157.
- Pant D.D.* The structure of some leaves and fructifications of the Glossopteris flora Tanganyika // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1958. Vol. 3, N 4. P. 125—175.
- Pant D.D.* The plant of Glossopteris // J. Ind. Bot. Soc. 1977. Vol. 56. P. 1—23.
- Pant D.D.* The Lower Gondwana gymnosperms and their relationships // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 55—70.
- Pant D.D., Khare P.K.* Demudopteris gen. nov. — a new genus of fern from the Lower Gondwanas of the Raniganj coalfield, India // Proc. Roy. Soc. London B. 1974. Vol. 186. P. 121—135.
- Pant D.D., Kidwai P.F.* On the structure of stems and leaves of Phyllothea indica Bunbury and its affinities // Palaeontographica B. 1968. Bd. 121, N 4/6. S. 102—121.
- Pant D.D., Mehra B.* Studies in gymnospermous plants. Cycas. Allahabad, 1962.
- Pant D.D., Mehra B.* On a cycadophyte leaf, Pteronilssonia gopali gen. et sp. nov., from the Lower Gondwana of India // Palaeontographica B. 1963. Bd. 113, N 5/6. S. 126—134.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* Some seeds and sporangia of Glossopteris flora from Raniganj coalfield, India // Ibid. 1960. Bd. 107. S. 41—64.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* On Maheshwariella bicomutum gen. et sp. nov., a compressed seed from Lower Gondwana of Karharbari coalfield, India // J. Ind. Bot. Soc. 1963. Vol. 42. P. 150—158.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* On the structure of Buriadia heterophylla (Feistmantel) Sewrd et Sahni and its fructification // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1967a. Vol. 252. P. 27—48.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* On the structure of Raniganja bengalensis (Feristmantel) Rigby with a discussion of its affinities // Palaeontographica B. 1967b. Bd. 121, N 1/3. P. 52—64.
- Pant D.D., Verma B.R.* On the structure of leaves of Rhabdotaenia Pant from the Raniganj coalfield, India // Palaeobotany. 1963. Vol. 6. P. 301—314.
- Petriella B.* Sistemática y vinculaciones de las Crystospermales H. Thomas // Ameghiniana. 1981. N 18. P. 221—234.
- Pettitt J.M.* Exine structures in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) geol. 1966. Vol. 12. P. 221—257.
- Pettitt J.M.* Heterospory and the origin of the seed habit // Biol. Rev. Cambridge Philol. Soc. 1970. Vol. 45. P. 401—415.
- Pettitt J.M., Beck C.B.* Archaeosperma arnoldii — a cupulate seed from the Upper Devonian of North America // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1968. Vol. 22. P. 139—154.
- Pfefferkorn H.W.* Revision der Sphenopteriden Discopoteris karwinensis Stur, Discopoteris vuellersi Stur und der Gattung Discopoteris Stur // Argum. Palaeobot. 1978. N 5. P. 167—193.
- Phillips T.L., Andrews H.N., Gensel P.G.* Two heterosporous species of Archaeopteris from the Upper Devonian of West Virginia // Palaeontographica B. 1972. Bd. 139. S. 47—71.
- Potonié H.* Die Flora des Rotliegenden von Thüringen // Abh. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst. N.F. 1893. Bd. 9(2). S. 1—298.
- Potonié H.* Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Licht der Palaeontologie. Jena, 1912. 259 S.
- Potonié R.* Gesichtspunkte zu einer paläobotanischen Gesellschaftsgeschichte (Soziogenese) // Beih. Geol. Jb. 1952. Bd. 5. S. 1—116.
- Ramanujam C.G., Rothwell G.W., Stewart W.N.* Probable attachment of the Dolerothea campanulum to a Myeloxylon-Alethopteris type frond // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. P. 1057—1066.
- Rao A.R.* Problems of the Palaeobotanist. 1976/1978. Vol. 25. P. 393—396.
- Read C.B., Mamay S.B.* Upper Paleozoic folial zones and floral provinces of the United States // Geol. Surv. Prof. Pap. 1964. N 454-K. P. 1—19.
- Remane A.* Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig, 1956.
- Remy R., Remy W.* Beiträge zur Kenntnis der Rotliegend-Flora Thüringens. 4 // Dt. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Chem., Geol. Biol. 1959. Bd. 2. S. 1—20.
- Remy W.* Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. 1 // Sitzungsber. Dt. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Math. und allg. Naturwiss. 1953. Bd. 1. S. 1—24.
- Remy W.* Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. 2 // Ibid. 1953/1954. Bd. 3. S. 1—20.
- Remy W., Remy R.* Pflanzenfossilien: Ein Führer durch die Flora des liminisch entwickelten Paläozoikums. B., 1959. 285 S.
- Remy W., Remy R.* Die Typenmethoden in der Paläobotanik und ihre vorgesehene Erweiterung in taxonomischer Hinsicht // Nova Hedwigia. 1964. Bd. N 3/4. S. 241—268.

- Remy W., Remy R.*, Atlas wichtiger stratigraphischer Leit- und Charakterarten im euramerikanischen Florenbereich // *Argum. Palaeobot.* 1968. N 1. P. 55—86.
- Remy W., Remy R.*, *Lesleya weilerbaschensis* n. sp. aus dem höheren Westal C des Saar-Karbons // *Ibid.* 1975. N 4. P. 1—11.
- Remy W., Remy R.* Die Floren des Erdaltertums. Essen: Glückauf, 1977.
- Remy W., Remy R.* Die Flora des Perms im Trompia-Tal und die Grenze Saxon/Thuring in den Alpen // *Argu. Palaeobot.* 1978. N 5. P. 57—90.
- Remy W., Remy R., Leisman G.A., Hass H.* Der Nachweis von *Callipteris flabellifera* (Weiss 1879) Zeiller 1898 in Kansas, USA // *Ibid.* 1980. N 6. P. 1—36.
- Renault B.* Etudes sur le terrain houiller de Commeny. Liv. 2, pt 2 // *Bull. Soc. Ind. Minér. St.-Etienne.* 1890. Vol. 4 (2). P. 381—712.
- Renault B.* Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinaç. IV. Flora fossile. P. 2. 1893—1896. 578 p.
- Renault B., Zeiller R.* Etudes sur le terrain houiller de Commeny. Liv. 2, pt 1 // *Bull. Soc. Ind. Minér. St.-Etienne.* 1888. Vol. 2. P. 1—366.
- Retallack G.J.* Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australia: A new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland // *Alcheringa.* 1977. Vol. 1, N 3. P. 247—278.
- Retallack G.J.* Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin // *Bull. Geol. Surv. N.S.W.* 1980. Vol. 26. P. 384—430.
- Retallack G., Dilcher D.L.* Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms // *Paleobiology.* 1981a. Vol. 7, N 1. P. 54—67.
- Retallack G., Dilcher D.L.* A coastal hypothesis for the dispersal and rise to dominance of flowering plants // *Paleobotany, paleoecology, and evolution.* N.Y.: Praeger, 1981 b. P. 27—77.
- Retallack G., Dilcher D.L.* Early angiosperm reproduction: *Prisca reynoldsii*, gen. et sp. nov. from Mid-Cretaceous coastal deposits in Kansas, USA // *Palaeontographica B.* 1981 c. Bd. 179. S. 103—137.
- Reymanóvna M.* On anatomy and morphology of *Caytonia* // *B. Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Publ.* 1974. N 2. P. 50—57.
- Rigby J.F.* The Gondwana floras of the Perth and Collie basins, Western Australia // *Palaeontographica B.* 1966. Bd. 118, N 4/6. S. 113—152.
- Rigby J.F.* On *Arberia* White, and some related Lower Gondwana female fructifications // *Paleoecology.* 1972. Vol. 15, N 1. P. 108—120.
- Rigby J.F., Maheshwari H.K., Schopf J.M.* Revision of Permian plants collected by J.D. Dana during 1839—1840 in Australia // *Geol. Surv. Queensl. Publ.* 1980. Vol. 376, N 47. P. 1—25.
- Roselt G.* Untersuchungen zur Gattung *Callipteris*. 1,2 // *Freiberg. Forschungh. C.* 1962. Bd. 131. S. 1—81.
- Roselt G.* Flöznahe Fazies der *Callipteris*-Arten, ihr Fruktifikation und ihre Bedeutung für die Grenzziehung Karbon/Perm // *Biostratigraphy of the Carboniferous-Permian boundary beds.* Proc. IUGS Subcomm. on Carbon. and Perm. stratigr. Moscow: Nauka, 1980. P. 115—124.
- Rothwell G.W.* Evidence of pollen tubes in Paleozoic pteridosperms // *Science.* 1972. Vol. 175. P. 772—774.
- Rothwell G.W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida). 1. Vegetative structures // *Palaeontographica B.* Bd. 151. S. 171—196.
- Rothwell G.W.* A new pteropsid fructification from the Middle Pennsylvanian of Kansas // *Palaeontology.* 1976. Vol. 19. P. 307—315.
- Rothwell G.W.* The primary vasculature of *Cordaitanthus concinnus* // *Amer. J. Bot.* 1977. Vol. 64. P. 1235—1241.
- Rothwell G.W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida). 2. Reproductive features // *Palaeontographica B.* 1980. Bd. 173. S. 85—106.
- Rothwell G.W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida). 3. Reproductively sophisticated Paleozoic gymnosperms // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1981. Vol. 81. P. 103—121.
- Rothwell G.W.* *Cordaitanthus duquesnensis* sp. nov., anatomically preserved ovulate cones from the Upper Pennsylvanian of Ohio // *Amer. J. Bot.* 1982a. Vol. 69. P. 239—247.
- Rothwell G.W.* New interpretation of the earliest conifers // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1982b. Vol. 37. P. 7—28.
- Rothwell G.W.* The role of comparative morphology and anatomy in interpreting the systematics of fossil gymnosperms // *Bot. Rev.* 1985. Vol. 51. P. 319—327.
- Rothwell G.W., Basinger J.F.* *Metasequoia milleri* n. sp., anatomically preserved pollen cones from the Middle Eocene (Allenby Formation) of British Columbia // *Canad. J. Bot.* 1979. Vol. 57. P. 958—970.
- Rothwell G.W., Eggeri D.A.* What is the vascular architecture of complex medullosan organs? *Amer. J. Bot.* 1982. Vol. 69. P. 641—643.
- Rothwell G.W., Taylor T.N.* Early seed plant wind pollination studies: A commentary // *Taxon.* 1982. Vol. 31. P. 308—309.
- Sachs T.* A morphological basis for plant morphology // *Acta biotheor.* 1982. Vol. 31. P. 118—131.
- Sahni B.* *Homoxylon rajmahalense*, len. et sp. nov., a fossil angiospermous wood devoid of vessels from the Rajmahal Hills, Bihar // *Palaeontol. Ind.* N.S. 1982. Vol. 20. P. 1—9.
- Sattler R.* Organverschiebung und Heterotopien bei Blütenpflanzen // *Bot. Jb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.* 1975. Bd. 95, N 2. S. 256—266.
- Scheckler A.E.* Ontogeny of progymnosperms. 2. Shoots of Upper Devonian Archaeopteridales // *Canad. J. Bot.* 1978. Vol. 56. P. 3136—3170.
- Scheuring B.W.* "Protosaccate" Strukturen, ein weitverbreitetes Pollenmerkmal zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck.* 1974. Bd. 4, N 2. S. 1—30.
- Schmalhausen J.* Die Pflanzenreste: aus der Urstufe in Flussgeschichte des Ogur in Ost-Sibirien // *Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg.* 1877. Bd. 9, N 4/6. S. 625—645.
- Schmalhausen J.* Ein fernerer zur Kenntnis der Urstufe Ost-Sibiriens // *Ibid.* 1878. Bd. 10, N 4. S. 733—756.
- Schmalhausen J.* Beiträge zur Jura-Flora Russlands // *Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg. Sér.* 1879. Vol. 27, N 4. P. 1—96.
- Schnarf K.* Anatomie der Gymnospermen-Samen //

Handbuch der Pflanzenanatomie. B., 1937. Abt. 2, T. 3. 10/1. S. 1—156.

Schopf J.M. The contrasting plants assemblages from Permian and Triassic deposits in southern continents // *Canad. Soc. Petrol. Geol. Mem.* 1973. N 2. P. 379—397.

Schopf J.M. Morphologic interpretation of fertile structures in glossopterid gymnosperms // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 21. P. 25—64.

Schweitzer H.J. Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins // *Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen.* 1960. a. Bd. 6. S. 1—46.

Schweitzer H.J. Die Sphenopteriden des Zechsteins // *Senckenberg. l. ewthaea.* 1960b. Bd. 41. S. 37—57.

Schweitzer H.J. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Konifere // *Palaeontographica B.* 1963. Bd. 113. S. 1—29.

Schweitzer H.J. Über *Bergeria mimerensis* und *Protolepidodendropsis pulchra* aus dem Devon Westspitzbergens // *Ibid.* 1965. Bd. 115, N 4/6.S. 117—138.

Schweitzer H.J. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 2. *Lycopodiinae* // *Ibid.* 1969. Bd. 126, N 4/6. S. 101—137.

Schweitzer H.J. Die Rätio-Jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 4. Die Rätische Zwitterblüte *Irania hermaphrodita* nov. spec. und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // *Ibid.* 1977. Bd. 161, N 1/4. S. 98—145.

Scott A.C. The earliest conifer // *Nature.* 1974. Vol. 251. P. 707—708.

Scott A.C., Chaloner W.G. The earliest fossil conifer from the Westphalian of Yorkshire // *Proc. Roy. Soc. London B.* 1983. Vol. 220. P. 163—182.

Scott D.H. Studies in fossil botany. L.: Black, 1923. Vol. 2: Spermatophyta. 446 p.

Seward A.C. Fossil plants. Cambridge, 1898. Vol. 1. 452 p.

Seward A.C. Fossil plants. Cambridge: Univ. press, 1917. Vol. 3.

Seward A.C. Fossil plants. Cambridge: Univ. press, 1919. Vol. 4. 543 p.

Sitholey R.V., Bose M.N. *Weltrichia santalensis* (Sitholey and Bose) and other bennettitalean male fructifications from India // *Palaeontographica B.* 1971. Bd. 131, N 5/6. S. 151—159.

Stokoy J.E., Andrews H.N., Mamay S.H. *Canipa quadrifida*, gen. et sp. nov., a synangial fructification from the Middle Pennsylvanian of West Virginia // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1969. Vol. 96. P. 276—287.

Stokoy J.E., Gensel P.G. A fertile species of *Triphyllopteris* from the Early Carboniferous (Mississippian) of Southwestern Virginia // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. P. 440—451.

Smirnov E. The theory of type and the natural system // *Zischr. Indukt. Abst. Vererbungslehre.* 1925. Bd. 37. S. 28—66.

Smith D.J. The evolution of the ovule // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 1964. Vol. 39. P. 137—159.

Sporne K.R. The morphology of gymnosperms: The structure and evolution of primitive seed plants. L.: Hutchinson and Ross, 1965.

Sprecher A. *Le Ginkgo biloba* L. Imprimerie Atar. Genève, 1907.

Stafleu F.A. Brongnart's "Histoire des Végétaux fossiles" // *Taxon.* 1966. Vol. 15, N 8. P. 320—324.

Stafleu F.A. Palynology, nomenclature and terminology // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1967. Vol. 3, N 1/4. P. 15—26.

Stebbins G.L. Flowering plants: Evolution above the species level. Cambridge (Mass.): Belknap, 1974. 399 p.

Stein W.E., Beck C.B. *Bostonia perplexa* gen. et sp. n., a calamopityan axis from the New Albany Shale of Kentucky // *Amer. J. Bot.* 1978. Vol. 65. P. 459—465.

Stewart W.N. Polystely, primary xylem and the Pteropsida // 21st Sir Albert Charles Seward memorial lecture, 1973. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1976. P. 3—313.

Stewart W.N. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge etc.: Cambridge Univ. press, 1983. 405 p.

Stewart W.N., Delevoryas T. The medullosan peridosperms // *Bot. Rev.* 1956. Vol. 22. P. 45—80.

Stidd B.M. An anatomically preserved *Potonia* with in situ spores from the Pennsylvanian of Illinois // *Amer. J. Bot.* 1978. Vol. 65. P. 677—683.

Stidd B.M. The neotenus origin of the pollen organ of the gymnosperm *Cycadeoidea* and implications for the origin of higher taxa // *Palaeobiology.* 1980. Vol. 6, N 2. P. 161—167.

Stidd B.M. The current status of medullosan seed fern // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1981. Vol. 32, N 1. P. 63—101.

Stidd B.M., Cosentino K. Nucellangium: Gametophytic structure and relationship to cordaites // *Bot. Gaz.* 1976. N 137. P. 242—249.

Stidd B.M., Hall J.W. *Callandrium callistophytoides*, gen. et sp. nov., the probable pollen-bearing organ of the seed fern, *Callistophyton* // *Amer. J. Bot.* 1970a. Vol. 57. P. 394—403.

Stidd B.M., Hall J.W. The natural affinity of the Carboniferous seed, *Callospermarion* // *Ibid.* 1970b. Vol. 57. P. 827—836.

Stockmans F., Mathieu F.F. La flore paléozoïque du bassin houiller de Kaiping (Chine). Bruxelles: Mus. Roy. Hist. Natur. Belg., 1939.

Stockmans F., Willière Y. Végétaux Namuriens de la Belgique. Bruxelles, 1952—1953. 382 p.

Stokey R.A. Some comments on the origin and evolution of conifers // *Canad. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 1932—1940.

Stokey R.A. The Araucariaceae: An evolutionary perspective // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1982. Vol. 37. P. 133—154.

Surange K.R. Studies in the Glossopteris flora of India. 9. A male fructification bearing monolete spores from the Lower Gondwana of India // *Palaeobotanist.* 1958. N 6. P. 47—48.

Surange K.R., Chandra S. *Denkania indica* gen. et sp. nov.: A glossopteridalean fructification from the Lower Gondwana of India // *Ibid.* 1971—1975. N 20. P. 264—268.

Surange K.R., Chandra S. Some male fructifications of Glossopteridales // *Ibid.* 1972—1974. N 21. P. 255—266.

Surange K.R., Chandra S. Morphology of the gymnospermous fructifications of the Glossopteris flora and their relationships // *Palaeontographica B.* 1975. Bd. 149. S. 153–180.

Surange K.R., Kulkarni S. On two new species of Phyllothea from the South Karanpura coalfield, Bihar // *Palaeobotanist.* 1967. N 16 (1). P. 95–100.

Takhtajan A.L. Flowering plants: Origin and dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969.

Takhtajan A.L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // *Bot. Rev.* 1980. Vol. 46. P. 225–359.

Taylor T.N. *Lasiostrobus* gen.n., a staminate strobilus of gymnospermous affinity from the Pennsylvanian of North America // *Amer. J. Bot.* 1970. Vol. 57. P. 670–690.

Taylor T.N. A consideration of the morphology, ultrastructure and multicellular microgametophyte of *Cycadeoidea dacotensis* pollen // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1973. Vol. 16. P. 157–164.

Taylor T.N. The ultrastructure and reproductive significance of Monoletes (Pteridospermales) pollen // *Canad. J. Bot.* 1978. Vol. 56. P. 3105–3118.

Taylor T.N. *Paleobotany: An introduction to fossil plant biology.* NY.: McGraw-Hill, 1981. 589 p.

Taylor T.N. Ultrastructural studies of Paleozoic seed fern pollen: Sporoderm development // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1982. Vol. 37. P. 29–53.

Taylor T.N., Millay M.A. The ultrastructure and reproductive significance of *Lasiostrobus* microspores // *Ibid.* 1977. Vol. 23. P. 129–137.

Taylor T.N., Millay M.A. Pollination biology and reproduction in early seed plants // *Ibid.* 1979. Vol. 27. P. 329–355.

Taylor T.N., Millay M.A. Morphologic variability of Pennsylvanian lyginopterid seed ferns // *Ibid.* 1981. Vol. 32. P. 26–62.

Thomas B.A. *Ulodendron* Lindley et Hutton and its cuticle // *Ann. Bot.* 1967. Vol. 31. P. 775–782.

Thomas B.A. A revision of the Carboniferous lycopod genus *Eskdalia* Kidston // *Palaeontology.* 1968. Vol. 11, N 3. P. 439–444.

Thomas B.A. Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species // *Ibid.* 1970. Vol. 13, N 1. P. 145–173.

Thomas B.A. Growth changes in *Sigillaria latibasa* // *Ann. Bot.* 1972. Vol. 36 (148). P. 1023–1027.

Thomas H.H. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1933. Vol. 222. P. 193–265.

Townrow J.A. On some species of *Phyllothea* // *J. and Proc. Roy. Soc. N.S.W.* 1955. Vol. 89. P. 39–63.

Townrow J.A. The Peltaspermales, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // *Palaeontology.* 1960. Vol. 3. P. 333–361.

Townrow J.A. Some Lower Mesozoic Podocarpaceae and Araucariaceae // *Gondwana stratigraphy IUGS symp., Buenos Aires, 1967. P.: UNESCO, 1969. P. 159–184.*

Trevisan L. Ultrastructural notes and considerations of Ephedripites, Eucommiidites and Monosulcites pollen grains from Lower Cretaceous

sediments of southern Tuscany (Italy) // *Pollen et spores.* 1980. Vol. 22, N 1. P. 85–132.

Ueno J. On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen // *Biol. J. Nara Women's Univ.* 1960. Vol. 10. P. 19–25.

Upchurch G.R. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1984–1985. Vol. 71. P. 522–550.

Vogellehner D. Möglichkeiten einer regelgemässen Stabilisierung der Nomenklatur Karbonischer Pflanzen. 1 // *Taxon.* 1967. Vol. 16, N 2. P. 124–129.

Wagner R.H., Lemos de Sousa M.J. The Carboniferous megaflores of Portugal – a revision of identifications and discussion of stratigraphic ages // *Mem. Serv. Geol. Port.* 1983. Vol. 29. P. 127–152.

Walker J.W., Doayle J.A. The bases of angiosperm phylogeny: palynology // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1975. Vol. 62, N 3. P. 664–723.

Walker J.W., Skvarla J.J. Primitively columellaless pollen: A new concept in the evolutionary morphology of angiosperms // *Science.* 1975. Vol. 187. P. 445–447.

Walton J. A note on the structure of the plant cuticles in the paper-coal from Toula in Central Russia // *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc.* 1925/1926. Vol. 70, N 11. P. 119–123.

Walton J. On the structure of a Palaeozoic cone-scale and evidence it furnishes of the primitive nature of the double cone-scale in conifers // *Ibid.* 1928. Vol. 73. P. 1–6.

Walton J. The absence of eligulate heterosporous Lycopodiales in the fossil record // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.* 1930/1931. Vol. 51(2). P. 114–115.

Walton J. *Calathospermum scoticum* – an ovuliferous fructification of Lower Carboniferous age from Dunbartonshire and on some Lower Carboniferous Equisetinae from the Clyde Area // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 1949. Vol. 61, pt. 1. P. 719–736.

Walton J. The evolution of the ovule in the pteridosperms // *Adv. Sci.* 1953. Vol. 10. P. 223–230.

Watt A.D. Index of generic names of fossil plants, 1974–1978 // *Geol. Surv. Bull.* 1982. N. 1517. P. 1–63.

Webb J.A. Cuticle morphology of the Triassic species of *Nilssonia* from Eastern Australia: XIII Intern. bot. congr. Sydney, Australia, Aug. 21–28, 1981: Abstracts. Sydney, 1981. 203 p.

Weiss E. Ueber die Entwicklung der fossilen Flora in den geologischen Perioden // *Ztschr. Dt. geol. Ges.* 1877. Bd. 20. S. 252–258.

Wendel R. *Callipteridium pteridium* (Schlotheim) Zeiller im Typusgebiet des Saaletrug // *Schr.-R. Geol. Wiss. Berlin.* 1980. Bd. 16. S. 107–170.

White D. The characters of the fossil plant *Gigantopteris Schenk* and its occurrence in North America // *Proc. US Nat. Mus.* 1912. Vol. 41. P. 493–514.

Wilson J.A.R. Some new facts about the structure of the cuticles in the Russian paper coal and their bearing on the systematic position of some fossil Lycopodiales // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.* 1930/1931. Vol. 51(2). P. 104–114.

- Woodger J.H.* On biological transformations // Essays on growth and form presented to d'Arcy Wentworth Thompson. Oxford: Clarendon press, 1945.
- Yao Zhao-qi, Ouyang Shu.* On the paleophyte-mesophyte boundary: Nanjing Inst. Geol. and Palaeontol., Acad. Sinica, Nanjing, Mar. 1980: Paper for 5th Intern. palynol. conf. Nanjing, 1980. 9 p.
- Zalesky M.D.* Note sur les debris végétaux du terrain carbonifère de la chaîne de Mugodzary // Bull. Com. géol. Russ. 1909. Vol. 28. P. 1-11.
- Zalesky M.D.* Observations sur le *Lepidodendron olivieri* Lichw. et le *Lepidodendron tenerrimum* A. et T. // Mém. Com. géol. N.S. 1915. Vol. 125. P. 25-46.
- Zalesky M.D.* Flore paléozoïque de la série d'Angara: Atlas // Ibid. 1918. Vol. 147. P. 5-76.
- Zalesky M.D.* Flora permienne des limites ouraliennes de l'Angaride // Ibid. 1927. Vol. 176. P. 1-52.
- Zalesky M.D.* Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux // Bull. Soc. géol. France. Sér. 4. 1929a. Vol. 29, N 3/5. P. 189-198.
- Zalesky M.D.* Sur les debris nouvelles plantes permienues // Bull. Acad. Sci. URSS Cl. sci. phys.-math. 1929b. Vol. 7. P. 677-689.
- Zalesky M.D.* Végétaux nouveaux du Dévonien supérieur du bassin du Donets // Bull. Acad. Sci. URSS. Cl. sci. math. et natur. 1931. Vol. 4. P. 557-588.
- Zalesky M.D.* Observations sur les végétaux paléozoïques de Sibirie // Ann. Soc. Géol. Nord. 1932. Vol. 57. P. 111-134.
- Zalesky M.D.* Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. 2 // Bull. Acad. Sci. USSR. Cl. sci. math. et natur. 1934. Vol. 7. P. 1093-1103.
- Zalesky M.D.* Sur deux nouvelles Lycopodiées // Probl. Paleontol. 1936a. Vol. 1. P. 237-243.
- Zalesky M.D.* Sur quelques plantes nouvelles du système anthracolithique de bassin du Kousnetsk // Ibid. 1936b. Vol. 1. P. 223-236.
- Zalesky M.D.* Contribution à la flore permienne du bassin de Kousnetzsk // Ibid. 1937a. Vol. 1/2. P. 125-142.
- Zalesky M.D.* Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permian de l'Oural et sur la flore fossile // Ibid. 1937b. Vol. 2/3. P. 37-101.
- Zalesky M.D.* Végétaux permienus du bardien de l'Oural // Ibid. 1939. Vol. 5. P. 329-374.
- Zaleskij M.D., Cirkova H.F.* Observations sur quelques végétaux fossiles du terrain permien du bassin de Kousnetzsk // Bull. Acad. Sci. USSR. Cl. sci. math. et natur. 1935. Vol. 8/9. P. 1091-1116.
- Zalesky M.D., Tchirkova H. Th.* Flore permienne de l'Oural Petchorien et de la Chaîne Paikhoi. Moscow: Leningrad: Acad. Sci. URSS, 1937.
- Zeiller R.* Bassin houiller de Valenciennes: Description de la flore fossile // Études des Gites Minéraux de la France. P., 1886-1888.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart: Fischer, 1959.
- Zuckermandl E.* Programs of gene action and progressive evolution // Molecular anthropology. N.Y.; L., 1978. P. 387-447.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abacanidium 153, 188
 Abacodendron 77, 86, 96, 110, 122, 124
 A. anomalum 82, 187
 A. jacquei 118
 A. lutuginii 87, 98, 187
 A. minutum 111, 112
 Acanthotriletes 148
 Acitheca 148
 Acophyllum 181
 Acrostichides 151
 Adesmonerves 181, 182
 Adiantites 14, 53, 128, 151, 155
 A. cardiopteroides 186
 A. spectabilis 153, 186
 A. ungeri 186
 Adiantum 14
 Aequistomia 163, 195
 Aetophyllum 44, 47, 68
 Afropollis 234
 Alatorufloria 165
 Alisporites 159, 160, 163
 Amyelon 72, 180
 Anarthrocanna 142
 A. deliquescens 142
 Andanophyllum 182
 Androstrobus 67
 Aneimites 14, 53, 151, 155
 A. acadica 186
 Anemia 14
 Aneurophyton 16
 Angaridium 53, 128, 132, 154, 188, 189
 A. finale 152, 154, 205
 A. mongolicum 152, 154, 205
 A. potaninii 152, 154, 205
 A. submongolicum 152, 154, 205
 Angarocarpus 183
 A. ivanovii 212
 A. oviformis 212
 A. ovoideus 212
 A. tychtensis 192, 193
 A. ungensis 155, 212
 Angarodendron 76, 77, 79, 80, 100, 105, 106,
 109-111, 120-124, 132, 141, 142, 188
 A. obrutschevii 81, 105, 106, 109, 110, 118,
 124, 187, 202
 A. simile 106, 109
 A. superum 87, 106, 109, 110, 124, 202
 A. zaleskyi 106, 109
 Angarophloios 79, 87, 96, 110, 116, 119,
 120, 139, 186, 187
 A. alternans 96, 98, 100-102, 113, 116, 120,
 123, 124
 A. leclercqianus 79, 96, 98, 124
 A. planus 96, 98, 102, 112, 113, 120, 121,
 124, 202
 A. sigillarioides 98-100, 124
 Angaropteridium 128, 132, 153, 154, 156,
 188-190
 A. abaeantum (=Abacanidium) 187, 188, 205
 A. buconicum 193, 217
 A. cardiopteroides 153, 187, 188, 205
 A. cardiopteroides f. lacerata 153
 A. chakassicum 187, 188, 205
 A. laceratum 153
 A. ligulaeformis 188
 A. ligulatum 205
 A. mongolicum 153, 188
 A. neuburgae 188
 A. tyrganicum 187, 188, 205
 Angarotheca 145
 A. originalis 204
 Angophyllites 164, 167
 Anisopteris 154
 Annularia 12, 14, 28, 39, 40, 43, 44, 46, 67,
 71, 146, 147, 189, 190, 193, 197, 198
 A. asteriscus 145, 146, 189
 A. batschatensis 204
 A. grandifolia 193, 204, 215
 A. ischanovensis 203
 A. jerunakovensis 204, 215
 A. kuznetskiana 203
 A. lanceolata 192, 193, 204, 215
 A. microphylla 145
 A. mucronata 215
 A. orientalis 215
 A. papilioformis 215
 A. planifolia 204, 215
 A. planifolia f. crassinervia 215
 A. rarifolia 204, 215
 A. sibirica 193, 204, 215
 A. stellata 47
 A. stellatoides 146
 A. syrjagensis 215
 A. tajlugensis 215

- A. tenuifolia* 204, 215
Annulina 28, 39, 40, 47-49, 142, 190
A. annularioides 47
A. longifolia 203
A. neuburgiana 39, 40, 47, 203, 214
Anomorrhoea 151
Anomozamites nilssoni 231
Antevsia 157
Antholithus wettsteinii 157
Aphlebia 153, 187
A. ostrogiana 153, 187, 205
Aphyllum 117
Apocalamariaceae 49
Apocalamites 48, 49, 144, 145
Araucariodendron 73
Araucarioxylon 72, 180
Araucarites 142
Arberia 164, 178
Arberiaceae 74, 155
Arberiales 74, 155, 164, 178, 179, 185, 199
Archaeanthus 231, 234
A. linnenbergeri 231
Archaeocalamitaceae 69, 74
Archaeocalamitaceae (=Asterocalamitaceae) 69, 74
Archaeocalamites 46, 48, 145
Archaeocycas 225, 230
Archaeopteridiales 8, 175
Archaeopteris 8, 11, 16, 74, 123
A. halliana 186
Archaeosigillaria 119, 121
Archaeopetala beekeri 231
A. obscura 231
Arcyopteris 156
Arthropitya 51
Arthropitys 71, 147
A. prynadae 147
A. tunguskana 147
Arthroxyton 71
Articulatae 44
Artisia 70, 72
Aspidiaria 102
Aspidostachys 72
Asplenium 7
Asterocalamites 48
A. scrobiculatus 186
Asterodiscus 197
A. disparis 197
Asterophyllites 12, 43, 44, 67, 71
Asteropollis 225
Asterotheca 147, 149, 151
A. pluriseriata 151
A. primoriensis 215
Atomodesma 129
Aulacotheca 183
Aulosteges 129
Australoglossa 178
Autophyllitaceae 69
Autophyllites 145
Bachtia 138
B. ovata 202
Bajdaievia 138
B. linearis 202
Barakaria 125, 126, 138, 145, 199
Bardocarpus 132, 178, 179, 183, 190, 201
B. aliger 178, 179, 197
B. depressus 177, 179, 212
B. discretus 177, 189, 212, 221
B. obrutschevii 204
B. superus 178
Beania 67
Belenopteris ivanovii 155
Bennettitales 240
Bennettites 184
Bergeria 96, 100, 102, 111
B. alternans 96, 100, 111
B. confluens 111
B. mimerensis 118, 120
B. regularis 96, 100, 101, 111
Biarmobaiera 183
Biarmopteris 196
B. pulchra 183, 197
Bicoempleopteris longifolium 221
Bidens 153
B. beckii 153
Binisulcites 182
Bothrodendraceae 69, 74
Bothrodendron 103, 120
B. kidstonii 103
Botrychiopsis 130, 154
Botryopteris 150, 185
Bowmanitaceae 71, 72
Bowmaniales 43, 73
Bowmanites 12, 68, 72
Brachyphyllum 180
Brongniartites 163, 197
Bryales 138
Buriadia 45, 180, 194
Burussiella 138
B. minita 138
Caenodendraceae 12, 69, 74, 138
Caenodendron 76, 77, 111, 122, 124
C. neuburgianum 111, 202
C. primaevum 111
Calamariophyllum 71
Calamitaceae 12, 44, 45, 67, 68, 71
Calamitales 50, 51, 73
Calamites 12, 44, 45, 65, 67, 68, 71, 145, 184, 214
C. cannaeformis 45, 68, 71
C. gigas 45
C. nodosus 45
C. suckowii 45, 196, 197
Calamitina 71
Calamocarpon 12, 43, 45, 68
Calamodendron 71
Calamospora 185

- Calamostachyaceae 71, 146
 Calamostachyales 73, 147, 185
 Calamostachys 12, 43, 68, 71, 143, 145, 146,
 189, 204
 Calamosyrinx 117
 Callipteris 9, 57, 65, 156, 157, 160, 161,
 192, 193, 196-198, 217
 C. acutifolia 206
 C. adzvensis 217
 C. adzvensis f. concinna 217
 C. altaica 206
 C. bella 217
 C. conferta 66
 C. confluens 194
 C. grandifolia 217
 C. ivancevia 207, 217
 C. karskiana 193
 C. kozlovii 193
 C. mongoliensis 194, 217
 C. nicklesii 163
 C. orientalis 194, 217
 C. pseudoaltaica 192, 193
 C. paulovii 217
 C. sahnii 194, 217
 C. zeilleri 157, 207, 217
 Callixylon 8, 11, 74
 Callospermariales 155, 159, 161, 185
 Callospermarion 223
 Caractschetopteris 155
 Cardiocarpus 183
 C. krapivinoensis 212
 C. krivljakensis 212
 Cardiolepidaceae 155, 156, 158-160, 163,
 180, 183, 184
 Cardiolepis 156, 158-163, 201
 C. piniformis 163
 Cardioneura 156, 194
 C. tebenjkovii 217
 Cardiopteridium 128, 153
 C. parvulum 187, 205
 Cardiopteris 75, 76, 130
 Carpolithes 183
 C. condomaensis 213
 C. tipturensis 213
 Casuarina 14
 Casuarinites (=Annularia) 14
 Caulopteris ogurensis 186
 Caytonia 164
 Caytoniales 155, 163
 Chacassopteris 147
 C. concinna 184, 187, 204
 Chasmatopteris 151
 Cheirostrobales 12
 Cladaitina 160, 174, 175, 183, 184, 200
 Cladophlebis 147, 151, 198, 217
 C. melnikovii 217
 C. mongolica 194, 217
 C. roylei 151
 Cladostrobus 160, 169, 175, 184, 193
 C. lutuginii 209,
 Classopollis 236
 Clathraria 8
 Clathropteris 8
 Clavatipollenites 225
 Coenopteridales 147
 Comia 132, 156, 157, 161, 192-196, 218
 C. congermana 217
 C. dentata 207, 217
 C. dobrolubovae 217
 C. enisejevensis 193, 194
 C. enisejevensis f. petchorensis 217
 C. latifolia 217
 C. major 193
 C. pereborensis 217
 C. primitiva 194, 217
 C. yichunensis 217
 Compsopteris 57, 132, 156, 157, 161, 192,
 195, 198
 C. adzvensis 157, 162
 C. maganakovkiensis 207
 C. microphylla 207
 C. osinovskiensis 207
 Condomajella 183
 C. baranovii 222
 C. gorelovae 213
 C. rotunda 222
 C. tankaensis 222
 Coniferales 43, 142
 Cordaianthus 66, 169
 Cordaicarpus 70, 183
 C. baranovii 212
 C. burundukensis 221
 C. foliformis 221
 C. iljinskiensis 212, 221
 C. kovbassinae 212
 C. pelatkaensis 212
 C. petrikensis 212, 221
 C. tchemulskiensis 212
 Cordaicladus 114, 116, 124
 C. neuburgae 209
 Cordaitaceae 69, 73
 Cordaitales 50, 73, 164
 Cordaitanthaceae 72, 169, 170, 174, 175,
 185, 189, 227, 228, 239
 Cordaitanthales 73, 153, 164, 166, 169, 174,
 175, 180, 182, 183, 228
 Cordaitanthus 69, 72, 73, 155, 169, 170, 175
 C. concinnus 170
 C. penjonii 170
 C. pseudofluitans 170
 Cordaites 50, 69, 70, 72, 73, 127, 164, 169,
 170, 174, 181, 183, 184, 188, 190,
 192-195, 197, 198
 C. adleri 207
 C. angaricus 218
 C. angustifolius 207
 C. batschatensis 207, 218
 C. borassifolius 73

- C. brachyphyllus* 207
C. buragoi 218
C. candalepensis 170, 192, 197, 207, 218
C. chachlovii 207
C. clercii 170, 173, 193—195, 197, 207
C. concinnus 219
C. cuneifolius 207, 218
C. gorelovae 207
C. gracilentus 168, 170, 192, 194, 207
C. hypoglossus 193
C. iljinskiensis 219
C. indeterminatus 207
C. insignis 207
C. khalfini 207
C. kryshstofovichii 207, 218
C. kuznetskianus 207, 219
C. latifolius 69, 207, 219
C. lineatum 218
C. magnus 207, 218
C. minax 192, 207, 219
C. minimus 207
C. platyphyllus 219
C. praeincisus 207
C. primorskiensis 218
C. principalis 219
C. singularis 170, 190, 195, 207, 218
C. sphenoides 207
C. surijokovensis 207
C. tologojensis 194
C. tyrganicus 187, 207
Cordaitina 160, 173, 174
Cornucarpus 183
C. kojimensis 212, 221
Corynophyllites 36, 38, 43, 44
Corystospermaeae 155, 156, 161, 163, 199
Crassinervia 166, 170, 182, 190, 194, 197
C. abaschevensis 209
C. angusta 208, 219
C. arta 209
C. gorlovskiana 208
C. iljinskiensis 209
C. ivancevia 209, 219
C. kuzbassica 208
C. kuznetskiana 190, 208, 219
C. lanceolata 209
C. nervosa 209
C. oblongifolia 169
C. ovalis 209
C. peltiformis 209
C. pentagonata 209, 219
C. primitiva 209
C. prokopieviensis 209
C. sibirica 209
C. tenera 209, 219
C. tunguscana 190, 209, 219
C. venosa 209
Crossotheca 233
C. crepinii 233
Cupressaceae 175
Cycadales 184
Cycadeoidea 224, 234
C. dacotensis 233, 234
Cycadocarpidiaceae 73
Cycadocarpidium 73
Cycadolepis 234, 238
C. hallei 231
C. nitens 231
C. sphenicus 231
C. stenopus 231
Cycadopsida 224, 234, 239
Cyclopitys 40
Cyclopteris 153
Cyclostigma 77, 78, 103, 111, 121—124
C. asiatica 118
C. carneggianum 111, 114, 122
C. distans 77, 103, 111
C. kiltorkense 111, 118, 122, 139, 186
C. rhomboica 103, 105, 111
C. torenticum 111
Czekanowskia 73
C. setacea 73
Czekanowskiaceae 73
Czekanowskiales 73

Dadoxylon 180
Damudopteris 149, 151, 185
Danaeites 147, 151, 195
Danaeopsis 11
Darneya 181
Demetria 76, 77, 86, 105, 110, 111, 122, 124, 139
D. amadoca 110, 111
D. asiatica 87, 92, 100, 111, 186
D. supera 87, 110, 111
Densosporites 65, 67
Desmonerves 181
Dichotomopteris 149—151
Dicranophyllum 163, 183
D. bardense 163
D. effusum 182, 211
D. sylvense 163
D. tchernovii 163
Dicranopteridium 197
D. regium 197
Dicroidium 11
D. zuberi 161
Dictyodendron 80, 106, 112, 124
D. tetragonum 81, 83, 141
Dictyopteridaceae 155
Dictyoxylon 153
Diplolepidodendron costulatum 118
Discopteris 149, 150
D. karwinensis 149
Dolerotheca 156
Dolianites 178
Drepanophyceae 54
Dvinopteridium 155

- Eddya 16, 56
 Elatocladus 180
 E. kasachstanica 180
 E. kassagatschica 180
 Entsovia 182
 E. kungurica 197
 E. lorata 182
 E. rara 182
 E. rarisulcata 197
 Equisetaceae 43, 46—49
 Equisetina 24, 34, 35, 43, 46, 48, 49, 142
 E. brevifolia 34, 35
 E. laevis 23, 35
 E. lata 35
 E. leninskiensis 35
 E. magnivaginata 34, 35, 42
 E. tenuistriata 34, 35
 E. torulosa 35
 Equisetinostachys 24, 43, 142—144, 198
 E. grandis 35, 36
 Equisetites 29
 E. minuta 33
 Equisetostachys 36
 Equisetum 46, 47
 E. czekanowskii 31
 Eremiodendron 112, 124
 E. articulatum 112
 Eretmonia 179
 Eristophyton 180
 Eskdalia 70, 71, 102, 111, 112, 114, 120,
 123, 124, 139, 141, 186
 Euphorbites 117
 Evenkiella 166, 181, 190
 E. schortonotensis 208
 E. zarniopteroides 208, 219
- Falcisporites 159, 160, 163
 Feonia 57, 156, 157, 160, 161
 Filicites 117
 Florinites 66, 70
 Fryopsis 75, 153
- Gamophyllites 24, 28, 39, 40, 43, 142
 G. iljinskiensis 39, 40
 G. kuschejakovenski 39, 40
 G. stenophylloides 22, 23, 29, 33, 39, 40
 G. usjatensis 39, 40
 Gangamopteris 128, 130, 153, 164, 167, 185,
 194, 199
 G. pacifica 217
 G. ussuriensis 217
 Gaussia 169, 177, 178, 201, 219, 223
 G. cristata 171, 177, 201, 209, 223
 G. relaxata 219
 G. scutellata 171, 177, 201, 209, 219, 223
 Geperapteris 147, 149, 150, 185, 190
 G. discopteroides 149, 151
 G. imitans 149, 150
 G. sylovaensis 149, 150
- G. vorcutana 149, 150
 Ginkgo 56
 Ginkgoales 181, 184, 201
 Ginkgocycadophytus 184
 Ginkgoites 183, 193, 194
 G. plotnikovoensis 183, 211
 Ginkgoopsida 224
 Ginkgophyllum primaevum 211
 G. vsevolodii 210
 Ginkgophyton (=Eddya) 16
 Ginkgophytopsis 182, 198
 G. gigantea 221
 Glossophyllum 73, 157, 198
 G. florinii 157
 Glossopteridaceae 12, 69, 74
 Glossopteridales 74, 164
 Glossopteris 8, 125—128, 130, 164, 194,
 199, 217
 G. tunguscana 206, 217
 G. mongolica 194, 217
 G. orientalis 217
 Glossopteropsis 182
 Glossotheca 179
 Glottophyllum 132, 181
 G. cuneatum 194, 210
 G. elongatum 210
 G. karpovii 210
 G. petiolatum 210
 G. usjatense 210
 Gondwanidium 125, 130, 154
 Gondwanostachyaceae 46, 48, 145, 199
 Gondwanostachys 43—46, 126, 145
 G. australis 43
 Gondwanotheca 183
 G. sibirica 154, 205
 Gothania 169, 175
 G. lesliana 170
 Granulatisporites 148
 Gymnospermae 233
- Halletheca 156
 Halonia 123
 Helenia 112, 117, 118, 124
 H. bellula 118
 H. conciliata 112
 H. cribriformis 112
 H. elegans 140
 H. striata 112
 Heliella 112, 117, 124
 H. confluens 118
 H. costata 118
 H. microrugosa 118
 H. theodorii 112, 118
 H. undata 118
 Holcospermum 153, 156, 183
 H. tchelchetensis 213
 Homoxylon 232
 Hornea 75
 Horneophyton 75

- Iegosigopteris* 151
Illinites 180
Iniopteris 182, 192—194
I. petiolata 193
I. sibirica 206
Intia 138, 195, 214
Involucre 70
Isiolopteris 155
Ixostrobus 73

Junjagia 138

Kallostachys 12, 44, 67
Knorria 86, 88, 111, 112, 186
K. imbricata 101, 102, 112
Koinostachys 43
Koretrophyllites 24, 26, 28, 31, 32, 36—38, 43, 48, 49, 142, 188
"K." *elevatinervis* 33
K. gracilis 214
K. grandis 36, 37
K. longifolia 214
K. mollifolius 37
K. multicostata 37
K. mungaticus 36, 38, 203
K. polcaschtensis 192
K. prokopievskiensis 214
K. setosus 30, 31
K. tenuis 37
K. tomiensis 37
K. typicus 23, 36—38
"K." *typicus* 33
K. vulgaris 187
Kosjunia 138
Krylovia 164, 169, 175—178, 200, 201, 223
K. sibirica 176, 177, 209
Kuznetskia 170, 172, 174, 175, 184, 200, 210
K. planiuscula 170, 172, 174, 210
K. tomiensis 172, 174, 210

Lacoea 185
Lagenostomaceae 155
Lagenostomales 155, 228
Lasiostrobus 236
Lebachia 184, 185
Lebachiaceae 69, 74
Leclercqia 121
Lepeophyllum 132, 165, 166, 182, 194
L. actaeonelloides 193, 194, 209
L. acutifolium 209, 219
L. belovoensis 209
L. kostomanovii 209
L. maksimovii 209
L. piasinense 192, 193
L. rotundatum 169
L. tajluganense 209
L. trigonum 219
Lepidocarpaceae 12, 45, 54, 68
Lepidocarpon 12, 54, 139

Lepidodendraceae 12, 50, 54, 68, 71
Lepidodendrales 54, 73
Lepidodendron 12, 54, 68, 72, 76—80, 82, 86, 87, 96, 103, 113, 117, 119, 121—124, 139, 141, 169, 184
L. alternans 100, 101
L. anomalum 81, 82, 110
L. batovii 113
L. dichotomum 12, 68, 72
L. kemeroviense 87, 88
L. megastomum 113
L. ostrogianum 77, 86—88
L. planum 102, 112
L. prokopievskiensis 113
L. schmalhauseni 96, 100, 101
L. sibiricum 96, 100, 101
L. stylicum 113
L. tomiensis 113
L. tyrgani 113, 116
L. usovi 113
L. veltheimianum 100
L. wijkianum 77, 103
Lepidodendropsidaceae 138
Lepidodendropsis 76, 77, 112—114, 116, 117, 119, 121—124
L. concinna 113, 114
L. cyclostigmatoides 113
L. hirmeri 94, 95, 113, 118, 139, 186
L. parvipulvinata 113, 120
Lepidophloios 80, 81, 114, 120, 124, 141
L. laricinum 81, 83, 114
L. scoticus 81, 83, 114
Lepidophylloides 75
Lepidophyllum 75
Lepidopteris 57, 157, 161, 198
L. martinsii 57
L. ottonis 57
Lepidosigillaria 114, 119
L. whitei 118
Lepidostrobales 73
Lepidostrobus 12, 65, 67, 68, 72, 103, 113, 123, 139, 142, 186
L. gracilis 103
Leptophloeum 120, 121, 124
Leptostrobaceae 71—73
Leptostrobales 73
Leptostrobus 73
Lesleya 167
Lesqueria 234, 237
Libyaria devoniensis 118
Lilpopia 68, 75
Linguifolium 181
Listrodium 182
Listrophyllum 182
L. uscatense 210
Litostrobus 44, 67, 72
Lobatannularia 147, 195, 197, 198
L. heianensis 215
L. lingulata 215

- L. lingualata* f. *coalita* 215
L. sinensis 215
Lophiodendron 76—80, 82, 83, 105, 106, 111—113, 115, 119, 123, 124, 132, 140, 187
L. tyrganense 80—83, 85, 109, 111, 113—116, 118, 119, 124, 187, 202
L. variabile 82, 83, 85, 90, 91, 117—119, 124, 187
Lophoderma 114, 124
Lueckisporites 180, 181, 198
Lycopodiolites 117
Lycopodites 123, 124
Lycospora 65, 67
Lyginopteridaceae 69, 74
Lyginopteris 74
Lyraspermaceae 155
- Majsassia* 183
M. elliptica 213
M. rotundata 213
Manchurostachys 44, 47, 67, 68
Marattia 7
Marattiopsis orientalis 215
Mariopteris 53
Martjanovskia angarica 202
Mauerites 155, 156, 163, 183, 195, 196
M. gracilis 163, 196
Mazostachys 44
Mazostrobus 67
Medullopteris 159
Medullosaceae 9, 69, 74
Meristophyllum 182
Mertensides 151
Mesidiophyton 44, 67
Mesocalamites 71
M. mrassiensis 187, 203
Mesopitys 132, 180
Mezostachys 71
Mixoneura 156
M. arta 156
Monoletes 156
Monosulcites 235, 236
- Neocalamites* 28, 46
Neokoretrophyllites 38, 43, 48
N. crassifolius 203
N. elegans 203
Nephropsis 132, 166, 169—171, 182, 190, 197
N. apiculiformis 209
N. asiatica 219
N. cordata 209
N. crassipes 209
N. elongata 209
N. grandis 209, 219
N. integerrima 190, 209, 219
N. lampadiformis 209, 219
N. marginata 209
- N. mutafii* 192, 193
N. pospeloviensis 219
N. pseudosimilis 219
N. rhomboidea 198, 209
N. rotundata 209
N. schmalhauseni 209
N. semiorbicularis 193, 219
N. tomiensis 209, 219
Neomariopteris 149—151
Neurogangamopteris 153
Neuropteridium coreanicum 217
N. kaishanense 217
N. sibiricum 154
N. validum 154
Neuropteris 153, 156, 189, 190, 194
N. balakhonskiensis 156, 206
N. cardiopteroides 153
N. dichotoma 206
N. ignotus 206
N. izylensis 156, 206
N. karskiensis 156
N. orientalis 206
N. mrassiensis 156, 206
N. nikitinskiensis 206
N. paimbaensis 156, 183
N. pulchra 156, 206, 217
N. siberiana 206
N. sibirica 156
N. tomiensis 206
N. vorcutensis 156
Niazonaria 169, 170, 223
N. angusta 209
N. stellata 209
Nilssonia 67
Nilssonaceae 74
Nilssoniales 74
Noeggerathia 8, 164
Noeggerathiales 185
Noeggerathiopsis 50, 125, 164, 192
"N." aequalis 193
"N." candalepensis 192, 193
Norwoodia 149
Nucicarpus 156, 160, 162, 183, 195, 197
N. piniformis 158
- Odontopteris* 8, 163, 197, 217.
O. ussuriensis 217
Oligocarpia 147, 150, 195
O. permiana 150, 151
Orchidaceae 54
Orthotheca 151, 195
O. (=Danaeites) petschorica 151
Osmundaceae 55
Ovopteris 148
- Pachymionia* 129
Pachypteris 57, 155, 163
P. lanceolata 57
Pachytestales 155, 156

- Paikhoia 114, 142
 Palaeocycas 230
 Palaeosmunda 151
 Palaeostachya 43, 68, 71
 Palaeovittaria 164, 194
 Palmacites 117
 Papillophyllites 164, 174
 Paracalamitina 145, 147
 Paracalamites 27, 29, 33, 40, 49, 132, 145,
 147, 190, 194—198
 P. angustatus 203, 214
 P. arigidus 214
 P. brevis 203, 215
 P. communis 203, 214
 P. costatus 203
 P. crassus 203, 214
 P. decoratus 196, 197, 203, 215
 P. frigidus 193
 P. goepperti 203, 215
 P. iljinskiensis 203, 215
 P. kutorgae 196, 197
 P. mrassiensis 187, 203
 P. prokopievskiensis 203
 P. pseudovicinalis 215
 P. robustus 203, 215
 P. striatus 27
 P. tenuicostatus 203, 215
 P. vicinalis 203, 215
 Paracalamitina aculeata 203
 P. batschatensis 203
 P. crassa 215
 P. striata 27, 215
 Paragondwanidium 128, 152, 154—156, 183,
 188—190
 P. kumpanii 153, 154
 P. odontopteroides 153, 154, 205
 P. petiolatum 153, 154, 205
 P. sibiricum 153—155, 205
 Parallelites 182
 Paraschizoneura 46—49, 147
 Partha 179
 Pastillus 142
 P. cellulosus 142
 Pechorostrobus 172, 174, 175, 184, 200
 P. bogovii 170, 172, 173
 Pecopteridae 55
 Pecopteris 46, 147, 148, 184, 196, 199,
 216
 P. abensis 205
 P. andersonii 216
 P. angaridensis 147, 205
 P. anthriscifolia 60, 147, 148, 192—194,
 205, 216
 P. anthriscifolia f. vorcutensis 216
 P. arcuata 216
 P. bobrovii 194, 216
 P. compta 216
 P. comptula 216
 P. computa 205
 P. dissimilaris 216
 P. eurina 147
 P. helenaeana 197
 P. lativenosa 216
 P. leninskiensis 147, 194, 205, 216
 P. leptophylla 148
 P. martia 205, 216
 P. martima 216
 P. mucronata 194
 P. niamdensis 194
 P. niamdensis f. markuchinae 216
 P. oreopteridia 148, 189
 P. oviformis 216
 P. pseudomartia 205, 216
 P. sibirica 205
 P. tajmyrensis 193, 205
 P. tenuicostata 216
 P. unita 194, 216
 P. venusta 205
 P. yabei 216
 Pelourdea 73
 Peltaspermeaceae 57, 126, 155, 156, 158, 160,
 161, 163, 164, 181
 Peltaspermales 155—161, 163, 183, 185
 Peltaspermum 126, 156—162, 197—199, 218
 P. buevichae 157—159, 197, 198
 P. incisum 159
 P. thomasii 159
 Peltastrobus 44, 67
 Pereborites 181
 Permotheca 156, 158, 160, 162, 167
 P. sardykense 197
 Petcheria 167, 182
 Petcheropteris 151
 Phlebopteris 8
 Phoenicopsis 73
 Pholidophyllum 197
 P. ornatum 197
 Phragmites communis 118
 Phylladoderma 61, 73, 132, 156, 160, 162—
 164, 195, 197, 198, 218
 P. arberi 163
 P. meridionalis 197
 Phylladodesme 70
 Phyllopitys 24, 34, 40—44, 142, 143, 180,
 190
 P. heeri 40, 41, 203, 214
 Phyllotheca 17, 18, 28, 33—35, 38, 40—43,
 46, 48—50, 69, 125, 126, 142, 145, 169,
 184, 190, 192—194
 P. acerosa 28
 P. acicularia 28
 P. amorphia 28
 P. ampla 29, 30
 P. angusta 29
 P. angustifolia 28
 P. antiqua 28
 P. aperta 28
 P. arbusta 28

- P. asterophyllina* 30
P. australis 17, 18, 29, 33
P. bardensis 28
P. batschatensis 28
P. bella 28
P. biarmica 28, 42
P. brevis 28
P. brongniartiana 17, 30
P. brookvalensis 29
P. campanularis 28, 196
P. carnosae 29
P. congesta 28
P. czezanowskii 32
P. deliquescens 24, 28—32, 41, 42, 46, 142, 203
P. dolorosa 28
P. elegans 28
P. eliaschewitschii 20, 23, 24, 34, 42
P. equisetiformis 30
P. equisetitoides 25—27, 29, 36—38, 42, 203, 214
P. etheridgei 29
P. fertilis 28
P. frondosa 30
P. glaber 28
P. gracilis 28
P. grandis 24, 25, 203
P. griesbachii 29, 30
P. hirsuta 28
P. hookeri 29
P. horrida 28
P. indica 29
P. iniensis 25
P. kemeroviense 28
P. krasnopeevae 28
P. kuznetskiana 28
P. lanceolata 28
P. lateralis 28
P. leptophylla 29
P. longifolia 28
P. macrostachya 28
P. magnivaginata 24—26
P. melnikovii 28
P. multicostata 203
P. minuta 29
P. muelleriana 29
P. namosa 29
P. neuburgiana 28
P. ninaeana 24, 26
P. nuda 28
P. octafolia 28
P. paludosa 28
P. parca 28
P. patagonica 29
P. paucifolia 26
P. paulinensis 30
P. peremensis 28
P. phyllacantha 26
P. pityophylloides 28
P. planifolia 28
P. polcaschtensis 28
P. polygonia 28
P. prokopieviensis 28
P. prostrata 28
P. pulchra 28
P. rallii 30
P. ramifer 28
P. rariuscula 28
P. robusta 29
P. sahnii 29, 42
P. schtschurowskii 28
P. scyphiformis 28
P. scyphulifera 28
P. secunda 28
P. socolowskii 28
P. speranskii 28
P. spiciformis 28
P. stachya 28
P. stellifera 24, 27, 29, 36, 38, 40, 42
P. stenophylloides 28, 29, 40
P. striata 27, 28, 42
P. sylvensis 28
P. tajmyrica 28
P. tamariae 28
P. tenella 28
P. tenuifolia 28
P. tenuis 28, 203
P. tomiensis 28, 203
P. torosa 28
P. turnaensis 20—26, 28—30, 35, 36, 38, 40—42, 143, 194, 203
P. turumakitensis 28
P. uluguruana 29
P. unica 28
P. visenda 28
P. whaitsii 17, 30
P. zeilleri 29
Phyllotheaceae 30, 43—47, 69
Phytolithus 117
Piceapollenites 159
Pilophorosperma 159
P. granulata 159
Pinaceae 175, 184
Pityaceae 12, 69, 74
Pityospermum 180
Plaichoia 114
Pleuromeia 80, 83, 121, 123, 142, 198
Pleuromeiaceae 198
Plumites 182
Poacites 8
Podocarpaceae 184
Podozamitaceae 12, 50, 68, 73
Podozamitales 74
Podozamites 9, 73
P. distans 73
Polyssaievia 138, 214
P. spinulifolia 202
Porodendron 71, 112, 114, 120, 124

- P. asiatica* 112
P. crassum 112
P. cristatum 112
P. nathorstii 112
P. plicatum 112
P. tenerrimum 112
Pothocites 46, 145
Pothocitopsis 46
Potonia 156
Potonieisporites 66, 178
Praerufloia 166, 175, 188
Precyclostigma fezzanense 118
P. tundrartense 118
Prelepidodendraceae 12, 54, 69, 74
Prelepidodendron 76, 86, 87, 95, 114, 117, 122, 124
P. mourzoukense 118
P. varium 94, 186
Protasolanus 76, 103, 111, 114, 122, 124
P. distans 77
Protoblechnum hallei 218
P. imaizumii 218
P. salcifolium 218
Protocalamostachys 46, 145
Protohaploxylinus 159, 185
Protolepidodendraceae 54
Protolepidodendropsis 122
P. pulchra 118
Protophyllocladus 180
Protopteridiales 8
Protopteridium 16, 74
Protosphagnales 138
Protosphagnum 138, 195, 197
P. nervatum 202
Prototaxoxylon 180
Prynadaeopteris 147, 148, 150, 151
P. imitans 215
P. irregularis 205
P. karpovii 148, 184, 204, 205
P. synica 215
P. tunguscana 150, 215
Psaronius 151
Pseudoborniaceae 12, 69
Pseudoborniales 74
Pseudolepidodendron 111, 113, 114, 116
Pseudolepidodendropsis 111, 114, 122, 124
P. carneggianum 113, 118, 186
P. igryschense 186
Pseudorhacopteris 128
Pseudovoltzia 180, 195, 197
Psygmoxyllum 154, 182, 196, 197, 220
P. cuneifolium 163, 182, 195—197, 220
P. demetrianum 221
P. expansum 163, 182, 195—197
P. tajmyrensis 193
P. ussuriensis 220
Pteroma 163
Pteronilssonina 53
Pterophyllum 183
P. kotschetkovii 193
"P." samchokense 221
P. slobodskiensis 193
"Pterorrachis" barrealensis (=Pteruchus) 161
Pteruchus 161
Ptychodendron 114, 124
P. batojense 114
P. elongata 114
Pursongia 126, 132, 164, 167, 181, 198
P. asiatica 206
P. sibirica 206
P. ussaensis 206, 217
Quadrocladus 180, 181, 195, 197—199
Q. dvinensis 197
Q. sibiricus 180, 198
Raniganjia 42, 44, 46—48
Ranunculus 153
R. aquatilis 153
Rhabdocarpus 183
R. tomiensis 211
Rhabdotaenia 53
Rhacophyton 186
Rhacopteris 8, 128, 154
Rhaphidopteris 155, 156, 160, 163, 195, 197
R. praecursoria 163, 197
Rhipidopsis 125, 161, 181—183, 193—195, 198, 199
R. angustobata 221
R. elegans 221
R. ginkgooides 195
R. palmata 194, 211
R. panii 221
Rhizotozamites 125, 164
Rhizodendron 115, 117, 124
Rhodea 75, 76, 155, 186
R. yavorskyi 155
Rhideopteridium 75, 155
R. javorskyi 206
Rhombodendron 80, 106, 115, 124
R. minutum 83
R. sibiricum 83
Rhynia 66
Rhytidolepis 86, 94, 116, 117
Ricciopsis 138
R. (?) ziminskiensis 139
Richthofenia 70
Rissika 128, 185
Rossovites 182
Rufloia 50, 127, 128, 130, 153, 160, 165—167, 174, 175, 183, 184, 188, 190—198
R. archaica 188, 207
R. arta 208
R. attenuata 219
R. birjulinskiensis 166, 207
R. brevifolia 165, 168, 192, 208
R. delicata 194
R. derzavinii 165, 189, 207, 219
R. elliptica 208

- R. ensifotmis* 165, 207, 219
R. ilimejica 165
R. intermedia 166
R. khalfinii 166
R. loriformis 165, 219
R. meyenii 207
R. minima 168, 208
R. minuta 208
R. mitinaensis 208
R. multipapillata 207
R. nervata 208
R. neuburgiana 165
R. notabilis 208
R. oljerassica 165, 208
R. plana 208
R. poryvaica 208
R. rasskazovae 208, 219
R. recta 165, 193, 195, 197, 219
R. sibirica 208, 219
R. subangusta 166, 188, 207
R. synensis 174, 195
R. tajmyrica 208
R. tebenjkovii 165, 208, 219
R. theodorii 166, 188, 207, 219
R. tomentella 165
R. tuberculosa 208
R. typica 165, 208
R. ulannurica 194
R. ussurica 219
R. vassilijevii 219
Rufloiriaceae 160, 164, 169, 171, 175, 177—
181, 183, 184, 189, 199, 228, 239
Saaropteris 221
Sagenaria 117
Sagenopteris 164
Sahnioxylon 232, 233, 237
S. ugamicum 232
Salairia longifolia 202
Samaropsis 170, 183, 199
S. ampulliformis 211
S. angarica 212
S. angarica f. degradata 212
S. auriculata 211
S. borisovaensis 211
S. danilovii 221
S. dixonovensis 221
S. erunakovensis 211
S. erypters 211
S. evanida 183
S. frigida 221
S. gorbiaczinensis 211
S. iljinskiensis 211
S. irregularis 170, 173, 193, 197, 211
S. jurabaensis 212
S. khalfinii 211
S. kureikaensis 211
S. lutuginii 211
S. mungatica 211
S. neuburgii f. bingurica 211
S. patula 176, 177, 211
S. pauxille 211
S. prokopievskiensis 211, 221
S. pseudoolegans 211, 221
S. pseudotriquetra 211, 221
S. punctulata 170
S. pusila 211, 221
S. sevemaensis 212
S. siberiana 211
S. skokii 211
S. stricta 170, 221
S. subelegans 221
S. submoravica 183, 189, 211
S. tasichinii 212
S. tcheremitchkiensis 211
S. triquetra 197, 221
S. triquetraeformis 211, 221
S. uncinata 211
S. uncinata f. nana 211
Samarospadix 169, 175
S. penicillata 176
Sardykphyllum 162
Sashinia 180, 181
Schizoneura 9, 44, 46—49, 65, 67, 68, 125,
126, 147
S. paradoxa 44, 68
S. sibirica 204
S. striata 215
Schizoneuraceae 44, 67, 68, 74
Schuetzia 189
Sciadisca 147, 196, 204
S. petchorensis 27, 215
Scoleopteris 147, 149
Scytophyllum 57, 161, 198
Selaginella 77, 118, 184
Selaginellites 123, 124
Sendersonia 143—145
S. matura 204
Senftenbergia 150
Septomedulloxyton 180
Sermaya 150
Sertostrobus 181
Siberiella 147, 151
S. kosmovskii 205
Siberiodendron 77, 86, 94, 115, 116, 124
S. elongatum 94, 115, 116
S. tyrganicum 94, 116
Sigillaria 8, 72, 76, 86, 94, 116, 117, 119—
121, 123, 124, 141
S. acutangula 116
S. brardii 120
S. latibasis 119
Sigillariaceae 12, 54, 69, 74
Signacularia 77, 116, 117, 122—124, 142
S. noinskii 197
Sitzopteris superta 221
Skokia 183
S. elongata 213, 222

- Slivkovia 182
 Solenites 73
 Sorocaulaceae 30, 34, 43, 48
 Sorocaulus 24, 30, 32, 33, 43, 48, 49, 142
 S. czekanowskii 30—34
 S. schmalhauseni 30, 31
 Sparsistomites 164, 174, 183, 184
 S. gorelovae 165
 Spencerites 121
 Sphenasterophyllites 145
 Sphenobaiera macrofolia 221
 Sphenophyllaceae 44, 45, 67, 68, 71, 72
 Sphenophyllales 12, 50, 68, 73
 Sphenophyllostachyaceae 71
 Sphenophyllostachys 12, 45, 68, 72, 215
 Sphenophyllum 8, 9, 12, 43—45, 65, 67—70, 72, 186
 S. biarmicum 145, 196
 S. comiense 145
 S. denticulatum 145, 189, 203
 S. emarginatum 12, 45, 68, 72
 S. kemerovense 145, 203
 S. majus 145
 S. meyenii 214
 S. oblongifolium 145
 S. osipoviensis 214
 S. prokopievskiensis 146, 203
 S. rotundatum 146
 S. stouckenbergii 145, 197
 S. subtenerrimum 186
 S. thonii 45, 145, 195, 199
 S. thomiensis 203
 Sphenopteridium 128
 Sphenopteris 46, 147—149, 154, 155, 163
 S. batschatensis 205, 216
 S. bellatula 205
 S. eura 205
 S. gothani 217
 S. grabau 194
 S. imitans 147, 148
 S. izylensis 205
 S. lobifolia 151
 S. maneichensis 148
 S. nystroemii 217
 S. polymorpha 151
 S. prynadae 193
 S. pseudogermanica 154
 S. septentrionalis 217
 S. taiyuanensis 194
 S. tenuis 217
 S. tunguscana 147, 148, 150, 190, 205
 Sphenostrobus 44, 67, 72
 Sphenozamites permica 221
 Sporocarpus 183
 Sporophyllites 156, 160, 161
 Squamites 182
 Stenogramiella tomiensis 202
 Stellotheca 29, 44, 149
 Stepanowiella 129
 Stephanostachys 147
 Stigmara 8, 72, 116, 123, 124, 139, 142, 186
 S. ostrogiana 116, 187
 Stiphorus 156, 158, 159, 198, 201
 S. biseriatus 158
 S. crassus 158
 Sublepidodendron 76, 77, 86, 96, 103, 116, 119, 122, 124, 139, 186
 S. alternans 100, 186
 S. distans 77
 "S." igryschense 113, 114, 116, 123
 S. kemeroviense 88
 S. neuburgae 116
 S. wusihense 116
 Sulcinephropsis 166
 Sulcinervis 182
 Svalbardia 8, 16
 Svalbardiaceae 8
 Sylvella 132, 170, 180, 183, 190, 197, 198, 200, 222
 S. alata 170, 172, 197, 213
 S. breviaolata 172
 S. dubia 213
 S. elongata 213, 222
 S. triangulata 213
 Sylvia striata 196
 Syniopteris 182
 Syrjagia 138
 Taeniopteris 183, 194, 195, 198
 T. norinii 220
 T. norinii f. magna 210, 220
 T. primorjensis 220
 T. sinegorkiensis 220
 Taibia 169
 Tajmyroptetis 194
 T. parchanovii 193
 Takhtajanodoxa 142
 Tatarina 57, 61, 126, 127, 156—162, 164, 195, 197—199
 T. conspicua 157, 197
 T. lobata 157
 T. olferievii 157
 T. pinnata 157, 197
 T. sadovnicovii 157
 T. sinuosa 157, 197
 T. verrucosa 157
 Taxodiaceae 40, 175
 Taxodiella 180
 Taxopitys 180
 Tchernovia 18, 21, 22, 29, 32—34, 36, 37, 40, 41, 44, 46, 49, 126, 128, 142, 143
 T. grandis 36, 37
 T. kuznetskiana 204, 215
 T. prokopievskiensis 204
 T. rasskazovae 36
 T. stenophylloides 40
 T. striata 27, 41, 215

- T. synensis* 143
T. ungensis 145, 204
 Tchernoviaceae 41, 44, 46, 48, 143, 145,
 181, 184, 185, 199, 200
Tchirkoviella 153
T. sibirica 205
Tedelea 150
Terrakea 129
Tersiella 181
Tetraylopteris 16
Thamnopteris 151
Thuringia 151
Tobleria 70
Todites 147, 151
T. evenkensis 205
T. sibiricus 205
Tomentophylla 165
Tomia 183, 193
T. oblonga 211
T. orientalis 221
Tomiodendron 77, 79, 82, 83, 86, 87, 91, 94,
 95, 100, 103, 110, 111, 113, 115, 116,
 119, 120, 122—124, 139, 142, 186
T. asiaticum 92, 93, 124, 202
T. collombi 118
T. ellipticum 103
T. hirmeri 96
T. kemeroviense 79, 87, 88, 90—93 112,
 113, 116, 118, 119, 124, 187, 202
T. ostrogianum 79, 87, 88, 91, 92, 113, 119,
 124, 187, 202
T. regulare 79, 93, 94, 115, 116, 119, 124
T. tetragonum 187, 202
T. varium 94, 96, 112—114, 124
Tomiostrobus 142, 180, 198
Trichopitys 183
Triletesacciti 71
Triphylopteris 128, 151, 155
T. rarinervis 186
Tristachya 43, 45, 68, 70, 75
 Tristachyaceae 12, 45, 68
 Tristachyales 45, 68
Trizygia 70, 146
Trochodendrocarpus 201
Tundrodendron 116, 124, 142
T. pechorense 116
Tungophylla 165
T. aperta 165, 167
Tungussocarpus 183
T. elongatus 213, 222
T. rotundatus 183, 213
T. subtychtensis 221
T. superus 221
T. tychtensis 183, 194, 212, 221
Tychtopteris 132, 181
T. cuneata 194, 210, 220
T. neamnigeschica 210
T. primitiva 210
Tylodendron 196, 197
Ullmannia 180, 184, 185, 197
U. biarmica 180
U. bugarichtensis 180
Ulmus 57, 58
U. campestris 57, 58
Ulodendron 120
Umbellaphyllites 24, 47, 48, 142
U. annularioides 47
U. ivinii 47
U. minima 47
Uralobaiera 183
Ursodendron 76, 77, 103, 105, 111, 113, 114,
 120—124, 139, 187
U. chacassicum 103, 104, 124
U. distans 77, 103, 104, 116, 186
U. meleschtenkoi 103, 104
Uskatia 138, 214
U. conferta 202
Valmeyerodendron 120, 121
Vardekloeftia 234
V. conica 229
Vesicaspora 60, 160, 162, 185
Viatcheslavia 77, 115—117, 122—124, 142,
 195, 197
V. vorcutensis 118
Vitreisporites 163
Vittatina 127, 160, 185, 196
V. subsaccata f. *connectivalis* 157
Vojnovskya 169, 170, 190, 195, 198, 201,
 223
V. elegans 219
V. mirabilis 209, 219
V. pacifica 219
V. paradoxa 170, 171
V. usjatensis 209
Vojnovskyaceae 169—171, 174, 175, 178—
 181, 183, 184, 189, 227, 228
Vojnovskyales 169, 201
Voltzia 45, 180
 Voltziaceae 175
Vorcutannularia 138
Walchia 180, 196, 198
W. appressa 180, 197
W. spinulifolia 138, 180
Walchiostrobus 175
Walkomiella 180
Wattia 182, 195, 197
W. neuburgiana 221
Weltrichia hirsuta 229
W. santalensis 229
W. setosa 229, 230
W. sol 229
W. spectabilis 229
W. whitbiensis 229
Williamsoniella 229—231
W. coronata 229, 231
Windhamia 129
Wocklumeria 135

Xiphophyllum 181
X. kulikii 219

Yavorskia 183, 193
Y. mungatica 194, 211
Yucca 14
Yuccites 14, 70

Zalesskyodendron 122
Zalesskioxylon 180
Zalesskya 151
Zamiopteris 164, 166, 167, 181, 182, 190,
194, 198
Z. borealis 220
Z. burgucliensis 220

Z. crassinervia 210
Z. daubichites 220
Z. dubia 194, 220
Z. glossopteroides 210
Z. gorelovae 220
Z. kuznetskiana 210
Z. lanceolata 210
Z. longifolia 210, 220
Z. schmalhauseni 210, 220
Z. stanovii 210
Z. subglossopteroides 220
Z. tajluganensis 210, 220 -
Zostera 14
Zosterophyllum 14

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ПАЛЕОБОТАНИКИ.....	5
РHYLLLOTНЕСА-ПОДОБНЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКОЙ ФЛОРЫ АНГАРИДЫ.....	17
ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКАЯ ТАКСОНОМИЯ И НОМЕНКЛАТУРА: НЕОБХОДИМОСТЬ НОВОГО ПОДХОДА.....	49
КАМЕНЬЮГОЛЬНЫЕ И ПЕРМСКИЕ ЛЕПИДОФИТЫ АНГАРИДЫ.....	76
СООТНОШЕНИЕ АНГАРСКОЙ И ГОДВАНСКОЙ ФЛОР: СТОЛЕТИЕ ПРОТИВОРЕЧИЙ.....	125
КАМЕНЬЮГОЛЬНЫЕ И ПЕРМСКИЕ ФЛОРЫ АНГАРИДЫ (ОБЗОР).....	131
ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЯНЫХ ОТ БЕННЕТТИТОВ ПУТЕМ ГАМОГЕТЕРОТОПИИ (ПЕРЕНОСА ПРИЗНАКОВ С ОДНОГО ПОЛА НА ДРУГОЙ).....	224
ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ.....	242
ЛИТЕРАТУРА.....	256
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ.....	273

Научное издание

Мейен Сергей Викторович

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ
ПАЛЕОБОТАНИКИ**

*Утверждено к печати
Отделением геологии, геофизики,
геохимии и горных наук
Академии наук СССР*

Редактор издательства *В.С. Ванин*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *Н.М. Бурова*
Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Набор выполнен в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 47192

Подписано к печати 30.10.90
Формат 70 × 100 ¹/₁₆. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Сов. Кириллица. Печать офсетная
Усл.печ.л. 23,4 + 3,9 вкл. Усл.кр.-отт. 27,3
Уч.-изд.л. 32,5. Тираж 770 экз.
Тип. зак. 666. Цена 6 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12