

С. В. МЕЙЕН

ЭВОЛЮЦИЯ  
И СИСТЕМАТИКА  
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ  
ПО ДАННЫМ  
ПАЛЕОБОТАНИКИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ, ГЕОХИМИИ  
И ГОРНЫХ НАУК

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

DEPARTMENT OF GEOLOGY, GEOPHYSICS, GEOCHEMISTRY  
AND MINING SCIENCES

S.V. MEYEN

EVOLUTION  
AND SYSTEMATICS  
OF HIGHER PLANTS  
BY FOSSIL  
RECORD

Responsible Editor

A.V. GOMANKOV



MOSCOW  
"NAUKA"

1992

С.В. МЕЙЕН

ЭВОЛЮЦИЯ  
И СИСТЕМАТИКА  
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ  
ПО ДАННЫМ  
ПАЛЕОБОТАНИКИ

Ответственный редактор

А.В. ГОМАНЬКОВ



МОСКВА  
"НАУКА"

1992

Мейен С.В. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М., Наука, 1992. — 174 с. ISBN 5-02-005680-4

В книге публикуются статьи доктора геолого-минералогических наук С.В. Мейена (1935—1987) — известного специалиста в области палеофлористики и стратиграфии палеозоя. В нее вошла значительная часть научного наследия автора, посвященная систематике и филогении голосеменных, проблеме их происхождения и месте в истории растительного мира. В отдельных статьях рассмотрены вопросы морфологии, систематики, филогении и экологии проптеридофитов. Две статьи посвящены проблемам палеофлористики: соотношениям между палеозойскими флорами Ангариды и Гондваны, а также между палеофитом и мезофитом.

Библи. 383 назв. Илл. 61

Главный редактор

член-корреспондент АН СССР *А.Л. Книппер*

Редакционная коллегия:

*М.А. Ахметьев, Ю.Б. Гладенков* (заместитель главного редактора),

*А.В. Гоманьков* (автор-составитель, ответственный секретарь),

*М.В. Дуранте, академик Б.С. Соколов*

Рецензенты:

*А.Л. Юрина, О.П. Ярошенко*

The book represents articles by Dr. S.V. Meyen (1935—1987) — a well-known specialist in Palaeozoic stratigraphy and palaeofloristics. It contains a large part of the author's scientific legacy devoted to the taxonomy and phylogenesis of gymnosperms as well as the problem of their origin and their role in the history of plants. Some articles deal with morphology, taxonomy, phylogenesis and ecology of propteridophytes. Two articles are devoted to problems of palaeofloristics: interrelations of Palaeozoic Angara and Gondwana floras and those of Palaeophyticum and Mezophyticum.

References 383. Ill. 61.

Editor-in-chief

corresponding member of the USSR Acad. Sci. *A.L. Knipper*

Editor Board:

*M.A. Achmetiev, J.B. Gladenkov* (assistant editor-in-chief),

*A.V. Goman'kov* (author-complier, scientific secretary),

*M.V. Durante, academician B.S. Sokolov*

References:

*A.L. Iurina, O.P. Yaroshenko*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Вниманию читателя предлагается очередной сборник трудов Сергея Викторовича Мейена. В этот выпуск, как и в предыдущий (1990), вошли важнейшие работы автора по теоретическим вопросам палеоботаники, палеофитогеографии, а также систематики и эволюции ископаемых растений. Только три статьи были ранее напечатаны в нашей стране в Бюллетенях МОИП, остальные опубликованы в зарубежных изданиях и поэтому менее доступны для отечественных специалистов.

За исключением небольшой по объему, но важной в творческом наследии С.В. Мейена статьи "Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших растений", работы, помещенные в сборник, отражают главнейшие направления палеоботанических исследований автора в последние 10—15 лет его жизни. Среди этих направлений наиболее четко очерчиваются три: 1) исследование морфологии, систематики, филогении и эволюции высших растений палеозоя от моховидных и проптеридофитов (псилофитов) до голосеменных; 2) установление временных и пространственных соотношений ангарской и гондванской флор (эти исследования были начаты и проводились совместно с индийскими коллегами еще с середины 60-х годов); 3) изучение переходного этапа в развитии флор от палеофита к мезофиту с выяснением, в какой степени он соответствует во времени границе перми и триаса.

Статьи по проптеридофитам были написаны во второй половине 70-х годов. Эта группа растений, филогенетически предшествующая птеридофитам, была так названа С.В. Мейеном по аналогии с прогимноспермовыми. Результаты ее изучения интересны не только в плане всестороннего познания самих этих растений. Они явились вкладом и в решение более общей проблемы освоения суши высшими растениями. Цикл работ по проптеридофитам и птеридофитам был определенной вехой на пути всестороннего изучения другой обширной группы растительного мира палеозоя — голосеменных, построения ее системы. Обобщающая итоговая работа по этой группе — "Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным", также помещенная в сборник, была опубликована в 1984 г. в "Botanical Review", где этой статье был отведен целый том. Она была в какой-то степени созвучна, как это считал и сам автор, незадолго до этого появившейся коллективной работе А. Кронквиста, Дж. Стеббинса и А.Л. Тахтаджяна по построению системы покрытосеменных. Однако в отличие от нее система С.В. Мейена в большей степени опирается на палеоботанический фундамент. Именно глубокая проработка ископаемых форм и прежде всего фруктификаций голосеменных легла в основу нового варианта филогенетического древа и самой системы. В их создании исключительную роль сыграло многолетнее изучение совместно с А.В. Гоманьковым татариновой флоры Русской платформы с ее разнообразными пельтаспермовыми, кардиолепидиевыми, лептострбовыми, кордаитантовыми и хвойными. Предложенная система стала настолько широко обсуждаться в печати (и обсуждается до сих пор), что С.В. Мейен считал необходимым подготовить ответ на наиболее развернутые комментарии к ней, полученные от американских профессоров Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла. Этот ответ также публикуется в сборнике.

В цикле работ, касающихся пограничных флор перми и триаса Ангарского и Гондванского царств, С.В. Мейен неоднократно подчеркивал, что переход от палеофита к мезофиту не был внезапным и не контролировался, как полагают некоторые, общепланетарной катастрофой. Он был хотя и быстрым, но не строго синхронным в разных регионах, а, главное, не сопровождался перестройкой во всех группах мира растений. Что же касается временных и пространственных соотношений ангарской и гондванской флор, то приоритет С.В. Мейена в разделении их главнейших компонентов, ранее считавшихся общими для обоих полушарий, хорошо известен.

Заключительная из помещаемых статей — "Голосеменные ангарской флоры" — готовилась С.В. Мейеном для сборника, издаваемого Колумбийским университетом США, "Происхождение и эволюция голосеменных". На фоне основных проблем статьи — рассмотрения систематики и эволюции ангарских голосеменных, автором сформулированы основные критерии установления ансамбль-таксонов. На примере изучения ангарских пинопсид и гинкгоопсид получила дополнительное подтверждение разработанная Сергеем Викторовичем флорогенетическая теория фитоспрединга. В соответствии с этой глобальной концепцией, главные надродовые таксоны высокого ранга ведут свое происхождение преимущественно из фитохорий, расположенных в низких широтах, мигрируя к полярным областям при потеплениях климата. Акклиматизация и переживание в последующем некоторых термофильных растений в высоких широтах было названо им внеэкваториальным персистируванием.

Выбранные для сборника статьи — лишь небольшая часть обширного творческого наследия, которое оставил нам автор. Хочется надеяться, что эти, несомненно одни из лучших его палеоботанических работ, позволят читателю лучше разобраться в тех интереснейших проблемах, которым С.В. Мейен посвятил свою жизнь.

*М.А. Ахметьев*

# ГРАНИЦА ПЕРМИ И ТРИАСА И ЕЕ СООТНОШЕНИЕ С ГРАНИЦЕЙ ПАЛЕОФИТА И МЕЗОФИТА\*

## ВВЕДЕНИЕ

Геократические условия, преобладавшие в поздней перми и, в меньшей степени, в начале триаса, обусловили широкое распространение континентальных отложений. Следовательно, во многих районах мира граница между двумя системами может быть установлена лишь на основе анализа сообществ наземных организмов, в том числе растений. При установлении этой границы по палеоботаническим данным часто совершалась серьезная логическая ошибка. Переход от палеофитной к мезофитной флоре принимался за рубеж перми и триаса, хотя в опорных разрезах обеих систем данный уровень либо не устанавливался, как на Русской платформе и в Гималаях, либо относился к границе нижней и верхней перми, как в Западной Европе. Границу перми и триаса проводили преимущественно на этой основе в Индии, Тунгусском бассейне и в других регионах. В результате полагали, что во всех этих районах граница палеозоя и мезозоя совпадает с границей палеофита и мезофита.

Со второй половины прошлого века считалось (Weiss, 1877 и др.), что флора цехштейна верхней перми Западной Европы является по облику мезофитной (А.Н. Криштофович (1957) назвал ее "палеомезофитной"). Существенное значение приписывалось "молодому" облику цехштейновой флоры. Поскольку переход от мезофитной флоры к кайнофитной также произошел ниже границы мезозоя и кайнозоя, то делался вывод (часто повторяемый в литературе) о том, что развитие флоры предшествует развитию фауны. Как следствие, давались довольно упрощенные объяснения этого явления, согласно которым оно проистекает из направленности трофических цепей (сначала изменяются растения, затем травоядные животные и, наконец, плотоядные). Потоны (Potoné, 1952) даже предложил особый закон "эволюционного несогласия" для объяснения этого.

Вне Западной Европы переход от палеофита к мезофиту приравнивался к пермско-триасовой границе. Итак, считалось, что переход от палеофита к мезофиту в глобальном масштабе произошел в две отчетливые стадии, разделенные позднепермской эпохой.

## ФАКТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Работы, выполненные в последние годы, привели к пересмотру во многих отношениях сложившейся ситуации. Особое значение имеют следующие исследования:

1. Изучение состава татарской (в особенности верхнетатарской, т.е. самой молодой пермской) флоры Русской платформы и Приуралья.
2. Исследование флоры и наземной фауны вулканогенных образований Тунгусского бассейна.
3. Изучение наиболее древних слоев нижнего триаса Индии, с типичной палеофитной флорой.

---

\* Выражаю признательность проф. К.Р. Суранге и д-ру К.М. Леле (Институт палеоботаники Бирбал Сахни, Лакнау, Индия) за прочтение рукописи. Я благодарен также моей жене М.А. Мейен за техническую помощь.

4. Получение более точных данных по распределению основных элементов флоры цехштейна в перми Западной Европы.

Рассмотрим перечисленные выше моменты более подробно.

В 1962—69 гг. автор вместе с А.Г. Олферьевым, В.Р. Лозовским, В.Н. Твердохлебовым, В.А. Гаряиновым и М.Л. Бусиловичем собрал много интересных коллекций растительных остатков из верхнетатарского яруса Русской платформы и Южного Приуралья. Растительные сообщества вятского горизонта и верхней части северодвинского горизонта оказались почти не содержащими палеофитных элементов. Сфенофиллы, кордаиты, каллиптериды и палеофитные членистостебельные отсутствуют полностью, в то время как некоторые мхи (*Protosphagnum*) пермского возраста встречаются довольно часто.

Верхнетатарская флора в основном состоит из пельтаспермовых птеридоспермов (*Tatarina*, реже *Peltaspermum* и *Lepidopteris*). Присутствуют также *Sphenobaiera*, *Ullmania*, *Quadrocladus* (?) и семена. Среди разрозненных кутикул имеются характерные фрагменты, имеющие микроструктуру, весьма похожую на таковую *Phylladoderma* (согласно последним наблюдениям автора представляется, что этот род относится к хвойным). Листья, ныне относимые к роду *Tatarina*, встречаются в таких больших количествах, что порода становится слоистой. Ранее листья *Tatarina* включали в род *Pursongia* и считали относящимся к группе глоссоптерид, т.е. палеофитной группе семенных растений, особенно характерных для верхнего палеозоя Гондваны. Теперь же новые данные о положении в системе этих растений с Русской платформы и Приуралья изменили весь облик верхнетатарской флоры этого региона. Если прежде эта флора рассматривалась как палеофитная (и гондванского типа), то в настоящее время совершенно очевиден ее по существу мазофитный облик, поскольку пельтаспермовые птеридоспермы (например, *Lepidopteris* и *Scytophyllum*) особенно характерны для флоры кейпера. В некоторых триасовых флорах Евразии эти растения доминируют.

Автору представляется, что территория Русской платформы и Приуралья была одним из центров экспансии мезозойской флоры. Вполне очевидно в этом плане, что в Приуралье есть много мезофитных элементов (гинкгофиты, хвойные, некоторые птеридоспермы) кунгурского возраста (т.е. в "бардинской" флоре).

Наиболее важные данные по флоре переходных слоев перми и триаса Тунгусского бассейна (Центральная Сибирь) получены Принадой (1970), Садовниковым (1964) и другими палеоботаниками. Выше угленосных пластов с типично палеофитной флорой (в основном из кордаитов) залегает очень мощная вулканическая (туфы, туффиты и т.п.) корвунчанская серия с мезофитной флорой. В этой флоре полностью отсутствуют листья кордаитов (как в верхнетатарской флоре Русской платформы), и она состоит в основном из папоротников (типа *Cladophlebis*), некоторых птеридоспермов (в том числе *Tatarina*), гинкгофитов и цикадофитов. Переход между двумя флорами в большинстве мест в пределах бассейна очень резок, но в последние годы обнаружены и сообщества переходного облика. Этот материал пока еще не изучен.

Положение границы перми и триаса определялось в течение многих лет на основе резкого изменения в растительных сообществах, хотя многие исследователи (Г.Н. Садовников, Н.И. Новожилов, И.М. Маловецкая и т.д. — см. ссылки у Садовникова, 1964) показали, что фауна (например, листоногие ракообразные, остракоды, двустворки и т.п.) нижней части этой вулканической серии — по облику типично пермская. В то же время никто не объяснял, почему это крупное изменение растительности имело место на границе обеих систем.

Совсем недавно Садовников (личное сообщение) высказал мнение, что флора вулканической серии не однородна по всему разрезу. Более того, папоротники нижней части серии, как оказалось, относятся к таксонам, характерным для палеофита (например, осмундовые, мараттиевые), в то время как матониевые появляются выше. В этой нижней части часто в больших количествах встречается птеридосперм *Tatarina* (упоминаемый в литературе как *Tersiella* и *Linguifolium*).

Я считаю, что Садовников прав, когда он относит нижнюю часть вулканической серии Тунгусского бассейна к пермской системе, хотя положение границы, предлагаемое им (в середине бугариктской свиты), требует больше подтверждающих фактов. В частности, он не упоминает о стратиграфическом перерыве между пермью и триасом в типовом разрезе Русской платформы. Поэтому уровень смены верхнетатарских сообществ листоногих ракообразных, остракод и двустворок таковыми нижнего триаса невозможно уловить в разрезе. В этом случае более оправдано датировать нижние свиты корвунчанской серии "пермо-триасом". Во всяком случае, эти новые данные по флорам Тунгуски зароняют некоторые сомнения в правильности положения (если не опровергают его) о том, что эта смена в Сибири совпадает с границей палеозоя и мезозоя.

В типовом разрезе Кузнецкого бассейна изменение флоры происходит на границе кольчугинской и мальцевской серий. В последней встречаются триасовые листоногие ракообразные. По мнению Садовникова, в разрезе Кузнецкого бассейна отсутствуют отложения (известные в Тунгусском бассейне) с пермской фауной и мезофитной флорой.

Как и в Северной Азии, граница перми и триаса в Индии также определялась по исчезновению палеофитной глоссоптериевой флоры и появлению мезофитной дикроидиевой флоры. Однако в нижней части серии Панчет, единодушно относимой к триасу, встречаются только палеофитные элементы, в то время как *Dicroidium* и другие мезофитные растения либо отсутствуют, либо сомнительны. Слои Камтхи центральной части Индийского полуострова и долины Годавари содержат типично палеофитную глоссоптериевую флору и позвоночных зоны *Lystrosaurus* (т.е. самых низов триаса). Эти слои могут быть предположительно сопоставлены со средним подразделением серии Бофорт Южной Африки. Это подразделение, относящееся к зоне *Lystrosaurus*, содержит также бедную глоссоптериевую флору. Итак, в Гондване переход от палеофита к мезофиту, вероятно происходил также в триасе.

Наконец, следует рассмотреть вопрос о мезофитном облике флоры цехштейна Западной Европы. Основными компонентами этой флоры являются роды хвойных: *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* и *Quadrocladus*. Также встречаются гинкгофитный род *Sphenobaiera*, птеридосперм *Lepidopteris martinsii* и цикадофиты *Taeniopteris* и *Pseudoctenis niddridgensis*, а листья кордаитов и папоротники практически отсутствуют. Флора довольно бедная по сравнению с другими верхнепермскими флорами мира (не более 30 видов). Основные элементы флоры (*Ullmannia*, *Lepidopteris*, *Sphenobaiera* и, возможно *Pseudovoltzia*) также присутствуют в красном лежне (отенском ярусе), где они незаметны на фоне типично палеофитной флоры. С другой стороны, в верхнем цехштейне встречаются менее десяти видов (в основном хвойные), которые не переходят в нижний триас. Представляется, что большинство растений цехштейна вымерло до начала триаса. Если не учитывать распределение растений цехштейна, то отнесение флоры к мезофиту (или палеомезофиту по Криштофовичу) кажется сомнительным. Напротив, она более обоснованно может быть названа постпалеофитной. В отличие от татарской флоры Русской платформы, цехштейновые пельтаспермные представлены единственным видом (*Lepidopteris martinsii*). Только хвойные цехштейна могли быть предшественниками мезозойских представителей (*Voltziaceae*).

## ВЫВОДЫ

Итак, факты, полученные в последние годы, явно говорят о том, что переход от палеофита к мезофиту не был внезапным (или катастрофическим) и одновременным во всем мире. Тем не менее, во всех регионах, где можно было наблюдать этот переход, он происходил, очевидно, довольно быстро. Такая асинхронность показывает, что флористические изменения, связанные с климатическими в отдельных регионах, стимулировались реорганизацией барьеров, разграничивающих фитоценозы, а не

Таблица 1. Распределение основных групп высших растений на границе палеозоя и мезозоя

Пермь		Триас	Система	
Нижняя	Верхняя	Нижний	Отдел	
	—		Протосфагновые мхи	
	—		Каламитовые	Членистостебельные
	—		Черновиевые	
	—		Сфенофилловые	
	—		Древовидные лепидофиты	
			Пропапоротники	
—	—		Осмундовые папоротники	
	—		Палеофитные семейства	Птеридоспермы
—			Пельтаспермовые	
		—	Користоспермовые	
		—	Глоссоптериды	
			Цикадофиты	
	—		Корданты	Кордантовые
	—		Руфлории	
			Гинкгофиты	
	—		Лебахиевые	Хвои
—	—	—	Вольциевые	

контролировались общепланетарной климатической катастрофой. Также не было одновременного изменения растений различных групп на границе между палеозоем и мезозоем (табл. I).

В 1965 г. группа палеозоологов под руководством В.Е. Руженцева представила данные о том, что изменение морской фауны на границе перми и триаса также не было катастрофическим. Это изменение может быть объяснено распространением регрессии в самом конце перми (джульфинское время).

Как представляется, эти события наряду с изменениями наземной орографии, повлияли на историю растительности. Возможно, в Евразии эта широко распространенная морская регрессия была косвенно связана с вулканической активностью в Северной Азии (например, в Тунгусском бассейне). Одновременно ряд восточноевропейских растений (например, *Tataginia*) распространились в Сибири. В начале триаса число общих элементов между различными фитохориями еще более возросло. Например, *Pleuromeia* — характерный род нижнего триаса, встречается в Западной Европе, на Русской платформе, в Монголии (новейшие данные И.А. Добрускиной, личное сообщение) и на Дальнем Востоке, т.е. в тех местах, где пермские флоры были совершенно другими и почти лишенными каких-либо общих элементов. В триасовый период единство между флорами северных континентов и Гондваны усилилось.

Очевидно, что эти барьеры допускали автохтонное развитие, и таким образом провинциальность основных верхнепалеозойских флор была нарушена. Взаимное смещение растений между фитохориями нарушило стабильность местных сообществ и их комбинаций. Реорганизация этих барьеров на границе перми и триаса, как представляется, происходила в несколько стадий. Поэтому основные изменения растительности в различных регионах не были одновременными.

Как отмечалось выше, граница палеозоя и мезозоя и ее отношение к переходу от палеофита к мезофиту часто считалась типичным примером несоответствия стадий развития фауны и флоры. Теперь стало очевидным, что история фауны и флоры в эти периоды была гораздо более сложной, чем думали ранее, и отношение фаунистической и флористической границ едва ли может находиться под влиянием закона "эволюционного несогласия" или каких-либо других эмпирических правил аналогичного типа. Кажется более оправданным при анализе таких эпох в истории Земли и жизни избегать поиска отдельных совпадений или, наоборот, несовпадений, в отношении которых утверждалось бы, что они обусловлены действием важного закона. Лучше попытаться воссоздать весь комплекс причин и следствий при подробном исследовании сообществ организмов на фоне общей палеогеографической обстановки.

A. Logan, L.V. Hills (eds.)

The Permian and Triassic systems and their mutual boundary.

Publ. Canad. Soc. Petroleum Geologists. Calgary, Alberta, Canada, 1973.

## ОЛИГОМЕРИЗАЦИЯ И ПОЛИМЕРИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ДРЕВНЕЙШИХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В последние годы благодаря систематическому использованию новой палеоботанической техники значительно пополнились представления о древнейших (девонских и каменноугольных) высших растениях. Особенно полно были изучены риниофиты, зостерофиллофиты, тримерофиты и прогимноспермы. Первые три группы, ранее называвшиеся "псилофитами", уместно называть "проптеридофитами". Только сейчас в самых общих чертах наметились филогенетические отношения перечисленных групп. Стали яснее и основные пути преобразования вегетативных и репродуктивных частей спорофита от проптеридофитов к прогимноспермам и далее к голосеменным (птеридоспермам и кониферофитам). Среди прочих модусов преобразования спорофита на этих ранних этапах эволюции высших растений особую роль играли полимеризация (П) и олигомеризация (О). Эти термины ниже употребляются по традиции, сложившейся в отечественной литературе, хотя следовало бы употреблять имеющие приоритет термины "олигомерия" и "плейомерия".

Сходные проявления П частей можно видеть в двух главных филах проптеридофитов, т.е. (1) у зостерофиллофитов и (2) риниофитов и тримерофитов. В обоих филах в течение раннего девона увеличивалось количество ветвлений осевых частей, возрастало суммарное количество спорангиев, возрастала абсолютная масса тканей в осях. Среди зостерофиллофитов такие изменения можно проследить от *Zosterophyllum* к *Gosslingia* и *Crenaticaulis*. Эти же процессы выступают еще ярче, если сравнивать риниофиты типа *Steganotheca* или *Rhynia* с тримерофитами типа *Psilophyton dawsonii*, *Trimerophyton* и *Pertica*. В эволюции от риниофитов к тримерофитам и далее к ранним прогимноспермам резко преобладает П всех основных частей, а О имеет подчиненное значение. Примерно в середине девона высшие растения (прежде всего прогимноспермы) набрали нужный "полимеризованный фонд", достижение которого открыло широкие возможности О. Формирование "полимеризованного фонда" происходило параллельно с установлением основных жизненных форм, различающихся размерами спорофита. Уже в середине среднего девона сформировались высокоствольные деревья.

Накопление "полимеризованного фонда" сопровождалось сравнительно небольшой дифференцировкой частей. Оси остаются протостелическими, мало меняются структура спор, форма и строение спорангиев, набор тканей. С переходом к О начинается

сильная дифференцировка в эпиморфологии и тканевой структуре. В результате О возникает вторичная дихотомия осей и, по-видимому, настоящее моноподиальное ветвление. Сокращение количества спор в некоторых спорангиях ведет к гетероспоровости и возникновению подобия мешка у спор. Уменьшение числа мегаспорангиев сопровождается слиянием и дифференцировкой прилегающих к мегаспорангию стерильных осей и возникновению нуцеллуса (если не отождествлять нуцеллус со спорангием), интегумента и купулы.

Многие, если не все известные у древнейших высших растений процессы П и О в той или иной степени обратимы (имеется в виду обратимость не эволюции в целом, а преобразований в рамках определенного достаточно обобщенного архетипа). Пройденные таксоном стадии морфологической эволюции отчасти удерживаются в онтогенезе, в изменчивости частей как в пределах одного растения, так и относящихся к разным особям одного или разных таксонов. Для каждой стадии морфологической эволюции и для каждого элемента архетипа можно выделить ясно упорядоченную изменчивость ("повторные полиморфические множества" или "рефрены"), частным случаем которой являются "закон тройного параллелизма" и "закон гомологических рядов" Н.И. Вавилова. В образовании "рефренов" у древнейших высших растений П и О играют главную роль.

Стало традиционным толковать П и О как адаптивные процессы. Не отрицая приспособительного значения П и О, приходится помнить о том, что в подавляющем большинстве случаев суждения об адаптивном значении того или иного проявления П и О являются гипотезами *ad hoc* или суждениями *retitio principii*. Например, хотя ясно, что иглы хвойных несут фотосинтетическую функцию, но совершенно неизвестно, почему разные виды сосны имеют неодинаковое число игл в брахибласте. Показательно, что, признавая неприспособительными некоторые случаи изменчивости, Дарвин иллюстрировал это положение примерами, относящимися к П и О у растений (число частей в цветке или завязи и т.п.).

Учитывая непроверяемость, расплывчатость и неэвристичность большинства адапционистских гипотез, целесообразно рассматривать явления П и О у древнейших высших растений не с точки зрения их адаптивного смысла, а с позиций основных законов системности. Изменчивость, являющаяся простым следствием существования системных объектов, принципиально может осуществляться только семью способами (Ю.А. Урманцев), — тремя основными (изменение числа, отношения или собственных признаков элементов) и четырьмя производными (комбинации основных способов по-двое и по-трие). Поскольку эти семь способов неспецифичны для объектов определенной природы, не удивительно, что П и О (т.е. изменение числа элементов) наблюдается как у живых, так и неживых объектов. В эволюции древнейших высших растений можно без труда набрать множество примеров всех семи способов преобразований, дающих рациональную основу для классификации изменчивости.

Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Сборник научных работ. Зоол. ин-т АН СССР, Ленинград, 1977.

# МОРФОЛОГИЯ ПРОПТЕРИДОФИТОВ ("псилофитов")

Из вымерших крупных групп ископаемых растений псилофиты привлекают едва ли не наибольшее внимание всех, кто интересуется эволюцией растений. О них так или иначе заходит речь, когда обсуждаются наиболее крупные таксоны высших растений, происхождение этих таксонов и высших растений вообще, а также происхождение основных морфологических признаков высших растений.

Каноническое представление о псилофитах сложилось в 20—30-х годах нашего века. Главную роль в этом сыграли результаты исследований Р. Кидстоном и У. Лэнгом ринии и других псилофитов из девона Шотландии. Затем сведения о псилофитах были пополнены благодаря работам Р. Крейзеля и Г. Вейланда, О.А.Хега, Т.Г. Галле, С. Леклерк, И. Куксон и других палеоботаников. К середине 50-х годов представления о псилофитах стабилизировались и в таком виде вошли в большинство нынешних сводок и учебников ботаники и палеоботаники.

С 60-х годов характер изучения псилофитов меняется. Стали обычными приготовление препаратов кутикулы, извлечение спор из спорангиев, перенос обугленных остатков на пленку и стекло, изучение тонких структур под электронным микроскопом. Благодаря введенной С. Леклерк технике "микрораскопок" (прослеживание скрытых в породе частей путем препарировки под бинокляром) стала известна объемная структура сложно ветвящихся частей. Полученные сведения изложены в многочисленных статьях, в том числе обзорных (Banks, 1968; Chaloner, 1970b), но лишь в малой мере успели найти отражение в сводках и учебниках. Все это существенно изменило представления о морфологии псилофитов, их систематике, таксономическом и филогенетическом соотношении с другими группами растений, а также об их экологии. В частности, пришлось отказаться от термина "псилофиты". Вместо него я предлагаю употреблять термин "проптеридофиты".

Настоящая статья посвящена морфологии проптеридофитов, причем под морфологией понимается не только внешнее строение, или эпиморфология (Schmid, 1963, цит. по Гатцук, 1974), но и анатомия побега.

Строение гаметофита. В 1958 г. Г. Меркер предположил, что некоторые части риний могут быть интерпретированы как гаметофиты. Вскоре D.D. Pant (1960—1962) получил данные повторного изучения *Rhynia major* Kidst. et Lang и *R. gwynne-vaughanii* Kidst. et Lang, в результате чего он пришел к следующим выводам. 1) Оси *R. gwynne-vaughanii* скорее принадлежат к гаметофитам; полусферические выступы и адвентивные ветки на осях этого вида, возможно, представляют молодые спорофиты, развившиеся на гаметофите; некоторые из структур, описанных ранее как устьяца, весьма похожи на архегонии с опавшими шейками; 2) отмечается значительное сходство между *R. gwynne-vaughanii* и гаметофитами некоторых современных растений, прежде всего *Psilotum*; особенно разительно сходство полусферических выступов разной степени развития с последовательными стадиями развития молодых спорофитов *Psilotales*; 3) присутствие спорангиев у *R. gwynne-vaughanii* не доказано; возможно, что более мелкие спорангии, ранее по совместному нахождению отнесенные к этому виду, в действительности принадлежат *R. major* или иному виду; 4) во внешней части коры осей *R. gwynne-vaughanii*, не несущих никаких признаков разложения, встречаются структуры, которые весьма напоминают поражение микоризой; 5) у *R. gwynne-vaughanii* некоторые оси невакуляризованы.

Позже Y. Lemoigne (1969a, 1970), изучив дополнительные коллекции, пришел к тем же выводам, но более категорично заявил, что *R. gwynne-vaughanii* — гаметофит. Он описал образования, интерпретированные, хотя и не вполне убедительно, как антеридии (Lemoigne, 1969b). Может быть, именно категоричность в интерпретациях этого исследователя вызвала скептическое отношение некоторых ботаников и палеобота-

ников к возможности того, что *R. gwynne-vaughanii* гаметофит, анатомически очень сходный со спорофитом. Между тем факты, представленные D.D. Pant и Y. Lemoigne, кажутся весьма убедительными. Если *R. gwynne-vaughanii* действительно была гаметофитом, а *R. major* — спорофитом одного и того же вида, то это послужит серьезным подтверждением гипотезы, высказанной Ф. Фричем и поддержанной К.И. Мейером (1958) и многими другими исследователями, о том, что у первых высших растений гаметофит был сходен со спорофитом<sup>1)</sup>.

Морфология осей. Широко распространено мнение, что оси проптеридофитов делились преимущественно дихотомически. Это, видимо, порождено известными реконструкциями *Psilophyton* и *Rhynia*. Реконструкция *Psilophyton* (к сожалению, до сих пор удерживаемая в литературе), предложенная Д.У. Даусоном в 1859 г., была подвергнута сомнению Г. Зольмс-Лаубахом в 1859 г., а затем Д. Уайтом в 1905 г. и Т.Г. Галле в 1916 г. Исследования F. Hueber и Н.Р. Banks (1967; Hueber, 1971) показали, что Даусон объединил в своей реконструкции части растений, принадлежащих трем разным родам. При этом у двух из них (*Sawdonia*, *Psilophyton*), составивших надземную часть изображенного Даусоном несуществовавшего растения, есть явно выраженная главная ось (рис. 3—4.16, в), а дихотомически делятся лишь боковые ветки.

У *Rhynia* (на реконструкции Кидстона и Лэнга) показана почти равная дихотомия осей. Однако даже на иллюстрациях этих исследователей можно видеть, что равная дихотомия встречается скорее как исключение, чем правило. Y. Lemoigne (1969a) показал, что ветвление риний часто было трихотомическим (рис. 3—4.13). Истинная дихотомия подразумевает, что обе дочерние оси располагаются под одним углом к исходной. У проптеридофитов чаще мы видим, что материнская ось делится первый раз именно таким образом, а далее каждая из дочерних осей, оставаясь прямой, отдает ветви того же диаметра лишь с одной (внутренней) стороны. Онтогенетически такое ветвление может быть боковым, а не верхушечным.

Y. Lemoigne (1969b) описал вместе с *Rhynia* протостелические оси, которым он не дал названия, предположив, что они могут принадлежать новому роду. Их отличительная особенность — одноклеточные волоски, хорошо видные на поперечных сечениях. Иногда две—три такие оси уплощены и располагаются вокруг такой же, но неуплощенной оси (Lemoigne, 1969b, табл. II, фиг. 1, 2, 4, 5, 7). Иногда ось меньшего диаметра полностью охватывается осью большего диаметра (там же, табл. I, фиг. 5—8), которая, полагает Lemoigne, образовывала нечто вроде влагалища. Однако на внутренней стороне такого влагалища должна бы наблюдаться эпидерма, которая при изучении шлифов Lemoigne (в сентябре 1976 г.) не была обнаружена. Кроме того, внутренняя (объемлемая) и внешняя (объемлющая) оси сильно отличаются по степени сохранности. Если во внутренней оси видны все клетки, то во внешней хорошо сохраняются только проводящий пучок и эпидерма. Такое сильное (и повторяющееся у всех экземпляров) различие в сохранности объемлемой и объемлющей осей не позволяет их считать частями одной особи. Скорее, эти оси особей разных поколений, причем внутренние пронизали ранее отмершие, объемлющие. В некоторых случаях внутренние оси росли вдоль внешних — тогда получалось подобие влагалища, в других случаях (там же, табл. I, фиг. 1, 2, 6) — поперек внешних. Такое прорастание растительных остатков корневыми частями других растений часто наблюдается в карбоновых угольных почках, в которых ризониды стигмариий можно видеть проникшими в коровые части самых разных растений. Показательно, что у описываемых осей с волосками наиболее крупные клетки ксилемы расположены в центре (там же, табл. II, фиг. 5, 8), т.е., возможно, протостела была экзархной. Пока трудно решить, являются ли эти оси корнями растения, имевшего воздушные оси с центральную протостелой, или все они (подземные и воздушные) были с экзархной протостелой.

Ветвление многих проптеридофитов, имеющих ясно выраженную главную ось, обычно называют псевдомоноподиальным. Подразумевается, что о моноподиальном ветвлении можно говорить лишь тогда, когда боковые ветви образуются из пазушной почки, а не в результате деления точки роста на две неравные части, одна из которых



Рис. 3—4.1. Стерильные и фертильные побеги пропертеридофитов (не в масштабе)

а — *Pertica quadrifida* Kasper et Andrews, стерильный побег (по Kasper et Andrews, 1972, с изменениями); б — *Psilophyton dawsonii* Banks et al., стерильный побег (по Banks et al., 1975; рис. 4 и 13); в — то же, фертильный побег (по Banks et al., 1975); г — *Srenaticaulis verruculosus* Banks et Davis, часть фертильного побега; д — *Gosslingia breconensis* Heard, справа терминальные части осей (по Edwards, 1970b); е, ж — *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow, собрания спорангиев (по Edwards, 1975); з — *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidst. et Lang, поперечные сечения осей в местах ветвления (по Lemoigne, 1969a)

затем продолжает материнскую ось. Однако приложить этот критерий к ископаемым растениям, онтогенез которых обычно неизвестен, не удастся. Поэтому мы не знаем, когда появились геммаксиллярные растения (Гатцук, 1974). Чтобы не вводить новых терминов, видимо, разумно считать моноподиальным всякое ветвление с четко выраженной главной осью, но без явных признаков симподиальности. Этот терминологический вопрос не случайно возник в связи с пропертеридофитами. У наиболее высокоорганизованных пропертеридофитов (типа *Pertica* — рис. 3—4.1а) невозможно даже предположительно сказать, имеем мы дело с моноподием или псевдомоноподием, а главная ось выделяется ничуть не хуже, чем, скажем, у современных хвойных.

Среди наиболее древних пропертеридофитов обращает на себя внимание род *Zosterophyllum*, имеющий наряду с дихотомическим также H-образное и K-образное ветвление осей. По наблюдениям D. Edwards (1969a), вид *Z. llanoveranum* Croft et Lang имеет неветвящиеся оси. Ответвление под прямым углом наблюдалось лишь у одного экземпляра из множества изученных.

Представления о первично дихотомическом ветвлении и развившемся из него путем перевершинивания моноподии плохо приложимы к семофилогенной ветвлению у растений типа *Zosterophyllum*, но с некоторыми ограничениями сохраняют свое значение в отношении растений типа *Rhynia*. Среди последних довольно рано появляются формы с совершенно четкой главной осью, но при этом ветвление боковых осей может быть дихотомическим (*Psilophyton princeps* Daws., *P. microspinum* Kasper et al.) или смешанным моноподиально-дихотомическим (*Psilophyton forbesii* Andrews et al., *Pertica quadrifida* Kasper et Andrews). Вообще перевершинивание рано захватывает главную ось и гораздо медленнее распространяется на ее производные.

У *Trimerophyton* боковые ветви отходят по три от главной оси, причем каждое ответвление затем снова ветвится тройчато. У этого рода и у *Pertica* (Kasper, Andrews, 1972) устанавливается четкий порядок отхождения боковых осей от главной (рис. 3—4.1а), но сами боковые ответвления еще не уплощены. Вообще планация осей у проптеридофитов была развита слабо. Своеобразное ветвление фертильных осей у *Psilophyton dawsonii* (Banks et al., 1975). В развилке оси происходит два сближенных дихотомирования, причем средняя из возникших трех осей редуцируется до небольшого бугорка (рис. 3—4.1в). Возможно, что тройные ответвления *Trimerophyton* образуются таким же образом, но редукции средней оси не происходит.

Сходная недоразвитая ось в пазухе дихотомирующей оси известна у *Crenaticaulis* (Banks, Davis, 1969) и *Gosslingia* (Edwards, 1970b), у которых она обычно не сохраняется, а оставляет бугорок на фитолейме и отверстие в кутикуле (рис. 3—4.1г, д). D. Edwards (1970) показала, что проводящий пучок этой оси у *Gosslingia* толще, чем у соседней ветви, и что он отходит от проводящего пучка оси после отделения проводящего пучка ветви. H. Banks и M.P. Davis (1969) предполагают, что эта дополнительная ось соответствует пазушному ризофору того же типа, что и у *Selaginella*. Сходные пазушные бугорки указывались у *Sawdonia ornata* (Daws.) Hueber (Lang, 1932; Banks, Davis, 1969) и "*Psilophyton*" *goldschmidtii* Halle (Ананьев, 1960).

**Скульптура осей.** Оси проптеридофитов были голыми и гладкими (*Rhynia*, *Zosterophyllum*) или покрыты различными выростами. Иногда клетки эпидермы несли папиллы; описаны оси с одноклеточными волосками, различными многоклеточными образованиями. Последние могут быть представлены пологими выступами (*Gosslingia*) или настоящими эмергенцами, различающимися по величине и очертанию. Иногда эмергенцы конические с заостренной верхушкой и широким основанием (*Crenaticaulis* — рис. 3—4.1г), в других случаях — шиповидные (*Sawdonia ornata*, *S. acanthotheca* Gensel et al.), порой с небольшим терминальным расширением (*Sawdonia ornata* — Zdebska, 1972; *Psilophyton princeps* — Kasper et al., 1974). Обычно эмергенцы довольно многочисленны и их расположение неупорядоченное, порой небольшими группами. Они могут сильно варьировать по величине и очертанию в пределах одного растения (Zdebska, 1972; Gensel et al., 1975). Васкуляризованные эмергенцы пока неизвестны.

Гипотеза о происхождении микрофиллов из эмергенцев пока не утратила своего значения. Намечается переход от невакуляризованных эмергенцев проптеридофитов через примитивные плауновидные типа *Asteroxylon*, у которых проводящие пучки не входят в эмергенцы, к *Varagwanathia*, имеющей васкуляризованные микрофиллы. Правда, *Varagwanathia* происходит из более древних, чем *Asteroxylon*, нижнедевонских отложений, а некоторые *Sawdonia* с мелкими эмергенцами — из среднего девона. Однако считать микрофиллы *Varagwanathia* результатом редукции дихотомически ветвящихся осевых систем (Stewart, 1964) еще меньше оснований.

О подземных частях проптеридофитов (помимо упомянутых выше осей с волосками) известно мало. Возможно, что спорофиты *Rhynia* прикреплялись к стелющемуся гаметофиту. Стебли *Nomeophyton* отходили от клубневидного невакуляризованного образования. Нижние части побегов *Zosterophyllum* и *Kaulangiophyton* с H-образным и K-образным ветвлением иногда интерпретировали как стелющиеся по субстрату. Не исключено, что подземные осевые части проптеридофитов анатомически не отличались от надземных, как у современного плауна.

Устьяца описаны у *Rhynia* (Kidston a. Lang, 1917; Lemoigne, 1969b), *Gosslingia* (Edwards, 1970b), *Sawdonia* (Zdebska, 1972), *Zosterophyllum* (Lete a. Walton, 1961) и *Psilophyton* (Banks et al., 1975). Замыкающие клетки лежали на поверхности или были слегка погруженными. У *Sawdonia* и *Zosterophyllum* устьичная щель окаймлена кутиновым валиком. Побочных клеток от трех до пяти, причем вдоль их контакта с замыкающими клетками проходил кутиновый гребень (отсутствует у *Rhynia*). Устьяца проптеридофитов принципиально не отличаются от устьиц птеридофитов.

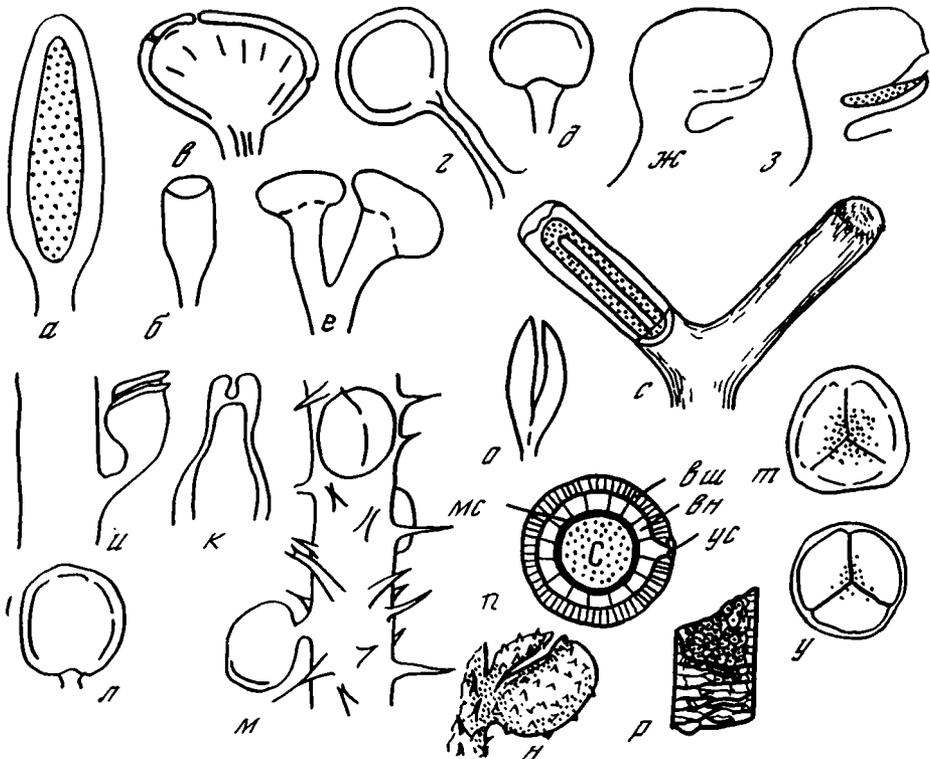
**Анатомия осей.** Все проптеридофиты имеют протостелические оси без каких-либо признаков сердцевины и вторичных тканей. Проводящий пучок в поперечном сечении округлый или эллиптический. Протоксилема экзархная или эндархная, в поперечном сечении изометричная, пластинчатая или кольцевидная. Если проводящий пучок экзархный (и при этом обычно эллиптический), то не всегда легко определить, образует протоксилема сплошное кольцо или разбита на отдельные гнезда. У *Zosterophyllum* (Edwards, 1969a) проводящий пучок меняется от эллиптического в фертильной части побега до округлого в более низких частях. Более значительное изменение проводящего пучка описано у *Psilophyton dawsonii* (Banks et al., 1975). У фертильных осей он округло-прямоугольный, у стерильных — округлый, сильно расширяющийся в местах интенсивного ветвления (то же наблюдается у прапапоротников *Botryopteris* в местах образования придаточных корней). Протоксилема составлена кольчатыми и спиральными трахеидами, сохраняющимися в течение всей жизни растения (у проптеридофитов неизвестны достоверные протоксилемные лакуны). Метаксилема чаще всего состоит из лестничных трахеид. У *Psilophyton*, *Zosterophyllum*, *Gosslingia* и других родов между горизонтальными перекладинами лестничных трахеид образуются тонкие перемычки, придающие стенке сетчатый облик, сходный с поровостью (Banks, 1970; Banks et al., 1975). Ткань, сходная с флоэмой, описана у *Rhynia* (Høeg, 1967; Satterthwait, Schopf, 1972).

У *Psilophyton*, *Zosterophyllum* и *Rhynia* отмечается дифференциация коры на внутреннюю и внешнюю зоны, причем у *P. dawsonii* внешняя зона сложена толстостенной колленхимной тканью с крупными подустьичными камерами. У *Sawdonia* описаны тяжи гиподермальной ткани (Zdebska, 1972).

**Расположение и строение спорангиев.** Согласно теломной теории W. Zimmermann (1959), спорофиты типа ринии с дихотомически ветвящимися осями, несущие терминальные эллиптические спорангии, путем перевершинивания дали все остальные типы расположения спорангиев. Между тем уже в конце силура — самом начале девона мы встречаемся с двумя основными типами спорангиев (третий тип, наблюдающийся у *Homoeophyton*, появляется позднее) и с двумя типами их расположения. Эти типы спорангиев были впервые подмечены S. Leclercq ((1954). Один спорангий вытянуты продольно и, по крайней мере у некоторых форм, раскрывались продольной боковой щелью. Их имеют ринии и тримерофиты, а из более древних растений, по-видимому, диттонская *Salopelia* (Edwards, Richardson, 1974). Спорангии верхнесилурийской (даунтонской) *Steganotheca* (Edwards, 1970a) вытянуты продольно и имеют плоскую верхушку с утолщением (рис. 3—4.26). Как они вскрывались, неизвестно. Спорангии первого типа всегда терминальные.

Спорангии второго типа — почковидные или округлые — раскрывались дистальной поперечной щелью. Они могут быть терминальными (*Cooksonia*) или боковыми (*Zosterophyllum*, *Gosslingia*, *Sawdonia*, *Renalia*, *Crenaticaulis*), причем у *Zosterophyllum* они собраны в терминальные "стробилы" нескольких типов. У подрода *Zosterophyllum* (Hueber, 1972) спорангии в "стробиле" сидят спирально, а у появляющегося позже подрода *Platyzosterophyllum* они располагаются в два ряда по противоположным сторонам оси. Спорангии *Rebuchia* сидят тоже в два ряда, но на одной стороне оси (Hueber, 1972). Целесообразно считать *Rebuchia* третьим подродом *Zosterophyllum*.

Можно предположить, что собрания спорангиев у *Zosterophyllum* образовались путем перевершинивания дихотомических осей с терминальными спорангиями типа *Cooksonia*.



Р и с. 3—4.2. Спороангии и споры проптеридофитов (не в масштабе)

а — *Rhynia major* Kidst. et Lang, схематичный продольный разрез спорангия; б — *Steganotheca striata* Edw., спорангий с дистальным утолщением (по Edwards, 1970a); в, г — *Cooksonia crassiparietilis* Jurina, спорангии (по Юриной, 1964); д — *C. caledonica* Edw., спорангий (по Edwards, 1970a); е — *C. pertonii* Lang, спорангии (по Edwards, 1970a); *Crenaticaulis verruculosus* Banks et Davis: ж — закрытый, з — открывшийся спорангий (по Banks a. Davis, 1969); *Zosterophyllum llanoveranum* Croft et Lang: и — спорангий сбоку, к — разрез дистальной части, л — вид со стороны оси (по Edwards, 1969a); м — *Sawdonia ornata* (Daws.) Hueber, часть оси со спорангиями (по Gensel et al., 1975); н — *S. acanthotheca* Gensel et al., спорангий (по Gensel et al., 1975); *Psilophyton dawsonii* Banks et al.: о — общий вид пары спорангиев (по Banks et al., 1975), п — спорангий в разрезе (с — споры, мс — кутикулярная мембрана вокруг споровой массы, вн — внутренний слой стенки, вш — внешний слой стенки, ус — устье с подустычным прорывом во внешнем слое стенки, р — часть мембраны вокруг споровой массы, показанной только в верхней части рисунка; с — *Horneophyton lignieri* (Kidst. et Lang) Bargh. et Darr., реконструкция вильчатого спорангия (по Eggert, 1974, с изменениями); т, у — ретикулированные споры

Однако показательно, что у *Cooksonia* проводящие пучки подходят непосредственно к основанию спорангия (Юрина, 1964). У *Zosterophyllum* спорангии сидят на хорошо развитых ножках. У *Z. llanoveranum* никаких следов проводящей ткани в них не встречено (Edwards, 1969a), как и у других, близких к *Zosterophyllum*, родов (*Gosslingia*, *Crenaticaulis* — рис. 3—4.2ж, з). Возможно, что у *Z. cf. fertile* ножка спорангия была васкуляризована (Edwards, 1969). У *Sawdonia ornata* (рис. 3—4.2.м), близкой к зостерофиллам по строению спороангиев, проводящий пучок в ножке спорангия отмечен (Hueber, 1971), но этот вид появляется значительно позже первых зостерофиллов и примерно одновозрастен *Asteroxylon*, у которого ножка спорангия тоже васкуляризована (Lyon, 1964; Нøeg, 1967). Возможно, что у *Zosterophyllopsida* васкуляризация ножки спорангиев произошла вторично (подобно васкуляризации эмергенцев при образовании микрофиллов). Если принять эту точку зрения, то у нас не будет никаких оснований считать боковое положение спорангиев у *Zosterophyllum* производным от терминального.

По аналогии с *Lycoperidium*, у которого образование терминальных стробилов считается признаком специализации, можно было бы считать концентриацию спорангиев

на верхушках осей *Zosterophyllum* (рис. 3—4.1е, ж) вторичным, а разбросанные по всему побегу спорангии *Gosslingia* (рис. 3—4.1д) — первичным признаком. Однако стратиграфически *Gosslingia* появляется примерно на ярус выше, чем *Zosterophyllum*. Судя по тому, что оба типа расположения спорангиев сохранились и у современных плаунов, само по себе различие обоих типов у плауновидных и их возможных зостерофилловых предков не является стабильным признаком. В равной мере можно отстаивать как первичность, так и вторичность терминальных стробилу у всех этих растений. Смена расположений спорангиев в обеих группах, по-видимому, сильно облегчается тем, что спорангии у них часто лишены проводящей системы и их перестановки не связаны с "васкулярным консерватизмом". D. Edwards (1975) отметила, что компактные и рыхлые "стробилы" наблюдаются в пределах одного вида (*Z. myrtonianum*). По ее мнению, более компактные "стробилы" онтогенетически предшествуют более рыхлым, т.е. при созревании "стробил" удлинялся. Такое растяжение "стробила" при созревании известно у *Selaginella*.

У проптеридофитов с терминальными спорангиями довольно отчетливо выражена тенденция к агрегации спорангиеносных осей. Щитковидные скопления известны у *Hedeia*. У *Taeniocrada* в спороносной части побега оси становятся более тонкими и испытывают переворачивание. У *Pertica* и *Psilophyton* боковые оси ясно дифференцируются на стерильные и фертильные, причем количество спорангиев на фертильных осях достигает нескольких десятков.

Перейдем теперь к характеристике самих спорангиев. Спорангии первой группы типа *Rhynia* и *Psilophyton* (рис. 3—4.2а, о—р) имеют многослойную стенку, анатомически сходную с корой оси (Kidston, Lang, 1917, 1920; Høeg, 1967; Edwards, 1970a). Спорангии *Psilophyton* сидели попарно и растрескивались со стороны, которой они обращены друг к другу. У *P. forbesii* (Kasper et al., 1974) спорангии в паре иногда сворачивались друг вокруг друга. У *P. dawsonii*, спорангии которого изучены особенно полно (Banks et al., 1975), отмечены устьицы с подустычными камерами в колленхимной ткани стенки спорангия. Споровая масса у этого вида заключена в кутинизированную мембрану, несущую следы поперечно вытянутых клеток.

Во вторую группу входят спорангии *Cooksonia*, *Zosterophyllum*, *Sawdonia*, *Renalia* и *Crenaticaulis*. У *Cooksonia* (рис. 3—4.2в—е) они почковидные, реже округлые, иногда (*C. crassiparietilis* Jurina) с дистальной структурой, вдоль которой, возможно, происходило раскрытие (Lang, 1937; Аваньев, 1959, 1960; Obrhel, 1962; Edwards, 1970a; Banks, 1972). Спорангии *Zosterophyllum* (Lele, Walton, 1961; Edwards, 1969a, b, 1975) были почковидными до почти округлых, при раскрытии разделявшиеся дорзивентрально на две почти одинаковые створки (рис. 3—4.2и—л). Линия раскрытия проходила по всему сильно утолщенному вышуклому дистальному краю, снабженному глубокой бороздкой, вдоль которой и происходило раскрытие (рис. 3—4.2к). Стенка спорангия сходна по структуре с внешней корой оси (Edwards, 1969a, b). Сходные спорангии имели *Gosslingia* (Edwards, 1970b) и *Hicklingia*. У *Crenaticaulis* (Banks, Davis, 1969) почковидные спорангии сидели рыхлыми группами на изогнутых вверх и назад ножках (рис. 3—4.1г; 3—4.2ж, з). Адаксиальная линия раскрытия разделяла спорангии на две резко неравные части (большую абаксиальную и меньшую адаксиальную). Клетки стенки несли папиллы. Скульптуру из небольших эмергенцев несли спорангии *Sawdonia acanthotheca* (Gensel et al., 1975), имевшей более крупные эмергенцы на осях (рис. 3—4.2н). Эти спорангии также растрескивались на две неравные створки. У *S. ornata* (рис. 3—4.2м) створки считаются примерно равными и ориентированными вертикально (Аваньев, Степанов, 1968).

В третью группу входят спорангии *Horneophyton lignieri* (Kidst. et Lang) Bargh. et Dagh (рис. 3—4.2с). При первом описании рода было обнаружено, что некоторые спорангии дихотомируют (Kidston, Lang, 1920), но этому не придавали значения. Однако недавно выяснилось (Eggert, 1974), что дихотомирующие трубчатые спорангии — облигатный признак *Horneophyton*, причем пока не известно, были ли у этого растения обычные спорангии. Характерная для рода колонка тоже дихотомирует и лишь

немного не доходит до верхушки трубки. На верхушке располагалось углубление, возможно служившее стомиумом для раскрытия спорангия.

**Споры.** У многих проптеридофитов удалось извлечь споры из спорангиев (рис. 3—4.2, г, у). В большинстве они округлые или округло-треугольные в экваториальном сечении, с трехлучевой щелью и небольшим утолщением экзины у проксимального полюса в месте схождения лучей (ретузоидное строение). Такие споры имели *Zosterophyllum* (Edwards, 1969a, b), *Homeophyton* (Eggert, 1974) и *Sawdonia* (Gensel et al., 1975; Hueber, 1971). У *Rhynia* проксимальное утолщение встречается редко. Часто ретузоидное строение сопровождается курватурами, т.е. проходящими недалеко от экватора ребрами, соединяющими окончания лучей (*Zosterophyllum fertile*, *Homeophyton*, *Renalia*, *Sawdonia acanthotheca*). Экзина гладкая или несет мелкие шипики, бакулы и конусы. У *Rebuchia*, *Cooksonia parietilis* и *Gosslingia* не удавалось наблюдать достоверную трехлучевую щель, но пока неясно, действительно ли она отсутствовала или изученный материал был плохой сохранности. У *C. peronii* споры трехлучевые.

В результате детальных исследований Н.Р. Banks (1968) предложил ликвидировать единую группу "псилофитов" и вместо нее выделять три равноправных подотдела (Subdivision): *Rhyniophytina*, *Zosterophyllophytina* и *Trimerophytina*, различающихся положением и строением спорангиев, а также анатомией осей. Однако все три таксона Бэнкса объединяются следующими важными признаками: нерасчлененная протостела, отсутствие вторичных тканей, невакуляризованность эмергенцев, двуслойная кора, пазушные рудиментарные ответвления в развилках осей, ретузоидные и (или) снабженные курватурами споры. Во всех трех группах стенка спорангия устроена так же, как и кора вегетативной оси. Поэтому, приняв выделенные Н.Р. Banks таксоны, другие исследователи предпочли сохранить таксон, объединяющий эти три. В качестве такового предлагался отдел *Rhyniophyta* (Kasper et al., 1974).

Важно и то, что, например, *Cooksonia* и *Renalia* занимают промежуточное положение между *Rhyniophytina* и *Zosterophyllophytina*. По терминальному расположению спорангиев *Cooksonia* обычно включается в *Rhyniophytina*, однако у некоторых видов этого рода спорангии вскрывались поперечной дистальной щелью, что характерно для зостерофилловых. Форма таких спорангиев тоже ближе к зостерофилловым. Дистанция между *Cooksonia* и *Zosterophyllophytina* уменьшилась еще значительно после открытия *Renalia* (Gensel, 1976), у которой спорангии, очень сходные по всему комплексу признаков с зостерофилловыми, сидят терминально на дихотомически делящихся ответвлениях ясно выраженной главной оси растения. При установлении этого рода Р.Г. Gensel лишь с очень большими оговорками решила отнести его к *Rhyniophyta* (хотя изучен род весьма полно), сразу оговорив и его близость к *Zosterophyllopsida*.

Соглашаясь с предложением А.Е. Kasper и его соавторов о сохранении единого таксона, отвечающего "псилофитам" в целом, кажется нецелесообразным называть такой таксон *Rhyniophyta*. Есть немало оснований считать, что у *Rhynia* гаметофит был сходен со спорофитом. Употребление названия *Rhyniophyta* может послужить основанием для мнения, что и у других родов этого крупного таксона было такое же соотношение гаметофита и спорофита. Термин "псилофиты" тоже неприемлем. Он был предложен независимо от рода *Psilophyton*, но невольно с ним ассоциируется. Кроме того, учитывая неполноту сведений об ископаемых родах, рискованно брать конкретные роды для наименования высших таксонов. Здесь неизбежны серьезные недоразумения. Поэтому лучше давать высшим таксонам ископаемых растений названия, независимые от конкретных родов. Е. Арбер давно предлагал название *Protoporphyta*, но оно неудачно этимологически (получается, что у этих растений нет настоящих побегов) и более оправданно ввести новое.

По аналогии с прогимноспермами, являющимися связующим звеном между птеридофитами и голосеменными, можно предложить для группы, объединяющей риниофитов, зостерофиллофитов и тримерофитов системы Banks, название "проптеридофиты".

В нем подразумевается, что эти растения филогенетически предшествуют птеридофитам, т.е. плауновидным, членистостебельным и папоротниковидным. Проптеридофиты рассматриваются мной в ранге отдела (Propteridophyta).

Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1978, т. 83, вып. 2.

## СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ЭКОЛОГИЯ ПРОПТЕРИДОФИТОВ

Морфология проптеридофитов и краткое пояснение самого термина "проптеридофиты", введенного вместо термина "псилофиты", были рассмотрены ранее (Мейен, 1978б). В настоящей статье освещаются другие аспекты.

### СИСТЕМАТИКА

Если систематика проптеридофитов на родовом и видовом уровнях в последние годы стабилизировалась и здесь нет серьезных разногласий между исследователями, то этого никак не скажешь о надродовых таксонах. До обобщающих работ Н.Р. Banks (1968) проптеридофиты чаще всего рассматривались как единый таксон в ранге порядка, класса, отдела или даже типа (Psilophytales, Psilophytinae, Psilophyta и т.д.). Учитывая неясности в реконструкции Psilophyton и считая целесообразным называть таксоны высшего ранга по типовым родам, А.Г. Кронквист с соавторами (1966) предложил считать типовым род *Rhynia* и выделять отдел *Rhyniophytina*, объединяющий прежнюю группу псилофитов. От названия *Psilophyta* они отказались, поскольку оно первоначально не было введено как производное от родового названия *Psilophyton*. По мнению Н.Р. Banks, надо выделять три большие группы, одна из которых (*Zosterophyllophytina*) дала начало плауновидным, а другая (*Rhyniophytina s.s.*) — всем другим высшим споровым через третью группу — *Trimerophytina*. От последней берут начало папоротниковидные и прогимноспермы. В *Trimerophytina* входит и род *Psilophyton* в его исправленном понимании (Hueber, Banks, 1967). Тем самым единая группа псилофитов была ликвидирована. Предложение Banks с некоторыми изменениями было принято другими исследователями (Andrews, Kasper, 1970; Hueber, 1972; Kasper et al., 1974; Genesl et al., 1975; и др.).

Выделяя эти главные группы, Banks (1968, 1975b) опирался на то, что у *Zosterophyllophytina* спорангии боковые и обычно поперечно вытянутые и округлые с дистальным раскрытием, а у *Rhyniophytina* они терминальные и обычно продольно эллиптические или округлые с боковым раскрытием. Правда, *Cooksonia*, составившая самостоятельное семейство *Cooksoniaceae* в системе Banks, по морфологии спорангиев ближе к *Zosterophyllophytina*. К сожалению, перечисленные и другие признаки проптеридофитов не образуют достаточно выдержанных синдромов. Если опираться на относительно изученные роды, то в пределах сравнительно небольшого количества имеющихся признаков можно видеть их различные комбинации, а не устойчивые сочетания (синдромы). Например, *Cooksonia* по терминальному положению спорангиев и голым осям сближается с *Rhyniophytina*, а по форме спорангиев и их поперечному раскрытию (*C. parietilis* Yurina, — Юрина, 1964) — с *Zosterophyllophytina*. В обеих группах мы встречаемся с ретузойдными спорами, с голыми и несущими эмергенцы осями. Трихотомия, известная у ринии, может быть сопоставлена с образованием пазушных ответвлений у *Gosslingia* и *Crenaticaulis*. Такие же пазушные редуцированные оси известны у фертильных осей *Psilophyton*. Достоверных продольно вытянутых эллиптических боковых спорангиев с раскрытием продольной щелью пока неизвестно. Но вполне возможно, что таким сочетанием признаков обладала *Taeniocrada langii* Stockm. (Andrews, 1961, с. 42—43, фиг. 2—5B).

Даже учитывая серьезные отличия между намеченными Banks группами, необходимо помнить и об их общих признаках (Мейен, 1978б), а именно о протостелическом строении, отсутствии разницы в анатомическом строении осей даже в том случае, если ветвление приобрело моноподиальный облик, отсутствию каких-либо стерильных образований типа брактей, сопровождающих спорангии, однообразию в строении спор и трахеид. Поэтому, принимая в целом предложенное разделение проптеридофитов на группы, ликвидация обобщенного таксона для них кажется необязательной, в частности по чисто практическим классификационным и номенклатурным соображениям. Есть не менее десятка родов (*Hostinella*, *Psilophyites*, *Thursophyton* и др.), которые с утратой таксона, объединяющего всех проптеридофитов, вообще останутся вне надродовых таксонов. В будущем для этих и других родов *incertae sedis* целесообразно ввести формальные надродовые таксоны типа антетузмы, турмы и т.д. (Мейен, 1968б). Таким образом, остается потребность в некоторых обобщающих и, по-видимому, сборных таксонах, условно удерживаемых в рамках естественной системы.

Таксон высокого ранга, соответствующий традиционной группе псилофитов вообще, совершенно не обязательно трактовать как единую филогенетическую ветвь, тем более что о происхождении зостерофиллов и риний пока ничего не известно. Эта группа может рассматриваться как определенный уровень в эволюции высших растений наравне с такими группами, как птеридофиты (папоротниковидные, плауновидные, членистостебельные) и сперматофиты (семенные растения). По аналогии с прогимноспермами (Beck, 1962), соединяющими птеридофитов со сперматофитами, можно выделить группу проптеридофитов. Название "проптеридофиты" кажется более уместным, чем "псилофиты" и "риниофиты". Во-первых, название "псилофиты" неизменно ассоциируется с родом *Psilophyton*, который принадлежит наиболее продвинутой части всей группы, т.е. к тримерофитам, имеющим уже довольно сильно продвинутую проводящую систему. В частности, в местах интенсивного ветвления стерильных осей проводящий цилиндр сильно утолщается, как это наблюдается у прапапоротников (*Botryopteris*)<sup>2</sup> в местах образования придаточных корней. У *Psilophyton* отмечаются довольно существенные отличия в организации стерильных и фертильных осей. Так или иначе, рискованно выбирать *Psilophyton* в качестве рода, олицетворяющего традиционное представление о псилофитах. Во-вторых, назвать ископаемые переходные группы, такие, как проптеридофиты или прогимноспермы, по определенному ископаемому роду рискованно, так как более полные сведения о нем всегда могут изменить представления о его принадлежности именно к этому таксону, а это приведет к ненужным номенклатурным переменам.

Типификация высших таксонов и их наименование по названию типового рода полезны для современных растений (Кронквист и др., 1966), но чреваты недоразумениями для ископаемых. В этом смысле не случайно, что ни один из девяти родов, выбранных А. Кронквистом с соавторами (1966) в качестве типов для вымерших таксонов в ранге от подкласса до отдела, не может выступать в этой роли. Одни из них — типичные форм-роды (*Sphenophyllum*, *Cordaites*), другие установлены по стерильным остаткам (*Lyginopteris*, *Noeggerathia*), которые могли сочетаться с существенно разными фруктификациями. Систематическое положение *Huenia* неясно. Род *Bennettites* вообще плохо изучен, а *Protopteridium* и *Archaeopteris*, как оказалось, принадлежат не прапапоротникам, а прогимноспермам. *Archaeopteris* наряду с типичными прогимноспермами, возможно, уже включает и настоящие семенные растения. Показательно, что единственные достоверные девонские семезачатки *Archaeosperma arnoldii* Pettit et Beck были найдены совместно с вайями *Archaeopteris*, близкими к типовому виду *Archaeopteris hibernica* (Phillips et al., 1972). Даже выбор хорошо изученного рода *Rhynia* в качестве номенклатурного типа может привести к путанице. Если подтвердится принадлежность *R. gwynne-vaughanii* (типовой вид рода) к гаметофиту<sup>3</sup>, то выбор *Rhynia* в качестве формального носителя всей группы проптеридофитов будет неявно подразумевать, что для этой группы характерны васкуляризованные гаметофиты

риниевого типа. Если это можно предположить для растений, морфологически наиболее близких к ринии и потому включаемых в класс Rhyniopsida, то для всех проптеридофитов такое допущение слишком рискованно.

Необходимо еще пояснить ситуацию с родами, изученными по той или иной причине недостаточно полно. Обычно палеоботаники выделяют форм-роды, которые затем размещаются в надродовые форм-таксоны или условно связываются с надродовыми таксонами естественной системы. В последнем случае можно объединять их под неформальной рубрикой "сателлитные роды"<sup>4)</sup>.

Принимаемая в настоящем сообщении система проптеридофитов отличается от предложенной Banks (1968, 1975b) в следующем. Введен отдел Propteridophyta (Мейен, 19786). Banks же выделяет четыре одноранговых таксона (подотдела): Rhyniophytina, Zosterophyllophytina, Trimerophytina и Pterophytina. Последний подотдел включает все остальные высшие споровые, а также семенные растения. Мне кажется разумным сохранить давно используемое в литературе деление высших растений, более высокоорганизованных, чем проптеридофиты, на птеридофиты (Pteridophyta; различные папоротниковидные, членистостебельные и плауновидные) и семенные растения (Spermatophyta). К птеридофитам можно условно отнести и баринофитовые, иногда включаемые в "псилофиты" (проптеридофиты), но отличающиеся от них появлением гетероспоровости (Pettitt, 1970) и брактей в стробилах (Krithodeophyton—Edwards, 1968).

А.Е. Kasper с соавторами (1974) не выделяет подотделов, а делит отдел Rhyniophyta, соответствующий всем проптеридофитам, на классы — Rhyniopsida и Zosterophyllopsida. В Rhyniopsida они выделяют порядки Rhyniales и Trimerophytales. Это понижение ранга тримерофитов по сравнению с системой Banks кажется разумным. По многим признакам тримерофиты ближе к риниям, чем к зостерофиллам. Систему этих авторов можно в целом принять, изменив название "Rhyniophyta" на "Propteridophyta". В литературе оспаривалась самостоятельность семейства Gosslingiaceae (Edwards, 1970b; Hueber, 1972). Разница между Gosslingiaceae и Zosterophyllaceae, действительно, не очень велика и по существу сводится к компактным собраниям спорангиев у Zosterophyllaceae. Однако у *Srenaticaulis* и некоторых *Sawdonia* спорангии не разбросаны по всему побегу, а тоже собраны в рыхлые скопления (*S. acanthotheca*); последние иногда, возможно, занимали и терминальное положение. С другой стороны, у *Zosterophyllum fertile* Lecl. и *Z. myctonianum* Penh. (Edwards, 1975) спорангии спускаются вниз по оси от терминального собрания. Сходство структуры спорангиев и анатомии осей *Gosslingia* и *Zosterophyllum* очень велико (Edwards, 1969a, 1969b, 1970), поэтому относить их к разным семействам едва ли возможно.

Наконец, после исследования D.A. Eggert (1974) кажется невозможным оставлять *Notneorhynchon* с его дихотомирующими спорангиями, обладавшими осевой колонкой, в одном классе с Rhyniaceae. Поэтому целесообразно выделить самостоятельный класс *Notneorhynchopsida*.

С этими существенными поправками система Н.Р. Banks приобретает следующий вид.

## ОТДЕЛ PROPTERIDOPHYTA

В жизненном цикле доминирует спорофит. Оси голые или с невазкуляризованными эмергенциями, протостемические, проводящий пучок экзархный или центрархный. Ветвление осей дихотомическое, трихотомическое, К- или Н-образное. Если выделяется главная ось, то боковые оси ветвятся дихотомически. Спорангии эллиптические, округлые или почковидные, терминальные или боковые, иногда вильчатые и с внутренней колонкой. Стенка спорангиев многослойная.

### КЛАСС RHYNIOPSIDA

Проводящий пучок центрархный. Оси ветвятся дихотомически, реже — трихотомически. Спорангии терминальные. Сателлитный род *Dawsonites*.

## П О Р Я Д О К RHYNIALES

Главная ось не выражена (кроме *Renalia*). Сателлитные роды *Steganotheca*, *Hedeia*, *Salopiella*, *Yagravia*, *Taenocrada*.

**Семейство Rhyniaceae.** Спорангии эллиптические или округлые, раскрываются продольной щелью (?). Роды *Rhynia* и *Eogaspesia*. Сюда же иногда относят *Yagravia*, у которой спорангии считаются сросшимися в синангий. Однако возможно (Eggert, 1974), что у нее, как это предполагалось для птеридоспермовых синангиев *Dolerotheca* (Schopf, 1948), произошло не слияние спорангиев, а разделение споровмещающей полости септами на отделения. До более детального изучения рода *Yagravia* его лучше вывести из семейства Rhyniaceae и рассматривать сателлитным родом Rhyiales. Род *Hicklingia*, относимый ранее к риниевым, теперь включен в *Zosterophyllaceae* (Edwards, 1976).

**Семейство Cooksoniaceae.** Спорангии округлые до почковидных; по крайней мере у некоторых представителей спорангии раскрывались поперечной дистальной щелью. Роды *Cooksonia*, *Renalia* (?) и *Dutoitia* (?). По форме и способу раскрытия спорангиев *Cooksoniaceae* сближаются с *Zosterophyllopsida*.

## П О Р Я Д О К TRIMEROPHYTALES

**Семейство Trimerophytaceae.** Главная ось хорошо выражена, боковые ответвления повторно дихотомируют или трихотомируют. Спорангии расположены терминально на ветвящихся боковых системах осей. Роды *Trimerophyton*, *Psilophyton* и *Pertica*.

### К Л А С С HORNEOPHYTOPSIDA S. MEYEN, 1978

Споровмещающая полость спорангия осложнена колонкой. Спорангии терминальные, простые (?) или ветвящиеся.

## П О Р Я Д О К HORNEOPHYTALES

**Семейство Horneophytaceae.** Оси ди- или трихотомически ветвящиеся. Спорангии трубчатые, ветвящиеся. Род *Horneophyton*. С родом *Horneophyton* нередко сравнивают род *Sporogonites*, описанный сначала Т.Г. Halle, а затем Н.Н. Andrews (1960). По предложению последнего, оси *Sporogonites* с терминальными спорангиями и без следов проводящей ткани прикреплялись к пластинчатому таллосу, возможно являющемуся гаметофитом. Halle обнаружил в основании спорангия *Sporogonites* стерильную ткань, иногда сопоставляемую с плохо развитой колонкой. В осях *Horneophyton* проводящий пучок есть, но он не может быть уверенно разделен на прото- и метаксилему. Сами оси выходили из неvascularизованного округлого тела, несущего ризоиды. Если принимать гипотезу о том, что несущие спорангии оси *Rhynia* и *Sporogonites* располагались на гаметофите, то можно предположить гаметофитную природу этого округлого тела у *Horneophyton*. *Sporogonites* иногда относят уже к мхам, а в *Horneophyton* видят переходную стадию от риний к мхам. На основе рода *Sporogonites* выделяют семейство *Sporogonitaceae*, которое О.А. Нøeg (1967) относит к порядку Rhyiales. В это же семейство он включает род *Eogaspesia*, который обычно относят к Rhyniaceae.

### К Л А С С ZOSTEROPHYLLOPSIDA

Оси ветвятся дихотомически или моноподиально. Ксилема экзархная. Спорангии округлые или поперечно вытянутые, латеральные, иногда образуют скопления (как терминальные, так и в средних частях осей), раскрываются на две равные или неравные створки дистальной щелью. Характерны разнообразные эмергенцы на поверхности оси и иногда на стенке спорангия.

Семейство Zosterophyllaceae. Роды Zosterophyllum (подроды Zosterophyllum, Platyzosterophyllum и Rebuchia), Hicklingia, Gosslingia, Crenaticaulis, Sawdonia, Kaulangiophyton (?), Bathurstia (?).

К Zosterophyllopsida близок род Asteroxylon, который правильнее относить уже к плауновидным (вместе с Drepanophycus и Barragwanathia), поскольку у него уже есть листовые следы, подходящие к основаниям эмергенцев, и актиностела.

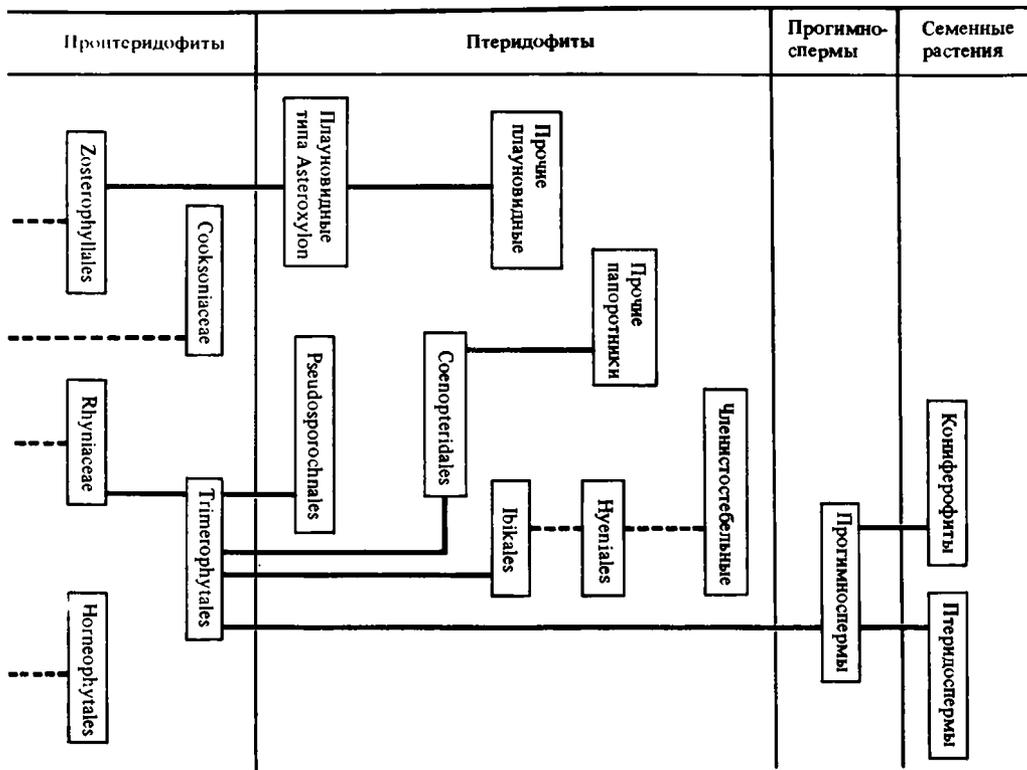
#### САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ ОТДЕЛА PROPTERIDOPHYTA

В их число входят, во-первых, роды, специально установленные для остатков неполной сохранности, например, фрагментов стерильных побегов, которые могли принадлежать разным родам, размещенным выше по таксонам естественной системы. Это Stolbergia, Thursophyton, Psilodendron, Psilophyites, Hostinella (= Hostimella). Некоторые из них могут принадлежать и к Pteridophyta. Например, Stolbergia, имеющая васкуляризованные придатки, может оказаться плауновидным. Во-вторых, это роды, имеющие своеобразные признаки и поэтому не укладывающиеся в предложенную систему. Но типовой материал их изучен недостаточно, чтобы можно было уже сейчас выделить какие-то новые надродовые таксоны. Сюда относятся Sciadophyton (его иногда выделяют в семейство Sciadophytaceae — Høeg, 1967), Sciadophytopsis, Loganophyton (Kräusel, Weyland, 1961), Mosellophyton (Schaarschmidt, 1974), Nothia (Lyon, 1964; Høeg, 1967). В-третьих, это силурийские и более древние растения, систематическая принадлежность которых проблематична. К их числу относятся Eohostimella (Schopf et al., 1966), Voiophyton (Obrhel, 1959, 1964) и Aldanophyton (Криштофович, 1953). Принадлежность последнего к растениям неоднократно подвергалась сомнению. Есть и другие неясные органические остатки, относившиеся разными авторами к древнейшим растениям. Они проанализированы в обзорной статье W.G. Chaloner (1970b).

### ФИЛОГЕНИЯ

Намеченное F.M. Hueber в 1964 г. деление проптеридофитов на две главные филогенетические линии (риниевую и зостерофилловую) было поддержано и детализировано Н.Р. Banks (1968, 1970, 1975b). По представлениям Banks, от зостерофилловых (Zosterophyllophytina в его системе) произошли древнейшие плауновидные типа Asteroxylon, Barragwanathia и Drepanophycus. Спорангии из латеральных стали пазушными (у Barragwanathia) и далее переместились на спорофилл (Drepanophycus). Способ раскрытия спорангиев дистальной щелью удержался у современного плауна. От риниеподобных проптеридофитов с невыраженной главной осью Banks выводит тримерофитов, имеющих четкую главную ось, причем боковые ответвления ее дифференцируются на стерильные и фертильные. Спорангии у риниевых и тримерофитовых терминальные. Тримерофитовые, возможно, дали начало сразу нескольким группам (Banks, 1968; Skog, Banks, 1973; Banks et al., 1975), а именно прапапоротникам Pseudosporochnales и Coenopteridales<sup>5</sup>, ибиковым (Ibikales — предполагаемые предки членистостебельных) и прогимноспермам. Последние, в свою очередь, уже в позднем девоне приводят к настоящим голосеменным. Конкретное филогенетическое соотношение родов проптеридофитов остается неизвестным. Важно помнить о том, что в предложенной Banks схеме филогении пока не находят места многие специфические роды (например, Sciadophyton) и неясны истоки некоторых своеобразных групп (например, баринофитов). Тем не менее намеченная Banks филогения проптеридофитов и ранних птеридофитов (схема) — наиболее убедительная из предлагавшихся до сих пор. Она полнее других обоснована палеонтологическими документами.

Самым неясным в этой филогении остается соотношение зостерофилловой и риниевой линий. Выше уже говорилось, что по комплексу признаков Cooksonia за-



нимает промежуточное положение между обеими линиями. Недавно описанный род *Renalia* (Gensel, 1976) по терминальному расположению спорангиев близок к *Cooksonia*, но имеет ясно выраженную главную ось. По строению спорангиев *Renalia* очень близка к *Zosterophyllum*. P.G. Gensel обоснованно предполагает, что некоторые описанные в литературе как *Cooksonia* экземпляры могут принадлежать к *Renalia*. Не исключено, что это можно сказать и об экземплярах из Кузбасса, описанных С.А. Степановым (1975) как *C. hemisphaerica* Lang и *C. peronii* Lang. Экземпляры, отнесенные к первому виду, найдены в салаиркинской свите, включаемой этим исследователем в верхний эмс. *Renalia* происходит из формации Бэттери Пойнт, тоже относимой к эмсу. По мнению Gensel, *Renalia* — потомок *Cooksonia*, которую она сменяет в стратиграфическом разрезе. *Cooksonia* обычно включается в составе семейства *Cooksoniaceae* в число риниевых. Тогда сходство спорангиев *Renalia* и *Zosterophyllum* придется считать конвергентным. Другая возможность — исключить *Cooksoniaceae* из риниевых и по строению спорангиев объединить с зостерофилловыми. В этом случае и *Renalia* отойдет к зостерофилловым. Последнее предположение кажется предпочтительным. Для этого нужно подтвердить близость *Renalia* к зостерофилловым данным об анатомии ее осей. Хотя Gensel убедительно показала присутствие у *Renalia* спиральных и лестничных трахеид, их относительное положение в проводящем пучке неизвестно. Кроме того, не у всех куксоний хорошо установлен способ раскрытия спорангиев. Поэтому в изложенной выше системе род *Renalia* условно оставлен (как это сделала с оговорками Gensel) в семействе *Cooksoniaceae*.

## ЭКОЛОГИЯ ПРОПТЕРИДОФИТОВ И ПРОБЛЕМА ОСВОЕНИЯ СУШИ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ

Детальное описание проптеридофитов R. Kidston и W. Lang породило много гипотез о происхождении высших растений и путях заселения ими суши. Этому способствовало и описание W. Darrah и A. Reissinger, а позже С.Н. Наумовой и Б.В. Тимофеевым кембрийских и более древних микрофоссилий, принятых за споры высших растений. В результате сложилось мнение, фигурировавшее в работах даже 70-х годов, что еще в кембрии суша была заселена растениями.

Это встретило сильную оппозицию. В 1960 г. W.G. Chaloner (см. также Chaloner, 1970b), а затем Н.А. Волкова (1965) тщательно проанализировали данные о досилурийских макро- и микрофоссилиях, якобы принадлежащих высшим наземным растениям. Волкова убедительно показала, что среди микрофоссилий, уже описанных из нижнего палеозоя (кембрия, ордовика) и докембрия, нет спор высших растений. Описанные в литературе тетрадные рубцы некоторых микрофоссилий оказались случайными складками смятия оболочек. Chaloner (1970b) сформулировал критерии, которые в сумме могут служить основанием для отнесения фоссилий к высшим растениям. Это наличие трахеид, кутинизированной эпидермы с устьицами и спор с устойчивой к мацерации мембраной и тетрадным рубцом. Он проследил распределение в разрезе остатков, обладающих хотя бы одним из этих признаков, и пришел к выводу, что весь комплекс признаков не был свойствен растениям, более древним самого конца силура. Этот вывод разделяет и Banks (1975a), который в специальной статье призвал к осторожности в интерпретации более древних остатков. Он указал на находки дисперсных спор с трехлучевым рубцом, кутикулоподобных фрагментов и трубок со спиральными утолщениями в нижнем силуре. Однако, по его мнению, такие споры могли принадлежать водорослям, а кутикулы — водорослям или животным. Трубки, считает Banks (разделяя мнение M.G. Mortimer и W.G. Chaloner), не могут быть трахеидами, так как они иногда дихотомируют, иногда не имеют суживающихся концов, а спиральные утолщения не выглядят наложенными на какую-либо первичную стенку. Н.Р. Banks приводит наблюдения J.M. Schopf, согласно которым такие трубки постоянно встречаются с хитинозоями.

С критикой взглядов Banks выступили J. Gray и A.J. Boucot (1977), которые в предыдущих своих работах описывали перечисленные остатки как принадлежащие высшим растениям. Свое мнение они обосновывают тем, что у водорослей споры не имеют оболочек, устойчивых к мацерации, что кутинизированные фрагменты лучше выдерживают мацерацию, чем кутикулярные покровы животных, и что палеозоологи отказываются признать трубки за части животных. Эта дискуссия, видимо, еще продолжится. Однако важно то, что речь все равно идет о фоссилиях не древнее силура.

В более древних отложениях есть лишь одна находка, заслуживающая сейчас упоминания. Н.А. Волкова (1976) описала под названием *Ambiguaspora parvula* Volk. очень мелкие (менее 10 мк в диаметре) споры с четким трехлучевым рубцом из верхнедокембрийских (верхнекембрийских) отложений Латвии и окрестностей Ленинграда. Видимо, подобные споры ранее обнаружила С.Н. Наумова в торридоне (верхнем докембрии) Шотландии. Волкова предполагает, что эти споры принадлежат водным растениям (водорослям?) формальной группы *Vendotaenides* (ранее описанным М.Б. Гниловской из тех же отложений). Наконец, упомянем находку осей с трахеидами и спорангиев типа *Cooksonia* с трехлучевыми спорами в верхней части лудловского яруса (верхи силура) Уэльса (Edwards, Davies, 1976). Это древнейшие, найденные *in situ* споры и трахеиды заведомо высших растений.

Необходимо иметь в виду очевидную разницу понятий высшего и наземного растения. Именно это важно учитывать, обсуждая, с одной стороны, происхождение высших растений, а с другой — заселение ими суши. Если растение имело трахеиды, кутинизированную эпидерму с устьицами и споры с тетрадным рубцом, то его вполне

можно считать высшим, но из этого не следует, что оно было сухопутным. У некоторых проптеридофитов устьиц не обнаружено или они сосредоточены на более дистальных частях осей (*Taenioacorda*, *Zosterophyllum*). Эти растения считали полуводными. Устьица могут быть и на подводных частях растения. На верхней стороне плавающих листьев устьиц обычно много и иногда даже больше, чем на воздушных листьях того же вида.

Собственных признаков вымерших растений обычно недостаточно для того, чтобы установить, водные они или сухопутные. Для этого надо привлекать и тафономические наблюдения. Однако этих наблюдений именно по проптеридофитам крайне мало. Обычно упускается из внимания одна фундаментальная тафономическая закономерность, хорошо известная для последевонских флор. Дело в том, что побеги мелкорослых травянистых растений, растущих по берегам водоемов, обычно в захоронения не попадают. О былом существовании этих растений мы узнаем по остаткам спор, пыльцы и, реже, семян. Систематическое расхождение данных по комплексам миоспор и семян с данными по макроостаткам растений в значительной мере связано именно с этим обстоятельством. Это лучше всего видно на примере молодых кайнозойских отложений, в которых споры, пыльцу и семена обычно можно отнести к ныне живущим семействам и родам. Среди макроостатков преобладают опавшие листья древесных растений, остатки болотных (в торфах и углях) и водных растений, реже — эпифитов и совсем редко — сухопутных травянистых растений.

Известные нам проптеридофиты в основном не превышали 1 м в высоту. Если бы они при этом, действительно, были сухопутными, то от них до нас дошли бы преимущественно споры и лишь в исключительных случаях побеги. Между тем остатки проптеридофитов многочисленны начиная с самого конца силура и далее в девоне (таблица). Примечательно, что в палинологических комплексах верхов силура (даунтона) таксономическое разнообразие спор гораздо больше, чем комплексов макроостатков. Последние относятся к 4 видам 4 родов, причем 2 из них определены с вопросом, тогда как споры отнесены к 24 видам 8 родов. В нижележащих отложениях лудловского яруса из макроостатков указаны только *Cooksonia* и под вопросом *Steganotheca*, а споры отнесены к 6 родам и 15 видам. В венлокском ярусе макроостатки высших растений достоверно неизвестны, а по спорам описаны 4 рода и 8 видов (Banks, 1972). Позже разнообразие силурийских спор оказалось еще значительнее (Richardson, Ioannides, 1973).

Несоответствие данных по спорам и макроостаткам можно толковать различно. Возможно, что некоторые споры принадлежат водорослям. Однако часть спор идентична извлеченным из спорангиев девонских растений. Вполне вероятно, что макроостатков растений, продуцировавших споры, мы просто еще не нашли, но все же нельзя недооценивать тщательность поисков. Наконец, большее разнообразие спор, чем сопутствующих макроостатков, в даунтонских и девонских отложениях можно связать с недостатками систематики спор.

Вполне оправданно обсудить еще одну гипотезу. Споры, сходные с проптеридофитовыми, в низах силура (лландоверский ярус) можно связать с первыми наземными растениями. Это могли быть и загадочные растения типа *Nematothallus* или *Parka*, у которых споры сходны с проптеридофитовыми. В венлокских отложениях уже появляются споры с курватурами, особенно характерными для многих проптеридофитов. Отсутствие макроостатков этих растений можно объяснить тем, что они были сухопутными и низкорослыми. Поэтому шансов попасть в захоронение у их побегов почти не было (Axelrod, 1959). Появление макроостатков *Steganotheca* и *Cooksonia* в даунтоне и прочих низкорослых проптеридофитов в более молодых отложениях может свидетельствовать не о выходе этих растений из условий, благоприятствующих захоронению (т.е. водных), в неблагоприятствующие (т.е. сухопутные), а как раз об обратном, — о переходе с суши в воду.

Сама по себе мысль о том, что многие проптеридофиты были водными или полуводными растениями, не нова, но она высказывалась в отношении лишь части

## Стратиграфическая приуроченность родов проптеридофитов

Порядки и роды	Силур	Девон				средний	верхний
	верхний	нижний					
		лудлов+ даунтон	жедин	зиген	эмс		
<b>Rhyniales:</b>							
Cooksonia	+	+	+	+ ?	—	—	
Rhynia	—	—	—	+	—	—	
Eogaspesia	—	—	—	+	—	—	
Renalia	—	—	—	+	—	—	
Steganotheca	?	+	—	—	—	—	
Hedeia	—	—	+	—	—	—	
Salopiella	—	+	—	—	—	—	
Yarravia	—	—	+	—	—	—	
Taeniochrada	?	+	+	+	+	+	
<b>Trimerophytales:</b>							
Trimerophyton	—	—	—	+	—	—	
Psilophyton	—	—	+	+	?	—	
Pertica	—	—	—	+	—	—	
<b>Homeophytales</b>							
Homeophyton	—	—	—	+	—	—	
<b>Zosterophyllales:</b>							
Zosterophyllum	—	+	+	+	—	—	
Gosslingia	—	—	+	—	—	—	
Crenatacaulis	—	—	—	+	—	—	
Sawdonia	—	—	+	+	+	+	
Kaulangiophyton	—	—	—	+?	—	—	
Bathurstia	—	—	+	—	—	—	
Hicklingia	—	—	—	—	+	—	

родов (*Zosterophyllum*, *Taeniochrada* и др.). Д.В. Наливкин связывал водный образ жизни древнейших (ордовикских) растений с резкой дифференциацией их побега на погруженную и надводную части, против чего выступил J. Obthel (1964). Новое в предлагаемой гипотезе только то, что проптеридофиты рассматриваются не как первичноводные, а как вторичноводные растения.

Мы очень привыкли к мысли о том, что захоронения макроостатков растений конца силура — начала девона документируют выход растений на сушу. Между тем, как показывают материалы по кайнозою, среди травянистых растений геологического прошлого сохранились в ископаемом состоянии в виде макроостатков только те, которые заселяли водные или сильно обводненные местообитания. То, что отложения, обычно вмещающие остатки проптеридофитов, образовались в водных условиях, весьма вероятно. Нередко в них встречаются рыбы и водные ракообразные, иногда морские беспозвоночные. Часто комплексы микрофоссилий содержат оболочки водорослей. Мелководья этих же водоемов, возможно, были заселены проптеридофитами, бывшими преимущественно водными или полуводными растениями. Это могло быть возвращением растений в воду, таким же, как у позвоночных (китообразные, ихтиозавры), насекомых (жуки-плавунцы), легочных моллюсков (прудовик).

К сожалению, имеющиеся в литературе литологические данные, которыми можно было бы подтвердить или опровергнуть эту гипотезу, не проанализированы под этим углом зрения. Правда, в одной из статей Н.Р. Banks (1972) сведены данные об обстановке накопления толщ с древнейшими (даунтонскими) проптеридофитами и

подстилающих осадков со спорами. Banks считает, что лудловские споры принадлежат сухопутным растениям, так как количество спор увеличивается по мере приближения к предполагаемому берегу и уменьшается во все более мористых фациях (данные I.B. Richardson и T.R. Lister). Даунтонские *Cooksonia* обычно встречаются вместе с *Pachythesa* и другими водорослями (Banks, 1972; Obrhel, 1968; Ищенко, 1975), а иногда с рыбами, эвриптериями и мириаподами (Banks, 1972). Видимо, эти растения заселяли пологие илестые приливно-отливные низины или прибрежные крайне мелководные участки солонатоводных или пресноводных бассейнов. Banks полагает, что *Zosterophyllum* мог быть полуводным галофитом, росшим в солоноватой воде. Приуроченность некоторых проптеридофитов к водным местообитаниям подтверждается и тафономическими наблюдениями С.А. Степанова (1975).

Резкое увеличение количества и разнообразия растительных остатков в последнедевонской части нижнего девона, возможно, указывает на установление большей регуляции стока вод растительным покровом, что сказалось на образовании стабильных (непереотглагавшихся) захоронений (Мейен, 1970).

Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 4

## СИСТЕМАТИКА ПЕЛЬТАСПЕРМОВЫХ ПТЕРИДОСПЕРМОВ И ИХ МЕСТО В ФИЛОГЕНИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ

В последние годы усилился интерес к пельтаспермовым птеридоспермам, поскольку они, как выясняется, были важным компонентом пермских и триасовых флор. Новейшие исследования показали значительное разнообразие пельтаспермовых (Гоманьков, Мейен, 1979, 1980; Добрускина 1980; Мейен, Гоманьков, 1980). К пельтаспермовым оказалось близким семейство *Cardiolepidaceae*, ошибочно относившееся к хвойным (Мейен, 1977а). Сейчас выявляется еще более широкий круг растений, близких к *Peltaspermateae*. В него включаются триасовые *Corystospermateae*, а также растения с лиственной *Mauerites* и фруктификациями *Viarnopteris*. Предлагалось относить к *Peltaspermateae* нижнепермские каллиптериды (Barthel, Haubold, 1980). Обнаруживается тесная связь пельтаспермовых с гинкговыми и лептострбовыми (чекановскиевыми). Наконец, пельтаспермовые рассматривались в качестве возможных предков покрытосеменных. Таким образом, настало время подвести итог изучения пельтаспермовых и их филогенетических связей с другими группами.

## ТЕРМИНОЛОГИЯ

Высшие споровые, голосеменные и покрытосеменные составляют три разных уровня в эволюции фруктификаций. Для споровых и покрытосеменных принимаются преимущественно независимые термины. Голосеменные оказались на положении терминологического "гибрида". Для их фруктификаций обычно используются термины, общие со споровыми растениями (микростробилы, мегастробилы, микроспоры) или покрытосеменными (цветок, соцветие, пыльник). Это влечет за собой некоторые гомологии, порой недостаточно обоснованные. Например, нет оснований называть мегастробилами кистевидные собрания семян, известные у некоторых голосеменных (*Bardocarpus*, *Karckenia*). Для таких фруктификаций вообще нет подходящих терминов.

Выйти из этого затруднительного положения можно лишь введением системы

описательных терминов, относящихся только к голосеменным. Ниже поясняется та ее часть, которая нужна для темы статьи.<sup>6)</sup>

Для семени с ножкой вводится термин "моносперм". Любые собрания сидячих семян или моноспермов получают общее название "полисперм". Различаются простые и сложные полиспермы. Простые классифицируются на пельтоиды (радиальные семенные диски), брактейнопазушные комплексы (например, комплекс семенной и кроющей чешуи у хвойных), купулы (атропные чашевидные вместилища семян), капсулы (прочие полузамкнутые вместилища семян). Для других простых полиспермов используются термины, употребляемые для цвететий. Соответственно различаются рацемозные (например, кистевидные) и цимозные (например, плейохазиальные) полиспермы. Семенные неизменные листья (как у *Medullopteris*) называются "филлоспермами", а измененные листоподобные органы с семенами — "кладоспермами" (как у *Cycas*). Эпифильным полиспермам, известным у *Arberiales* ("*Glossopteridales*"), соответствует термин "фертилигер" (Schopf, 1976). Собрания простых полиспермов образуют сложные полиспермы. Таковыми будут, например, кистевидные или головчатые собрания пельтоидов различных видов *Peltaspermum*.

Мужские фруктификации голосеменных отчасти могут быть описаны с помощью уже имеющихся терминов, но для побегов, ветвящихся в трех измерениях, с пучками спорангиев или синангиями на концах (типа *Telangiopsis*) подходящего термина нет. Мужские необлиственные побеги голосеменных можно называть "микроспорокладами".

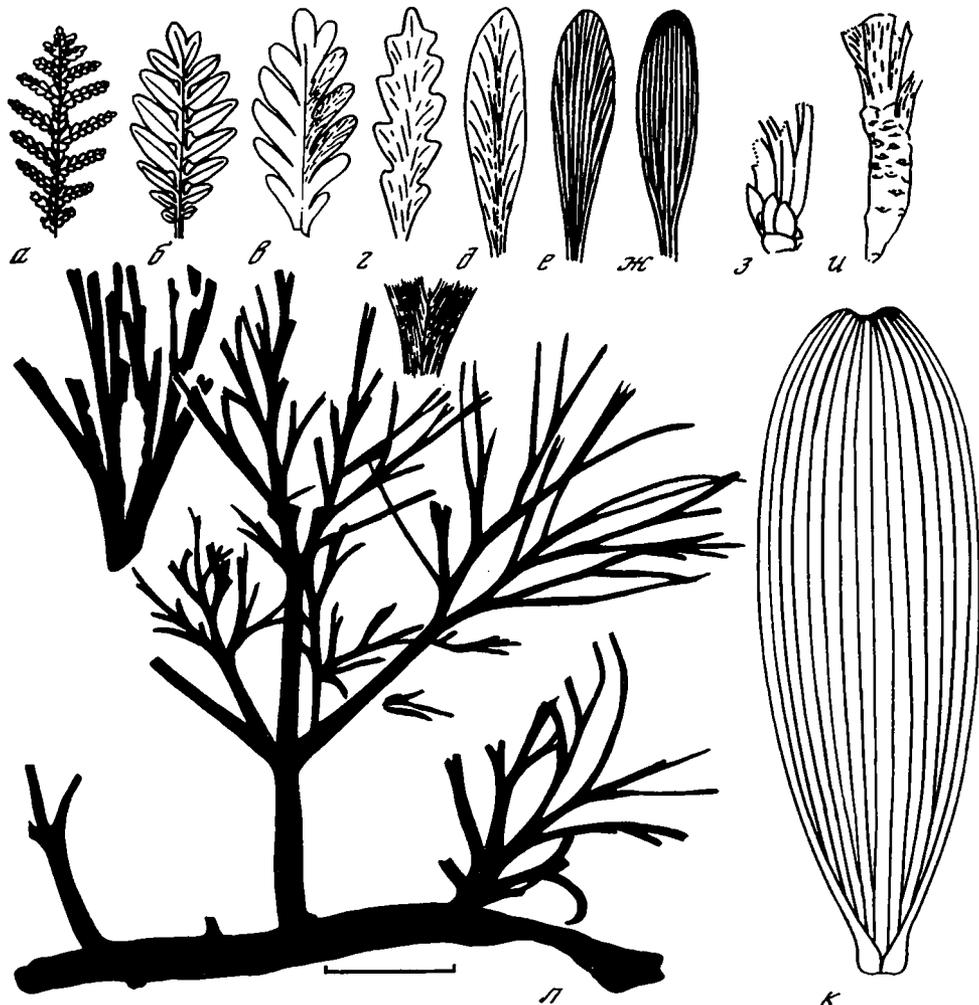
## СИСТЕМАТИКА PELTASPERMALES

Авторы, выделяющие порядок *Peltaspermales*, помещают в него единственное семейство *Peltaspermaceae*, охватывающее роды *Peltaspermum* (женские фруктификации), *Antevsia* (микроспороклады) и *Lepidopteris* (вегетативные листья). Из родов, установленных по листьям, к *Peltaspermaceae* также относятся *Tatarina*, *Scytophyllum*, *Vittaeophyllum* и *Maria* (Добрускина, 1975, 1980; Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, Гоманьков, 1980; Мейен, 1970). К этому же семейству относятся *Callipteris*, *Comptospteris* и *Comia* (Мейен, 1970) с фруктификациями типа *Peltaspermum* (рис. 6.3 к)<sup>7)</sup>. Таким образом, листья семейства (рис. 6.1 д—ж, к, л) варьируют от простых с веерным (*Tatarina*) или параллельным (*Maria*) жилкованием до сложноперистых (*Lepidopteris*, *Callipteris*). Срастание перышек и перьев с сохранением сложно-перистой системы жилкования наблюдается у *Vittaeophyllum*. Жизненные формы растений с этими листьями неизвестны. У *Tatarina* (рис. 6.1 з, и) описано чередование удлиненных и укороченных побегов, в последних располагались катафиллы (Гоманьков, Мейен, 1979). Эти растения были лептокаульными.

Микроспороклады известны у пермских (*Permothesa* р. р., рис. 6.2 з—к) и триасовых (*Antevsia*, рис. 6.2 а—в) *Peltaspermaceae*. Пыльца пермских форм (Гоманьков, Мейен, 1979, 1980) протосаккатная ребристая (типа *Protohaploxylinus*) и безмешковая ребристая (типа *Vittatina*), а триасовых форм безмешковая однобороздная (типа *Cycadopites*). К *Peltaspermaceae*, возможно, близки триасовые микроспороклады *Bosea* с ребристой пыльцой (типа *Weylandites*).

До сих пор у *Peltaspermaceae* были известны женские фруктификации следующих типов (рис. 6.3 ж—к): сложные кистевидные полиспермы, состоящие из компактно или рыхло сидящих пельтоидов (*Peltaspermum rotula* Hartis, *P. incisum* Stanisl.); фруктификации ангарских каллиптерид (рис. 6.3 к) или лопастных кладоспермов (*P. thomasii* Hartis, рис. 6.3 ж); головки, сложенные пельтоидами (*P. buevichae* Gom. et S. Meyen, рис. 6.3 и)<sup>8)</sup>. Ниже описан еще один тип. Это род *Stiphorus*, имеющий парные кладоспермы с двурядными семенами (рис. 6.3 л, м; 6.4).

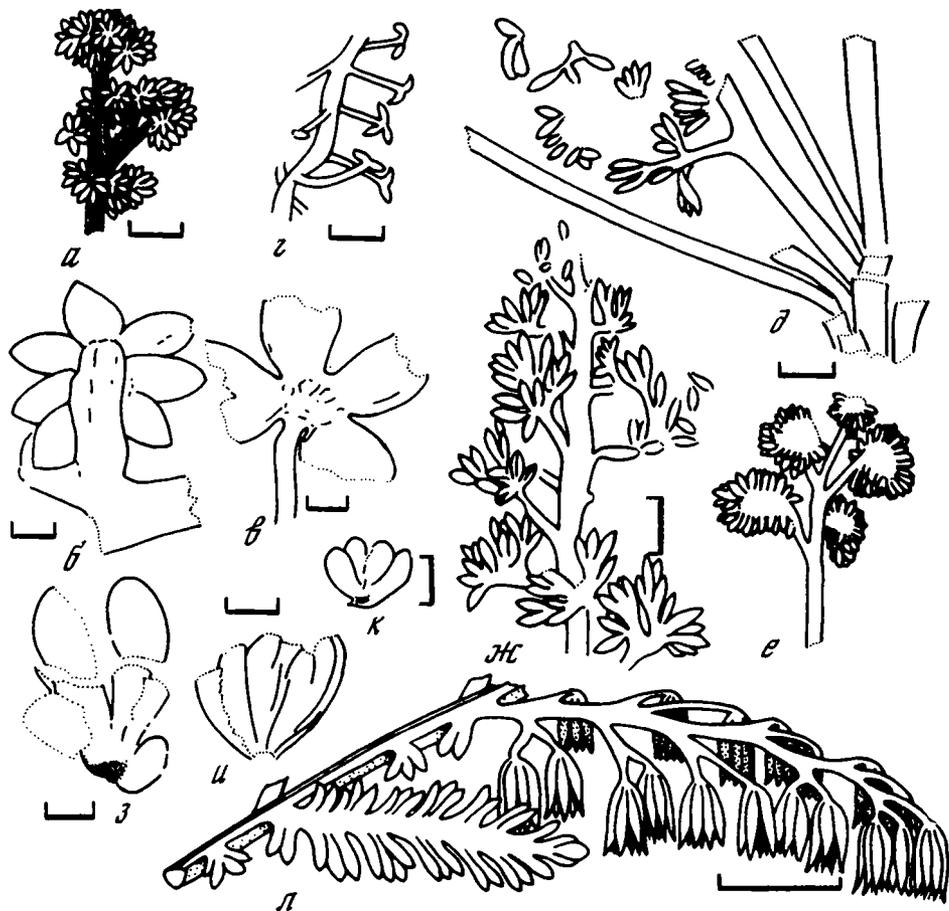
Установление прижизненного соединения разных листьев и фруктификаций осно-



Р и с. 6.1. Некоторые типы вегетативных листьев порядка Peltaspermales

а—ж — переход от дваждыперистых листьев к простым и от листьев с перистым и веерным жилкованием к листьям с параллельным жилкованием (а — *Callipteris* р. р., *Lepidopteris*; б — *Compsopteris*, *Cotia* р. р.; в—е — *Tatarina*; ж — *Maia*); з, и — *Tatarina conspicua* S. Meyen (з — катафиллы укороченного побега; и — переход удлиненного побега в укороченный); к — *Phylladoderma* subgen. *Phylladoderma*; л — *Mauerites gracilis* Zal., общее очертание ваий и место дихотомирования листовой пластинки с пазушным швом (линейка 5 см); а—к — не в масштабе

вано на повторяющихся ассоциациях в захоронениях и микроструктурных маркерах (особенно эпидермальных). Так, были соединены листья *Lepidopteris ottonis* (Goerpp.) Schimp. и пельтоиды *Peltaspermum rotula*, листья *Tatarina conspicua* S. Meyen и пельтоиды *P. buevichae*. Обоснование связи пермских *Peltaspermaceae* с синангиями *Pernothesa* и пыльцой типа *Protohaploxyrinus* и *Vittatina* уже приводилось в литературе (Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, 1981). Кладоспермы *Stiphorus biseriatus* S. Meyen встречаются в двух местонахождениях и ассоциируют с листьями типа *Glossophyllum* (здесь не описываются). По эпидермальным признакам *S. biseriatus* близок помимо *Glossophyllum* также к *Sphenobaiera* (особенно *S. furcata*), *Kirjamkenia*, *Tatarina* и *Peltaspermum*. *S. crassus* (Mog.) S. Meyen имеет то же эпидермальное строение, что и ассоциирующие листья



Р и с. 6.2. Микроспороклады порядка Peltaspermales и близких к нему растений

а — *Antevsia zeileri* (Nath.) Harris, общий вид микроспороклада, триас (по Nёмеjc; с изменениями); б — то же, терминальный пучок спорангиев (по J. Townrow); в — *A. extans* (Freng.) Town., триас (по J. Townrow); г — *Ginkgo huttonii* Stbg. sp.; д — *Sphenobaiera furcata* Kräusel, триас (по R. Kräusel); е — *Pteruchus africanus* Thom., триас (по Н.Н. Thomas); ж — *Antholithus wettsteinii* Krasser, микроспороклады, ассоциирующие с листьями *Glossophyllum florinii* Kräusel (по R. Kräusel); з — к — *Pernotheca*, терминальные пучки спорангиев Peltaspermales (з, и) и Cardiolipidaceae (к), верхняя пермь (з — спорангии с пыльцой типа *Alisporites*, ассоциирующие с листовой *Tatargina*; и — спорангии с пыльцой типа *Protohaploхурpinus*, ассоциирующие с листовой *Tatargina*; к — спорангии с пыльцой типа *Vesicaspora*, ассоциирующие с листьями *Phylladoderma* subgen. *Phylladoderma* и полиспермами *Cardiolepis*); л — *Callipterianthus amhardtii* Ros., нижняя пермь (по R. Roselt; длина линейки — 10 мм (д), 5 мм (а, ж, л), 2,5 мм (з, и, к), 1 мм (б—г)

*Kirjamkenia lobata* Pryn. К последнему виду можно отнести и цельные листья, описанные как *Glossophyllum claviforme* Mog., и пальчаторассеченные листья видов *Sphenobaiera vittaefolia* Mog. и *S. rogersi* Mog. То, что среди Peltaspermales есть растения с пальчаторассеченными и цельными параллельно-нервными листьями, важно для установления связи порядков Peltaspermales, Ginkgoales и Leptosperobales.

К кутикуле *S. crassus* прилипло много однобороздных безмешковых пыльцевых зерен с гладкой экзиной (типа *Cuscadorites*).

Разнообразие листы, пыльцы и полиспермов указывает на обширность Peltaspermales. Помня о принципах построения естественной системы, предложенных А.Л. Жюсье, мы не должны смущаться тем, что в одном таксоне оказываются растения с сильной изменчивостью какого-либо признака (хотя в других таксонах этот



Рис. 6.3. Женские фруктификации порядка Peltaspermales и близких к ним растений

а, б — *Leptostrobus*, юра (а — внутренний вид капсулы с рубцами от опавших семян, б — часть оси с парными капсулами, по Schweitzer); в, г — современный *Ginkgo biloba* L.; д, е — *Pilophorosperma* sp., триас (по G.J. Retallack); ж — *Peltaspermum thomasi* Harris, триас (по J. Townrow); з, и — *P. buevichae* Gom. et S. Meyen, верхняя пермь; к — *Peltaspermum* sp., собрание пельтоидов, ассоциирующее с листвой типа *Compsopteris* и *Callipteris*, верхняя пермь (Печорское Приуралье, экз. ГИИ № 3062/283а); л — реконструкция *Stiphorus crassus* (Mog.) S. Meyen, показаны рубцы от опавших семян, пермо—триас; м — реконструкция *Stiphorus* с прикрепленными семенами (показаны условно); н — *Cardiolepis piniformis* Neub. emend. S. Meyen, исправленная реконструкция, верхняя пермь (по С.В. Мейену и Г.Г. Смоллер); о — перистый полисперм, ассоциирующий с *Supraia*, нижняя пермь (по S.H. Mamat, A. Watt); п — *Vianopteris pulchra* Zal., кладосперм, ассоциирующий с листьями *Mauerites gracilis* Zal. (см. рис. 6.1, л), нижняя пермь (Среднее Приуралье Чекарда; экз. ГИИ № 3737/24, 24а); р — филлосперм *Tinsleya texana* Mamat, нижняя пермь (по S.H. Mamat); с — перышко филлосперма каллистифитового птеридосперма типа *Medullopteris* (по G.J. Retallack), Линейка — 1 см (остальные фигуры без масштаба)

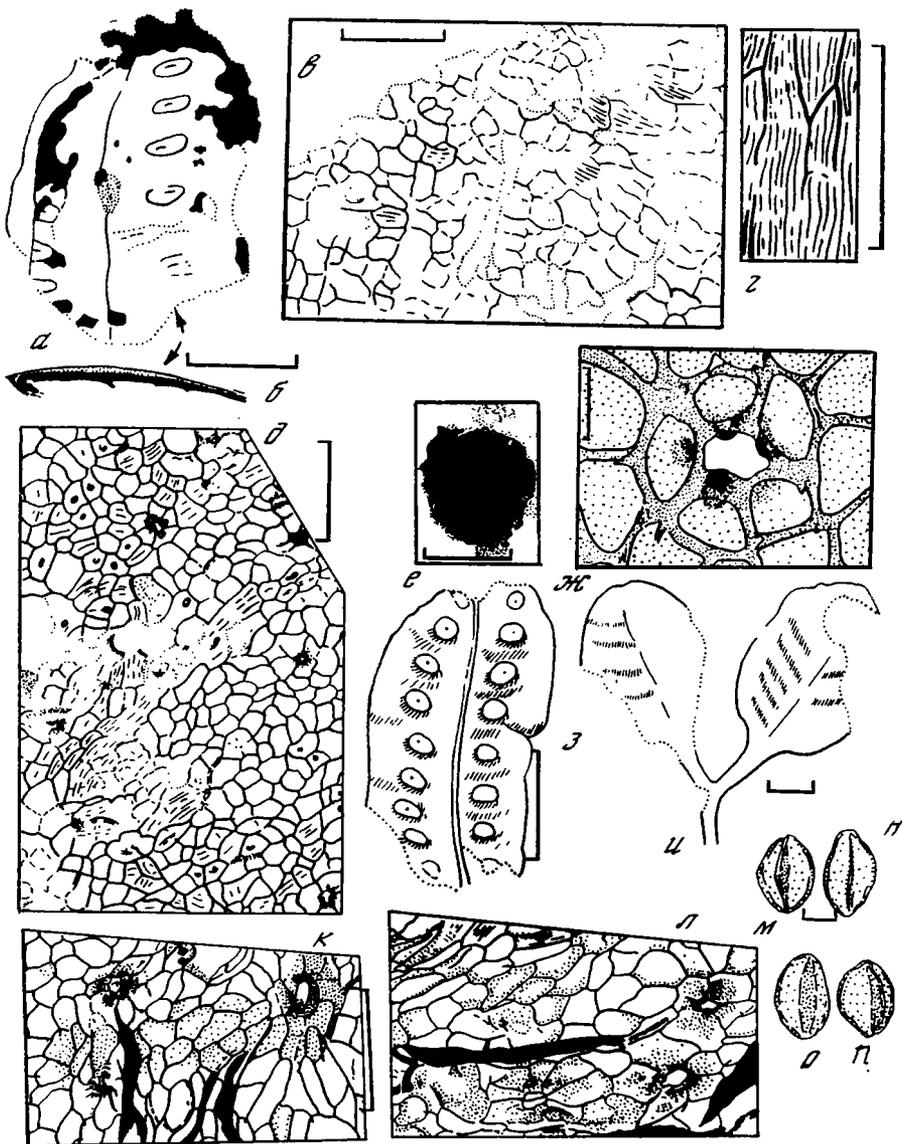


Рис. 6.4. Кладоспермы *Siphonogon*, их эпидермальное строение и ассоциирующая пыльца: *S. biseriatus* S. Meyen, голотип 3782/273-2

а — общий вид, отпечаток нижней стороны полисперма с рубцами от опавших семян; б — то же, схема поперечного разреза; в — нижняя кутикула, преп. 3782/2736-2а, пункт 1; г — стрiatedность верхней кутикулы, преп. 3782/2736-2, пункт 3; д — верхняя кутикула, тот же препарат, пункт 2; е — смоляное тельце, преп. 3782/2736-2а, пункт 1; ж — устьице на верхней кутикуле, преп. 3782/2736-2, пункт 2; з — *S. biseriatus* S. Meyen, экз. № 3773/1785, отпечаток нижней стороны кладосперма с двумя рядами рубцов от опавших семян. Вязовка, верхнетатарский подъярус; *S. crassus* (Mog.) S. Meyen, голотип № 735/50(60); и — общий вид; к, л — кутикула, преп. 735/50(60), пункты 10 и 1; м—п — однобороздная пыльца, прилипшая к кутикуле *S. crassus* (Mog.) S. Meyen, преп. 735/50(60), пункты 8, 9, 4, 7; линейка — 0,5 см (а, б, з, и), 100 мкм (в—е, к, л), 20 мкм (ж), 10 мкм (м—п)

признак был константен). Важно, чтобы другие признаки при этом выдерживались. В нашем случае изменения пыльцы от ребристой до неребристой и от протосаккатной до безмешковой происходят при сохранении типа листвы (*Tatarina*), полиспермов (пельтоиды типа *Peltaspermum*) и пучков спорангиев (*Permothesa*). Соединение пельтоидов и билатеральных кладоспермов в одном роде *Peltaspermum* подкрепляется сходством листьев (*Lepidopteris*) и микроспорокладов (*Antevsia*) с одинаковой монокольчатой безмышковой пыльцой. Допустив преобразование пельтоидов в лопастные кладоспермы (типа *P. thomasii*), можно вполне допустить и дальнейшее преобразование кладосперма в билатеральную структуру типа *Stiphorus*. Такое же симметричное преобразование известно у листьев многих высших растений, причем оно может происходить в рамках одного семейства и даже рода.

Следуя той же таксономической логике, можно установить связи *Peltaspermaceae* с другими семействами, а именно с *Cardiolepidaceae* и *Corytospermaceae*. Семенные капсулы *Cardiolepis*, согласно исправленной их реконструкции (рис. 6.3 н; Гоманьков, Мейен, 1980; Meyen, Smoller, 1979), имеют пельтатную организацию, причем края щипка загнуты в сторону ножки, но не соприкасаются с ней и оставляют круговую щель, к которой подходят вытянутые микропильярные трубки семян. В капсулах *Cardiolepis* много смолы. Смоляные тельца встречаются и у *Glossophyllum* и *Stiphorus*. Ассоциирующие с *Cardiolepis* пучки микроспорангиев (*Permothesa*; рис. 6.2 к) очень сходны с описанными выше синангиями пермских *Peltaspermaceae* и имеют протосаккатную пыльцу типа *Vesicaspora* (она найдена в микропиле семян, заключенных в капсулу *Cardiolepis*), которая отличается от пыльцы типа *Alisporites*—*Falcisporites* лишь экваториальными перемычками, соединяющими мешки.

Листья *Cardiolepidaceae* (*Phylladoderma*) сильно отличаются от листьев *Peltaspermaceae* эпидермальным строением, в том числе бабочковидной кутинизацией замыкающих клеток (как у бегоний). Листья *Phylladoderma* морфологически очень близки к листьям некоторых хвойных (*Podozamites*, *Araucariodendron*, *Agathis*, *Podocarpus* sect. *Nageia*), т.е. имеют параллельные жилки, сходящиеся в верхушке, что Т.М. Harris считает характерным именно для хвойных. В лист входит одна жилка. В листьях *Phylladoderma* обычны смоляные ходы или тельца, а поверхность нижней кутикулы часто тонкорребристая. Ребра следуют вдоль всего листа параллельно продольным рядам эпидермальных клеток, но поперечные стенки клеток в системе ребер не отражены. Такая же тонкая ребристость кутикулы есть у *Stiphorus biseriatus* S. Meyen.

Те же специфические признаки (бабочковидная кутинизация замыкающих клеток, смоляные тельца, тонкорребристая нижняя кутикула) наблюдаются у верхнепермского *Raphidopteris praecursoria* S. Meyen, имеющего простоперистые или дваждышерстистые вайи, иногда с вильчатым рахисом (Meyen, 1979b). С другой стороны, у *R. praecursoria* наблюдаются петалочитные устьица с утолщенными дистальными стенками побочных клеток, внешний контур которых образует выпуклый многоугольник, что характерно для многих *Peltaspermaceae* (часть видов *Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Maria* и *Tatarina*).

У *R. praecursoria* отмечается и пазушный шов, т.е. бороздка на верхней стороне листа, идущая от средней жилки (рахиса) пера в базископическую пазуху перышка. По присутствию пазушных швов, смоляных телец, тонкой ребристости нижней кутикулы и (не у всех экземпляров) вильчатости рахиса *R. praecursoria* сближается с нижнепермским родом *Mauerites* (рис. 6.1 л), первоначально отнесенным к гинкговым (Залесский, 1933, 1937). К *Mauerites* относятся виды, включенные М.Д. Залесским в *Dicranophyllum* (*D. sylvense* Zal., *D. bardense* Zal., *D. tchernovii* Zal.). Листья *Mauerites* отличаются от *Raphidopteris* продольно ориентированными устьицами и отсутствием бабочковидной кутинизации замыкающих клеток.

Фруктификация, ассоциировавшие с *Mauerites*, были описаны как *Biarmopteris pulchra* Zal. (Залесский, 1937) и ошибочно приняты за спорофиллы папоротников. Это кладоспермы с вильчатым рахисом, вильчатыми перышками и пазушными швами

(рис. 6.3 п). На нижней стороне перышки несут недалеко от верхушки круглые рубцы от опавших семян, такие же, как и на пельтоидах пермских *Peltaspermum* и *Siphorus*.

Пермские *Rhaphidopteris* очень близки по строению кутикулы, морфологии листа и присутствию смоляных телец к юрским видам того же рода, которые, в свою очередь, отличаются от юрских же видов *Pachypteris* главным образом амфистомными перышками (у *Pachypteris* устьиц мало или вовсе нет на верхней стороне листа). У всех этих растений дистальные стенки побочных клеток утолщены и образуют выпуклый многоугольник. Некоторые *Pachypteris* ассоциируют с мужскими фруктификациями *Pteroma*, продуцировавшими пыльцу типа *Alisporites*—*Falcisporites*. Та же пыльца найдена прилипшей массами к кутикуле *R. praecursoria* (Meyen, 1979b) и извлечена из некоторых *Pemphotheca*. К *Pachypteris* близок род *Cycadopteris*.

Род *Pteroma* по общей организации и строению пыльцы сравнивался с *Pteruchus*, т.е. микроспорокладами триасовых *Corystospermaceae*. Листья этого семейства (*Dicroidium*, *Xylopteris*, *Johnstonia*) имеют много общего с *Rhaphidopteris*, особенно с его пермскими видами (вильчатый рахис, почти полный параллелизм в многообразии расчленения листа). У *Dicroidium odontopteroides* (Mott.) Goth. описана бабочковидная кутинизация замыкающих клеток. Сложные полиспермы *Corystospermaceae* состоят из парных обращенных кутикул с одиночными семенами в них (*Umkomasia*, *Pilophorosperma*). Таких полиспермов у *Peltaspermaceae* и *Cardiolepidaceae* неизвестно, но переход между полиспермами *P. thomasi* и *Umkomasia* + *Pilophorosperma* прост: у *P. thomasi* надо редуцировать количество семян от двух до одного, одновременно несколько увеличив степень загнутоги краев и сделал их цельными, а не лопастными. Таким образом, *Corystospermaceae* могут быть объединены с *Peltaspermaceae* и *Cardiolepidaceae* в порядок *Peltaspermales*. Роды *Rhaphidopteris*, *Pachypteris*, *Mauerites*, *Viarnopteris*, *Cycadopteris*, а также нижнепермские виды *Callipteris* целесообразно включить в тот же порядок без указания семейства. Этот порядок появляется в конце карбона в Еврамерийской области. В поздней перми его представители широко расселяются и местами доминируют в Субангарской и Ангарской областях, а в начале триаса широко расселяются в Гондване.

## МЕСТО PELTASPERMALES В ФИЛОГЕНИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Выше упоминались листья *Mauerites*, ассоциирующие с кладоспермами *Viarnopteris*, которые гораздо примитивнее, чем фруктификации *Peltaspermaceae* и *Cardiolepidaceae*, представляя собой редуцированные семенные листья. С *Mauerites* сходны нижнепермские листья, описанные как *Callipteris* cf. *nicklesii* Zeill. (Remy, Remy, 1978). В низах перми и верхах карбона обычен вид *C. conferta* (Sternb.) Brongn., у которого тоже встречаются пазушные швы (Barthel, Haubold, 1980), а кладоспермы были расчлененными и несли семена на нижней стороне перышек недалеко от их верхушки (Roselt, 1980). К *C. conferta* близок вид *C. naumannii* (Guth.) Sterz. из низов перми и роды *Tinsleya* и *Supaia* из верхней части нижней перми (Haubold, 1980). У *Tinsleya* семенные перышки неизменные (рис. 6.3 р), а у *C. naumannii* — почти неизменные. Со *Supaia* ассоциируют простоперистые кладоспермы (рис. 6.3 о), сравнимые с *Viarnopteris*. Микроспороклады, ассоциирующие с *C. naumannii*, описывались как *Callipterianthus* и трактовались как перистые органы с синангиями на ножках (рис. 6.2 л), но есть мнение, что эти микроспороклады состояли из сидящих прямо на оси пучков свободных спорангиев (*Pterispermotrobus*). С *C. conferta* ассоциировали синангии *Thuringia*<sup>9)</sup>.

По сложению вайи и эпидермальным признакам *C. conferta* включался в *Peltaspermaceae* (Barthel, Haubold, 1980). Однако женские фруктификации этого семейства уже утратили листовидный облик. Не исключено отнесение раннепермских *Callipteris*, *Mauerites*, *Viarnopteris* и перистых полиспермов *Supaia* (?) к особому семейству порядка *Peltaspermales*. С другой стороны, семенные листья *C. naumannii* и *Tinsleya* сходны с филлоспермами порядка *Callistophytales*. К каллистофитовым также близки роды

Emplectopteris и, может быть, Padgettia и Spermopteris. Правда, у каллистофитовых синангии (как и семена) сидели абаксиально на неизменных перышках (Idanotiekion), чего не наблюдается у нижнепермских каллиптерид.

Таким образом; порядок Peltaspermales можно выводить из более древних Callistophytales, которые в свою очередь, видимо, произошли от раннекарбонных Calamopityales. Последние имели платиспермические бескупульные семена типа Lygasperma (собранные в перистые полиспермы), микроспороклады Telangiopsis и стволы Calamopitys. У каламопитиевых, как и у всех ранних голосеменных, семена сидят на безлистных побегах. Возникновение каллистофитовых связано с переходом семян и синангиев на неизменные листья, так что возникают филлоспермы и микроспорофиллы. Этот переход можно квалифицировать как гомеозис (Мейен, 1982), т.е. "пересадку" органа на другое место. Аналогичные пересадки можно предполагать у карбонных Trigonocarales и папоротников. По-видимому, эти гомеотические процессы, связанные с рекомбинацией и редукцией онтогенетических блоков, протекали очень быстро, поскольку переходных форм мы не видим ни в одной из упомянутых групп. "Пересадка" семян и синангиев на листья затем привела к модификации несущих листьев. Так появились кладоспермы и микроспорофиллы, которые со временем утратили всякое сходство с листьями.

Из сказанного следует, что полиспермы Peltaspermales, в том числе купуловидные (у користоспермовых) и пельтатные, — это сильно модифицированные филлоспермы. Они несопоставимы с купулами Lagenostomales, имеющими совсем иное происхождение (Мейен, 1982а).

Пельтаспермовые не раз фигурировали в числе возможных предков покрытосеменных. С этим невозможно согласиться, так как семена пельтаспермовых платиспермические, однопокровные и абаксиальные, тогда как семена у предков покрытосеменных должны быть радиоспермическими, битегмическими и адаксиальными (Мейен, 1982а).

Несомненны связи пельтаспермовых с гинкговыми и лептострбовыми. Обычно гинкговые сближаются с кониферофитами (кордаитами и хвойными) по анатомии стволов, простому жилкованию листьев, строению семян, их онтогенезу и др. Главные различия гинкговых от кониферофитов касаются полиспермов (Мейен, 1982а). Особенно дебатировался воротничок гинкго. У тератов гинкго семена развиваются прямо на листьях, что не отмечено у тератов хвойных.

Недавние исследования Callistophytales (Rothwell, 1981) и Peltaspermales показывают, что все "кониферофитовые" признаки известны и у них, а часть этих признаков — и у каламопитиевых, которые вместе с их потомками образуют филогенетическую ветвь, независимую от Lagenostomales и их потомков (Trigonocarales и др.), как и от кониферофитов. Связь пельтаспермовых и гинкговых видна по широкому комплексу признаков. У Kirjamkenia (Г.Н. Садовников, устное сообщение), Rhexoxylon (Corystospermaceae) и Ginkgo проводящие пучки, входящие в лист, происходят от разных осевых первичных пучков. У Kirjamkenia два пучка, выходящих из оси, сливаются в основании листа и затем снова ветвятся. У гинкговых этого слияния не происходит. Листья части пельтаспермовых неотличимы от листьев мезозойских гинкговых и лептострбовых как по морфологии, так и по микроструктурным признакам (строение устьиц, стрижатность кутикулы, смоляные тельца и каналы и др.). Семена каллистофитовых, верхнепермских Peltaspermaceae и гинкго в принципе устроены одинаково, в частности имеют трубчатый сальпикс. У семян пермских Peltaspermaceae и молодых семязачатков гинкго есть характерные парные выросты на верхушке. Главная плоскость семян Peltaspermales и гинкговых ориентирована радиально по отношению к оси у радиально-симметричных кладоспермов и перпендикулярно к рахису у билатерально-симметричных кладоспермов. У хвойных главная плоскость семян ориентирована параллельно оси (пазушного комплекса).

Собрания семян Ginkgo (рис. 6.3 в, г) сравнимы с собраниями односеменных купул

користоспермовых (рис. 6.3 д, е). Тогда воротничок легко сопоставляется с редуцированным кладоспермом. Понятно и спорадическое появление семян на листьях гинкго. Микроспороклады гинкговых, особенно юрских и триасовых, поразительно сходны с пельтаспермовыми (рис. 6.2). Микроспороклады *Bernettia*, ассоциирующие со *Sphenobaiera spectabilis* (Nath.) Florin (типовой вид рода), морфологически вполне подобны микроспорокладам *Pteruchus* (*Corystospermaceae*). Пыльца гинкговых и триасовых пельтаспермовых неразличимы под световым микроскопом.

Этот перечень сходств можно продолжить. Получается, что гинкговые теснейшим образом связаны с *Peltaspermales*. Поэтому с филогенетической точки зрения *Ginkgo* — современный птеридосперм. Однако с этой же точки зрения сам таксон "птеридоспермы" оказывается дифилетическим и, кроме того, неоднородным морфологически, особенно по строению полиспермов. В предложенной автором системе голосеменных (Мейен, 1982 а) порядок *Peltaspermales* помещается в класс *Ginkgoopsida*, включающий также порядки *Calamopityales*, *Callistophytales*, *Caytoniales*, *Leptostroboles* (= *Czekanowskiales*), *Ginkgoales*, *Arberiales* (= *Glossopteridales*), *Pentoxylales* и *Ephedrales* (?).

Порядки *Caytoniales* и *Leptostroboles* можно считать потомками *Peltaspermales*, но рассмотрение этого вопроса уже выходит за рамки данной статьи. Отметим лишь, что фруктификации *Leptostrobus* (рис. 6.3. а, б) и *Caytonia* легко выводимы из парных кладоспермов *Stiphorus*.

В заключение приведем описание рода *Stiphorus*.

#### С Е М Е Й С Т В О PELTASPERMACEAE THOMAS, 1933

#### Р о д *Stiphorus* S. Meyen, 1983

На з в а н и е р о д а — анаграмма из латинских слов *stigma* (глазок) и *phoranthium* (ложе соцветия).

Т и п о в о й в и д — *Stiphorus biseriatus* S. Meyen.

Д и а г н о з . Кладоспермы парные. На нижней стороне пластинки кладосперма по обе стороны от средней жилки расположено по одному ряду рубцов от опавших семян. Рубцы вытянуты поперек пластинки. Устьица расположены свободно, побочные клетки с проксимальными утолщениями, замыкающие погружены. В мезофилле есть смоляные тельца.

#### *Stiphorus biseriatus* S. Meyen

1983. *Stiphorus biseriatus*: Мейен, 1983, стр. 13, рис. 4а—з

Г о л о т и п — ГИН № 3782/273-2, Вологодская обл. Скв. 4 (Титово), глубина 138—144,4 м; татарский ярус, вятский горизонт.

О п и с а н и е . Кладосперм языковидный с подвернутыми краями (рис. 6.4. а, б) или плоский (рис. 6.4 з). Семенные рубцы вытянутые, их более 8 в одном ряду. Нижняя эпидерма (рис. 6.4 в) сохранилась плохо. Клетки верхней эпидермы (рис. 6.4 г, д) полигональные, над жилками собраны в нечеткие ряды. Поверхность кутикулы местами ребристая (рис. 6.4 г). Устьица расположены произвольно, с 5 (редко 4—6) побочными клетками и крупными проксимальными папиллами (рис. 6.4 ж). Смоляные тельца (рис. 6.4 е) сосредоточены в мезофилле или замещающей его породе.

С р а в н е н и е . К тому же роду относится *S. crassus* (Mogutcheva) S. Meyen, 1983 (рис. 6.4. и—л), первоначально описанный как *Leuthardtia crassa* (Mogutcheva, 1973, с. 86, табл. 38, фиг. 5 и 6 — голотип). У этого вида кладоспермы короче и сидят на концах вильчатой ножки (у *S. biseriatus* основание кладосперма не сохранилось, но кладоспермы иногда захоронены парами). На имеющихся образцах *S. crassus* на фитолейме семенные рубцы не видны, что обычно для пельтаспермовых (рубцы видны лишь на отпечатках нижней поверхности, а не на фитолейме; таких отпечатков *S. crassus* не име-

ется). По строению смоляных телец и эпидермы оба вида сходны, но у *S. crassus* проксимальные папиллы на побочных клетках развиты хуже, кутинизация сторон кладосперма одинаковая, смоляные тельца в несколько раз крупнее, количество побочных клеток больше (5—7, единично 4 и 8). К кутикуле *S. crassus* прилипли монокольчатые пыльцевые зерна с гладкой экзиной типа *Susadorites* (рис. 6.4. м—п), возможно принадлежащие тому же растению. В захоронениях с *S. biseriatus* такая пыльца не найдена. Кладоспермы *S. crassus* ассоциировались с листьями *Kirjamkenia lobata*, имевшими пластинку от цельной до пальчато-рассеченной. Листья, ассоциировавшие с *S. biseriatus*, нерассеченные, типа *Glossophyllum*.

Вполне возможно, что в будущем оба вида *Stiphorus* придется отнести к *Leuthardtia*, восстановив предложенную Н.К. Могучевой комбинацию *L. crassa*. Типовой вид *L. ovalis* Kr. et Schaar. первоначально рассматривался как микроспорофилл беннеттита. В действительности это кладосперм, видимо сходный по организации со *Stiphorus*. У этого вида пластинки (семенные?) сидят на вильчатой ножке, имеют такие же, как у *Stiphorus*, смоляные тельца и близкие по строению устьица. Эти кладоспермы, судя по строению устьиц и ассоциации в захоронении, при жизни сочетались с листьями *Sphenobaiera furcata* (Heer) Florin. Объединению родов *Leuthardtia* и *Stiphorus* препятствует слабая изученность *L. ovalis*.

М е с т о н а х о ж д е н и я : 1) Титово (см. голотип), 6 экз.; 2) правый берег Вязовского оврага в 1,5 км от д. Вязовка (в 51 км на восток-юго-восток от Оренбурга), верхнетатарский подъярус, 1 экз.

Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 1

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ ПО ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИМ ДАННЫМ

"Обычно в палеоботанике эволюционные предположения делаются по необходимости на основе отдельных органов или небольших групп признаков. Это в лучшем случае опасно, поскольку наиболее осмысленные эволюционные выводы будут основываться на целых растениях".

Ч.Б. Бек (1981, с. 207)

### I. ВВЕДЕНИЕ

В задачу настоящего обзора не входит анализ ранее предлагавшихся таксономических и филогенетических схем, относящихся к голосеменным. Обзор посвящен сравнительно-историческому анализу самих ископаемых растений с использованием результатов новейших исследований. Предпринятая работа была в значительной мере стимулирована исследованиями, касающимися покрытосеменных и выполненными А. Сронquist, G.L. Stebbins и А.Л. Тахтаджяном.

Их подход к системе и филогении покрытосеменных содержит три важных компонента: 1) детальное сравнительно-историческое рассмотрение всех доступных признаков растений; 2) равномерный анализ всей системы покрытосеменных, а не "излюбленных" таксонов; 3) система и филогения покрытосеменных рассматриваются на конкретном биогеографическом фоне. Подобного интегративного исследования голосеменных пока не предпринималось.

Для голосеменных, взятых в целом, до сих пор не разработано достаточно полной

системы морфологических понятий. Некоторые группы ископаемых голосеменных до сих пор не стали полноправными членами общей системы. Совмещать филогению голосеменных с историей палеофитохорий пока никто не пытался. Настоящая статья лишь в малой степени может восполнить эти пробелы, хотя бы по той причине, что она касается прежде всего вымерших групп.

Чтобы сконцентрировать внимание читателя на главных положениях статьи, лучше сразу кратко изложить их. В статье доказывается, что голосеменные эволюционировали тремя главными эволюционными линиями, соответствующими классам *Ginkgoopsida*, *Sucadopsida* и *Pinopsida*. Классу *Ginkgoopsida*, который принимается ниже в совершенно нетрадиционном объеме, уделено в статье наибольшее внимание. Птеридоспермы как самостоятельный таксон упразднены. Важный вывод (а не предпосылка!) — высокая устойчивость и ведущее таксономическое значение основных типов семян голосеменных. Доказывается независимое возникновение пластиспермии у *Ginkgoopsida* и *Pinopsida*, причем семена *Ginkgoopsida* были платиспермическими с самого начала, а семена *Pinopsida* стали пластиспермическими вторично. Выведенная филогенетическая последовательность порядков хорошо совместилась с историей главных флор (фитохорий).

При подготовке статьи учитывалось, что недавно был опубликован учебник палеоботаники Taylor (1981). Кроме того на страницах "Botanical Review" были опубликованы хорошие обзоры, посвященные мезозойским хвойным (Miller, 1977; Stockey, 1981), мужским фруктификациям птеридоспермов (Millay, Taylor, 1979) и стелярной организации семенных растений (Beck et al., 1983), голосеменным вообще (Schweitzer, 1977). Ископаемым голосеменным был посвящен целый номер журнала "Review of Palaeobotany and Palynology" (1982, т. 37, №1/2). На другие обзорные статьи сделаны ссылки далее в тексте. Все эти недавно опубликованные в доступных изданиях работы освобождают от необходимости снова излагать те детали морфологии голосеменных, которые пока имеют лишь второстепенное значение для выделения классов, порядков и семейств, а также для выявления их филогенетических взаимоотношений. Соответственно даются лишь самые необходимые библиографические ссылки. Более полную библиографию, а также характеристику (или хотя бы перечень) конкретных родов читатель может найти в цитированных работах. Очень полезна в этом отношении сводка Němejc (1968), а также "Index of generic names of fossil plants" (Andrews, 1970; Blazer, 1975; Watt, 1982).

Настоящая статья написана в предположении, что читателю хорошо знакомы сведения, изложенные в авторитетных морфологических руководствах, например, Spong (1965) и Bierhorst (1971). В них достаточно внимания уделено многим ископаемым растениям. К сказанному в этих книгах, а также в упомянутом учебнике Тейлора, новейшая литература добавляет в отношении некоторых групп (например, пентоксилевых, цикадовых, беннеттитовых) мало такого, что важно для общей филогении и систематики голосеменных.

Читатель не найдет в статье продолжения дискуссий, которые давно идут в литературе, но почти утрачивают свой смысл в рамках предлагаемой системы и филогении голосеменных. Таковы дискуссии о филло- и стахиоспермии, макро- и микрофильных голосеменных, происхождении покрытосеменных от кейтониевых и др.

## II. ОБЩИЕ КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ

### 1. КОНГРЕГАЦИОННАЯ СИСТЕМАТИКА

Со времен А. de Jussieu система организмов строится по принципу, позже (Smirnov, 1925) удачно названному конгрегационным. Конгрегационные таксоны естественны в том понимании естественности, которое господствовало в индуктивной логике XIX века (W. Whewell, J. St. Mill), а также в додарвиновской биологии. Суть конгрегационной таксономии в том, что система строится "снизу", от таксонов низшего ранга к таксонам все более высокого ранга. Таксоны постепенно группируются в конгрегации по признакам, выявляемым и оцениваемым в ходе работы. В конце концов для каждого таксона выводится некоторый устойчивый комплекс признаков (синдром). Устойчивость каждого признака, даже считающегося диагностичным, не абсолютизируется. Допускается, что любой признак может исчезнуть у каких-то представителей таксона (например, у тератологических особей), тогда в диагностической роли выступают другие признаки синдрома. Это значит, что вес признака не считается фиксированным.

Классический пример применения конгрегационного принципа — отнесение к цветковым тех представителей *Balanophorales*, у которых семезачатки лишены интегумента, так что по этому признаку их формально нельзя относить даже к семенным растениям. Тем не менее эти растения обладают другими признаками синдрома покрытосемянности и, кроме того, связаны с другими представителями того же порядка (сем. *Suportiaceae*), семезачатки которых имеют толстый интегумент.

Каждый аберрантный или тератологический признак может встретиться (и чаще всего встречается) в качестве нормального у другого таксона, иногда близко расположенного в системе. В 1930-х годах Н.П. Кренке связал это явление с гомологическими рядами изменчивости (рефренами, — Meulen, 1978b) и сформулировал "закон родственных отклонений" (= правилу Кренке, — Meulen, 1973в, 1978b). Это соотношение таксонов в признаковом пространстве приходится учитывать в систематике. Например, платиспермическая организация семян — один из важнейших признаков в синдроме класса *Ginkgoopsida*. Однако встречаются семена *Ginkgo*, в интегументе которых не два, а три проводящих пучка. Формально такие семена радиоспермические, что свойственно классу *Cycadopsida*. Наоборот, у рода *Cycas*, в отличие от других цикадовых, интегумент билатерально-симметричный, как у *Ginkgo*.

Мешковая и протосакатная пыльца характерна для многих родов *Ginkgoopsida* и *Pinopsida* (в их объеме, принимаемом ниже), но подобие мешка описано и у пыльцы некоторых *Trigonocarales* (*Cycadopsida*), где такая пыльца встречается в качестве нормы в определенном роде (*Parasporothesa*), но для *Trigonocarales* в целом это aberrация. Тектатная экзина — характерный признак пыльцы покрытосемянных — известна у хвойных семейства *Cheirolepidiaceae* и карбового рода *Lasiostrabus* (*incertae sedis*).

Аберрантные формы, к тому же следующие правилу Кренке, вызывают особые сложности в палеоботанике, имеющей дело с дисперсными частями растений. Например, среди *Arberiales* (*Glossopteridales*) наиболее обычны простые листья с сетчатым жилкованием, но у рода *Pteronilssonina* листья перистые с открытым жилкованием, так что их сблизжали с цикадофитами. В юре Мексики нашли листья, внешне не отличающиеся от *Glossopteris*. Их отнесли к роду *Mexiglossa*, но мысль о родстве их с глоссоптеридами не была оставлена. Однако мужские фруктификации (*Perezlaria*), видимо, принадлежащие тем же растениям, указывают на их родство с *Caytoniales* или *Peltaspermales*.

Палеоботаники в общем с трудом свыкаются с мыслью, что в каждом крупном таксоне степень полиморфности структур может быть очень высокой и что параллельные типы органов могут встречаться в разных таксонах. Поэтому разные части одних и тех же растений оказываются в разных частях системы. Так случилось с растениями порядка *Callistophytales*. Первоначально Renault описал их стебли как *Rogoyulon* и отнес к сем. *Rogoyulaceae*, долго включавшемуся в порядок *Cordaitales*.

Пластиспермические семена каллистофитовых сближались с кардиокарповыми (т.е. хвойными и кордаитами). Семеновые вайи Dicksonites включались в число птеридоспермов, в том числе медуллезовых. Вегетативные вайи долго считались папоротниковыми. Штерцель принял семенные рубцы за сорусы диксониевых. Дисперсную пыльцу сближали с хвойными. Во всем этом сказывался психологический феномен "привычной корреляции".

Морфологические и таксономические ошибки такого рода неизбежно влекут и ошибки филогенетические. Таксоны, в действительности обладающие общими признаками, оказываются разделенными морфологическими хиатусами. Филогенетические линии прерываются, усугубляя впечатление о неполноте геологической летописи. Между тем, как будет показано в разделе VIII, эта неполнота может быть сильно преувеличена в отношении семейства и таксонов более высокого ранга (имеются в виду только высшие растения). Может быть мы уже встретили, но просто не смогли расшифровать представителей подавляющего большинства всех существовавших семейств и порядков высших растений. Показательно, что все основные части каллистофитовых (семейств Callistophytaceae было установлено в 1970 г., а порядок Callistophytales — в 1981 г.) были известны еще в прошлом веке, но их прижизненная связь и, отчасти, морфологическая природа не были расшифрованы.

Чтобы избежать подобных ошибок, в основу последующего анализа голосеменных положены лишь наиболее надежно реконструированные растения. С этими узловыми родами затем по всему доступному комплексу признаков конгрегационно связывались некоторые менее полно изученные роды. Таким путем выводились (1) суммарный объем таксона, (2) диапазон полиморфизма органов в нем, (3) модусы преобразования органов. Лишь после того, как удавалось получить достаточно крупные конгрегации, которым придавалось значение семейств, порядков или классов, делались выводы об их синдромах и о наиболее устойчивых признаках. Именно таким путем установлен объем класса Ginkgoopsida и сделан вывод о ведущем значении плати- и радиоспермии для системы и филогении голосеменных.

Большое значение придавалось также стратиграфической и биогеографической привязке таксонов.

## 2. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

Голосеменные долго описывались преимущественно в терминах морфологии покрытосеменных. Под влиянием теломной теории морфология растений стала менять фундаментальные понятия с наиболее продвинутых форм на наиболее примитивные. Это повлекло за собой описание голосеменных в терминах споровых растений. В результате морфологическая терминология голосеменных неустойчива и неоднозначна. Например, Флорин (Florin, 1949, с. 94) пишет: "Воротничок в основании семезачатка Ginkgo интерпретировался как два сросшихся профилла цветка; как остаток истинного ариллуса или как купула, образованная разрастанием семяножки; как рудиментарный мегаспорофилл и как вырост спорофилла в месте прикрепления мегаспорангия". Женская фруктификация хвойных описывается в литературе как шишка (cone, Zapfe), мегастробил, собрание мегастробиллов (например, Тахтаджян, 1956), цветок (Blüte), соцветие (Blütenstand, female Sporangienstand) и др. Семенная чешуя хвойных (наиболее обычный описательный термин) обозначается также терминами женский спорофилл, мегаспорофилл, мегастробил, цветок, пазушный комплекс, кладоспорофилл и др.

Сложность положения не просто в том, что одному органу соответствуют многочисленные термины, а в том, что эти термины указывают на принципиально разные гомологии в филогенетических линиях. Чтобы избежать морфологических противоречий широко используются размытые неформальные термины. Характерна такая цитата: "Семеновая ось *Peltaspernum* состоит из образований (units) в виде неглубоких чаш... Как у користопермовых, пыльцевой орган этой группы состоит из перисто

расположенных ответвлений (laterals)..." (Taylor, 1981, с. 372—373). Этот путь эффективен при регистрации наблюдений, но недостаточен при более строгих и далеких морфологических и таксономических сопоставлениях. В этих случаях нередко вводятся новые термины ad hoc, например, "фертилизер" для эпифильных фруктификаций глоссоптерид (Schof, 1976).

Итак, в морфологии голосеменных возможны следующие подходы: 1) импорт понятий и терминов из морфологии споровых или покрытосеменных растений, если это подкреплено надежной гомологией органов; 2) использование всем понятных нейтральных терминов, не обязывающих к строгим гомологиям; 3) введение новых понятий и терминов специально для голосеменных, если мы хотим выяснить (а не постулируем заранее) соотношение органов голосеменных и других растений.

В настоящей статье широко используется третий подход. Целостная система терминов ранее была введена автором для фруктификаций голосеменных (Мейен, 1982а). Некоторые термины не имеют целью указать заведомо гомологичные органы и имеют чисто описательный смысл. Например, термин капсула употребляется для фруктификаций *Leptostrobus*, *Caytonia* и *Cardiolepis*, гомологии между которыми не самоочевидны.

### 3. НОМЕНКЛАТУРА И РАНГ НАДРОДОВЫХ ТАКСОНОВ

Многие названия ископаемых надродовых таксонов, хотя и используются широко в литературе, непригодны, поскольку в их основу положены неподходящие родовые названия. Таково семейство *Cordaitaceae*. Листья, удовлетворяющие диагнозу *Cordaites*, встречаются у растений разных семейств (Мейен, 1982б), но распределить все виды рода *Cordaites* по этим семействам невозможно. В литературе уже было показано, к каким таксономическим и номенклатурным нелепостям приводят подобные случаи (Meyen, 1971, 1978а; Maheshwari, Meyen, 1975; Grauvogel-Stamm, 1978; и др.). Поэтому автор попытался исправить, насколько это было возможно в рамках номенклатурных правил, надродовую номенклатуру вымерших растений (Meyen, 1978а). Предложены следующие замены для таксонов голосеменных:

Прежние названия и их базиионимы	Новые названия и их базиионимы
Порядок <i>Cordaitales</i>	Порядок <i>Cordaitanthales</i>
Семейство <i>Cordaitaceae</i>	Семейство <i>Cordaitanthaceae</i>
Род <i>Cordaites</i> Unger, 1850	Род <i>Cordaitanthus</i> O. Feistmantel, 1876
Порядок <i>Czekanowskiales</i>	Порядок <i>Leptostrobales</i>
Семейство <i>Czekanowskiaceae</i>	Семейство <i>Leptostrobaceae</i>
Род <i>Czekanowskia</i> Heer, 1876	Род <i>Leptostrobus</i> Heer, 1876
Порядок <i>Glossopteridales</i>	Порядок <i>Arberiales</i>
Семейство <i>Glossopteridaceae</i>	Семейство <i>Arberiaceae</i>
Род <i>Glossopteris</i> Brongniart, 1828	Род <i>Arberia</i> D. White, 1908

Ниже всюду используются только новые надродовые названия.

Название семейства *Corystospermaceae* незаконно, поскольку родового названия *Corystospermum* не существует. Ниже в качестве базиионима для этого семейства выбрано название *Umkomasia* Thomas, 1933 (см. типификацию: Andrews, 1970, с. 222), и семейство называется *Umkomasiaceae* (Petriella, 1981).

При выборе названий для надродовых таксонов я следовал предложению (Cronquist et al., 1966) опираться на название родов. Исключение сделано только для класса *Progymnospermopsida*, считающегося предковым для голосеменных. Сейчас нет ни одного рода этого класса, название которого можно уверенно взять базиионимом.

Что касается ранга надродовых таксонов, то я старался избегать его повышения, как это принято во многих новейших системах. Происходящее в литературе повышение ранга таксонов и умножение числа порядков, классов и даже отделов

отчасти происходит из-за того, что сужается диапазон морфологических преобразований, допускаемых в пределах данной таксономической категории. Как показано ниже, различия по отдельным признакам между близко родственными растениями могут быть очень велики (например, в расположении микроспорангиев у *Gothania* и *Cordaitanthus*, *Pechorostrobus* и *Cladostrobus*).

### III. АРХЕТИП ГОЛОСЕМЯННОСТИ (становление и основные преобразования его компонентов)

Под архетипом понимается общая система признаков данного таксона (Мейен, 1978а, Meуen, 1978b). Палеоботанический материал позволяет (1) указать группу споровых растений, которая в некоторых существенных частях своей организации ближе всего к голосеменным; (2) наметить пути преобразования отдельных органов этой группы в гомологичные органы голосеменных; (3) показать пути преобразования некоторых примитивных органов голосеменных в продвинутые.

#### 1. ЖЕНСКИЕ ФРУКТИФИКАЦИИ

##### а. ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕНИ

Древнейшие достоверные голосеменные — это семеносные купулы *Hydrasperma* — типа (рис. 7.1, а, см. раздел III-1-б) из верхов девона (Gillespie et al., 1981). Семена радиоспермические. Купула охватывает четыре семени. Она состоит из немного уплощенных повторно дихотомирующих осей. Производным второго дихотомирования оси соответствует по одному семени. Первые два дихотомирования оси сближены. Хотя общая конструкция купулы билатеральная, легко понять, как при дальнейшем сближении первых двух дихотомирований можно получить радиально-симметричную купулу. По-видимому, радиальная симметрия купул вторична по происхождению.

Девонский род *Archaeosperma* (рис. 7.1 б) (Petitt, Beck, 1968) несколько моложе. Его организация примерно та же, но доли купулы, отвечающие одному семени, более плоские и менее расчлененные. Билатеральность купулы отчетливее. На верхушке мегаспоровой мембраны сохранились три абортивные мегаспоры тетрады.

Примерно тот же возраст имеет семя *Spermolithus* (рис. 7.1 в) (Chaloner et al., 1977). Детали его строения неизвестны, но общий облик платиспермический. Видимо эти семена не сопровождалась купулами.

Изучение первых двух типов древнейших семян позволяет реконструировать происхождение купулы из веточек, окружающих первичное семя. Доли купулы древнейших семян вполне сравнимы с долями сильно расчлененных вегетативных органов прогимноспермов. С другой стороны, они сходны с долями сильно расчлененного интегумента примитивных раннекарбоновых семян (*Hydrasperma*, *Genomosperma*). Можно предполагать происхождение купулы и интегумента от одинаковых конечных веточек прогимноспермов (рис. 7.2, а).

Высказывалось мнение, что нуцеллюс не гомологичен мегаспорангию и возник путем слияния осей, окружавших мегаспорангий (Красилов, 1970). Один из аргументов состоит в том, что у некоторых голосеменных верхушка нуцеллюса устроена слишком сложно для мегаспорангия. Следовательно, древнейшие семена уже прошли долгую эволюцию, в том числе редукцию васкуляризации в интегументе, приростом к стенке мегаспорангия и ставшем нуцеллюсом.

У *Hydrasperma*-подобного девонского семени нет следов васкуляризации в нуцеллюсе, а вся сложность верхушки нуцеллюса в присутствии трубчатого сальпинкса. Других структур, осложняющих нуцеллюс у более поздних форм (лагеностомы, тороидальной пыльцевой камеры, нуцеллярной затычки и tent-pole), не отмечается.

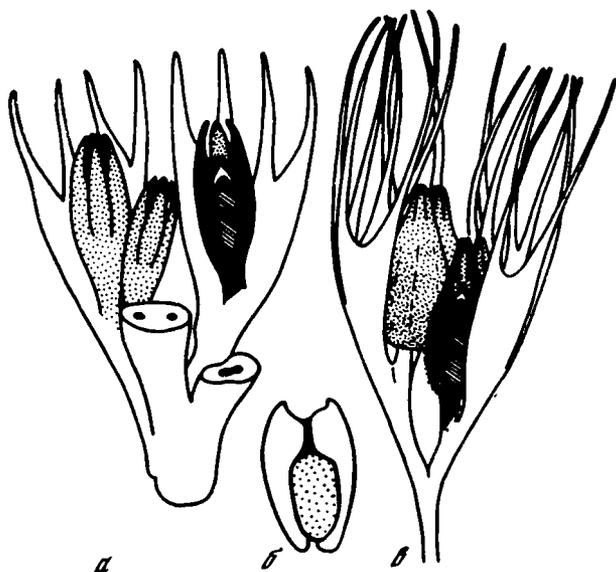


Рис. 7.1. Древнейшие (верхнедевонские) семена

а — реконструкция семенной купулы типа *Hydrasperma*, одно семя показано в разрезе; б — реконструкция *Archaeosperma amoldii* Pet. et Beck, одно семя показано в разрезе; в — платиспермическое семя *Spermolithus devonicus* Johns (рисунки из: а — Gillespie et al., 1981; б — Pettit, 1970; в — Chaloner et al., 1977, Taylor, 1981)



Рис. 7.2. а — *Archaeopteris halliana* (Goepf.) Daws., реконструкция фертильного пера; б — реконструкция стробиловидного фертильного побега *Archaeopteris*; в — Спороангий *Rhacophyton ceratangium* Andr. et Phill. с апикальным клювом; г—ж — Эволюция семенных покровов: г — мегаспороангий и окружающие его стерильные оси у гипотетического предка голосеменных; д — древнейшее семя, верхушка мегаспороангия преобразована в сальпикс, лопасти интегумента и купулы специализированы; е — образование интегументального микропиле, основание сальпикса преобразовано в лагеностом с центральной колонкой; ж — нуцеллюс слился с интегументом, образование купулярного микропиле: 1 — интегумент; 2 — нуцеллюс; доли купулы и их дериваты показаны крапом. а — Phillips et al., 1972; б — Beck, 1981; в — Andrews, Phillips, 1968)

Можно составить ряд форм со все возрастающей сложностью нуцеллярной верушки. С другой стороны сальпинкс можно гомологизировать с сильно оттянутой верушкой спорангиев некоторых прогимноспермов (*Protoritiales*) и близких к ним папоротников (рис. 7.2, в; *Rhacophyton*). Возникновение трубки из такой верушки спорангия можно сопоставить с раскрытием спорангия путем лизиса верхушечных клеток. Кстати, у современных голосеменных, имеющих трубчатый сальпинкс (например, *Ginkgo*), лизис клеток в верхушке нуцеллуса ведет к образованию полости и выделению пыльцеулавливающей капли. По-видимому, этот механизм с улавливающей пылью каплей сформировался одновременно с появлением семян и сальпинкса у них. Древнейшие семена с несомкнутыми долями интегумента очевидно улавливали пыльцу каплей на верушке сальпинкса.

Таким образом, предположение о негомологичности нуцеллуса и мегаспорангия оказывается излишним в отношении наиболее примитивных семян с купулой.

Семена и, отчасти, купулы ископаемых голосеменных можно расположить в соответствии с несколькими морфологическими тенденциями.

**А.** От 4 (5)-семянных купул к одно-, дву- и многосемянным. Древнейшие купулы несут по четыре семени (или пять семян, см. выше). Купулы с большим (как у *Calathospermum*) или меньшим (как у *Gnetopsis* и *Lagenostoma*) числом семян встречаются в более молодых отложениях и могут рассматриваться филогенетически производными.

**Б.** От билатерально-симметричных купул (*Hydrasperma*-типа) к радиально-симметричным. Радиальная симметрия многосемянных купул проявляется в форме и расчленении стенки, а не в расположении семян и васкуляризации, которая остается билатерально-симметричной (*Calathospermum*). В односемянных купулах радиальная симметрия захватывает всю их организацию (*Lagenostoma*, *Tyliosperma*). Растения с такими купулами известны из более высоких частей карбона. Разделение голосеменных на две группы, в одной из которых сохранилась билатеральная симметрия купулы, а в другой симметрия стала радиальной, возможно отмечает важнейший пункт дивергенции голосеменных на классы *Cycadopsida* и *Pinopsida*.

**В.** Доли купулы в разной степени уплощаются и срastaются. Этот процесс начался очень рано. У *Archaeosperma* доли купулы, соответствующие одному семени, расчленены только на верхушке, но не срastaются с соседними долями. В нижнем карбоне известны купулы, имеющие вид чаши с более или менее расчлененным дистальным краем. В дальнейшем этот процесс видимо привел к образованию сплошной купулы с небольшим апикальным отверстием (рис. 7.2, ж). Секреторная капля поступала на верхушку купулы из сальпинкса и захватывала пыльцу. Образуется купулярное микропиле, транспортирующее пыльцу внутрь семезачатка. Эту тенденцию нельзя иллюстрировать рядом конкретных форм. Она реконструирована путем сравнения семян *Trigonosagales* с односемянными купулами *Lagenostomales* (см. Д). У некоторых семян *Pachytosta*-типа (*Rhynchosperma*, *Hexapterospermum*) в верхушке сохраняются выраженные в рельефе, но слившиеся лопасти прежней купулы. У *Stephanosperma* верхняя часть интегумента расчленена. Этот род занимает в данном отношении промежуточное положение между *Lagenostoma*- и *Pachytosta*-типами.

**Г.** Параллельные процессы срastания довольно рано захватывают интегумент (рис. 7.2, д, е; 7.3, а, б), который у древнейших семян в разной степени расчленен в дистальной части как у радиоспермических (*Genomosperma*, *Archaeosperma*, *Hydrasperma*), так и платиспермических (*Lygasperma*, *Deltasperma*, *Eosperma*) форм. У более молодых голосеменных доли интегумента срastaются, образуется трубчатое микропиле разной длины. Этот процесс связывают с аэродинамическим совершенствованием механизма захвата пыльцы из потока воздуха (Niklas, 1981). Правда эксперименты с моделями, послужившие основой для этого утверждения подверглись критике (Rothwell, Taylor, 1982). Образование микропиле не препятствует сохранению расчлененности верхушки интегумента, которая нередко преобразуется в специфические структуры, способствовавшие удержанию эксудатной капли. Например, у *Rufloiaceae* (*Cordai-*

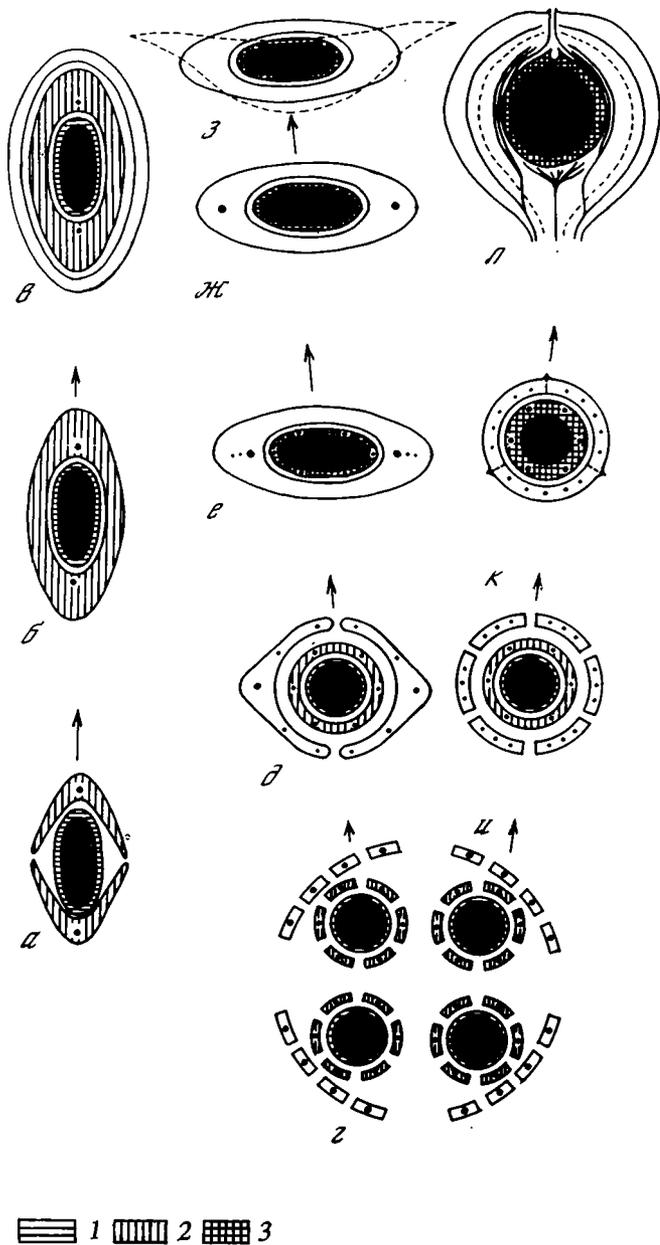


Рис. 7.3. Эволюция семян у Ginkgoopsida (а—в), Saccadopsida (г, д, и—л) и Pinopsida (е—з)

а — тип *Lygasperma* со свободными долями интегумента; б — тип *Callospermarion* с интегументальным микропиле; в — *Ginkgo*, внешний двойной контур относится к воротничку, который симулирует купулу; г — тип *Hydrasperma*, купула с четырьмя семенами; лопасти купулы и интегумента свободные; д — гипотетическая стадия с двулопастной купулой, слившимися лопастями интегумента и невакуляризованным нуцеллюсом; е — тип *Nucellangium*, слияние интегумента и нуцеллюса привело к образованию оболочки, сохраняющей васкуляризацию интегумента ("вакуляризованный нуцеллюс"); наружная оболочка купульного происхождения ("наружный интегумент" или просто "интегумент") с двумя проводящими пучками; ж — тип *Mitrospermatum*, васкуляризация нуцеллюса исчезает; з — тип *Pinus*, невакуляризованное семя; прерывистая линия показывает бифациальный контур семени; и — тип *Lagenostoma*, радиально-симметричная лопастная купула несет одно семя с интегументальным микропиле; к — тип *Pachytesta*, те же преобразования, как у е, но купула и ее производное радиально-симметричные (радиальными прерывистыми линиями показаны швы); л — *Sucas*, редуцированная в значительной степени васкуляризация нуцеллюса (по Pant, Mehra, 19626 с изменениями). Семена показаны в поперечном (а—к) и продольном (л) разрезе; черные точки — проводящие пучки; 1 — нуцеллюс; 2 — интегумент; 3 — слившиеся первичный нуцеллюс и интегумент

anthales) и некоторых *Peltaspermales* верхушка интегумента двурогая. Двурогая верхушка иногда наблюдается у молодых семезачатков *Ginkgo* (Bierhorst, 1971, с. 423, фиг. 24—4В).

Д. Интегумент в разной степени срастается с нуцеллюсом. Изменчивость по этому признаку удерживается у голосеменных до наших дней, но нас сейчас интересует направленная тенденция, которая привела в карбоне к полному слиянию интегумента и нуцеллюса с сохранением в получившемся органе прежней васкуляризации интегумента и строения верхушки нуцеллюса (рис. 7.2, ж; 7.3 з, и, к). Параллельно происходило преобразование купулы во внешний интегумент (см. В). Завершение этого

процесса наблюдается у карбоновых *Trigonosarpales*. Их васкуляризованный нуцеллюс гомологичен нуцеллюсу + интегументу более примитивных голосеменных (*Walton*, 1953). Интегумент *Trigonosarpales* рассматривается как купула, взявшая на себя функцию интегумента и построенная по соответствующему структурному плану. Здесь тенденции В и Д объединяются. Тот же процесс видимо происходил и в линии, ведущей к классу *Pinopsida* (рис. 7.3, г—з; Мейен, 1982 б). Семена *Nucellangium*, принадлежность которых к *Cordaitanthales* несомненна, имеют васкуляризованный нуцеллюс (как *Trigonosarpales*), но лишь два пучка в билатерально-симметричном интегументе. Если приложить к *Nucellangium* те же рассуждения, что и к *Trigonosarpales*, то можно считать его васкуляризованный нуцеллюс продуктом слияния радиально-симметричного интегумента с нуцеллюсом, а интегумент — преобразованной купулой. Билатеральность интегумента *Nucellangium* допускает предположение, что предковая купула была билатеральной. Следовательно билатеральность семян *Nucellangium* вторична.

Е. В линии от кордаитантовых к хвойным происходит редукция проводящей системы в покровах семени (рис. 7.3, е—з). Сначала васкулятура исчезает в нуцеллюсе, а затем и в интегументе. Аналогичная тенденция известна у *Cuscadopsida* и покрытосеменных.

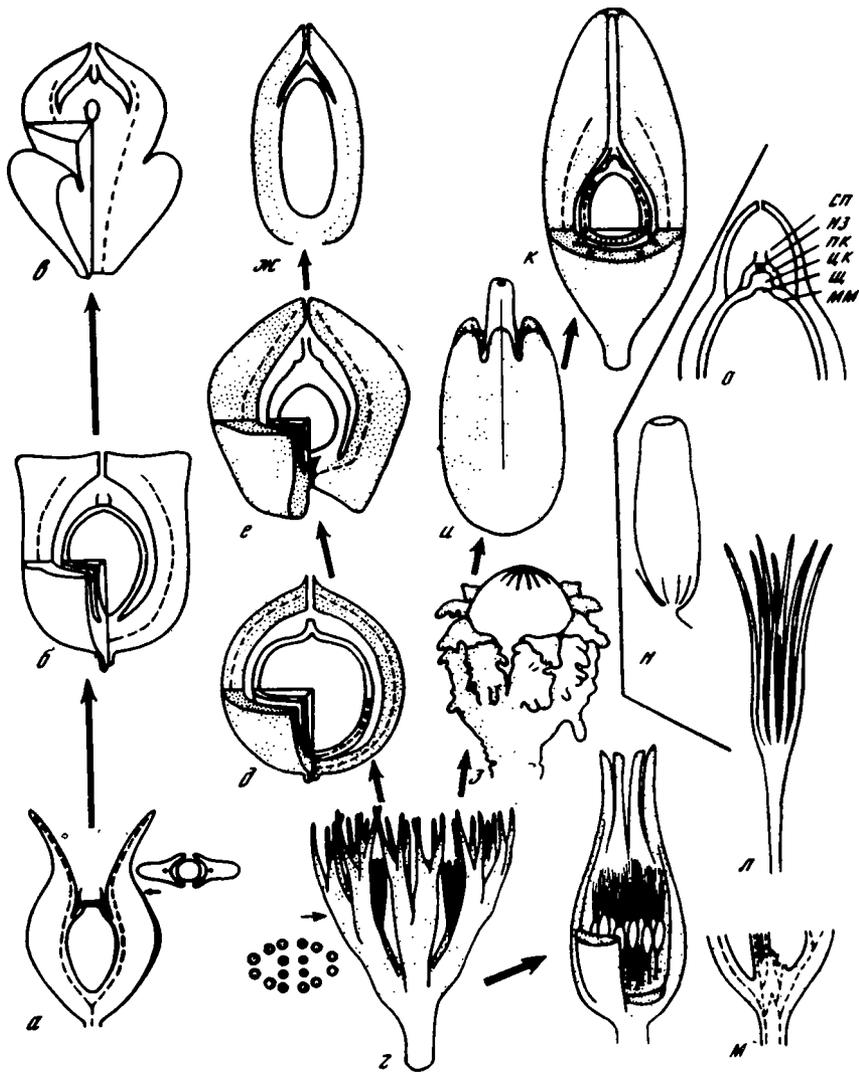
Есть и другие тенденции в преобразовании купул и семян голосеменных. Это разная степень в кутинизации покровов, редукция мегаспоровой мембраны, исчезновение abortивных мегаспор на верхушке функционирующей мегаспоре, вариации в числе архегониев, развитие секреторных органов, разнообразных структурных элементов, появление вторичной бифациальной симметрии (с одной плоскостью симметрии) и др. К сожалению, у послекарбоновых семян (кроме беннеттитовых и некоторых других растений) почти не изучено анатомическое строение, в том числе проводящая система. Об их внутреннем строении приходится судить преимущественно по расположению кутинизированных мембран. Поэтому возникновение структурного плана семян, свойственных современным *Cuscadopsida* и *Pinopsida*, остается недокументированным, а интерпретация их покровов отчасти дискуссионной. Приходится сравнивать эти семена непосредственно с палеозойскими.

Обычно систематики придают большое значение тому, на какие слои разделяется интегумент и в каком из этих слоев проходят проводящие пучки (*Jonker*, 1978), насколько срослись интегумент и нуцеллюс. Таксономический и филогенетический вес этих признаков, судя по семени заведомо близких порядков, может быть невысоким, важным для разграничения родов, может быть, семейств.

## 6. ТИПОЛОГИЯ СЕМЯН ГОЛОСЕМЕННЫХ

Перечисленные тенденции приводят к образованию 9 основных типов семян. Они названы (Мейен, 1982 б) по аналогии с зародышевыми мешками (*Polygonum*-тип) латинскими названиями типичных родов. Аналогичный способ обозначения семян ранее использовала Кордюм (1978). Поскольку у некоторых голосеменных купула становится частью семени (см. тенденции Д и Е), предлагаемая типология семян включает в себя симметрию купулы.

1. *Lugasperma*-тип (рис. 7.3, а; 7.4, а). *Long* (1960) описал из нижнего карбона семени *Lugasperma*. Они билатерально-симметричные (латиспермические) и лишены купулы. Интегумент слился с нуцеллюсом на большую часть длины, в верхней части разделен на два сильно отогнутых в стороны рога. В главной плоскости семени в интегументе проходят всего два проводящих пучка, доходящие почти до верхушек рогов. Нуцеллюс не васкуляризован и венчается широким бочонковидным сальпиксом, очевидно принявшим пыльцу. Судя по низкому стратиграфическому положению этого и близких к нему по строению родов (*Deltasperma*, *Eosperma* и др.), можно предполагать, что отсутствие проводящих пучков в нуцеллюсе первично. Примитивность *Lugasperma* видна и из того, что органом, улавливающим пыльцу, служит сальпикс. Семена этого и следующего типа будем называть первично-латиспермическими. Термин "латиспермический" оставим для любых билатерально-симметричных семян, в том числе и тех,



Р и с. 7.4. Реконструкция семян и семенных купул у Ginkgoopsida (а—в), Cycadopsida (г, з—о) и Pinopsida (д—ж). Стрелки показаны те же эволюционные тенденции, что и на рис. 7.2 и 7.3

а — Lygasperma-тип (рис. 7.3 а), *L. scotica* (Cald.) Long, нижний карбон; б — Callospermation-тип (рис. 7.3 б), *C. pusillum* Egg. et Delev., верхний карбон; в — *Ginkgo biloba* L. (рис. 7.3 в), семя с воротничком, г — Hydrasperma-тип (рис. 7.1 а, б, 7.3 г), *H. tenuis* Long, купула с четырьмя семенами (зачернены) слева — схема расположения семян и лопастей купулы; нижний карбон; д — Nucellangium-тип (рис. 7.3 е), *N. glabrum* (Dar.) Andr., средний карбон; е — Mitrosperrum-тип (рис. 7.3 ж), *M. vinculum* Grove et Rothw., верхний карбон; ж — Pinus-тип (рис. 7.3 з); з — Lagenostoma-тип (рис. 7.3 и), *Tyliosperma orbiculatum* Mamaу, средний карбон; и, к — Pachytista-тип (рис. 7.3 к), *Stephanospermum elongatum* Hall (и) и тригонокарповое семя (к), средний—верхний карбон; л — семя *Genotosperma kidstonii* Long, со свободными долями интегумента, нижний карбон; м — *Calathospermum scoticum* Walt., многосеменная купула и ее васкуляризация, нижний карбон; н — *Stamnostoma huttonense* Long со слитным интегументом, нижний карбон; о — верхушка семени у многих палеозойских родов цикадопсид (в продольном разрезе): мм — мегаспорная мембрана; ш — шесть; цк — центральная колонка; пк — пыльцевая камера; нз — нуцеллярная затычка; сп — салыпинкс. Купула и ее дериваты на г—к, м показаны крапом (рисунки с изменениями из: а — Smith, 1964; б — Rothwell, 1981; г — Mauten et al., 1980; д — Stidd, Cosentino, 1976; е — Grove, Rhotwell, 1980; з, о — Taylor, Millay, 1981; и — Leisman, Roth, 1963; л, н — Andrews, 1963; м — Schweitzer, 1977)

история васкуляризации которых неизвестна. *Lygasperma*-тип связывается с порядком *Calamopityales*.

2. *Callospermarion*-тип (рис. 7.3, б; 7.4, б). Семена *Callospermarion* (Stidd, Hall, 1970b ; Rothwell, 1980, 1981) тоже платиспермические, отличаются от *Lygasperma*-типа тем, что у них интегумент сомкнут над нуцеллюсом, так что образуется интегументальное микропиле. В верхней части семени интегумент уплощен и образует широкие крылья. Каждая половина интегумента снабжена проводящим пучком. От осевого пучка к основанию нуцеллюса идет короткий проводящий пучок, завершающийся диском из трахеид. Эту структуру можно считать остатком от васкуляризации ножки мегаспорангия (васкуляризация свойственна стенке микроспорангиев тех же растений). К этому типу относятся семена всех ископаемых *Ginkgoopsida*, которые более продвинуты, чем *Calamopityales* и имеют один пучок в основании семени. У современного *Ginkgo* в основание семени входят сразу два пучка. Здесь, по-видимому, произошло вторичное разъединение пучков, такое же как в листьях типа *Glossophyllum-Kirjamkenia* (см. раздел III-4-а).

3. *Hydrasperma*-тип (рис. 7.1, а; 7.3, з, г; 7.4 г). Сюда относятся все радиоспермические семена (т.е. с радиально-симметричным интегументом), у которых доли интегумента свободны на вершукше, так что пыльца воспринимается прямо сальпинксом. Купула всегда включает более одного семени и более или менее билатерально-симметрична, что проявляется или в макроморфологии, или только в васкуляризации.

4. *Eurystoma*-тип (рис. 7.3, д, 7.4, в). Семена тоже радиоспермические, но со слившимися долями интегумента и микропиле. Купула билатерально-симметричная или асимметричная.

5. *Lagenostoma*-тип (рис. 7.3 и, 7.4 з). Семена радиоспермические. Купула односемянная и радиально-симметричная. Иногда верхние доли интегумента соединены, но не сливаются. В этом случае можно говорить скорее о функциональном, чем о морфологическом микропиле.

6. *Pachyteta*-тип (рис. 7.3, к; 7.4, и, к). Семена радиоспермические, прошедшие вместе с радиально-симметричной купулой через тенденцию Д, т.е. прежние интегумент и нуцеллюс полностью соединились в единый "васкуляризованный нуцеллюс". Семена этого типа обычно несут симметрично расположенные ребра на поверхности интегумента (т.е. бывшей купулы, иногда называемой внешним интегументом). Границам между бывшими долями купулы соответствуют радиальные полоски особой ткани (сутуры). Так же интерпретируются семена цикадовых, но их васкуляризация еще недостаточно изучена и интерпретируется по-разному (см. Bierhorst, 1971, с. 380—383). У *Sycas* семена становятся вторично платиспермическими, что выражается в лизовидном сечении склеротесты и расположении проводящих пучков.

7. *Nucellangium*-тип (рис. 7.3, е, 7.4, д). По васкуляризации нуцеллюса ("внутреннего интегумента") эти семена радиоспермические, а по васкуляризации ("внешнего") интегумента (два проводящих пучка в главной плоскости семени) и общему очертанию — платиспермические. *Nucellangium*-тип, в отличие от *Lygasperma*-типа, назван вторично-платиспермическим (Мейен, 1982 б). Он свойствен какой-то части *Cordaitanthales* (Stidd, Cosentino, 1976).

8. *Mitrospermum*-тип (рис. 7.3 ж, 7.4 е). У некоторых *Cordaitanthales* (часть видов *Mitrospermum* и *Cardiocarpus*) семена подобны *Nucellangium*, но нуцеллюс не васкуляризован, а проводящая система интегумента расположена лишь в главной плоскости семени. В этой плоскости пучок иногда делится. Учитывая принадлежность этих семян и *Nucellangium*-типа к *Cordaitanthales*, можно считать все семена этого порядка вторично-платиспермическими. Такими же будут и семена хвойных (см. следующий тип).

9. *Pinus*-тип (рис. 7.3 з, 7.4, ж). Дальнейшая редукция проводящих пучков происходит у хвойных (за исключением *Taxaceae*, некоторых представителей *Podocarpaceae* и *Cephalotaxus*; Schnarf, 1937), у которых пучки исчезают и в интегументе. Некоторые семена утрачивают симметрию по отношению к главной плоскости и становятся бифациальными. Такие семена описаны у *Lebachia* (Rothwell, 1982b).

Перечисленные 9 типов семян выводятся из двух исходных — *Lygasperma*- и *Нуд-гасрепта*-типов. Свести эти два типа к одному предковому пока не удается.

#### в. ТИПОЛОГИЯ ПОЛИСПЕРМОВ

В качестве фундаментальных понятий (основных структурных единиц) для женских фруктификаций голосеменных принимается семя, моносперм и полисперм (Мейен, 1982 а). Моносперм — это семя (семезачаток) с его семяножкой (например, одиночные семена на семяножках у *Burkiadia*). Семена без семяножек называются сидячими. Полисперм — это любое собрание моноспермов или сидячих семян. Моно- и полиспермы могут сопровождаться циркаспермом — стерильными придатками, отличающимися от вегетативных листьев. В общей системе морфологических понятий голосеменных моносперм (сидячее семя), полисперм и циркасперм занимают то же место, что и цветок, соцветие и околоцветник (обвертка) в аналогичной системе покрытосеменных. Никаких гомологий в этом сравнении не подразумевается.

Моноспермы можно классифицировать так же, как и семезачатки покрытосеменных (ортотропные, анатропные и т.д.). В нижнем карбоне известны только ортотропные моноспермы, всегда собранные в безлистные полиспермы. Анатропные и/или одиночные моноспермы (не собранные в полиспермы) известны лишь со среднего карбона. Семена часто сидят на расширенной верхушке семяножки и оставляют по опадении четкий семенной рубец (его гладкой поверхности соответствует отделяющий слой, появившийся в карбоне в разных классах), иногда с рубчиком проводящего пучка.

Ниже описываются лишь основные типы полиспермов (рис. 7.5) и те способы их преобразования, которые представляются эволюционно наиболее важными (см. также раздел IV). Для классификации полиспермов удобно использовать подходы и некоторые термины, применяемые к соцветиям. Прежде всего полиспермы разделяются на простые (I) и сложные (II) с размытой границей между ними (как размыта граница между простыми и сложными соцветиями). Среди простых (или условно трактуемых таковыми) полиспермов различаются четыре главные группы (Мейен, 1982б).

IA. Наиболее простые полиспермы, различающиеся только расположением моноспермов (сидячих семян). Каких-либо ассоциирующих органов (циркасперма) или нет, или их присутствие не установлено из-за дисперсности органов в ископаемом состоянии, или же циркасперм не приписывается во внимание для простоты классификации.

IA—1. Кистевидные полиспермы (рис. 7.5,а) сложены моноспермами, расположенными на неветвящейся оси; известны у *Ruflofiaceae* и *Ginkgoales* (*Karckenia*).

IA—2. Колосовидные полиспермы (рис. 7.5,б) сложены сидячими семенами, ось неветвящаяся; известны у *Ruflofiaceae*. Этот и предыдущий типы связаны переходами. Можно предполагать происхождение колосовидных полиспермов от кистевидных.

IA—3. Головчатые полиспермы (рис. 7.5,в); ось укорочена до изометричного или слабо вытянутого семяложа, со всех сторон покрытого семенами (*Pentoxylales*) или моноспермами (*Bennettitales*).

IA—4. Зонтиковидные полиспермы (рис. 7.5, г), в зоне прикрепления семяножек к оси междоузлия сильно укорочены, поэтому семяножки складываются в рыхлый или компактный зонтик (*Ruflofiaceae*).

IA—5. Перистые полиспермы (рис. 7.5,д); ось несет перисто расположенные моноспермы (*Eremopteris*), боковые ответвления могут далее делиться дихотомически (*Gondwananthes*, *Callistophytales*?). Иногда трудно разграничить перистые и такие полиспермы, которые ближе к измененному семеносному листу (кладосперму; см. ниже IB—2).

IA—6. Плейохазиальные полиспермы (рис. 7.5,е); ось, несущая семя или моноспермы ветвится (*Arberia*).

IB. Полиспермы с семелопной пластинкой, неотличимой от вегетативного листа или модифицированной.

IB—1. Филлоспермы (рис. 7.5,ж); семенная пластинка отличается от вегетативного листа только присутствием семян (*Spermopteris*, *incertae sedis*).

Рис. 7.5. Основные типы полиспермов (семена зачернены)

а — кистевидный; б — коло-  
совидный; в — головчатый; г —  
зонтиковидный (*Gaussia cristata*);  
д — перистый (*Trichopteryx hetero-*  
*morpha*); е — плейохазиальный  
(*Arberia minasica* White); ж —  
филлосперм (*Emplectopteris trian-*  
*gularis*); з — кладосперм типа  
*Stiphorus*; и — *Leuthardia* и ве-  
гетативный лист типа *Glossophyllum*;  
к — пельтоид *Peltaspermum* и вайя  
типа *Lepidopteris*; л — купула с  
одним семенем (*Lagenostoma*  
*lomaxii* Scott); м — много-  
семенная купула (*Calathosper-*  
*num scoticum*); н — многосе-  
менная пельтатная капсула (*Cardio-*  
*lepis piniformis* Neub.); о —  
многосеменная инвертирован-  
ная капсула (*Caytonia*); п —  
фертиглер (*Ottokaria*); р —  
сложный полисперм, состоящий  
из купул (*Lagenospermum*); с —  
сложный замиевидный полисперм  
(*Zamia*); т — сложный  
конифероидный полисперм  
(*Pinus*). (Рисунки с изменениями  
из: е — Rigby, 1972; л, м —  
Andrews, 1963; п — Gensel, Skog,  
1977.)



IB—2. Кладоспермы (рис. 7.5, и); семенная пластинка настолько отличается от вегетативного листа, что по макроморфологии установить прижизненную связь изолированных листьев и этих фруктификаций невозможно (многие *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida*). К кладоспермам можно отнести пельтоиды (пельтатные кладоспермы *Peltaspermum*, рис. 7.5, к). Помимо преобразования филлоспермов, кладоспермы могли развиваться за счет уплощения (кладодификации) ветвистых полиспермов. Возможно так образовалась семенная пластинка у *Arberiales*.

Разнообразие кладоспермов очень велико. Их дальнейшая классификация пока не предлагается.

IV. Незамкнутые вместилища семян (хламидоспермы). Стенки вместилища можно считать циркаспермом.

IB—1. Купулы (рис. 7.5, л, м); ортотропные вместилища, в которых ось семени ориентирована так же, как и ось вместилища; к устью последнего направлены микропиле семян; стенка сплошная или разделена на доли. Односемянные купулы можно не включать в число полиспермов. Способы преобразования купул рассмотрены в разделе III—I. Иногда возникает проблема разграничения купул и кладоспермов (например, воротничок гинкго). Термин "купула" приходится использовать, не подразумевая гомологию соответствующих органов.

IB—2. Капсулы; (рис. 7.5, н, о); это любые замкнутые или полужамкнутые вместилища семян. Термин "капсула" не имеет точного морфологического смысла. Капсулой называют двустворчатые семенные органы *Leptostrobus*, которые ниже интерпретируются морфологически как сдвоенные кладоспермы. Подобие капсулы образуется

у Cheirolepidiaceae (хвойные), где семя почти полностью укрыто абаксиальным выростом семенной чешуи (Alvin, 1982).

Г. Эпифильные полиспермы (фертилигеры; рис. 7.5,д); если у филлоспермов на лист переходят отдельные семена, то у фертилигеров — целые полиспермы. Случай, когда полиспермы переходят на нижнюю поверхность листа (т.е. гипофильные полиспермы) неизвестны. По аналогии с соцветиями фертилигеры делятся на фрондозные (подстилающий лист неизменен; *Senotheca*, *Arberiales*) и брактеозные (подстилающий лист преобразован в специализированную брактею; многие *Arberiales*). Термин "фертилигер" вводился Шопфом (Schopf, 1976) для мужских и женских фруктификаций; здесь его значение сужено.

П. Сложные полиспермы (как и сложные соцветия) классифицировать труднее, отчасти из-за необходимости полных реконструкций. У многих вымерших голосеменных сложные полиспермы могли распадаться до захоронения. Палеоботанического материала недостаточно для классификации сложных полиспермов. Предлагается называть их по мере надобности с помощью названий конкретных растений, например, замияный полисперм (рис. 7.5,с), конифероидный полисперм (рис. 7.5т) и т.п.

Следующие преобразования полиспермов можно считать филогенетически наиболее важными.

А. Переход от простых полиспермов с неветвящейся или ветвящейся осью к филлоспермам. При этом семена оказываются на нижней или верхней стороне листа.

Б. Преобразование филлоспермов в различные по облику кладоспермы с адаксиальными или абаксиальными семенами. Краевое расположение семян, по-видимому, производное от одного из этих типов.

В. Переход целого полисперма на листовую пластинку и образование фертилигеров, сначала фрондозных, а затем брактеозных.

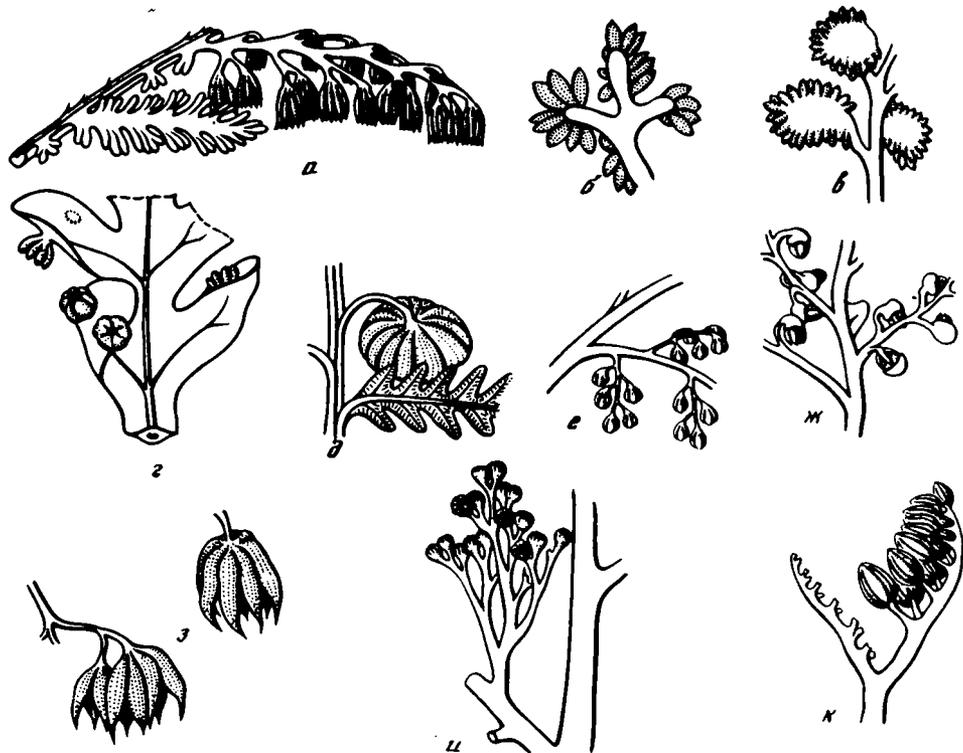
Г. Образование различных сложных полиспермов путем агрегации простых полиспермов и их циркаспермов. Примеры этих преобразований будут рассмотрены в разделе IV.

## 2. МУЖСКИЕ ФРУКТИФИКАЦИИ

Способам преобразования и типологии мужских фруктификаций в литературе уделялось значительно меньше внимания, чем женских, поскольку роль мужских фруктификаций для общей системы голосеменных существенно ниже. Это, в свою очередь, вызвано поразительным полиморфизмом мужских фруктификаций в некоторых порядках, особенно принадлежащих классам *Cycadopsida* и *Pinopsida*. Правда, у *Arberiales* и тех *Ginkgoopsida*, которые филогенетически связаны с *Peltaspermales*, разнообразие микроспорокладов невелико, так что трудно различить синангии (сорусы), относящиеся к разным семействам и даже порядкам.

В женских фруктификациях существенные преобразования испытывают и семена, и полиспермы. У мужских фруктификаций сами микроспорангии преобразуются сравнительно мало, а главные преобразования касаются конструкций их агрегатов (рис. 7.6), к тому же по-разному соотносящиеся с вегетативными органами. Циркандры (т.е. специализированные вегетативные органы, сопровождающие мужские фруктификации) в целом менее разнообразны и систематически меньше значат, чем циркаспермы.

Стоит отметить широко распространенные параллелизмы в строении мужских фруктификаций между разными группами голосеменных, а также между голосеменными споровыми растениями. Например, можно наметить параллели между пельтатными микроспорокладами *Lagenostomales* (рис. 7.6,ж) и *Peltaspermales* (рис. 7.6,в), синангиями некоторых *Trigonocarpaceae* и *Peltaspermales*, микроспорокладами (микростробилами) *Pinales* и *Ginkgoales*, гипоспорангиатными микроспорофиллами со звездчатыми синангиями *Callistophytales* (рис. 7.6,г) и *Marattiales*, пельтатными спорангиофорами *Taxaceae* и членистостебельным и др. Истолковать эти параллелизмы общим происхождением или общими функциональными потребностями пока не удается.



Р и с. 7.6. Мужские фруктификации

а — *Callipterianthus amhardtii* Ros. (*Peltaspermatales*), нижняя пермь; б — часть микроспороклада *Antevsia* (*Peltaspermatales*), триас; в — *Pteruchus* (*Umkomasiaceae*), триас; г — *Callandrium* (al. *Idanothekion*) *callistophytoides* Stidd et Hall (*Callistophytales*), средний карбон; д — синангий *Dolerotheca*, прикрепленный к вайе *Alethopteris* (*Trigonocarpales*), средний-верхний карбон; е — *Canira quadrifida* Skog, средний карбон; ж — *Feraxothesa culciatus* Mill. et Tayl. (*Lagenostomales*), средний карбон; з — *Zimmermannithesa cupulaeformis* Remy et Remy, нижний карбон; и — *Telangium* sp., нижний карбон; к — *Paracalathiops stachei* (Stur) Remy, нижний карбон. (Рисунки с изменениями из: а — Roselt, 1962; в — Schweitzer, 1977; ж-к — Millay, Taylor, 1979; д — Ramanujam et al., 1974; е — Skog et al., 1969)

Отчасти из-за этого параллелизма существует проблема разграничения мужских фруктификаций голосеменных и спорокладов некоторых споровых, в особенности прогимноспермов и мараттиевых. Замечено, что у одних видов *Archaeopteris* (наиболее изученный род из самых продвинутых прогимноспермов) мы наблюдаем гетероспоровость, причем макро- и микроспорангии внешними признаками отличаются несущественно. У других видов *Archaeopteris* пока попадались только микроспорангии. Предполагают, что женские вайи этих видов уже несли семена. Это значит, что переход от прогимноспермов к голосеменным мог совершаться без существенной перестройки макроморфологии мужских фруктификаций.

Иногда невозможно сказать, принадлежат ли некоторые фертильные вайи (в том числе крупные агрегаты спорангиев) нижнего карбона прогимноспермам, папоротникам или примитивным голосеменным. Принято считать, что роды *Simpliothesa*, *Zimmermannithesa* (рис. 7.6,з), *Paracalathiops* (рис. 7.6,к) и др. (см. подробнее: Millay, Taylor, 1979) принадлежат птеридоспермам, но связь с осями голосеменных этих фруктификаций пока не доказана. Правда, у прогимноспермов пока не отмечено образования радиальных пучков спорангиев и синангиев. Некоторые фруктификации (например, относимые к *Calathiops*) трактовались как агрегации микроспорангиев, хотя они вполне могут оказаться лопастями купул с опавшими семенами.

В качестве одного из главных типов птеридоспермовых мужских фруктификаций карбона нередко приводится род *Crossotheca*. Недавно выяснилось (С. Brousmiche, J.-P. Laveine, устное сообщение), что типовой вид *C. crepinii* Zeill. принадлежит папоротникам. С другой стороны, несомненно сходство *Crossotheca* и *Feraxotheca* (Lagenostomales; рис. 7.6,ж).

У голосеменных отмечаются следующие (частью известные у споровых растений) тенденции в преобразовании мужских фруктификаций.

А. Микроспорангии собираются в терминальные сорусы, но остаются свободными (рис. 7.6,з,к).

Б. Спорангии срastaются (обычно боками) в синангии (рис. 7.6,г—ж, и), окружая центральную полость, вдоль которой спорангии раскрываются и в которую высевается пыльца. Синангии могут быть радиально- и билатерально-симметричными. Срastание спорангиев в синангии было обратимым процессом, в частности, в классах *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida*. У *Pinopsida* синангии не обнаружены.

В. Синангии, в свою очередь, собираются в компактные или ветвистые агрегаты разного строения, особенно разнообразные и сложные у *Trigonocarpaceles* (например, колокльчик (*campanulum*) у *Dolerotheca*).

Г. Синангии переходят на неизменные листья, которые можно называть микроспорофиллами. Синангии прикрепляются к поверхности листовой пластинки (*Callistophytales*; рис. 7.6,г) или к рахису, замещаая перо последнего порядка или перышко (*Trigonocarpaceles*; рис. 7.6,д). Таких голосеменных, у которых на листьях сидят свободные спорангии, неизвестно. У *Arberiales* на листья переходят целые микроспороклады.

Д. Пересадка синангиев и микроспороккладов на пластинку листа сопровождается постепенным преобразованием микроспорофилла, его возрастающим отличием от листа по форме и жилкованию.

В линии от *Callistophytales* к *Ginkgoales* микроспороклады теряют листовидность и порой приобретают сходство с микроспорокладами примитивных голосеменных (рис. 7.6,б), иногда сильно редуцируются, имитируя микростробилы хвойных. У *Arberiales* микроспорофиллы уменьшились в размерах, стали чешуевидными. За такими видоизмененными органами можно оставить традиционный термин микроспорофилл. Спорангии (синангии) располагаются или на нижней (*Peltaspermales*, *Cycadales*), или на верхней (*Bennettitales*) стороне такого видоизмененного микроспорофилла.

Е. Преобразования, приведшие к формированию пельтатных микроспорофиллов *Pinopsida* не расшифрованы. Интерпретация мужских фруктификаций хвойных как микростробилы и микроспорофиллы дискуссионна. Термин микроспорофилл подразумевает, что речь идет о несущем микроспорангии (модифицированном) листе. Бек (Beck, 1981) выводит микростробилы лебахиевых с гипоспорангиатными микроспорофиллами из стробилоподобных веток последнего порядка *Archaeopteris*. Соответственно ножка с щитком и двумя спорангиями *Walchianthus* сопоставляется с фертильным перышком *Archaeopteris*. Это сопоставление подкрепляет применение термина "микроспорофилл". Если принять гипотезу Бека, то спорангиеносную сторону пельтатного микроспорофилла хвойных надо считать морфологически верхней. Обычно эта сторона описывается как нижняя (например, Тахтаджян, 1956), т.е. образование пельтатной структуры подразумевает перемещение ножки по нижней стороне фертильного листа (как у щитовидных листьев покрытосеменных и пельтоидов *Peltaspermales*).

Следя традиции, целесообразно употреблять термин микроспорофилл, если фертильные единицы имеют уплощенную пластинку, и термин микростробил, если микроспорофиллы собраны на неразветвленной оси. Для всех других собраний микроспорангиев ниже употребляется термин микроспороклад (Мейен, 1982б). Порой спорангии прикрепляются не непосредственно к пластинке или ножке микроспорофилла, а к дополнительной боковой веточке (иногда повторно ветвящейся). Такие веточки можно обозначить нейтральным термином спорангиофор, а всю совокупность спорангиофоров и спорангиев на них — микроспороккладом.

**Ж.** Голосеменные унаследовали от прогимноспермов сложные агрегаты микроспорангиев. Тенденция к агрегации спорангиев, синангиев, микроспорофиллов и микростробилов удерживается у голосеменных и в дальнейшем, причем порой образуются агрегаты нескольких порядков (Pinaceae, Podocarpaceae; см. также анализ агрегатов микростробилов триасовых хвойных и современных Cephalotaxaceae: Grauvogel-Stamm, 1978).

**З.** В разных классах при мужских фруктификациях образуется циркандр из чешуевидных элементов. Это может быть обертка микростробила из нескольких чешуй (перикон), одна подстилающая чешуя (брактея), обычные вегетативные катафиллы. Если принять упоминавшуюся гомологизацию Бека (Beck, 1981), то элементы циркандра можно считать преобразованными вегетативными перышками Archaeopteris.

### 3. ПРЕДПЫЛЬЦА И ПЫЛЬЦА

Понятие предпыльца широко используется в палеоботанической литературе, но медленно проникает в ботанические руководства. Под предпыльцой обычно понимают (Chaloner, 1970a) такую переходную стадию от микроспор споровых растений к пыльце семенных растений, когда прорастание осуществляется еще с проксимальной стороны (как у споровых растений), но сам орган выполняет функцию вектора мужских гамет. Предполагают, что предпыльца продуцировала редуцированный мужской гаметофит и сперматозоиды уже внутри семени. Пыльца Cuscad-типа (Chaloner, 1970a) прорастает с двух сторон, дистальная пыльцевая трубка служит гаустроном, а сперматозоиды освобождаются с проксимальной стороны, где может не быть апертуры. У пыльцы Pinus-типа образуется только дистальная пыльцевая трубка, проводящая спермины.

Примитивная предпыльца (рис. 7.7, № 1, 2, 24) как внешне, так и по структуре экзины неотличима от спор споровых растений (Millay et al., 1978). Переход от предпыльцы к пыльце происходил независимо в разных группах голосеменных. Одинаковая папоротниковидного облика предпыльца найдена в семезачатках Calamopityales и Lagenostomales. У потомков каждого из этих порядков произошло образование настоящей пыльцы, иногда поразительно сходной. Например, пыльца Ginkgoales и мезозойских Peltaspermataceae неотличима в световом микроскопе от пыльцы Cusadales и Bennettitales. Сходство между пыльцой Callistophytaceae и Pinaceae распространяется и на признаки микрогаметофита и ультраструктуры экзины.

Таким образом, главная тенденция у голосеменных — это:

**А. Переход от предпыльцы к пыльце.** Смену полярности прорастания трудно установить на ископаемом материале, поскольку наблюдаемая апертура не обязательно функционировала, а в других случаях, наоборот, прорастание могло происходить в месте, не отмеченном видимой апертурой. Ротвелл (Rothwell, 1972) наблюдал у Callistophytaceae пыльцевую трубку с дистальной стороны. Это указывает, что уже в карбоне выработалась пыльца Pinus-типа.

**Б. Проксимальная и дистальная апертура испытывают различные преобразования,** из которых наиболее заметны: 1) переход от трехлучевой проксимальной щели к однолучевой (в линии от Lagenostomales к наиболее продвинутым Trigonocarpaceae, рис. 7.7, № 18, 20); у протосаккатных и мешковых форм этот переход идет путем редукции вертикального (параллельного борозде) луча и спрямления оставшихся двух лучей в линию; 2) дистальная апертура преобразуется в пору (например, у Cheirolepidiaceae; Alvin, 1982); 3) наблюдаемые в световой микроскоп апертуры вовсе исчезают (у некоторых хвойных).

**В. Образование альвеолярной экзины.** У древнейших голосеменных известны два главных типа экзины: 1) с гомогенной экзиной и более тонкой, тоже гомогенной экзиной, рис. 7.7, № 24; 2) с зернистой или нечетко альвеолярной экзиной и ламеллярной экзиной, рис. 7.7, № 25. Первый тип отмечен у Lagenostomales (Crossotheca; Millay et al., 1978). Второй тип появился еще у прогимноспермов (у микро- и мегаспор Archaeopteris; Pettitt, 1966). Здесь экзина состоит из массы как бы слившихся

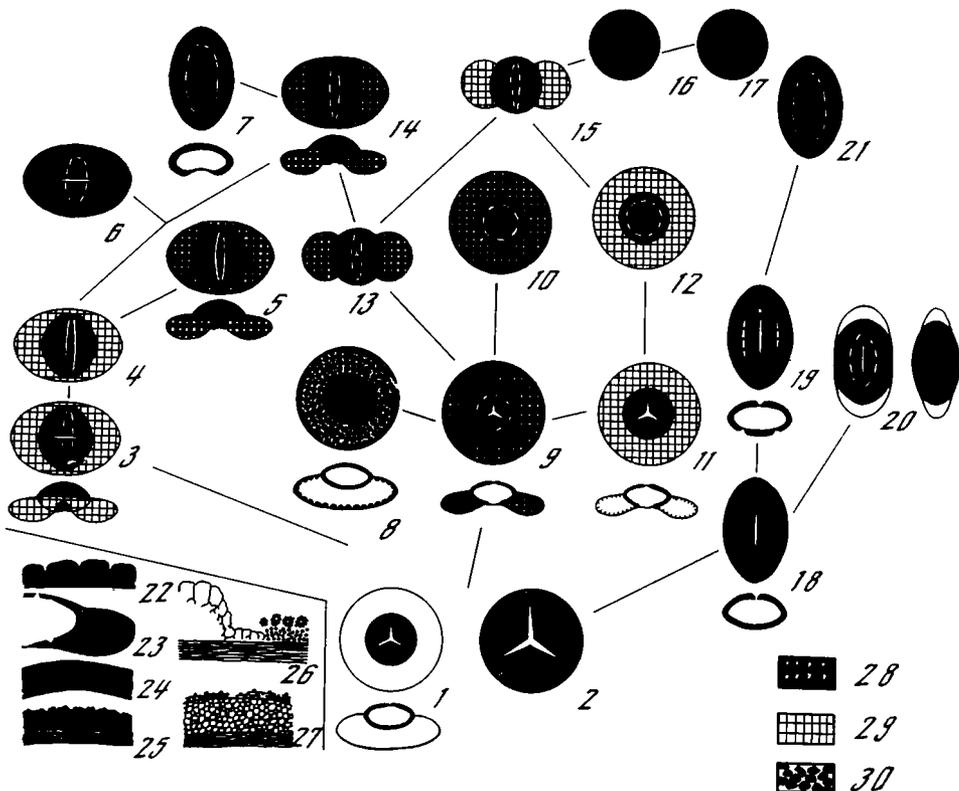


Рис. 7.7. Основные типы и эволюционные тенденции у предпыльцы и пыльцы голосеменных (таксоны в скобках приведены в качестве примеров определенных типов)

1 — каватное трехлучевое зерно (прогимноспермы, *Zimmermanniites*, *Pterispermostrobus*); 2 — трехлучевое безмешковое зерно (прогимноспермы *Lagenostomales*); 3 — одномешковое билатеральное зерно с однолучевой проксимальной щелью (древние *Callistophytales*); 4 — то же без щели (продвинутые *Callistophytales*); 5 — протомонасаккатное билатеральное зерно (*Cardiolepidaceae*; см. рис. 7.15 № 8—9 и табл. III, фиг. 1.2); 6 — безмешковое билатеральное зерно, иногда с однолучевой проксимальной щелью (*Arberiales*, *Peltaspermales*; см. рис. 7.15 № 1, 11); 7 — безмешковое однобороздное зерно (*Peltaspermales*, *Ginkgoales*); 8 — одномешковое зерно с интраретикuloидом (*Rufloiacae*; см. табл. III, фиг. 3—5); 9 — протомонасаккатное зерно с проксимальной щелью (*Vojnovskyaceae*, *Rufloiacae*, *Arberiales*?); 10 — то же без щели (*Vojnovskyaceae*, *Pinales*); 11 — одномешковое зерно с проксимальной щелью (*Cordaitanthaceae*); 12 — то же без щели (*Cordaitanthaceae*); 13 — протодисаккатное зерно с проксимальной щелью (*Pinales*); 14 — то же без щели (*Peltaspermales*, см. рис. 7.15 № 1, 11 и табл. IV, фиг. 4, 5; *Arberiales*, *Pinales*); 15 — двумешковое зерно (*Pinales*); 16 — безмешковое зерно (*Pinales*); 17 — безапертурное зерно (*Pinales*); 18 — однолучевое зерно (*Trigonocarpaceae*); 19 — зерно с тремя щелями или бороздами (*Trigonocarpaceae*, *Eucommiidites*); 20 — однолучевое зерно с мешковидной структурой, расположенной иначе, чем в 2, 4 и 15 (*Trigonocarpaceae*); 21 — однобороздное зерно (*Sucadales*, *Bennettitales*); 22 — поперечное сечение ребристого тела (наблюдается у 5—7, 10, 14, 15 ?, 21); 23 — разрез протосаккуса; 24 — неслойная экзина и проксимальная щель в зернах, подобных 2; 25 — зернистая экзина; 26 — структура мешка у *Pinaceae* (из: Мейер, Тахтаджян, 1978); 27 — ячеистая экзина *Trigonocarpaceae*; 28 — протосаккус; 29 — мешок; 30 — интраретикuloид

толстостенных телец с небольшой полостью внутри. Из этого типа выводятся более продвинутые, сохраняющие ламеллярную экзину и альвеолярную или зернистую экзину. Тэйлор (Taylor, 1982) проследил онтогенетическое становление альвеолярной экзины предпыльцы *Monoletes* (*Trigonocarpaceae*; рис. 7.7, № 18, 19, 27). У нее сначала формируется ламеллярная структура экзины, а затем в ее более толстом внешнем слое просветы между ламеллами увеличиваются, появляются альвеолы. Тапетальные гранулы *Monoletes* могут быть с полостью внутри (тельца Убиша; Taylor, 1978). У более примитивных *Trigonocarpaceae* (*Potonia*) Тэйлор наблюдал почти гомогенную

нэксину с едва заметной слоистостью и гранулированную сэксину, сложенную зернами тапетального происхождения без полости внутри. У современных цикадовых альвеолярная сэксина образуется путем образования радиальных трубочек, на которых затем откладывается спорополленин. Нэксина образуется позже (Taylor, 1982). Образование альвеолярной сэксии могло происходить в филогенезе разными способами: 1) за счет расслоения ламеллярной структуры или 2) увеличения полостей в зернах тапетального происхождения. Возникновение альвеолярной структуры цикадовых непонятно.

**Г. Образование протосаккатной (рис. 7.7, № 23) и мешковой (рис. 7.7, № 26) структуры.** Эти процессы происходят в зернах с альвеолярной или зернистой сэксиной. У Pinopsida резорбируются внутренние альвеолы сэксии и получается мешок. Иногда боковые окрыления (рис. 7.7, № 5, 13, 14) или непрерывная экваториальная оторочка (рис. 7.7, № 9, 10) хотя и приобретают вид мешков (в световом микроскопе), но сохраняют внутри сплошную альвеолярную структуру, иногда с очень небольшими просветами. С проксимальной и дистальной сторон альвеолярный слой сильно утоньшается. Подобные зерна долго описывались как мешковые, но после электронно-микроскопических исследований стали называться протосаккатными (Scheuring, 1974). Соответственно можно говорить о протомовосаккатных (с оторочкой) и протодисаккатных (с двумя крыльями) зернах. Переход от протосаккатной организации к мешковой видимо был обратимым и у Ginkgoopsida, и у Pinopsida независимо. В среднем-верхнем карбоне настоящая мешковая организация известна у Callistophytales (Ginkgoopsida) и Cordaitanthales (Pinopsida). У пермских и триасовых потомков обоих порядков преобладают протосаккатные формы. Протосаккатная пыльца есть и у современных хвойных. Пыльца Ginkgo близка по структуре к протосаккатной.

**Д. Голосеменным свойственны и иные (помимо мешков) способы расслоения сэксии,** частью унаследованной от прогимноспермов, когда сетки на внешней стенке образующейся полости нет. Таковую пыльцу можно называть каватной (рис. 7.7, № 1). У Cladostrobus (Rufloiriaceae) степень расслоения сэксии сильно варьирует даже в одном спорангии (Maheshwari, Meyen, 1975). С дистальной (не проксимальной, как раньше указывалось) и экваториальной сторон отходит слой сэксии с негативной сеткой (рис. 7.7, № 8). Такой пыльцы нет у других голосеменных.

**Е. Образование ребристой сэксии.** У голосеменных разных классов сэксина всего зерна (Vittalina р.р., Peltaspermaceae; Ephedra; Welwitschia) или его дистальной стороны (некоторые Peltaspermatales, Arberiales, Pinopsida) осложнена системой ребер разной ширины. Ребра имеют внутри протосаккатную структуру, но с более мелкими и густыми полостями (рис. 7.7, № 22). С микроструктурной точки зрения ребра гомологичны крыльям и оторочке. У протодисаккатного рода Corisaccites утолщенный проксимальный щит рассечен лишь одной бороздой на две половины, очень похожие на крылья.

**Ж. В разнообразии протосаккатных и мешковых, ребристых и нерибристых зерен наблюдается ярко выраженный параллелизм.** Параллельные ряды форм известны между Peltaspermatales, Arberiales, Pinales и другими порядками, что порой вызывает почти непреодолимые трудности при определении систематической принадлежности дисперсных мiosпор.

**З. В некоторых случаях пыльца голосеменных приобретает признаки, гораздо более характерные для покрытосеменных.** Это, например, трехбороздная пыльца юрского рода Eucommuidites (Cycadales?), тектатная пыльца карбонового рода Lasiosirobus (incertae sedis; Taylor, 1970; Taylor, Millay, 1977) и мезозойского рода Classopollis (Cheirolepidiaceae, Pinales; Alvin, 1982). Предполагается, что пыльца типа Classopollis произошла от протосаккатной (типа Triadispora).

## 4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

### а. СТЕЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Морфология стелы и первичной проводящей системы сосудистых растений, в том числе голосеменных разобрана в обзоре Beck et al. (1983). Стелярная организация прогимноспермов Archaeopteridales и голосеменных в принципе одна и та же. Первичные проводящие пучки располагаются вокруг сердцевинны (или по периферии протостелы) и отдают ответвления, направляющиеся в ветки или листья (перышки). У Archaeopteridales листовые и веточные следы располагаются в одном филлотаксисе, от первичных пучков они отходят сразу радиально. У голосеменных листовые и веточные следы образуют независимые системы (филлотаксис и стеготаксис), а радиальное отхождение пучков довольно рано замещается тангентальным (пучок отходит от основного пучка сначала тангентально и лишь выше по стволу, иногда через несколько междоузлий, направляется в лист).

Разграничение листовых и веточных следов означает дальнейшую, начавшуюся еще у тримерофитовых, дифференциацию органов на осевые и аппендикулярные. У прогимноспермов в лист или ветку направляется один проводящий пучок. То же наблюдается у многих голосеменных. У *Diichnia kentuckiensis* Read (Calamopityales) из верхов девона — начала карбона листовая след парный, члены пары отходят от соседних проводящих пучков стебля. Нередко листовые следы, сначала независимые, затем срастаются боками. Это известно уже у нижнекарбонных Calamopityales и Lagenostomales (Galtier, 1970, 1981; Long, 1976; и др.), а также и у гораздо более продвинутых форм (*Kirjamkenia*; *Peltaspermataceae*). Примечательно, что у листьев *Glossophyllum*, очень близких к *Kirjamkenia*, соединения проводящих пучков в основании листа не происходит, как и у всех гинкговых. Один проводящий пучок в листе некоторых продвинутых хвойных образуется от слияния ответвлений двух соседних осевых пучков (Namboodiri, Beck, 1986). Существуют и иные способы соединения листовых следов с проводящими пучками главной оси. Становления различных типов прохождения листовых следов пока неизвестно.

С возникновением пазушного ветвления, известного уже у Lagenostomales, Calamopityales и Callistophytales, стелярная организация усложняется. Проводящая система пазушного органа (ветки, почки) отходит от осевой не на уровне прикрепления самого органа, а несколькими междоузлиями ниже. Длительное прохождение проводящих пучков через кору создавало неверное представление о всей стелярной организации, как это случилось с *Medullosa* (Trigonocarales). Эти стебли выглядят на поперечных срезах как полистелеческие с несколькими "меристелами", каждая со своей вторичной древесиной, нарастающей во все стороны. Более детальные исследования показали (Basinger et al., 1974; Steward, 1976), что первичные пучки разных "меристел" образуют единую систему, такую же как у обычных эвстелеческих голосеменных. Своеобразие стеблей Trigonocarales только в направлениях нарастания вторичной древесины.

Как общая стелярная организация, так и другие анатомические признаки осей голосеменных хорошо выдерживаются внутри отдельных порядков, но пока мало что дают для реконструкции филогенетических связей между порядками. В этом смысле показательно, что по анатомическим признакам осей обычно не проводят существенных отличий между растениями, относящимися к Ginkgoopsida и Pinopsida. Для палеоботаников было большим сюрпризом узнать, что нижнекарбонные пикноксилеческие стволы *Pitus* принадлежат не кониферофитам, а лагеностомовым (Long, 1979). С другой стороны, до сих пор неизвестно, каким образом возникла организация стволов типа *Medullosa*, как выводить из палеозойских *Cycadopsida* строение стволов, свойственное мезозойским *Cycadales* и *Bennettitales*.

Что касается вторичной древесины, то в ее структуре у древнейших голосеменных не произошло существенных новообразований по сравнению с прогимноспермами. Видимому, только у мезозойских голосеменных появляется торус в окаймленных порах.

У некоторых цикадовых вторично исчезают округлые окаймленные поры и остаются лишь лестничные. Лишь с мезозоя у хвойных появляются смоляные ходы, окруженные обкладкой из специализированных (секреторных, эпителиальных) клеток.

## 6. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОБЕГА

Уже у прогимноспермов *Archaeopteris* отмечается частично детерминированный рост боковых веток. Это приобретение было важно в эволюции и листы, и генеративных органов. Недетерминированный рост фруктификаций сохраняется у современного *Sucus*, но при этом сами кладоспермы имеют детерминированный рост.

В отличие от прогимноспермов, у голосеменных появляется пазушное ветвление (см. предыдущий раздел). У пермских *Cordaitanthales* (*Cordaicladus*; Мейен, 1962) и *Peltaspermales* (*Tatarina*; Гоманьков, Мейен, 1979) описано чередование укороченных и удлиненных побегов, точно такое же как у *Ginkgo*. Детерминированный рост боковых укороченных побегов — отличительная черта *Leptostrobales* (Harris et al., 1974). У *Tatarina*, *Ginkgoales*, *Leptosporales* и хвойных укороченные побеги сопровождаются катафиллами. При молодых побегах *Callistophyton* также найдены катафиллы (Rothwell, 1981).

Почкосложение и строение верхушек побегов у ископаемых голосеменных изучено плохо. Улиткообразное (*circinate*) почкосложение описано у молодых вай *Callistophyton* (Rothwell, 1975, 1981) и *Medullosa* (Stewart, Delevoryas, 1956), оно сохраняется у современных *Cycadales*. У более продвинутых *Ginkgoopsida* и во всем классе *Pinopsida* улиткообразное почкосложение отсутствует.

В отличие от прогимноспермов у голосеменных появляется помимо лептокаульной, также и пахикаульная организация (толстые маловетвящиеся или даже неветвящиеся стволы), характерная для многих *Cycadopsida*. Лептокаульная организация сохраняется у мезозойских *Bennettitales* и *Cycadales* (Delevoryas, Hope, 1976; Delevoryas, 1982). У *Ginkgoopsida* и *Pinopsida* известны лишь лептокаульные формы роста.

## 7. ЛИСТЬЯ

Понятие листа, весьма сложное само по себе (Arber, 1970), дополнительно усложняется в отношении примитивных голосеменных папоротниковидного облика. Особенно трудно выбрать подходящий описательный термин, когда нет отчетливой грани между листовой пластинкой и несущим органом (например, у *Psytmophyllum* и *Dichophyllum*).

О листьях, как уплощенных органах, пересеченных системой жилок и ясно отграниченных от несущих осей, вполне можно говорить еще у прогимноспермов *Archaeopteridales*. Правда, один из признаков листа, а именно детерминированный (апоксогенетический) рост был свойствен и несущей оси последнего порядка (Scheckler, 1978), которая у голосеменных с папоротниковидной листовой преобразуется в перо последнего порядка.

Интересно, что у папоротников уплощенные перышки появляются позже, чем у голосеменных, а именно в конце раннего карбона (Galtier, 1981). После открытия птеридоспермов в начале века палеоботаники спрашивали себя, какие из карбоновых растений, считающихся папоротниками, относятся к птеридоспермам. В отношении нижнекарбоновых папоротниковидных растений теперь возникает обратный вопрос: есть ли среди них папоротники?

А. Анатомическое отграничение листа от стебля. У примитивных голосеменных раннего карбона (*Lagenostomales*, *Calamopityales*; Galtier, 1981) появляется отчетливое различие в анатомической организации между главным стеблем (эвстелическим), боковыми ветками (могут быть протостелическими) и вайями, несущими уплощенные перышки. Проксимальная часть вайи (черешок) отличается от несущей оси бифа-

диальным строением и расположением проводящих пучков по абаксиально выпуклой кривой (Calamopitys; Galtier, 1974, 1981; Lyginorachis; Long, 1979; Galtier, 1981). Проводящие пучки, входящие в черешок, сначала свободные, выше соединяются боками. Образующийся единый пучок с несколькими протоксилемными полюсами (соответствующими до этого свободным пучкам) далее делится вслед за делением рахиса. Срастанием пучков после их вхождения в аппендикулярный орган древнейшие голосеменные отличаются от папоротников и прогимноспермов. J.C. Holmes (устное сообщение) заметил, что у палеозойских голосеменных протоксилемные полюса всегда располагаются в пучке абаксиально, тогда как у современных им папоротников — адаксиально. Стебли *Trigonosarpales* несут черешки (*Myeloxylon*) с большим количеством дисперсных проводящих пучков. Возникновение структур обоих типов из стеллярной организации прогимноспермов пока неясно.

**Б.** Вильчатость первичного рахиса. Для разных групп *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida* характерно вильчатое ветвление рахиса (иногда черешка), пока неизвестное у прогимноспермов. Возможно, что наследие этого признака — раздвоенность листьев *Ginkgo*. Подробно вильчатость вай разных голосеменных разобрана Дабером (Daber, 1980).

**В.** Преобразование черешка и рахисов разного порядка. У примитивных голосеменных (*Calamopityales*, *Lagenostomales*) черешок в его проксимальной части принципиально не отличается от его ответвлений, в которых лишь последовательно уменьшается размер вогнутого проводящего пучка. Уплощенные перышки (нередко с подвернутыми краями) имеют, естественно, иное анатомическое строение. У более продвинутых голосеменных последовательность "ось — черенок — рахисы (разного порядка) — листовая пластинка" постепенно упрощается (ось — черешок — листовая пластинка; ось — листовая пластинка).

Степень этой редукции варьирует даже у близко родственных растений (например, в порядке *Peltaspermales*).

Возможно вторичное возникновение черешка. Так, у всех палеозойских хвойных листовая пластинка прикрепляется непосредственно к оси, иногда избегает по ней. Черешковидно оттянутые основания листьев появляются у хвойных лишь в мезозое.

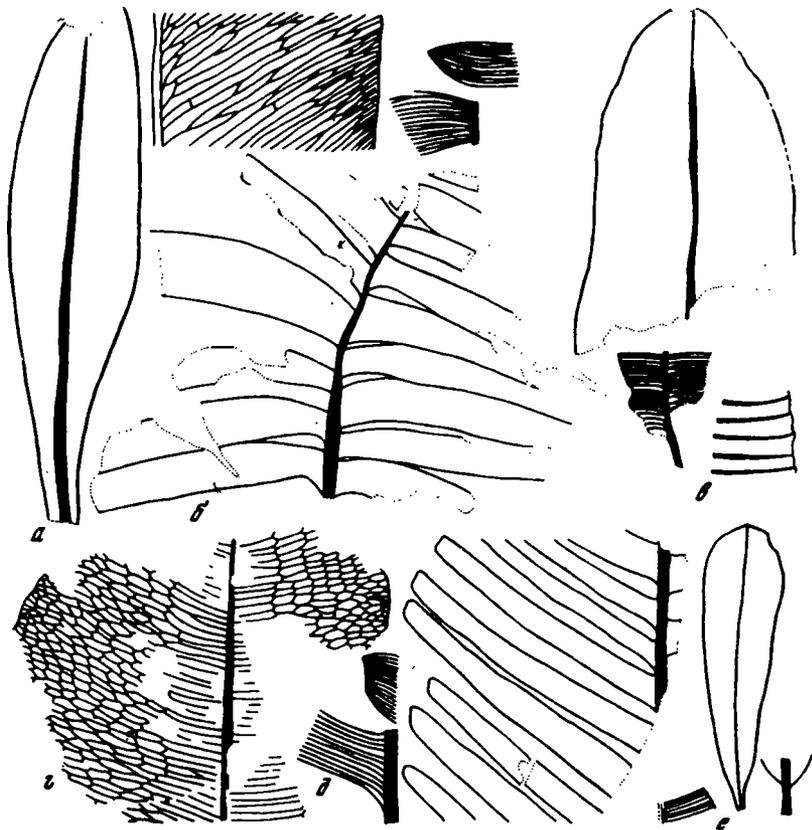
**Г.** Преобразования в степени расчленения листа. У голосеменных с папоротниковидной листвой трудно провести границу между простым листом с расчлененной пластинкой и сложным листом. У покрытосеменных это различие определяется наличием отделяющего слоя в основании листочков сложного листа. По-видимому, у многих голосеменных этот признак сильно варьировал при сохранении общей конструкции вай, т.е. перышки могли быть то опадающими, то неоппадающими (роды *Neuropteris*, *Angaropteridium* и др.).

Увеличение и уменьшение расчлененности листа — явно обратимые тенденции. Наиболее крупные (до нескольких метров в длину) и сильно расчлененные листья известны у *Trigonosarpales* среднего карбона (Laveine, 1967; Laveine et al., 1977). В нижнем карбоне обычны небольшие листья, иногда с сильно расчлененными (*Sphenopteridium*), а иногда с нерасчлененными (*Fryopsis*, *Cardiopteridium*) просто- или дважды-перистыми вайями. И увеличение, и редукция расчлененности идут по-разному в вайях, имеющих симподиальное и чисто перистое строение (Laveine et al., 1977). Редукцию расчленения и образование когерентных листьев (см. Е) Asama (1980) относит к явлению ретардации (замедление темпов развития в онтогенезе, частичное выпадение стадий онтогенеза) и связывает с аридизацией климата.

**Д.** Преобразование листовых пластинок. У *Archaeopteridales* перышки цельные (нередко с зубчатым краем) или дихотомически расчлененные. У голосеменных листовые пластинки очень разнообразны.

Наблюдаются все переходы между простыми, перистыми, пальчатыми и дихотомическими листьями (пелътатные неизвестны). Перистый и дихотомический типы расчленения в целом предшествуют пальчатому, редкому у голосеменных.

По мере накопления сведений о систематическом положении дисперсных ископае-



Р и с. 7.8. Параллелизм листьев Arberiales (а—в) и Cycadales (г—е)

а — *Glossopteris indica* Schimp.; б — *Pteronilssonia gopalii* Pant et Mehra.; в — *Rhabdotaenia danaoides* (Royle) Pant.; г — *Anthrophyopsis crassinervis* Nath. (Гаррис первоначально относил этот вид непосредственно к роду *Glossopteris*); д — *Pseudoctenis herriesii* Harris; е — *Taeniopteris* sp. (рисунки с изменениями из: а — Chandra, Surange, 1979; б — Pant, Mehra, 1963; в — Pant, Verma, 1963; г — Harris, 1963; д, е — Harris, 1964)

мых листьев выявляется, с одной стороны, все больший параллелизм листьев между разными семействами, порядками и классами, а с другой стороны — все больший полиморфизм листовой в таксонах (Meuен, 1971, 1973, 1978b). При этом общее количество типов листьев, известных у голосеменных, почти не увеличивается. Например, пальчаторасчлененные гинкгоподобные листья установлены среди *Bennettitales* (*Eoginkgoites*; Ash, 1976, 1977) и *Peltaspermales*. Среди *Peltaspermales* встретились листья с параллельным жилкованием (*Phylladoderma*), такие же, как у некоторых хвойных (*Podozamites*, *Araucariodendron*, *Agathis*). Среди *Arberiales* помимо простых листьев с сетчатым жилкованием (типа *Glossopteris*) обнаружены те же типы листьев, что и среди *Cycadales* (рис. 7.8), а именно простые листья с перистым жилкованием (*Rhabdotaenia*) и перистые листья (*Pteronilssonia*; Pant, 1982).

В классах *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida* из папоротниковидных вай образовались простые листья. В порядке *Peltaspermales* и далее у его потомков сложноперистые вайи с вильчатым рахисом преобразуются в простоперистые вайи, простые листья с веерным или параллельным жилкованием и пальчато-дихотомические листья.

Е. Преобразование жилкования. У прогимноспермов жилкование в перышках дихотомическое и открытое. Beck (1967) отмечал единичные анастомозы между жилками у

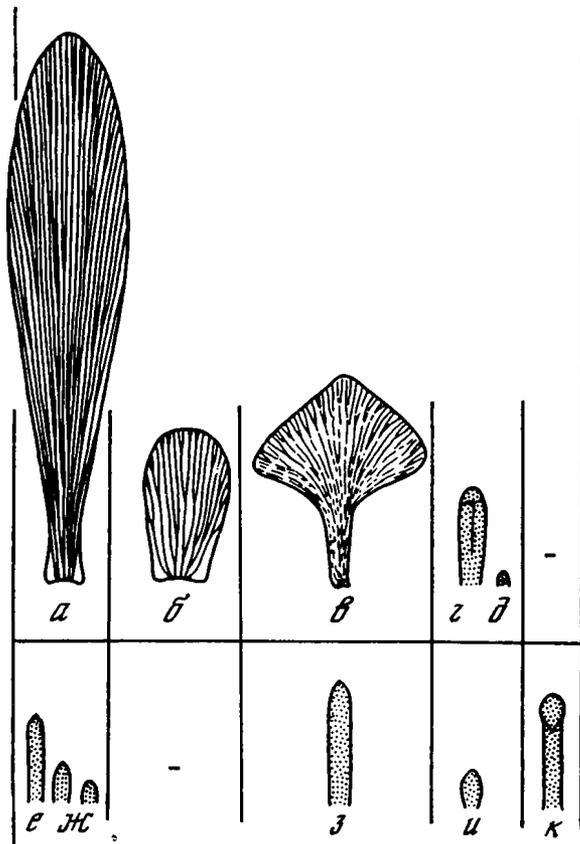
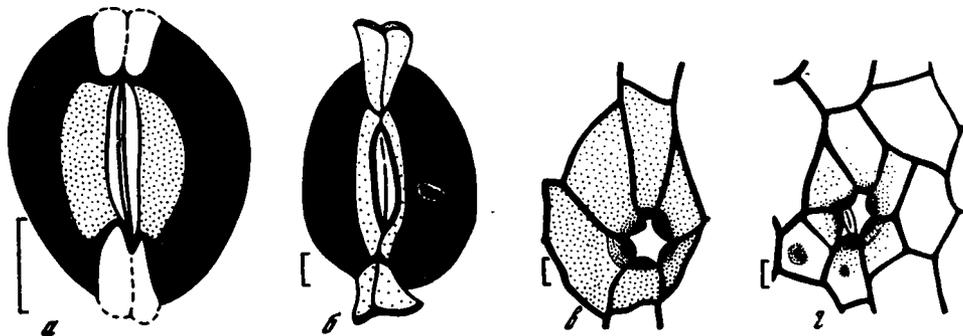


Рис. 7.9. Полиморфизм листьев и чешуй, зависящий от их положения у *Vojnovskyaceae* (а—д, см. также рис. 7.19 а), и дедифференциации этих органов у *Sashinia* (е—к, см. также рис. 7.21 в—д, и)

а — обычный лист (*Cordaites*); б — катафилл (*Crassinervia*); в — брактя (*Nephropsis*); г — межсеменная чешуя; д — стерильная чешуя в базальной части пазушного полисперма; е, ж — листья удлинненного (е) и укороченного (ж) побегов (*Quadrocladus*); з — брактя; и — стерильный лист пазушного комплекса; к — семяножка с инвертированной дистальной подушечкой

Рис. 7.10. Параллелизм в эпидермальном строении у различных классов голосеменных

а — дорзальная кутинизация замыкающих клеток в форме бабочки у *Nilssoniopteris* (*Cycadopsida*, *Bennettitales*; из Florin, 1933); б — та же структура у *Phylladoderma* (*Ginkgoopsida*, *Peltaspermales*); в — проксимальная кутинизация побочных клеток у *Quadrocladus* (*Pinopsida*, *Pinales*); г — та же структура у *Glossophyllum* (*Ginkgoopsida*, *Peltaspermales*). Длина линейки 10 мм



*Eddya*. Перистое жилкование возникает в карбоне независимо в классах *Cycadopsida* и *Ginkgoopsida*, но так и не появилось в классе *Pinopsida*. Веерное жилкование появляется во всех трех классах в карбоне. Параллельное жилкование с жилками, выходящими лишь в верхушку, известно с конца ранней перми (*Entsovia*, *incertae sedis*). В верхней перми таким жилкованием обладают *Phylladoderma* (*Cardiolepidaceae*) и *Glossophyllum* (*Peltaspermales*). Листья с одной жилкой появляются у *Pinopsida* со среднего карбона (у хвойных), а у *Ginkgoopsida* — с триаса. У пермских гигантоптерид (*Peltaspermales* или *Callistophytales*)<sup>11)</sup> и триасовых *Peltaspermales* независимо появляется когерентная листва: перышки и перья разного порядка срastaются, а система их жилок сохраняется

в прежнем виде, затем жилкование может стать сетчатым. В классах *Cycadopsida* и *Ginkgoopsida* сетчатое жилкование возникло независимо (у первых еще в конце раннего карбона), в классе *Pinopsida* оно неизвестно.

Когерентность листьев и, отчасти, сетчатое жилкование возможно свидетельствуют об интеркалярном росте пластинки (как у покрытосеменных). Косвенно на интеркалярный рост могут указывать и эпидермальные структуры, например, своеобразные полосы явно вторичного поперечного удлинения эпидермальных клеток у *Phyllocladus*.

**Ж.** Внутривидовая дифференциация и дедифференциация листьев. Rothwell (1982b, p. 21) обратил внимание на противоречие в палеоботанической таксономии. С одной стороны, "виды, выделенные по морфологии (*structural species*), часто основываются на узко определенных диапазонах морфологии листьев" и это "создает впечатление, что диапазон структурной изменчивости был весьма ограничен у многих ископаемых растений". С другой стороны, "мы также знаем, что у одного индивидуума на различных стадиях роста и развития организма может проявляться поразительно различная морфология листьев". Помимо обычного полиморфизма листьев, описываемого как изменчивость, у голосеменных часто встречается такой полиморфизм, когда образуются существенно разные и дискретные типы листьев, иногда получающие статус самостоятельных морфологических категорий (рис. 7.9, а—д; катафиллы, элементы циркасперма и циркандра). Дискретный полиморфизм листьев, называемый гетерофиллией, известен у среднекарбонных *Angaridium* (*incertae sedis*; Meyen, 1982b). Возможно, это тот же тип гетерофиллии, что и у водных и полуводных покрытосеменных. Разные по величине и форме листья продуцировались укороченными и удлиненными побегами, ветками последнего и предпоследнего порядка верхнепалеозойских хвойных. В этих случаях лучше говорить о гетерообластии, чем о гетерофиллии. У карбонных *Lagenostomales* (*Pitus*, *Lyginopteris*, *Microspermopteris*) и *Callistophytales* (*Callistophyton*) основания веток несли игловидные или чешуевидные катафиллы (Rothwell, 1982b). Катафиллы часто сопровождают укороченные побеги (см. раздел III—4—б). Возможно, что распространение онтогенетической программы таких катафиллов на все листья растения привело к образованию облиствения кордаитантовых и хвойных (Rothwell, 1982b).

Для филогенетики особенно интересно преобразование листьев, сопровождающих органы размножения (филлоспермов, микроспорофиллов, циркасперма и циркандра).

С другой стороны, можно говорить о дедифференциации листьев и их производных. У верхнепермских хвойных *Sashinia* глубокая дедифференцировка привела к почти полному сходству вегетативных листьев, брактей, чешуй пазушного комплекса и семяножек (рис. 7.9е—к; Meyen, 1981b; Meyen, 1982b).

## 5. ЭПИДЕРМАЛЬНО-КУТИКУЛЯРНЫЕ ПРИЗНАКИ (ЭПК)

У голосеменных, далеко отстоящих в системе, могут быть поразительно сходные независимо возникшие ЭПК. Такой параллелизм можно наблюдать, например, в наличии бабочковидных дорзальных утолщений замыкающих клеток у *Bennettitales* (рис. 7.10, а), некоторых *Cycadales*, *Peltaspermales* (рис. 7.10б) и *Leptosporobales*. Наоборот, у близкородственных растений (например, среди *Cardiolepidaceae*) могут сильно различаться. В преобразовании ЭПК можно наметить лишь единичные тенденции.

Об ЭПК прогимноспермов известно очень немного. Устьица свободно разбросаны и слабо погружены. В карбоне появляются правильные устьичные ряды и полосы (слабо у *Cordaitanthales* и птеридосперма *Angaropteridium*), специализированные трихоподии. У карбонных *Rufloiriaceae*, *Paragondwanidium* (*Callistophytales*?), *Angaropteridium* и *Angaridium* появляются дорзальные желобки со сконцентрированными в них устьицами. Более специализированные желобки известны у пермских *Slivkovia* и *Entsovia* (*incertae sedis*) и некоторых мезозойских хвойных и цикадофитов. Еще в карбоне у хвойных

появляются микроскопические краевые зубчики, характерные и для многих более поздних хвойных, но пока не отмеченные у *Ginkgoopsida*.

В разных классах появляются устьица с папиллами на побочных клетках, нависающими над замыкающими клетками (рис. 7.10в, г). Oestry-Stidd, Stidd (1976) описали у карбонового *Alethopteris sullivanii* Lesq. (Trigonocarpaceae) парацитные устьица, свойственные беннеттитам и многим покрытосеменным. Это — ошибка наблюдения. За дорзальную стенку замыкающих клеток ошибочно принята складка на кутинизированном дорзальном утолщении замыкающих клеток (Mickle, Rothwell, 1982). Эта складка соответствует месту сочленения дорзальной стенки замыкающей клетки и перекрывающей побочной клетки. Достоверно парацитные устьица отмечены лишь у триаса (у *Bennettitales*).

## IV. КОНГРЕГАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОВ И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

### I. ОБЩИЙ ХОД РАССУЖДЕНИЙ

Автор столкнулся с проблемой выбора общей системы голосеменных при обработке верхнепалеозойской флоры Ангариды. В 1978 г. G.J. Retallack познакомил автора с прекрасными реконструкциями некоторых голосеменных палеозоя и мезозоя. Благодаря этим реконструкциям автор осознал (1) возможную связь *Lugaspermia* с *Kalymna* и *Stenomyelon*, т.е. с "птеридоспермами", а не кониферофитами, (2) то, что платиспермические семена *Callospermation* возможно принадлежат той же группе растений, что и семенные ваи *Dicksonites pluckenetii* (Schl.) Steg. Главное, что привлекло тогда внимание, — это отсутствие купулы у всех этих растений, а также их сходство с кониферофитами по строению стеблей, семян и пыльцы. Перечисленные признаки, помимо прочих, послужили обоснованию порядка *Callistophytales*.

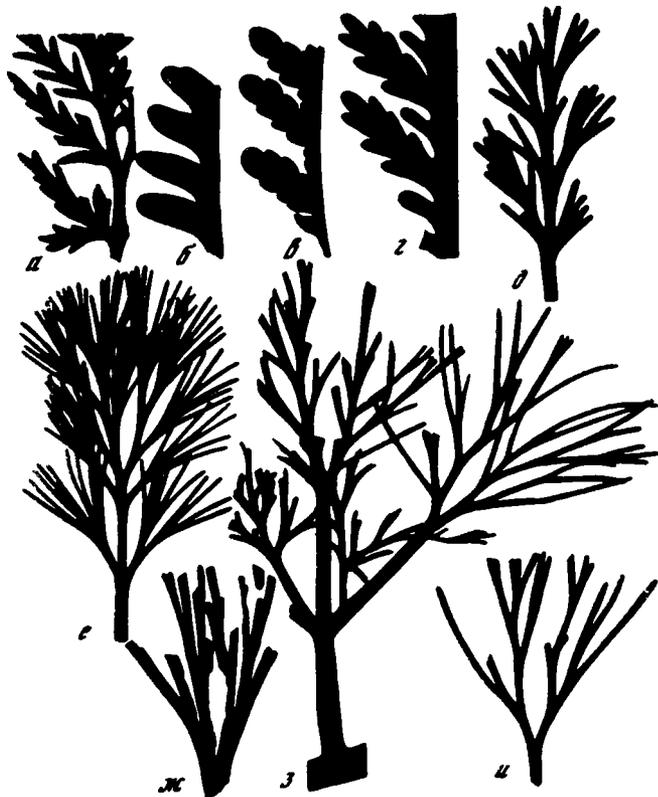
Кроме того автор постоянно сталкивался с проблемой разграничения порядков среди голосеменных Ангариды. У семейства *Cardiolepidaceae* были изучены женские капсулы (*Cardiolepis*), которые сначала казались инвертированными. Первоначально (Мейен, 1977а; Мейен, 1976—1978) это семейство было ошибочно отнесено к хвойным, в основном из-за строения листьев (нерасчлененная пластинка, параллельные жилки, сходящиеся в верхушке, одна жилка в основании листа). Затем оказалось, что капсулы *Cardiolepis* по существу пельтатные органы (Мейен, 1981b, Мейен, 1983). Обнаружились отчетливые связи *Cardiolepidaceae* с *Peltaspermaceae*, а также с верхнепермскими *Rhaphidopteris* (в том числе по эпидермальным признакам). Вскоре вскрылась близость *Rhaphidopteris* и нижнепермского рода *Mauerites* (рис. 7.11ж, з). Последний включался в число гинкговых (Zalessky, 1937), но имеет много общего также с *Callipteris* (рис. 7.11,б—д) и *Dichophyllum* (рис. 7.11,е). Обнаружилась близость сначала верхнепермских (Мейен, 1970), а затем и нижнепермских (Barthel, Haubold, 1980) видов *Callipteris* с семейством *Peltaspermaceae*. Позже стали выявляться связи *Callipteris*<sup>12)</sup>, *Viarnopteris* (сильно редуцированные, но сохраняющие листовидность кладоспермы растений с лиственной *Mauerites*) и порядка *Callistophytales*. Родство *Callipteris* и *Callistophytales* отметил и Бартель (Haubold et al., 1982).

Еще раньше и независимо Добрускина (1980) обнаружила, что листья, описанные как *Glossophyllum*, т.е. принадлежащие якобы *Ginkgoales*, по эпидермальным признакам могут быть сближены с *Peltaspermaceae*. Таким образом, возник вопрос, как разделить среди дисперсных листьев представителей *Peltaspermaceae* не только от *Callistophytales*, но и *Ginkgoales*. Расширение круга сравнений выявило конгрегацию семейств и родов, показанную на рис. 7.15.

Собранные данные указывали с очевидностью на связь гинкговых и лептострбовых (чекановские) с *Peltaspermatales* и далее с *Callistophytales* и *Calamopityales* (растения с

Рис. 7.11. Переход от перистых к перисто-дихотомическим и дихотомическим листьям у Ginkgoopsida

а — *Eremopteris artemisiaefolia* (Stemb.) Schimp., средний карбон; б — *Callipteris conferta*, нижняя пермь; в — *C. naumannii*, нижняя пермь; г — *C. lyratifolia* (Goerpp.) Gr. Eury f. *stricta* Zeill., нижняя пермь; д — *C. flabellifera*, нижняя пермь; е — *Dichophyllum moosei*, верхний карбон; ж, з — *Mauepteris*, нижняя пермь; и — *Sphenobaiera digitata* (Brongn.) Florin. (Рисунки с изменениями: а — Daber, 1908; б — Barthel. Haubold, 1980; в, г — Doubinger, 1956; д — Remy et al., 1980; е — Andrews, 1941; ж, з — Залесский, 1932; Zalesky, 1933; и — Magdefrau, 1968.)



семенами *Lygasperma*-типа). В этой длинной последовательности таксонов на фоне разнообразных перестроек удержалось общее строение семян, изначально бескупульных и платиспермических, лишь с парой проводящих пучков и интегументе. Выдержанность этих признаков оказалась не случайной и была проверена на других голосеменных. Выяснилось, что у всех карбоновых растений, имеющих семена в свободных купулах, васкуляризация интегумента радиально-симметричная, а симметрия купулы может быть билатеральной и радиальной. Далее можно было привянуть гомологию внешнего интегумента *Trigonocarpaceles* и радиально-симметричной купулы *Lagenostomales* (см. раздел III—1—а, В, Д). Возникла мысль, что билатеральные купулы тоже преобразовались в интегумент в линии, ведущей к *Cordaitanthales*, но в этой линии вскоре произошла полная редукция васкуляризации первичного интегумента, слившегося с нукеллюсом. Наконец, можно было согласиться с филогенетической связью (хотя и отдаленной) цикадофитов (*Cusadales* и *Bennettitales*) с *Trigonocarpaceles*.

Таким образом, получалось, что голосеменные эволюционировали по трем главным линиям: 1) от *Calamopityales* к *Callistophytales* и далее к *Peltaspermales*, *Ginkgoales* и *Leptostrobales*; это растения с первично-платиспермическими семенами без купулы; 2) от *Lagenostomales* к *Trigonocarpaceles* и далее (после большого hiatus) с *Cusadales* и *Bennettitales*; здесь купула преобразуется из билатеральной в радиальную и далее во внешний интегумент, семена становятся вторично-бескупульными; 3) от *Lagenostomales* к *Cordaitanthales* и хвойным; здесь купула осталась билатеральной и преобразовалась во внешний интегумент, семена стали вторично-платиспермическими и вторично-бескупульными.

Намеченные линии подкреплялись другими признаками и легли в основу системы и филогении голосеменных. Потом по комплексу признаков было найдено место и для других порядков голосеменных.

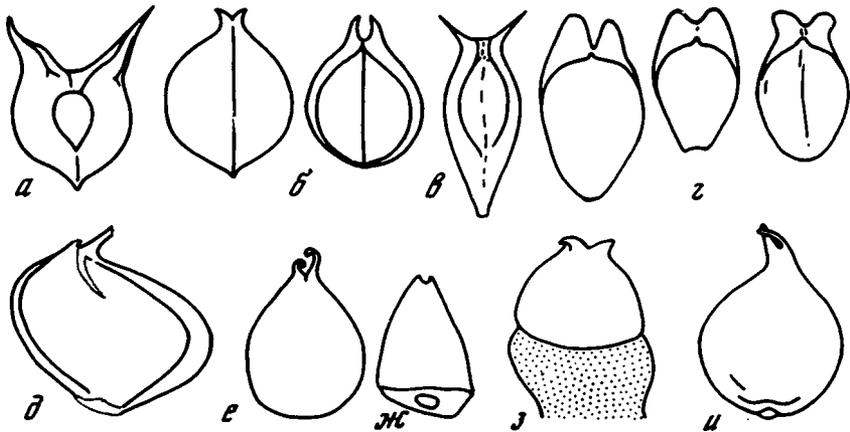
## а. ОТ CALAMOPITYALES К GINKGOALES

Филогенетически исходным для класса принимается порядок Calamopityales. Ключевым для характеристики порядка и наиболее нуждающимся в подтверждении является предположение об органической связи стеблей *Calamopitys* и семян *Lygaspermatia*. Эта связь устанавливается по ассоциации в местонахождении Бервикшир (Long, 1960) *Lygasperma*, черешков *Kalymna* и тонких протостелических осей *Stenomyelon*.

Связь *Kalymna* и *Stenomyelon* с *Calamopitys* показана Galtier (1970, 1974, 1981). Общая характеристика вегетативных частей Calamopityales дана Taylor (1981). Важно, что первичные пучки стебля делятся (как у прогимноспермов) еще радиально, но уже есть пазушное ветвление осей (Galtier, Holmes, 1982). В осях и черепках обычны секреторные полости, как и у Callistophytales. У *Diichnia* (нижний карбон) двойной листовой след отходит от смежных первичных пучков, как у более поздних родов Ginkgoopsida. Если *Triphyllopteris* действительно принадлежит к Calamopityales (Taylor, 1981), то микроспороклады были массивными агрегатами удлинённых свободных спорангиев с трехлучевой предпыльцой (Skog, Gensel, 1980).

Нижнекарбоновые платиспермические семена сопровождаются листьями типа *Sphenopteridium* с глубоко рассеченными перышками и нередко вильчатым рахисом. Двурогие семена, сходные с *Lygasperma*, описаны по отпечаткам как *Samaropsis bicaudata* Kidst. (рис. 7.12а) и *S. scotica* Calder. Сходные семена типа *Cornucarpus acutus* (Kidst.) Arber (рис. 7.12,б) ассоциируют в среднем карбоне с вайями *Eremopteris* (Pteridozamites; рис. 7.11,а) и перистыми безлистными полиспермами с опавшими семенами (рис. 7.13а; Delevoryas, Taylor, 1969). Микроспороклады тех же растений видимо были мельче полиспермов и несли пучки свободных спорангиев (типа *Pterispermstrobus*). По аналогии с *C. acutus* можно допустить, что семена *Lygasperma* были собраны в такие же полиспермы.

Пока неизвестен способ захвата пыльцы у *C. acutus* (сальпинксом, как у *Lygasperma*,



Р и с. 7.12. Двурогие семена у Ginkgoopsida

а — *Samaropsis bicaudata*, нижний карбон; б — семена *Cornucarpus acutus*, ассоциирующие с *Eremopteris artemiaefolia* (см. рис. 7.11 а), средний карбон; в — семя, ассоциирующее с *E. zamioides* (Beutr.) Kidst., средний карбон; г — семена *Diceratospema carpenteriana* Andr., ассоциирующие с *Dichophyllum moorei* (см. рис. 7.11 е); д — семя, ассоциирующее с *Callipteris ex gr. subauriculata* Weiss (см. табл. II, фиг. 1) и *Autunia milleryensis* (см. табл. I, фиг. 4), коллекция В. Renault (обр. № 18002. Национальный музей естественной истории, Париж); е, ж — семена, ассоциирующие с листьями *Tatagina* и пельтоидами типа *Peltaspermum* (см. рис. 7.15 № 1; табл. II, фиг. 2,3; табл. IV, фиг. 1—3), верхняя пермь; з — семя *Ginkgo biloba* с двугубым интегументом; и — семя умкомазиеных, отделенное от кладосперма, триас. (Рисунки с изменениями или сделанные по фотографиям из: а, б — Seward, 1917; в — Delevoryas, Taylor, 1969; Delevoryas, 1982; г — Andrews, 1941; з — Bierhorst, 1971; и — Thomas, 1933; Emberger, 1968.)



Рис. 7.13. Полиспермы Ginkgoopsida

а — перистый безлистный полисперм с опавшими семенами, вероятно принадлежит к *Eremopteris zamioides*, средний карбон; б — филлосперм *Tinsleya texana* Matay, нижняя пермь; в — филлосперм и стерильные перышки *Emplectopteris triangularis*, пермь; г — *Dicksonites pluckeneti*, измененное фертильное перо с семенными рубцами, верхний карбон; коллекция Grand'Eury (1905) в Лионском университете, обр. В; д — *Biamopteris pulchra* Zal., два кладосперма с субапикальными семенными рубцами (реконструкцию см. рис. 7.15 № 2; листья *Mauerites* см. рис. 7.11 ж, з), нижняя пермь; коллекция автора, обр. № 3737/196а, 24 е, ж — *Trichopteris heteromorpha*, нижняя пермь; е — семенная подушка, образец А. Флорина (1949), хранящийся в Лионском университете; ж — реконструкция фертильного пазушного побега (показан крапом; семена зачернены). Линейки: 1 см (а, б, д); 5 мм (г); 1 мм (в, е). (Рисунки по фотографии из: а — Delevoryas, Taylor, 1969; б — Matay, 1966; в, правая фигура — Halle, 1927.)

или интегументальным микропиле, как у *Callospermation*). Мы не знаем и пыльцы *Eremopteris*. У *Lygasretia* в микропиле найдена трехлучевая округлая предпыльца, а у *Callistophytales* пыльца мешковая, такая же как у хвойных. По этим причинам пока невозможно указать место *Eremopteris* в линии от *Calamopityales* к *Callistophytales*.

Самостоятельность *Callistophytales* как особого порядка осознана лишь недавно (Retallack, доклад 1980 г.; Rothwell, 1981; Taylor, 1981). Stüdd и Hall (1970a) ограничились выделением семейства *Callistophytaceae*. Rothwell (1981, с. 118—119) дает для *Callistophytales* такой диагноз: "Эвстелические голосеменные с папоротникообразными листьями и расположенными на лисьях репродуктивными органами. Кардиокарповые семезачатки; микроспорангии сливаются в радиальное кольцо, образуя синангий, раскрытие через продольную щель на внутренней стенке спорангия. Пыльца мешковая, с дистальным прорастанием; микрогаметофит образует осевой ряд клеток до раскрытия спорангия и вероятно сифоногамную трубку в зрелом состоянии. Опыление посред-

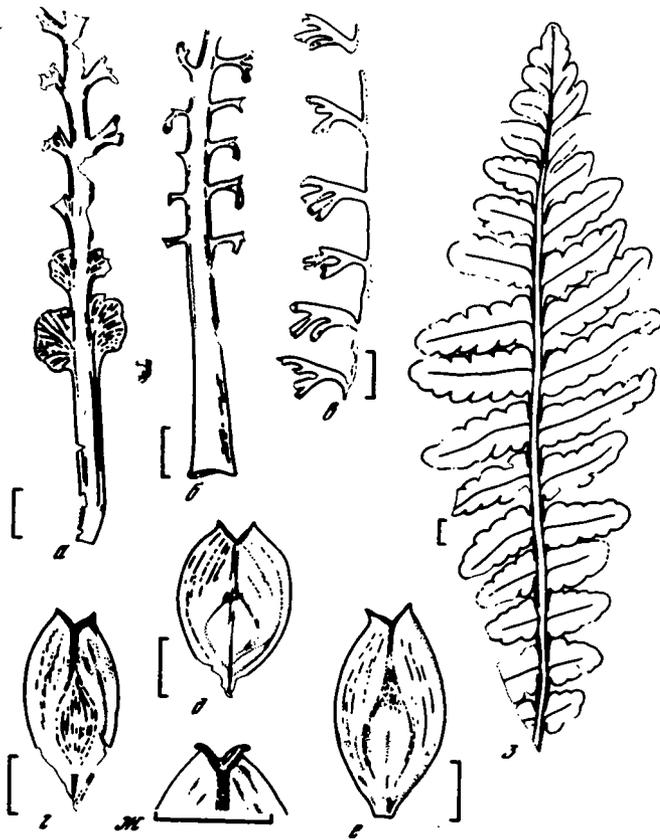
ством механизма пыльцевой капли". Этот диагноз, сейчас отражающий только род *Callistophyton* и органически связанные с ним роды *Callospermation* (рис. 7.46), *Idanothekion* (рис. 7.6,г) и *Vesicaspora*, нуждается в расширении. Изучение стефанских семенных отпечатков *Dicksonites pluckenettii* (рис. 7.13,г) показало, что семена прикреплялись субапикально к довольно сильно редуцированным перышкам (Meyen, 1982a). J. Galtier любезно прислал автору фотографию микроспорофилла *D. pluckenettii*, где синангии сидят так же как семена на стержне из измененных перышек. Однако семенные вайи *D. pluckenettii* из вестфала *D.*, первоначально описаны Sterzel (который ошибочно принял семенные рубцы за сорусы папоротников), не изменены. Лопастные перышки несут по одному семенному рубцу на базальной базископической лопасти. Rothwell (1980) сравнивает с *Callistophytales* филлоспермы *Spermopteris* и *Wardia*. У *Spermopteris* (см. раздел IV—3—г) семена видимо были платиспермическими. Они прикреплялись к неизмененному и нерасчлененному листу (типа *Taeniopteris*). Семена *Wardia* возможно также платиспермические изображаются с длинными семяножками, прикрепленными в пазухе перышка. К *Callistophytales* могут принадлежать и филлоспермы пермских катазиатских растений (Halle, 1929) *Sphenopteris tenuis* Schenk, *Rescopteris wongii* Halle и *Emplectopteris triangularis* Halle (рис. 7.13,в), а также анагарские верхнепалеозойские растения с листовой *Paragondwanidium* (табл. 1, фиг. 1; Meyen, 1969). Последние имели перистые полиспермы *Gondwanotheca*, иногда несущие редуцированные перышки в нижней части (табл. 1, фиг. 2, рис. 7.14а—в), и семена *Angacarpus* (рис. 7.14,г—ж) очень сходные с *Cornucarpus acutus*.

Mamay (1966) описал нижнепермский род *Tinsleya* (рис. 7.13,б), у которого семена сидят субапикально на неизмененных перышках. Вайи *Tinsleya* сходны как с *Callipteris* (по присутствию промежуточных перышек), так и с *Eremopteris*. С другой стороны, и *Callipteris* (Haubold, 1980) и *Eremopteris* сходны с нижнепермским родом *Supaia*. Возможные семенные вайи *Supaia* (Mamay, Watt, 1971) — это перистые полиспермы с семенами у концов линейных перышек (рис. 7.15, № 3). Retallack полагает (частное сообщение), что семена прикреплялись субапикально и абаксиально к обветвленным полиспермам.

У упоминавшегося рода *Mauerites* (рис. 7.11,ж, з) в строении листьев сочетаются перистое и дихотомическое расчленение. Ассоциирующие кладоспермы *Viarnopteris* (рис. 7.13,д, 7.15 № 2) сохраняют ряд листоподобных черт (уплощенность, вильчатый рахис, характерная эцикутикулярная ребристость, пазушные швы; о последнем признаке, свойственном пермским *Rhaphidopteris* и многим *Callipteris*, см.; Meyen, 1979b). Семена прикреплялись субапикально к сильно редуцированным, часто парным перышкам. *Mauerites* очень сходен с карбоновым *Dichophyllum* (рис. 7.11,е; вероятный младший синоним *Mauerites*). С другой стороны, отмечалось близкое сходство *D. moorei* Elias с *Callipteris flabellifera* (Weiss) Zeiller (рис. 7.11,д), так что предлагалась комбинация *Callipteris moorei* (Remy W., Remy R., 1977). *Dichophyllum* и *Mauerites* также близки по строению листьев к *Trichopitys heteromorpha* Sap. (рис. 7.13,е, ж; Florin, 1949), роду, традиционно считающемуся предком гинкговых. *Dichophyllum* (как и *Mauerites*) также сравнивался с *Ginkgoales* ("preginkgophyte", — Andrews, 1961). Ассоциирующие двурогие семена *Diceratosperma* (рис. 7.12,г) сравнимы с *Cornucarpus*. Вместе с *D. moorei* встречена древесина, сходная с гинкговой (Baxter, Hartman, 1954).

Florin (1949) прямо сопоставлял пазушный фертильный комплекс *Trichopitys* с ветвистыми aberrantными полиспермами *Ginkgo*. Он считал, что полиспермы *Trichopitys* трехмерные, семена инвертированы, пазушные комплексы сидят по спирали. Ревизия одного из оригиналов показала (рис. 7.13,е; Meyen, 1982a), что в действительности полиспермы уплощенные, а органы, описанные как семена, — это расширения боковых ответвлений, к которым субапикально прикреплялись семена. Пазушные комплексы располагаются на главной оси двурядно. Это, в сущности такие же полиспермы, что и ассоциирующие с *Supaia* (рис. 7.15, № 3), а от *Viarnopteris* они отличаются редуцированностью.

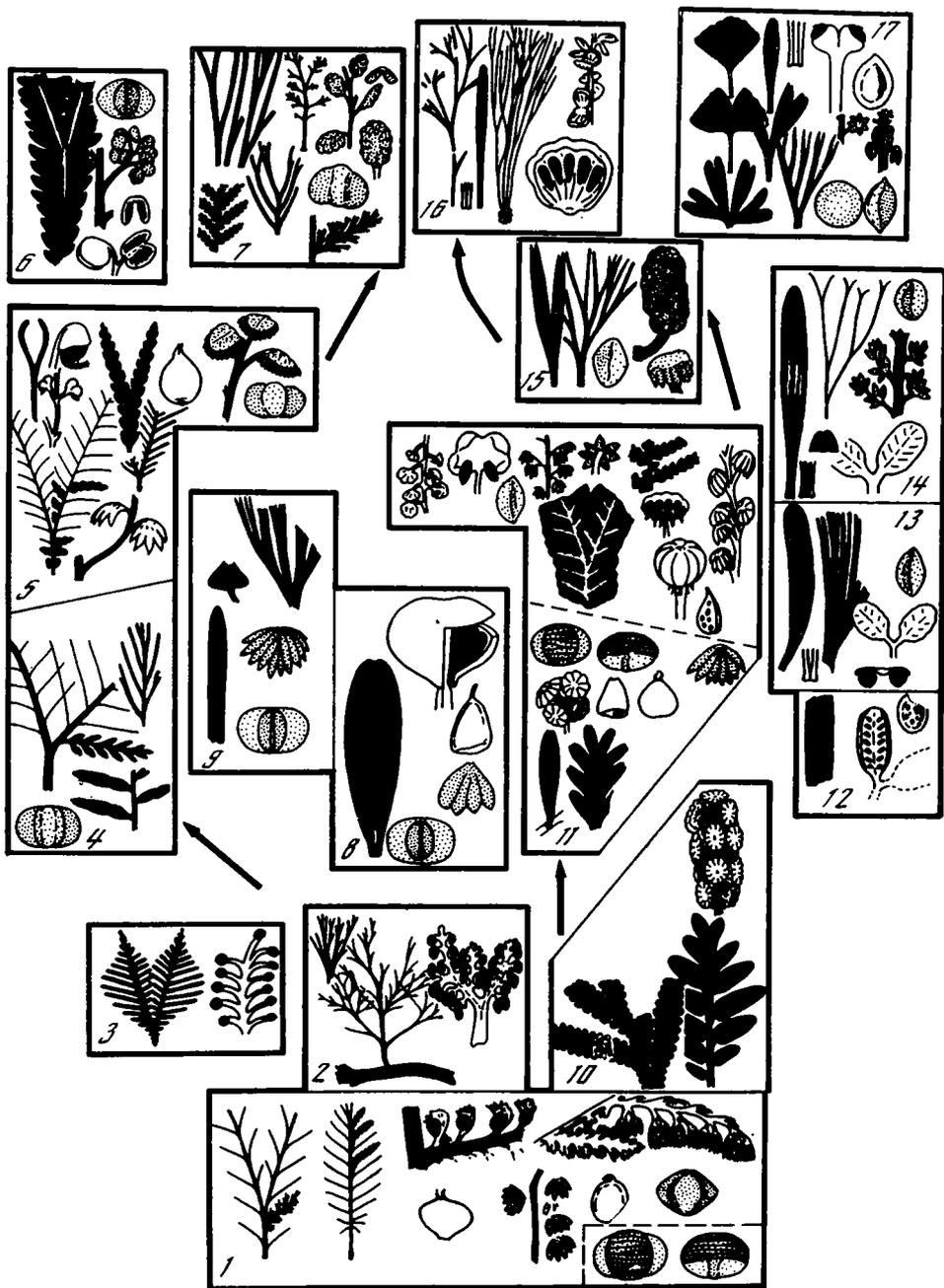
Таким образом конгрегационный анализ привел к объединению в одну группу расте-



Р и с. 7. 14. Полиспермы *Gondwanotheca sibirica* (А — В), ассоциирующие с семенами *Angarocarpus ungensis* (Zal.) Radcz. (г-е) и вайями *Paragondwanidium sibiricum* (з), верхний карбон Кузнецкого (а, б, г, д, з) и Тунгусского (в, е, ж) бассейнов

А — полиспермы с рудиментарными базальными перышками (= Нейбург, 1948, табл. 38, фиг. 1); б — безлистный полисперм (= табл. 1, фиг. 2 и Нейбург, 1948, табл. 38, фиг. 5); в — более крупный полисперм, коллекция автора, обр. №4033/218; г, д — оригиналы Нейбург (1948, табл. 73, фиг. 5, 6); е — целое семя, коллекция автора, обр. №4033/225; ж — двурогая верхушка, коллекция автора, обр. №4033/45. з — Тот же лист, что и на табл. 1, фиг. 1. Линейка 5 мм

ния с различной листвою (как гинкгоподобной, так и папоротниковидной), но с существенно сходными полиспермами. Наоборот, листва типа *Callipteris* связывает растения с разными полиспермами (рис. 7.15, № 1,10). Бартель и Коцур (Barthel, Kozur, 1981) описали предположительно семенные неизмененные вайи, вероятно принадлежащие *S. paumannii* (Guth.) Sterz. Нельзя, однако, исключить возможность того, что при захоронении стерильные вайи наложились на дисперсные семена. Roselt (1980) описывает (без изображений) кладоспермы *S. conferta* (Sternb.) Brongn. как веерообразные органы. В коллекции из местонахождения Крок (Crock; Тюрингия) листья *S. conferta* ассоциируют с кладоспермами типа *Autunia*, которые Реми (Remy, 1953—1954) ошибочно относил к *Norinia? cucullata* Halle (наблюдения автора). Barthel (Haubold et al., 1982) считает фертильные вайи *Autunia milleryensis* (Ren.) Kras. (табл. 1, фиг. 4, рис. 7.15, № 1) принадлежащими к *Callipteris*. Н. Керр (1982) показал, что *Autunia* действительно ассоциирует с *Callipteris* и устроена так же, как и *Sandrewia*. Мамай (1975, 1976—1978) сравнивал *Sandrewia* с *Vojnovskya*. Затем было высказано мнение, что органы *Sandrewia*, сравнивавшиеся с чешуевидными листьями войновские (Nephropsis; рис. 7.9в), в действительности — билатеральные семенные кладоспермы, сравнимые с



Р и с . 7. 15. Отношения между Peltaspermales (№1—14), Ginkgoales (№ 15, 17) и Leptostrobales (№16). Семена в прикреплении зачернены, микроспорангии, синангии и пыльца показаны крапом. Объяснение рисунков в пределах пронумерованных блоков дано слева направо и сверху вниз

1 — раннепермские каллиптериды Евразийской области: вайи *Callipteris flabellifera* (см. рис. 7.11 д) и *C. conferta* (см. рис. 7.11. б); перистый кладосперм *Autunia milleryensis* (см. табл. 1, фиг. 4) только с одним семенем, сохранившемся на каждой семенной ветви; микроспорофил *Callipterianthus amhardtii*; двурогое семя (см. рис. 7.12 д, табл. II, фиг. 1); *Pterispermotrobus gimmiianus* микроспороклад; семя, ассоциирующее с *Callipteris naumannii*; пыльцевое зерно типа *Vesicaspora* из микроспороклада *Pterispermotrobus* под преры-

некоторыми *Peltaspermum* (Me yen, 1979a; Мейен, 1982б, рис. 4,о). Керр показал, что это кладоспермы именно такого типа, но лишь с двумя семенами. Платиспермические рогатые семена в ассоциации с *Sandrewia* отмечал и Мамай. Семена, сопровождающие *A. milleryensis* и вайи *Callipteris* (рис. 7.12д, табл. II, фиг. 1), несут два длинных эпикальных рога часто обломанные (табл. I, фиг. 5), более тонкие, чем у *Diceratosperma* и более мелкие и сближенные, чем у *Compsocarpus acutus*.

Верхнепермские *Callipteris* и близкие к ним *Compsopteris* сопровождаются кистевидными сложными полиспермами, состоящими из радиальных пельтоидов (рис. 7.15 № 10) с многочисленными семенами. Ассоциирующие микроспороклады неизвестны.

вистой линией — пыльца типов *Protoharporinus* и *Vitatina*, вероятно продуцировавшаяся какими-то древними представителями *Peltaspermales*; 2 — вайя *Mauerites* (см. рис. 7.11 ж, з) и ассоциирующий кладосперм *Biatopteris* (см. рис. 7.13 д) из нижней перми Предуралья (Субангарская область); 3 — вайя *Supraia* и ассоциирующий перистый полисперм из нижней перми Северной Америки; 4 — крайние типы вариаций вайи *Raphidopteris graecuroria* S. Me yen и ассоциирующая пыльца типа *Alisporites* из верхней перми Тимана (Субангарская область); 5 — триасовые *Umkomatia* Гондваны: раздвоенный лист *Johnstonia coriaceae* var. *coriaceae* (John.) Walk.; купулообразный кладосперм *Pilophorosperma* sp. и ось, несущая также кладоспермы, ассоциирующие с вайями *Dicroidium odontopteroides* (Morr.) Goth.; другое семя, обособленное от кладосперма; микроспороклад *Pteruchus johnstonii* (Feist.) Town. и его пыльца типа *Alisporites*; раздвоенная дваждыперистая вайя *Dicroidium zuberi* (Szaj.) Arch. и ассоциирующий полисперм *Umkomatia* sp.; раздвоенная вайя *Xylopteris elongata* var. *rigida* (Dun) Ret. с линейными перышками; 6 — раздвоенная вайя *Ptilozamites nilssonii* Nath. и ассоциирующий микроспороклад *Harrisiothecium marsilioides* (Harris) Lund. из верхов триаса Гренландии; 7 — юрские растения из группы *Pachypteris* — *Raphidopteris*: две вайи *R. dinosaurensis* (Harris) Barale с раздвоенными перышками, Гренландия; раздвоенная вайя *R. nana* (Harris) Barale, Йоркшир; микроспороклад *Pteroma thomasi* Harris и его пыльца типа *Alisporites*, Йоркшир; дваждыперистая вайя *Pachypteris lanceolata* Brongn., Йоркшир; его последнее порядка *R. williamsonii* (Brongn.) Barale, Йоркшир; 8 — семейство *Cardiolepidaceae* из верхней перми Печорской провинции (Ангарская область): лист *Phylladoderma* (см. рис. 7.10 б) с параллельными жилками и выемчатой верхушкой; пельтатная капсула *Cardiolepis piniformis*; семя *Nucisarpus piniformis* с длинной микропиллярной трубкой; синангий *Pernotheca* и его пыльца типа *Vesicaspora*; 9 — то же семейство из верхов перми Западной Ангариды (татаринская флора): линейный и ромбовидный листья *Phylladoderma* subgen. *Aequistomia* (см. табл. I, фиг. 6); дихотомирующий лист; синангий *Pernotheca* и его пыльца типа *Vesicaspora* (см. табл. III, фиг. 1, 2); 10 — вайи *Callipteris* и *Compsopteris*, ассоциирующие с пельтоидами типа *Peltaspermum*, верхняя пермь Печорской провинции; 11 — семейство *Peltaspermaceae* из татаринской флоры (ниже прерывистой линии) и различных триасовых флор: кистевидный сложный полисперм, состоящий из двусеменных кладоспермов (*Peltaspermum thomasi* Harris) и его изолированный кладосперм; пыльца типа *Cusacarpites*; микроспороклад и гроздь спорангиев *Antevsia*; двоякоперистая вайя *Lepidopteris*; *Vitaeophyllum* с когерентными листьями; пельтоид *Peltaspermum rotula* Harris с семенами; кистевидный полисперм *P. incisum* Pryn. ex Stanisl., его пельтоид со скрытыми внутри семенами (сравнить с пельтатной капсулой *Cardiolepis*, №8), и изолированное семя со смоляными тельцами; пыльца типа *Protoharporinus* (см. табл. IV, фиг. 4, 5) и *Vitatina*, и синангий *Pernotheca*; головчатый сложный полисперм *Peltaspermum buevichae* S.M. et Gom., и ассоциирующие семена двух типов (см. рис. 7.12 е, ж, табл. II, фиг. 2, 3; табл. IV, фиг. 1—3); простой и перистый листья *Tatarina* (заметьте выемчатую верхушку, как у *Phylladoderma*, №8); 12 — лист типа *Glossophyllum*, ассоциирующий с кладоспермом *Stiphorus biserialis* (см. рис. 7.5 з, табл. I, фиг. 3) и семенами с двусторонней костью и смоляными тельцами; татаринская флора; 13 — простой (типа *Glossophyllum*) и дихотомирующий (типа *Sphenobaiera*) листья *Kyrjankenia lobata* Pryn., ассоциирующие с раздвоенными кладоспермами *Stiphorus crassus* (Mog.) S. Me yen (ниже показано поперечное сечение семенной пластинки) и пыльцой типа *Cusacarpites*; пермотриас Тунгусского бассейна; 14 — цельный лист *Glossophyllum florini* Kräus.; раздвоенный лист *Sphenobaiera furcata*; пыльца типа *Cusacarpites*; микроспороклад *Antevsia wetsteinii*; основание листа с двумя жилками и выемчатая верхушка *G. angustifolium* Stanisl.; двоякоперистый кладосперм *Leuthardtia ovata* Kraus. et Schaar. (ассоциирует с *S. furcata*); триас Австрии и Донецкого бассейна; 15 — два типа листьев *Sphenobaiera spectabilis*, ассоциирующих с микроспорокладами *Bemettia phialophora* Harris и пыльцой типа *Cusacarpites*; верхи триаса Гренландии; 16 — юрские *Leplostrobales*: перисто-дихотомирующие листья *Czekanowskia microphylla* Harris et Miller, Йоркшир; лист *Phoenicopsis* и его основание с единственной жилкой; укороченный побег *Czekanowskia*; сложный полисперм и изолированная створка *Leprostrobus laxiflora* Heer; 17 — юрские и современные *Ginkgoales* с цельным и двулопастным (снизу) листьями *Ginkgo biloba*; молодые семезачатки *G. biloba*; простой линейный лист *Eretmophyllum* и его основание (с двумя жилками); молодые семезачатки *G. biloba*; семенная косточка, ассоциирующая с *Baiera furcata* (L. et H.) F. Vgaun; допастные в разной степени листья *G. huttonii* (Stemb.) Heer и дихотомический лист *Sphenobaiera*; звездообразная группа спорангиев *Stachyurites*; микроспороклад и пыльца *G. biloba*. (Рисунки сделаны по фотографиям или приводятся с изменениями из: 1 — Barthel, Kozur, 1981; Remy, 1953; 3 — Haubold et al., 1982; Mamay, Watt, 1971; 5 — Retallack, 1977, 1980; Thomas, 1933; Emberger, 1968; 6 — Harris, 1935; 7 — Harris, 1935, 1964; 11, над прерывистой линией — Townrow, 1960; Добрускина, 1875; Станиславский, 1976; 14 — Kräusel, 1943; Kräusel, Schaarschmidt, 1966; 15 — Harris, 1935; 16 — Harris et al., 1974; Schweitzer, 1977; 17 — Harris et al., 1974; Zimmermann, 1959.)

Мужские фруктификации, ассоциирующие с *Callipteris*, показаны на рис. 7.15 № 1. Род *Callipterianthus* (рис. 7.6,а; 7.14 № 1; Roselt, 1962) объединяет вайи, часть перьев которых стерильные, а часть фертильные. Вместо перышек сидят пучки спорангиев, возможно слабо слившихся в основании. Другие микроспорокляды (*Pterispermotrobos gimmanus* W. Remy) несли такие пучки спорангиев, прикрепление которых к осям неопределенно (Barthel, Kozur, 1981). Предполагаемые синангии *S. conferta* были описаны под родовым названием *Thuringia* (Remy, 1953). Считалось, что это трубчатые органы с несколькими споросодержащими полостями и пыльцой типа *Illinites*. Автор внимательно изучил оригиналы *Thuringia*, придя к заключению, что эти фоссилии являются копролитами, содержащими фрагменты кутикулы *S. conferta* как с нижней, так и с верхней поверхности листа. Также там встречается небольшое количество пыльцевых зерен типа *Vesicaspora* (а не *Illinites*). Синангии, сопутствующие *S. conferta*, в действительности принадлежат виду *Pterispermotrobos gimmanus*, производившему ту же пыльцу *Vesicaspora*. Синангии *Callipterianthus* и *Pterispermotrobos* такие же, как и ассоциирующие с *Eremopteris*.

Из проведенного конгрегационного анализа конкретных родов хорошо видна тесная связь между порядками *Calamopityales*, *Callistophytales* и *Peltaspermales*, так что возникает проблема демаркации между ними. Например, *Mauerites* и *Trichopitys* занимают промежуточное положение между *Callistophytales* и *Peltaspermales*, а *Eremopteris* — между *Calamopityales* и *Callistophytales*.

Следуя вверх по разрезу легко расширить круг конгрегационно связанных родов (рис. 7.15 № 4—9, 11—17). *Rhaphidopteris* (рис. 7.15 № 4) из верхней перми сходен с *Mauerites*. Их объединяют разветвляющийся рахис, пазушные швы, тонкая эпикутикулярная ребристость нижней эпидермы, смоляные тельца в мезофилле. Широкий круг признаков (форма листа, вильчатость рахиса, дорзальные утолщения замыкающих клеток, брахипаразитные устьица, ассоциирующая пыльца) сближает пермских *Rhaphidopteris* с триасовыми *Umkomasiaceae* (рис. 7.14 № 5). В этом семействе мы снова встречаемся с радиально расчлененными (наподобие *Autunia*) кладоспермами (*Umkomasia*) и двурогими семенами. Микроспорангии прикреплены к эпозетовидным микроспорофиллам (*Pteruchus*), расширение которых иногда сильно редуцировано и тогда обнаруживается сходство с *Pterispermotrobos* и *Callipterianthus*. Кладоспермы *Pilophorosperma* из того же семейства сравнивались с купулами лагеностомовых, но скорее они сопоставимы с двусемянными кладоспермами *Autunia*, испытывавшими редукцию семян до одного. Мысль о филогенетической связи *Umkomasiaceae* и *Callipteris* высказывали Schopf (1973) и Thomas (1933).

С *Umkomasiaceae* сравнивались и юрские растения *Pachypteris*—*Rhaphidopteris* (Petriella, 1981). Фруктификации *Pteroma*, ассоциирующие с некоторыми *Pachypteris*, сходны с *Pteruchus*, но спорангии прирастают к несущей пластинке. К этому кругу растений можно присоединить и мезозойские *Ptilozamites* и *Harrisiothecium* (рис. 7.15 № 6). Их возможная связь с *Umkomasiaceae* отчасти подкрепляется открытием триасового рода *Nidistrobos* (Bose, Srivastava, 1972, 1973). Это мужские фруктификации, состоящие из толстой оси с расположенными по компактной спирали поперечновытянутыми подушкообразными тельцами на ножках. Последние несут на внутренней стороне один ряд продольно вытянутых, по-видимому, погруженных в ткань спорангиев, из которых извлечена протодисактанная пыльца. Сходные спорангионосные створки (*valves*) и пыльца свойственны *Harrisiothecium*. В диагнозе *Nidistrobos* положение спорангиев описано как адаксиальное, хотя скорее оно было абаксиальным (возможно, фруктификации были описаны в перевернутом виде), как у всех *Ginkgoopsida*. *Nidistrobos* имеют такую же кутикулу как и ассоциирующие листья *Dicroidium*. Листья того же рода сопровождали различные фруктификации *Umkomasiaceae*. Ассоциирующие с *Nidistrobos* полиспермы *Nidia* внешне сходны с компактными замковидными полиспермами цикадовых. Элементарные двусемянные кладоспермы *Nidia*, по-видимому, можно гомологизировать с двусемянными билатерально-симметричными кладоспермами *Peltaspermum thomasi* Harris.

С комплексом *Mauerites*—*Trichopitys*—*Callipteris* как-то связано и семейство *Cardiolepidaceae* (рис. 7.15 № 8, 9), в котором помимо простых нерасчлененных листьев с параллельным жилкованием есть пальчаторасчлененные листья типа *Sphenobaiera*. Нижняя сторона листа типично обладает эпикуткулярной бороздчатостью. Женские капсулы *Cardiolepis* (рис. 7.5н, 7.15 № 8) — это сильно модифицированные пельтоиды с почти закрытыми внутри семенами. Синангии известны лишь в изолированном виде. Они продуцировали протомносоккратную пыльцу типа *Vesicaspora* (рис. 7.7. № 5; 7.15 № 8; табл. III, фиг. 1, 2).

Из пермских растений типа *Callipteris* — *Compsopteris* с пельтатными полиспермами (рис. 7.15 № 10) можно вывести также верхнепермские растения с простыми и простоперистыми листьями *Tatarina* и компактными головками из нескольких пельтоидов (рис. 7.15 № 11). Рожки у ассоциирующих семян или длинные загнутые назад, или редуцированы. Характерен сальвинкс, верхушка которого иногда лацерирована (табл. IV, фиг. 1), а иногда воронковидно расширена наверху (табл. II, фиг. 2, 3). Синангии внешне такие же, как у *Cardiolepidaceae*, но с пыльцой *Protohaploxypinus* (протодисаккратная ребристая; табл. IV, фиг. 4, 5) или *Vittatina* (безмешковая ребристая). Оба типа пыльцы (а также неребристая протосаккратная пыльца *Vesicaspora*) встречаются вместе с *Callipteris* в нижней перми и верхах карбона. Принадлежность *Tatarina* к *Peltaspermaceae* несомненна.

У триасовых *Peltaspermaceae* (рис. 7.15 № 11) мы видим уже монокольчатую безмешковую пыльцу (как у *Ginkgoales*) и полную утрату микроспорокладками (*Antevsia*) листоподобного облика, свойственного нижнепермским *Callipterianthus*. Интересно, что Seward (1919) хотя и отмечал возможную ассоциацию *Antevsia* (он называл их *Antholithus*) с *Lepidopteris*, но поместил описание в главу, посвященную гинкговым. Отмечалось поразительное сходство *Antevsia* и микроспорокладков (и их пыльцы), ассоциирующих с триасовыми *Glossophyllum* и *Sphenobaiera* (Krasser, 1918; Kräusel, 1943; Мейен, 1983; Seward, 1919).

Интересно появление когерентнолистных форм среди триасовых *Peltaspermaceae* (*Scytophyllum*, *Vittaephyllum*; Добрускина, 1982; Киричкова, Храмова, 1980). Некоторые из этих форм имеют сетчатое жилкование. Оно характерно для триасовой *Furcula*, возможно из того же семейства. Среди *Ginkgoopsida* видимо были и другие когерентнолистные формы с сетчатым жилкованием. Asama (1980) филогенетически связывает катазиатских гигантоптерид с *Emplectopteris*. Последний имел полиспермы (рис. 7.13,в) и может быть принадлежит к *Callistophytales*. Североамериканские нижнепермские гигантоптериды сопровождаются некоторыми непонятными фруктификациями (White, 1912), отдаленно сходными с микроспорангиатными капсулами *Harrisiothecium*. Эти гигантоптериды вероятно продуцировали кладоспермы *Sandrewia*, которые также ассоциируют с *Callipteris* (и тогда называются *Autunia*). Разница в листьях гигантоптерид и *Callipteris* не должна нас смущать. Судя по триасовым *Peltaspermaceae*, растения с когерентными и некогерентными листьями могут быть близко родственными (рис. 7.15 № 11).

Можно отнести к *Peltaspermaceae* и группу родов (табл. I, фиг. 2; рис. 7.15 № 12—14), установленных по остаткам листьев (*Glossophyllum*, *Kirjamkenia*, *Sphenobaiera furcata* (Heer) Florin), минерализованным осям с простыми и пальчатыми листьями (*Kirjamkenia*), кладоспермам (*Stiphorus*, *Leuthardtia*) и микроспорокладкам (*Antevsia vettsteinii* (Krasser) S. Meyen). До сих пор эти растения включались в *Ginkgoales*, частью в семейство *Glossophyllaceae* (*Glossophyllum*, *Kirjamkenia*; Добрускина, 1980). Кладоспермы этих растений (*Leuthardtia*) первоначально были ошибочно интерпретированы как микроспорофиллы *Bennettiales* (Kräusel, Schaarschmidt, 1966). Возможно, что *Leuthardtia* и *Stiphorus* — таксономические синонимы (Мейен, 1983).

На первый взгляд, парные кладоспермы *Leuthardtia*—*Stiphorus* сильно отличаются от пельтоидов и пальчатонервных кладоспермов *Peltaspermaceae*. Однако мы вполне можем допустить в одном семействе и этот перистонервный тип кладоспермов, учитывая сходство сравниваемых растений по широкому кругу сопутствующих признаков (в

особенности микроспорокладов, пыльцы и эпидермы). Различия между кладоспермами *Peltaspermataceae* можно сопоставить с симметричными преобразованиями пальчатонервных, перистонервных и щитовидных листьев, часто происходящими в пределах одного семейства покрытосеменных и папоротников (Мейен, 1982б, рис. 4,а; Мейен, 1973). Заметим еще, что пальчаторассеченные и парные односемянные кладоспермы известны в одном семействе *Umkomasiaceae*.

У *Glossophyllum* в лист входят две жилки, а у *Kirjamkenia* — одна (как у *Phyllododermia*). Это различие считается важнейшим для разграничения гинкговых (две жилки) и лептострбовых (одна жилка). Однако ознакомление с ходом листового следа *Kirjamkenia* показывает, что это отличие может быть и несущественным. У этого рода (данные Г.Н. Садовникова)<sup>13</sup> два проводящих пучка отходят от разных осевых пучков и идут в лист, в основании которого сливаются. Образующийся один пучок затем дихотомически делится. Достаточно подавить слияние пучков и в лист будут входить два пучка. Близкое родство *Glossophyllum* и *Kirjamkenia* подкрепляется их кладоспермами и эпидермальными признаками.

Для филогении гинкговых важны и данные о микроспорокладах *Bernettia*, сопровождающих листья *Sphenobaiera spectabilis* (Heer) Florin (типовой вид). Эти мужские органы продуцировали такую же пыльцу как и все гинкговые, но спорангии прикреплялись к эплетовидной структуре, сходной с *Pteruchus* (Harris, 1935).

В предлагаемой схеме (рис. 7.15) находят место и двустворчатые семенные капсулы лептострбовых (рис. 7.15 № 16), сопоставимые с парными кладоспермами *Stiphorus*—*Leuthardia*. Изолированная створка *Leptostrobis* разительно напоминает кладоспермы *Peltaspermataceae* (особенно пальчатонервные). Добавим, что папиллозная кайма створки *Leptostrobis* (Krassilov, 1977) устроена так же, как и у некоторых *Peltaspermum*; укороченные побеги *Leptostrobales* сопоставимы с таковыми *Tatarina* (имеющими и такие же катафиллы), дихотомирующие листья — со многими уже рассмотренными родами *Peltaspermatales*. бабочковидная кутинизация замыкающих клеток (Самылина, 1980) — с тем же признаком *Cardiolepidaceae*, *Rhaphidopteris praecursoria* S. Meyen (1979b) и части *Umkomasiaceae*. Примечательно, что у *Czekanowskia microphylla* Harris, Miller (Harris et al., 1974) листья не дихотомические, а перисто-дихотомические (рис. 7.15, № 16), как у *Mauerites*, хотя и более тонкие.

Что касается *Ginkgoales* (рис. 7.15 № 17), то их листья близки к листьям разных *Peltaspermatales*, микроспороклады легко выводятся из *Antevsia* путем редукции ветвления, но без изменения в прикреплении спорангиев и признаков пыльцы. Семена *Ginkgo* (незрелые), *Calospermation* (*Callistophytales*) и части *Peltaspermatales* (рис. 7.12) поразительно сходны в поперечном сечении. Остатки косточек, ассоциирующих с пермскими *Glossophyllum* (рис. 7.15 № 12) и юрскими *Ginkgo*, почти одинаковы. Замечательно, что молодые семезачатки *Ginkgo* нередко имеют двугубную верхушку интегумента (рис. 7.12,з; Bierhorst, 1971), чем напоминают двурогие семена *Peltaspermatales*.

Пыльца *Ginkgo* изучалась с ТЭМ (Уено, 1960). Нэксина слоистая, а сэксина напоминает протосаккус с сильно редуцированными полостями. Подобная редукция полостей наблюдалась и у протосаккатной пыльцы *Peltaspermatales* (Гоманьков, Мейен, 1986). Уже давно отмечены пыльцевые зерна *Ginkgo* с зачаточными мешками (Seward, 1919), точнее, с остаточным протосаккусом.

Воротничок *Ginkgo* параллелизуется с кладоспермами *Peltaspermatales*, но очень сильно редуцированными и как бы вывернутыми вверх. Каждое семя с воротничком можно сопоставить с сильно недоразвитым кладоспермом *Peltaspermatales* (например, *Pilophorosperma*). Якобы апикальное положение семян оказывается морфологически абаксиальным. Пазушные полиспермы *Trichopitys* и *Ginkgo* действительно сопоставимы (Florin, 1949), но это — результат сначала длительного усложнения и преобразования, а затем — редукции, сходство между ними скорее внешнее, чем по существу.

Schweitzer (1977) описал из верхов триаса своеобразное растение *Irania* с обоепольными

фруктификациями. Женские полиспермы он описывает как собрания капсул, несколько сходных с таковыми *Leptostrobales*. Ниже полисперма к оси прикрепляются микроспороклады. Они состоят из Т-образных спорангиофоров, располагающихся на оси по спирали и несущих по два (?) висячих спорангия. Schweitzer установил порядок *Iraniales* и провизорно сблизил его с классом *Czekanowskiopsida*. Ассоциирующие листья (типа *Desmiophyllum*) имеют параллельное жилкование. Фертильные побеги *Irania* достаточно своеобразны, но их обоеполость не обязательно указывает на высокий таксономический ранг нового таксона. Напомним, что в случае *Bennettitales* обоеполость фруктификаций послужила для установления этого порядка, но не выдерживается в его пределах. У *Irania* полиспермы и микроспороклады, хотя и сидят на одном побеге, но не интегрированы в единую репродуктивную единицу. Фертильный комплекс *Irania* скорее можно рассматривать как однодомный побег, чем как обоеполую фруктификацию. Принимая гипотезу Schweitzer о сходстве капсул *Irania* и *Leptostrobis*, можно выделить семейство *Iraniaceae*, условно включаемое в порядок *Leptosptrobales*<sup>14</sup>).

Вполне вероятно, что потомками *Peltaspermales* были и *Caytoniales*. Женскую капсулу *Caytonia* (рис. 7.5,о) в принципе можно легко вывести из кладоспермов разных *Peltaspermales*, но переходных форм мы не знаем. Микроспороклады и пыльца обоих порядков вполне сравнимы. Реуфановна (1974) показала, что в интегументе семян *Caytonia* проходили лишь два проводящих пучка. Она отметила фундаментальное сходство между этими семенами и *Callospermation* (*Callistophytaceae*). Большое количество склерид в стенке капсулы *Caytonia* сопоставимо со слоем, сложенным склереидами и пропитанным смолой, в капсулах *Cardioplepis*.

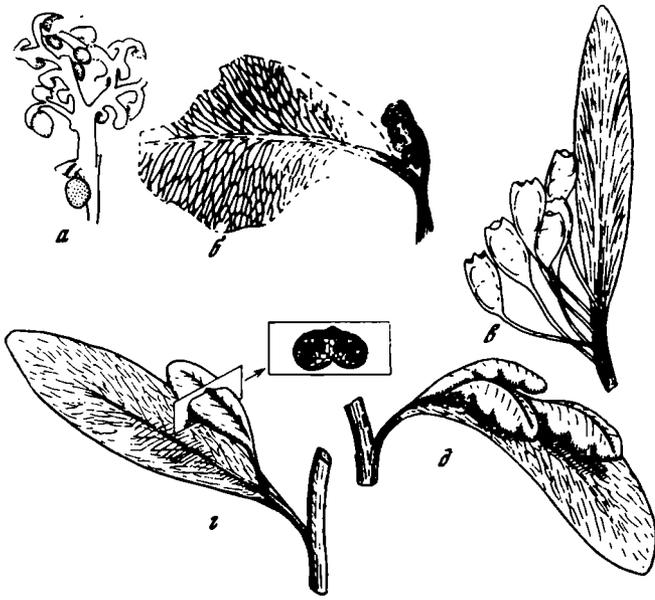
## 6. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ARBERIALES

Арбериевые, обычно называемые в литературе глоссоптеридами, широко известны благодаря гипотезам об их предковом положении по отношению к покрытосеменным. Эти гипотезы возникли из-за ошибочной интерпретации фруктификаций, как якобы обоеполых, и из-за сетчатого жилкования листьев. После того, как были обнаружены минерализованные фруктификации (Gould, Delevoryas, 1977), а Surange и Chandra (1975; Chandra, Surange, 1977) описали разнообразные типы отпечатков и компрессий фруктификаций, многое в ранее проходивших дискуссиях об арбериевых (в частности миф об их обоеполых фруктификациях) приобрело лишь исторический интерес. (См. также: Pant, 1977, 1982; Ratallack, Dilcher, 1981a; Schopf, 1976).

Арбериевые очень разнообразны по строению и листья (рис. 7.8), и фруктификаций (рис. 7.16). Их листья (Pant, 1982) бывают простыми с сетчатым (*Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Belemnopteris*), перистым (*Rhabdotaenia*) и веерным (*Rubidgea*, *Euryphyllum*) жилкованием, известны перистые листья *Pteronilssonia*. Возможно, что к арбериевым относятся и сложные листья с сетчатым жилкованием (*Dunedoonia*, — Holmes, 1977), сходные с листьями *Trigonocarpaceae*.

Семена *Arberiales* билатерально-симметричные и в равной мере могут быть первично- и вторично-платиспермическими. У более древних *Arberiales* полиспермы плейхозональные, почти уплощенные, несут семена на изогнутых ножках (рис. 7.5,е, 7.16,а). Строение этих древнейших семян неизвестно, но вполне возможно, что с некоторыми из таких ветвящихся полиспермов ассоциировали платиспермические двурогие семена типа *Maheshwariella* (Pant, Nautiyal, 1967).

Schopf (1976) считает ветвистые полиспермы типа *Arberia* пазушными и сравнивает их с пазушными сложными полиспермами *Cordaitanthus*. *Arberia* несколько сходна с карбоновой *Krylovia* (*Ruflogiaceae*), но отличается более интенсивным ветвлением. В верхнем палеозое Гондваны наблюдается переход от листьев кордаитового типа к листьям с более расходящимися и отогнутыми назад жилками (*Rubidgea*, *Euryphyllum*) и далее к листьям типа *Gangamopteris* (с анастомозами и срединным пучком жилок) и *Glossopteris*. Pant (1982) относит листья типа *Rubidgea* и *Euryphyllum* к *Glossopteriales*, а



Р и с. 7.16. Женские фруктификации Arberiales

а — *Arberia minasica* (см. также рис. 7.5 е), б — *Australoglossa walkonii* Holmes, в — *Dictyopteridium* sp., г — *Jambadostrobos pretiosus* Chandra et Surange, д — *Denkania indica* Surange et Chandra. (Рисунки с изменениями из: а — Rigby, 1972; б — Schopf, 1976; в — Gould, Delevoryas, 1977; г — Retallack, Dilcher, 1981а; д — Pant, 1977.)

листья со слабо расходящимися жилками (*Noeggerathiopsis*) к особому порядку *Noeggerathiopsidales*, самостоятельность которого не подтверждена данными об органах размножения. Предполагалось относить листья, помещаемые в *Noeggerathiopsis*, к форм-роду *Cordaites* (Meyen, 1969; Rigby et al., 1980), виды которого могут принадлежать разным порядкам.

Pant (1982) связывает с *Noeggerathiopsis* семена, в микропиле которых найдена одномешковая (протосаккатная) пыльца. Сходная пыльца известна у *Vojnovskyaceae* и *Ruflogiaceae* (*Cordaitanthales*). В то же время отмечалось совпадение в доминировании такой пыльцы и листьев *Gangamopteris* в верхнем палеозое Гондваны. Таким образом, связь *Arberiales* с *Cordaitanthales* хотя и не исключена, но и недостаточно очевидна. В частности, пока нет никаких данных, что семена *Arberiales* вторично-платиспермические, как это предполагается для *Cordaitanthales*.

Если считать семена *Arberiales* первично-платиспермическими, то несущие их полиспермы можно сопоставить с каламопшпиевыми. Вероятно у *Arberiales*, в отличие от ранее рассмотренной филогенетической линии *Ginkgoopsida*, на пластинку листа перешли не отдельные семена и синангии, а целые полиспермы и микроспорокляды. Затем, как и в первой линии, произошло преобразование несущих листьев. В пользу такой интерпретации есть следующие аргументы. В доглоссоптериевой флоре Гондваны достоверных *Cordaitanthales* нет, но есть растения, возможно близкие к *Calamopityales* и сравнимые по морфологии листа с *Triphyllopteris* и *Sphenopteridium*, причем отмечается тенденция к уплощению листвы. У *Arberia* довольно сильно выражена уплощенность полисперма, что совершенно не характерно для *Cordaitanthales* и свойственно древнейшим *Ginkgoopsida*, *Arberiales* обнаруживает множество параллельных черт с первой линией *Ginkgoopsida*, проявляющихся на совершенно разном палеогеографическом фоне. Особенно это касается строения семян, пыльцы и, отчасти, листьев. Этот многосторонний параллелизм может указывать на общность происхождения.

Органы размножения *Arberiales* пока нельзя расположить в строгой стратиграфической последовательности. Поэтому сказанное ниже скорее является "морфологическим выведением", чем филогенетическим построением. Исходной формой можно взять пазушные плейохазиальные полиспермы (типа *Australoglossa*; рис. 7.16,б), сложенные платиспермическими семенами. У *Dolianitia* полиспермы еще отчетливее уплощены, чем у *Arberia*. Семена *Ottokaria* сидят на полностью уплощенной пластинке с расчлененным краем, они обращены к подстилающему листу. Параллельно с уплощением полисперма и срастанием семяножек в пластинку происходит перемещение полисперма на подстилающий лист. Получается фертилигер, семенная часть которого — результат кладодификации (Schopf, 1976). Схематическое изображение других интерпретаций дают Retallack и Dilcher (1981b).

У *Dictyopteridium* (рис. 7.16,в; Gould, Delevogyas, 1977) края семенной пластинки разрастаются абаксиально и закрывают семена. В этой полузамкнутой капсуле семена погружены в густую сеть волосков. Форма и степень расщепленности семенных пластинок, их число на одном листе и количество семян — признаки, послужившие для выделения многочисленных родов. Некоторые из них внешне сходны с *Autunia*. У других *Arberiales* число семян редуцируется до одного (*Denkania*; рис. 7.16,д), а семенная пластинка становится купуловидной (как у *Umkomasiaceae*). У *Senothesa* семенная пластинка редуцирована (?) и семена, сидящие двумя рядами, плотно прижаты (или прикреплены) к листу. Степень видоизменения подстилающего листа сильно варьирует и слабо скоррелирована с перечисленными преобразованиями.

Семена *Arberiales* изучались с помощью мацерации (Pant, Nautiyal, 1960; Pant, 1977, 1982). Отмечена точно такая же дистальная лацерация салпинкса, как у некоторых *Peltaspermales* (табл. IV, фиг. 1).

Микроспороклады *Arberiales* однообразны. Более примитивными можно считать формы, у которых сильно ветвящиеся микроспороклады со свободными терминальными спорангиями попарно прикрываются к слабо измененному листу. У более продвинутых форм лист сильно редуцируется. Количество элементарных микроспороккладов на листе варьирует от рода к роду. Особняком стоит род *Kendostrobus*, имеющий вид стробила. Его принадлежность к *Arberiales* не очевидна.

Пыльца *Arberiales* различного типа. Достоверно связана с *Arberiales* протодисаккатная пыльца с ребристым телом (типа *Protohaploxurpinus*, как и у *Peltaspermales*) и безмешковая ребристая пыльца с легко отделяющимся телом. Возможно арбериевые продуцировали также протомоносаккатную и протодисаккатную нерребристую пыльцу.

В предлагаемой трактовке *Arberiales* образуют самостоятельную филогенетическую линию в пределах *Ginkgoopsida*. Surange и Chandra (1975) разделяют "глоссоптерид" на 6 семейств. Три из них с купуловидными семеносными пластинками (типа *Lidgettonia*, *Denkania* и *Partha*) они относят к *Pteridospermales* вместе с *Lyginopteridaceae*, *Corytospermaceae* и *Peltaspermaceae*. Семейства *Scutaceae*, *Dictyopteridaceae* и *Ottokariaceae* отнесены к *Glossopteridales*. Эта классификация предлагалась до того, как были исправлены реконструкции полиспермов *Arberiales* благодаря изучению петрифизированного материала. Если опираться только на полиспермы, то достаточно разделить *Arberiales* на два семейства (1) с сильно разветвленными и пазушными (?) полиспермами (типа *Arberia* и *Australoglossa*); (2) с типичными фертилигерами.

## в. ПРОЧИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ GINKGOOPSIDA

Порядки *Pentoxylales* и *Ephedrales*, имеющие платиспермические семена, отнесены ниже к *Ginkgoopsida*, но о первичности или вторичности платиспермии этих растений ничего неизвестно. У пентоксилеевых семена собраны в головчатые (или укороченные колосовидные) полиспермы, сидящие группами на верхушке побега. Эти полиспермы сравнивались с оказавшейся несостоятельной реконструкцией *Dictyopteridium* (считалось, что у этого рода семена сидят вокруг копического рецептакла). Микроспороклады

(*Sahnia*) ветвистые и завершаются группами свободных спорангиев, т.е. сравнимы с микроспорокладами *Arberiales*. Оси пентоксилеевых (*Pentoxylon*) описывались как полистелические и сравнивались с *Medullosa*. У *Pentoxylon* прирост древесины в меристелах более интенсивен центрипетально. Ход первичных проводящих пучков у *Pentoxylon*, как было показано, идентичен таковому в стеблях *Rhexoxylon* (*Umkomasiaceae*) и *Medullosa* (Steward, 1976). Вопросы, связанные с морфологией *Pentoxylales*, обсуждались Rao (1976—1978).

Порядки *Pentoxylales* и *Ephedrales* помещены в *Ginkgoopsida* условно, в предположении, что их платиспермия первична, поскольку в разнообразии форм, известных среди *Pinopsida*, эти порядки укладываются несравненно хуже. К *Ephedrales* могут принадлежать некоторые типы дисперсной ребристой пыльцы (Trevisan, 1980).

### 3. КЛАСС CYCADOPSIDA

Этот класс рассмотрен ниже менее подробно, так как филогенетически и таксономически существенные сведения или общеизвестны, или охвачены недавно опубликованными обзорами (Knoll, Rothwell, 1981; Millay, Taylor, 1979; Stidd, 1981; Taylor, Millay, 1979, 1981; Taylor, 1981). Порядки *Gnetales* и *Welwitschiales* указаны в ископаемом состоянии лишь по находкам пыльцы (Trevisan, 1980).

#### 1. СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ

К *Cycadopsida* отнесены голосеменные с радиоспермическими семенами и купулами (билатеральными и радиальными). В порядке *Lagenostomales* купулы обоих типов, одно- и многосемянные, собраны в безлистные, различно ветвящиеся полиспермы. У более продвинутого порядка *Trigonocarpaceae* семена вторично-бескупульные, прикрепляются к безлистным осям или облиственным неизменным вайям. У *Cycadales* такие же в принципе семена сидят на кладоспермах. У *Bennettitales* купула иногда снова становится свободной, полиспермы головчатые, иногда фруктификации облигатно обоеполые.

#### 6. ПОРЯДОК LAGENOSTOMALES (=LYGINOPTERIDALES)

Этот порядок объединяет наиболее примитивные из известных голосеменных (см. обзор: Taylor, Millay, 1981). Полиспермы перисто или дихотомически ветвящиеся. Купулы, а также их преобразования рассмотрены в разделе X—I. Микроспороклады различаются характером ветвления осей, степенью слияния спорангиев и симметрией синангиев. Распределить наиболее примитивные микроспороклады голосеменных между порядками *Lagenostomales* и *Calamopityales* сейчас невозможно. Оба порядка эволюционировали в направлении преобразования пучков свободных спорангиев в синангии, но у *Lagenostomales* синангии не переходят на листья. У наиболее продвинутых форм (*Feraxothesa*; рис. 7.6,ж) верхушки осей, несущих синангии, расширены в виде округлой или стреловидной подушечки, имитирующей редуцированные микроспорофиллы продвинутых *Ginkgoopsida*. Предпыльца округлая, трехлучевая, неотличимая от спор папоротников, или каватная.

Примитивные *Lagenostomales* и *Calamopityales* трудно различимы и в анатомическом строении стволов и веток. Пока только у *Lagenostomales* встречается кора *Dictyoxylon*-типа (склеренхимные пластины во внешнем слое коры часто анастомозируют). Для остальных *Lagenostomales* (как и для *Calamopityales*, *Trigonocarpaceae*, некоторых *Callistophytales* и прогимноспермов) характерна кора *Sparganium*-типа (склеренхимные пластины не анастомозируют, так что на отпечатках кора продольно испстрихована).

К *Lagenostomales* принадлежат пикносилические стволы *Pitus* диаметром до 2,5 м с широкой сердцевидной. Более тонкие ветки были протостелическими (*Tristichia*). Эти крупные деревья продуцировали многосемянные купулы типа *Calathospermum* (рис.

7.4,м, 7.5,м). Иногда прото- и эвстелические оси *Lagenostomales* и прогимноспермов трудно отличимы. В обеих группах повторяются конфигурации протостелы — трехлучевой или крестовидной (прогимноспермы *Triloboxylon* и *Tetraxylopteris*; лагеностомовые *Tristichia* и *Tetrastichia*). По строению черешков лагеностомовые четко отделяются от прогимноспермов (раздел III—4).

Особняком среди *Lagenostomales* стоят протостелические роды *Microspermopteris*, *Heterangium* и *Schopfiastrum*. Их протостела экзархная, метаксилема пронизана радиальными лучами паренхимы. Предполагается связь стеблей *Schopfiastrum* с листьями *Mariopteris* или *Sphenopteris*. Не исключено, что *Schopfiastrum* принадлежит каллистофитовым или каламопитиевым. Протостелическую структуру и Т-образные в сечении листовые следы имеют стебли *Buteoxylon*, возможно ассоциирующие с семенами *Tantalosperma*. Эти растения можно отнести к отдельному семейству *Buteoxylaceae* (Barnard, Long, 1973). Как и у *Calamopityales*, листья *Lagenostomales* часто имели вильчатый рахис.

#### в. ПОРЯДОК TRIGONOCARPALES (= MEDULLOSALES)

Род *Trigonocarpus* установлен по каменным ядрам семян, внутреннюю структуру которых установить нельзя. Такие же семена с сохранившейся анатомической структурой относят к роду *Pachytesta* (см. раздел III—1). *Trigonocarpaceles* появляются позже, чем *Lagenostomales*. Древнейшие семена, возможно принадлежащие к ним (*Bogoviczia*), известны в визе, но достоверные семена *Pachytesta*-типа (роды *Rhynchosperma* и *Rhynchogonium*) известны с серпуховского яруса (= намюра А).

Stidd (1981) показал, что у большинства описанных якобы женских вай за семена были приняты мужские фруктификации. Есть находки крупных семян, сходных с *Pachytesta*, прикрепляющихся к необлиственным осям. В других случаях семена прикреплялись к облиственным ваям. Об этом свидетельствует находка вайи *Alethopteris* с прикрепленными семенами (Taylor, 1981, с. 342, фиг. 7.13—18,а, в). Принадлежность *Alethopteris* к *Trigonocarpaceles* установлена находками синангиев типа *Dolerothera* в ассоциации с этими листьями (Ramanujam et al., 1974). Mamay (1962) описал род *Padgettia* по *Neuropteris*-подобным фрагментам перьев последнего порядка и изолированным перышкам с семенами. Таким образом, у части *Trigonocarpaceles* произошел тот же процесс, что и у *Ginloopsida* — пересадка семян на неизменную вайю, т.е. образование филлосперма.

Аналогичный процесс затронул синангии не сразу. Более древние синангии типа *Potoniea* располагались на безлистных побегах. Строение этих синангиев по-разному интерпретировалось в литературе. Судя по минерализованным экземплярам (Stidd, 1978), спорангии были размещены группами в ткани колоколовидного органа и концами слегка выступали за его плоскую дистальную поверхность. Предпыльца округлая трехлучевая с неясно ламеллярной экзиной, гомогенной сэксиной, покрытой зернами тапетального происхождения без внутренней полости (Taylor, 1982). Синангии *Aulacotheca* (Eggert, Kryder, 1969) были более простыми, сложными небольшим числом спорангиев. Они сидели на концах веточек сильно разветвленного микроспороклада, продуцировали пыльцу типа *Monoletes*. Синангии *Dolerothera* (рис. 7.6,д) может быть наиболее сложные среди всех голосеменных. Это крупные колоколовидные органы, пронизанные огромным количеством спорангиев, ряды которых сопровождаются щелевидными бороздами, в которые высыпалась пыльца. Общая конструкция *Dolerothera* реконструировалась по-разному (см. подробнее: Stidd, 1981; Rothwell, Eggert, 1982). Синангии прикреплялись к ваям типа *Alethopteris*, возможно замещающая перья последнего порядка (Ramanujam et al., 1974). Предпыльца типа *Monoletes*. Эти синангии венчают преобразование синангиев *Trigonocarpaceles* во все более сложные агрегаты (Millay, Taylor, 1979; Stidd, 1981). Синангии *Whittleseya* замещали боковые перышки на перьях последнего порядка непарноперистых *Neuropteris*.

Простейшие синангии *Trigonocarpaceles* можно легко вывести из синангиев *Lageno-*

stomaies. Показательно и некоторое сходство предпыльцы *Potonia* и некоторых лагностомовых. С другой стороны, предпыльцу типа *Monoletes* можно сравнить в организации экзины с микроспорами *Archeopteridales*, хотя у *Monoletes* развивается правильная система альвеол. Вблизи проксимальной щели экзины *Monoletes* устроена так же, как у папоротников (Taylor, 1978). У рода *Parasporothesa* (как у некоторых *Ginkgoopsida* и *Pinopsida*) произошло отслоение экзины. Образовались два мешка со сложной системой наружных складок. Интересно, что эти мешки, в отличие от мешковой пыльцы *Ginkgoopsida* и *Pinopsida* располагаются у полюсов (а не боков) вытянутой легтомы (рис. 7.7 № 20).

Хотя организация стеблей *Medullosa* в сущности эвстелическая (Basinger et al., 1974; Stidd, 1981), отложение вторичной древесины во все стороны от первичной ксилемы — важный признак, отличающий *Trigonocarpaceles* от *Lagenostomales*. Происхождение стволов типа *Medullosa* неизвестно. Из низов карбона описан род *Bostonia* (Stein, Beck, 1978) с тремя сосудистыми сегментами, каждый из которых окружен вторичной древесиной. Другой интригующий род *Quaestora* (Mapes, Rothwell, 1980) из серпуховского яруса (намюра А) сходен с *Medullosa* организацией черешков (типа *Myeloxylon*), но отличается крестовидной протостелой и попарно-перекрестным листорасположением. Выказывалось мнение, что *Quaestora* "может быть, свидетельствует о связи между *Calamopteryaceae* и *Medullosaceae*" (Stidd, 1981, с. 64). Однако сравнение *Quaestora* именно с *Calamopteryales*, а не примитивными *Lagenostomales* не вполне убедительно.

Морфология и возможные типы эволюции листвы *Trigonocarpaceles* (*Paripteris*, ассоциирует с *Potonia*; *Neuropteris*, *Alethopteris* и др.) проанализированы Лавейном с сотрудниками (Laveine, 1967; Laveine et al., 1977). К сожалению, систематическое положение родов, занимающих ключевое положение в предложенных линиях (*Callipteridium*, *Margaritopteris*) недостаточно ясно. Судя по ассоциирующим семенам, *C. pteridium* (Schl.) Zeill. принадлежит к *Trigonocarpaceles* (Wendel, 1980). В то же время перья некоторых видов *Callipteridium* очень сходны с *Callipteris* (*Ginkgoopsida*). Род *Margaritopteris* имеет немало общего с *Dicksonites* (*Callistophytales*) и некоторыми *Neuropteris* (*Trigonocarpaceles*).

Время вымирания *Trigonocarpaceles* неизвестно. Самые поздние находки *Neuropteris* относятся к верхней перми (Ангариды).

#### г. ПОРЯДОК CYCADALES

Ископаемые *Cycadales* отчасти близки к современным родам и тогда не добавляют ничего существенного к характеристике порядка. Delevogyas и Hope (1976; Delevogyas, 1982) считают, что лептокаульные кустарники — исходная жизненная форма среди цикадовых и бешпеттитовых. Они описали эту жизненную форму у верхнетриасового *Leptosycas* со сложноперистыми листьями (листья более поздних цикадовых просто-перистые или простые). Красилов (1979) описал из верхнего мела листья, по строению эпидермы очень сходные с *Sycas*, и заключил, что этот род геологически довольно молодой, хотя его кладоспермы считаются архаичными. Против этой общей точки зрения выступает и Мееус (1963). Он считает, что листоподобный кладосперм *Sycas* произошел путем слияния целого "цикадового стробила" типа *Beania* с подстилающей брактеей (стегофиллом). Harris (1976) хотя и разделяет общее мнение о примитивности кладоспермов *Sycas*, но сомневается, что примитивно и своеобразное чередование листьев и мегаспорофиллов. Предок *Sycas* скорее имел ветвящийся ствол, продуцирующий крупную терминальную женскую шишку, состоящую из подобных *Sycas* мегаспорофиллов.

Matay (1976) гипотетически связывает происхождение цикадовых с нижнепермскими родами *Archaeosycas* и *Phasmatosycas*, несущими семена в нижней части листа или на черешке простого листа (рис. 7.17, б, в). Эти роды он сравнивает с карбовым *Spermopteris* (рис. 7.17, а). Строение семян этих родов недостаточно ясно. На отпечатках семена *Spermopteris* скорее выглядят как платиспермические, предполагаемые площадки их прикрепления к листу вытянуты поперек оси листа (как у *Stiphorus*, *Pelta-*

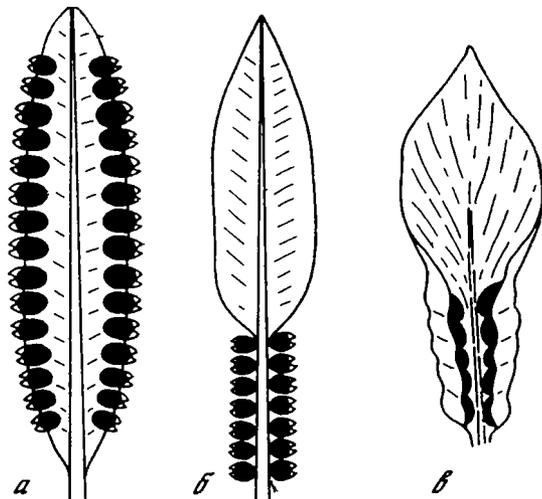


Рис. 7.17. Предполагаемые палеозойские предки *Cusadales* из Северной Америки. а — *Speropteris*, верхний карбон; б — *Phasmatosucas*, нижняя пермь; в — *Arhaeosucas*, нижняя пермь. (Из Matay, 1976, с изменениями.)

spermatocaeae). Семена *Phasmatosucas* были мацерированы. По строению кутикулярных мембран и присутствию смоляных телец эти семена сходны с юрским цикадовым *Beania* (по не с современными *Cusadales*). *Delevogyas* (1982) считает, что эти семена уплощены билатерально и в этом отношении не сходны с цикадовыми. Он склонен искать предков цикадовых среди палеозойских растений типа *Egopteris* и *Tinsleya*, которые отпесены выше к *Ginkgoopsida*.

Юрская *Beania* отличается от современных цикадовых лептокаульными побегами и рыхлыми сложными полиспермами, длинная ось которых несет кладоспермы с тонкой ножкой и дистальной пластинкой. На верхней стороне пластинки располагается пара семян (для сравнения отметим, что у *Ginkgoopsida* семена всегда абаксиальные). Поскольку сопровождающие листья относятся к *Nilssonia*, эти растения выделялись в семейство *Nilssoniaceae* и даже порядок *Nilssoniales*. Такие же листья ассоциируют с родом *Dirhopalostachys* семейства *Dirhopalostachyaceae* (Krassilov, 1975), у которого полиспермы имеют сходный облик, а семена полностью замкнуты в разросшейся дистальной пластинке.

Геологическая летопись, таким образом, не дает ясных указаний на происхождение *Cusadales*. Лишь методом исключения можно их связать с *Trigonocarales* (по строению семян). *Bierhorst* (1971, с. 380) указывает, что у современных цикадовых помимо свободных спорангиев нередко отмечаются aberrантные попарно сросшиеся спорангии. Он допускает, что у предков цикадовых могли быть синангии, а свободные спорангии — вторичный признак. Разумеется, это — слабый намек на филогенетическую связь с *Trigonocarales*. Возможно, что палеозойских предков цикадовых надо искать в Катазии, где в перми много листьев цикадофитового облика. К сожалению их эпидермальное строение и ассоциирующие фруктификации неизвестны<sup>15</sup>).

#### д. ПОРЯДОК BENNETTITALES

Исправления в ставшую классической реконструкцию "цветков" беннеттитов внесли сначала *Delevogyas* (1968), а затем *Seret* (1974). Оказалось, что перистые микропорифиллы не разворачивались при созревании "цветка". *Delevogyas* (1982) показал, что у большинства беннеттитов были тонкие ветвящиеся (лептокаульные) побеги. По aberrантным устьицам было подтверждено их мезогенное (или мезоперигенное) развитие (Krassilov, 1976—1978). Считалось, что устьица беннеттитовых и цикадовых резко отличаются составом дорзального бабочковидного утолщения замыкающих клеток (кутинизация у первых, лигнификация у вторых). *Webb* (1981) нашел в верхнем триасе *Nilssonia* с такими же утолщениями, как у беннеттитов.

В остальном сложившиеся в учебниках и сводках представления о беннеттитах удержались (Andrews, 1961; Bierhorst, 1971; Sporne, 1965). Семена беннеттитовых радиоспермические, но в отличие от цикадовых иногда имеют свободную купулу, т.е. были (в терминологии покрытосеменных) битегмическими. Неясно, соответствует ли эта купула дополнительному покрову (как у *Gnetum*) или появилась как реверсия к примитивным одпосемянным купулам.

Происхождение беннеттитовых неизвестно. Stidd (1980, 1981) указал на сходство микроспорофиллов с синангием беннеттитовых и тригонокарповых (правда, у беннеттитовых была однобородная пыльца, а не однолучевая предпыльца). Он считает, что микроспорофиллы беннеттитовых (об их разнообразии см.: Schweitzer, 1977) произошли и, отчасти, эволюционировали в дальнейшем за счет неотении. Формирование женских фруктификаций беннеттитов совершенно непонятно. Предлагавшиеся способы их выведения из фруктификаций более древних голосеменных (например, Meeuse, 1963) целиком гипотетичны. Предков беннеттитов (как и цикадовых) скорее всего надо искать в перми Катазии.

#### 4. К Л А С С PINOPSIDA (CONIFEROPSIDA)

##### а. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В новейших системах голосеменных ясно ощущается тенденция к группировке традиционных семейств хвойных в несколько порядков и повышению ранга хвойных в целом (без кордаитов) до подкласса (Тахтаджян, 1978) или даже класса (Taylor, 1981). Вслед за Florin (1951) тиссовые нередко рассматриваются отдельно от хвойных, иногда как самостоятельный класс (например, Melchior и Werdermann в Engler, 1954). В соответствии с консервативной точкой зрения, выраженной в разделе II-3, в классе Pinopsida ниже выделяются всего два порядка — Cordaitanthales и Pinales. В один класс с хвойными и кордаитантовыми часто включаются гинкговые, о которых уже много говорилось выше. Сейчас отметим лишь одно, по-видимому, очень важное отличие Ginkgoopsida и Pinopsida. В тех случаях, когда мы уверенно определяем ориентировку семян по отношению к несущему их органу, то оказывается (рис. 7.18), что у продвинутых Ginkgoopsida (*Peltaspermales*, *Leptostrobales*, *Ginkgoales*) главная плоскость семени располагается радиально по отношению к оси, а у Pinopsida — тангентально (если считать семенную чешую видоизмененным укороченным побегом).

Систематику Pinopsida из-за неустойчивости многих признаков приходится строить конгрегационно. Пока можно предложить лишь один достаточно выдержанный критерий разделения порядков Cordaitanthales и Pinales. Это строение листвы. У Cordaitanthales жилкование веерное, жилки многочисленные и выходят в боковые края. У хвойных в листе одна или две жилки, а если более двух, то все они направляются в верхушку листа, где слегка сходятся (как у *Cardioplepidaceae*).

##### б. ПОРЯДОК CORDAITANTHALES

Сразу отметим, что номенклатура фруктификаций Cordaitanthales нуждается в исправлениях. Grand'Eury обнаружил родовое название *Cordaianthus* годом позже (1877), чем это сделал Feistmantel для *Cordaitanthus* (1876). Типовые виды обоих родов установлены по отпечаткам с фитолеймой. Сохранность этих экземпляров такова, что даже пол фруктификаций неизвестен. Тем не менее родовое название *Cordaianthus* Grand'Eury стали прилагать к остаткам с сохранившимся анатомическим строением, причем как женским, так и мужским. После установления особого рода *Gothania* для микроспорокладов, внешне сходных и с *Cordaianthus*, и с *Cordaitanthus*, возник вопрос, можно ли относить к *Cordaianthus* все женские фруктификации (часть их вполне может принадлежать *Gothania*) вместе с отличающимися от *Gothania* мужскими фруктифи-

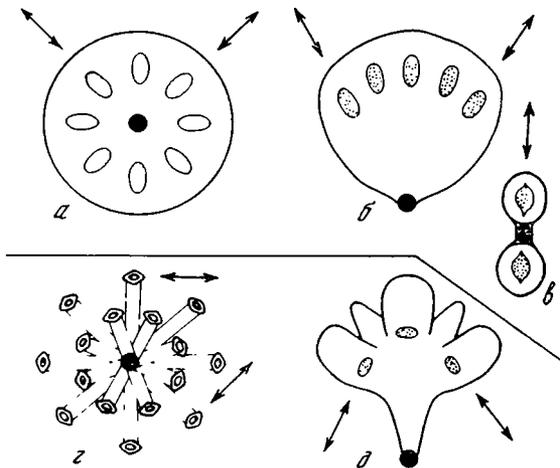


Рис. 7.18. Различная ориентация семян (пунктиром показаны только семенные рубцы) по отношению к оси полисперма (черный кружок) у *Ginkgoopsida* (а—в) и *Pinopsida* (г, д). Удлинение семенных рубцов предположительно соответствует главной плоскости симметрии семян

а — абаксиальный вид пельтоиды *Peltaspermatum* (см. также рис. 7.5 к и рис. 7.15 №11); б — вид изнутри створки *Leptostrobis* (см. также рис. 7.15 №16); в — парный кладосперм *Ginkgo* (см. также рис. 7.15 №17); г — абаксиальный вид зонтиковидного полисперма *Gaussia cristata* (см. также рис. 7.5 г, 7.20 л, табл. V, фиг. 8); д — адаксиальный вид семенной чешуи *Pseudovoltzia* (см. также рис. 7.21 а, б)

кациями. Целесообразно в будущем сохранить приоритетное родовое название *Cordaitanthus* для всех фруктификаций обоего пола, представленных отпечатками с фитолеймой. Название *Cordaitanthus* следует упразднить. Для фоссилий с сохранившимся анатомическим строением должны быть введены особые родовые названия, различные для мужских и женских фруктификаций<sup>16</sup>.

К сведениям о кордаитантовых ("Cordaitales"), вошедшим в учебники и сводки, можно добавить немало существенного. Rothwell (1977) показал, что пазушные комплексы *Cordaitanthus* сидят на оси фруктификации не двумя, а четырьмя попарно сближенными рядами (такой стеготаксис известен у прогимноспермов *Protopytalés*). Daghlian и Taylor (1979) описали детали строения мужских фруктификаций *Gothania*, у которых микроспорангии располагались на спорангиофорах дистально, но не пучками, как у *Cordaitanthus*, а в один ряд. Rothwell (1982a) детально описал *Cordaitanthus duquesnensis* Roth. Этот новый вид включает в себя изолированные пазушные комплексы, состоящие из главной оси, в основании которой расположены стерильные чешуи, а в верхней части — семяножки. Некоторые семена абортированы. Семяножки с опавшими семенами на верхушке расширены и загнуты наружу.

Судя по стратиграфическому положению отдельных видов, у *Cordaitanthales* семяножки сначала были длинными и ветвистыми (рис. 7.19, ж), а затем редуцировались, так что семена оказались или среди чешуй пазушного комплекса или на верхушке его оси. Если принять соответствие интегумента *Cordaitanthales* и билатеральной купулы примитивных *Lagenostomales*, то ветвящаяся семяножка древних *Cordaitanthales* можно гомологизировать с ветвящимся безлиственным полиспермом *Lagenostomales*. Чешуи пазушного комплекса можно гомологизировать с катафиллами, известными в основании вайи некоторых *Lagenostomales*. Заметим, что в поперечном сечении чешуи пазушного комплекса *Cordaitanthus* овальные или в форме полумесяца, а семяножки — звездчатые (Rothwell, 1982a).

Листья типа *Cordaites* иногда с почти параллельным жилкованием, поразительно



Р и с. 7.19. Фруктификации пермских ангарских *vojnovskyaceae* (а—е) и карбоновых еврамерийских *Cordaitanthaceae* (ж—л). Гомологичные части на а и ж показаны черным

а, б — сложный полисперм (а) и изолированное семя (б) *Vojnovskya paradoxa* Neub. (см. также рис. 7.9 а—д); в — микроспороклад *Kuznetskia planiuscula* S. Meyen, ассоциирующий с листьями *Cordaites*; г — *Kuznetskia* sp., дистальная группа спорангиев; на стенке спорангиев имеются удлиненные темные тельца; д — семя *Samatopsis irregularis*, ассоциирующее с микроспорокладами *Kuznetskia* и листьями *Cordaites*; е — семя *Sylvella* ассоциирующее с листьями *Cordaites*; ж — *Cordaitanthus* с ветвящимися семяножками; з — пазушный микроспороклад *Cordaitanthus* с дистальными пучками спорангиев; и — макроспорофилл *Cordaitanthus*; к — микроспорофилл *Gothania*; л — пазушный полисперм *C. duquesnensis* с abortивными (белые кружки) и опавшими (показаны прерывистой линией) семенами. (Рисунки с изменениями или сделаны по фотографиям из: з — Andrews, 1961; и — Florin, 1951; д — Rothwell, 1982a.)

отличаются от листьев более древних семенных растений. Есть однако некоторое сходство между листьями *Cordaites*, имеющими пучки, сопровождаемые склеренхимными тяжами, и уплощенными черешками лагеностомовых с многочисленными параллельными проводящими пучками и кортикальными тяжами. (Профессор Дабер обратил внимание автора на важность наличия склеренхимы в этом сравнении.) Другими словами, листья *Cordaites* могли образоваться путем модификации лагеностомовых.

По строению стволов связать *Cordaitanthales* с более примитивными голосеменными нельзя из-за отсутствия четких филогенетических маркеров. Толстые пикноксилитические стволы, соизмеримые по толщине вторичной древесины с кордаитантовыми, пока известны в нижнем карбоне только у *Pitus* (*Lagenostomales*).

Представления о разнообразии *Cordaitanthales* сильно дополняются материалами по ангарским представителям этого порядка (Мейен, 1982a, 1982б), а именно по семействам *Vojnovskyaceae* (рис. 7.19 а—е) и *Ruflojiaceae* (табл. III, фиг. 3—7, табл. V; рис. 7.20). Первоначально *Vojnovskya* (пермь) интерпретировалась как обоеполая фруктификация, что послужило выделению порядка *Vojnovskyales* (Нейбург, 1955, 1965) с одним семейством *Vojnovskyaceae* (Нейбург, 1963). Ревизия типового материала показала отсутствие микроспорофиллов. Фертильный побег (рис. 7.9, в—д; 7.19, а) состоит из толстой оси с сидящими на ней по разреженной спирали брактеем (*Nephropsis*), имеющими длинный черешок и ромбическую пластинку с многочисленными жилками. Несколькими выше пазухи брактеей к оси прикрепляется обратноконический полисперм, покрытый мелкими чешуями на большей его части и несущий на уплощенной

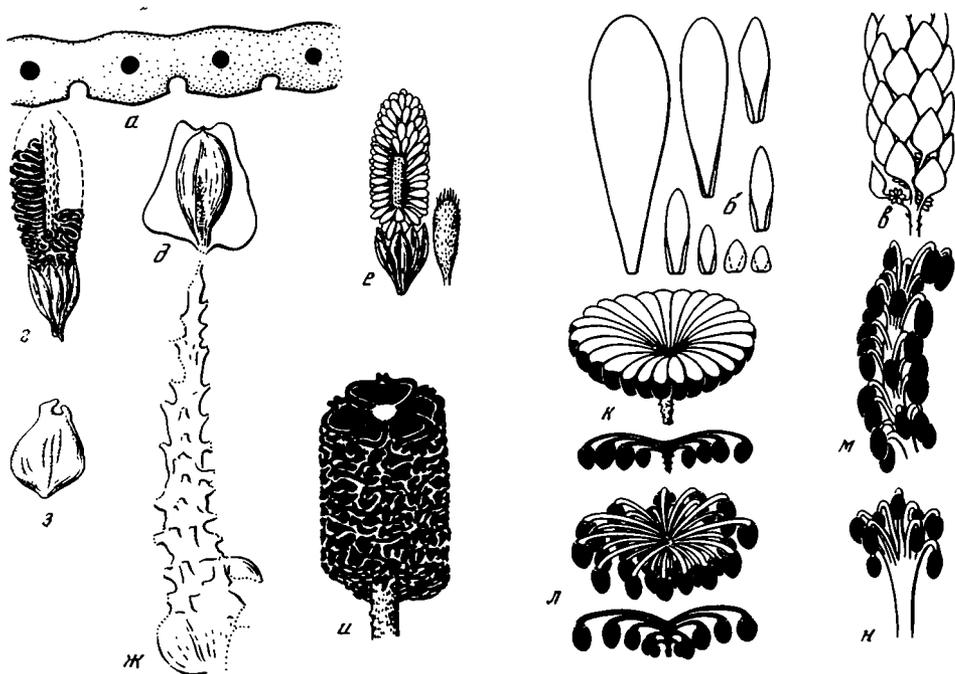


Рис. 7.20. Семейство Ruffloiaceae, верхний палеозой Ангариды

а — схема поперечного сечения листа *Ruffloia*, показаны жилки (черные кружки) и дорзальные устьичные желобки; б — гетеробластический листовой ряд *Ruffloia* (более полный см.: Мейен, 1966); в — микростробил *Cladostrobilus lutiginii* (см. также табл. III, фиг. 3—5); г — реконструкция колосовидного полисперма "Rs", ассоциирующего с *Ruffloia synensis* (Zal.) S. Meyen (листья) и *Pechorostrobilus bogovii* S. Meyen (микроспорклады); д — изолированное семя типа *Samaropsis* того же полисперма (любезно предоставленное И.А. Игнатьевым); е — микроспорангий *P. bogovii* и его спорангий с апикальными волосками и удлиненными темными тельцами в стенке; ж, з — ось полисперма с опавшими семенами, и ассоциирующее второе семя (любезно предоставлено И.А. Игнатьевым); и — реконструкция колосовидного полисперма *Bardosarpus depressus* (Schm.) Neub.; к, л — реконструкции *Gaussia scutellata* (к) и *G. cristata* (л, см. также рис. 7.18 г; табл. V, фиг. 8); м, н — реконструкции крайних членов вариационного ряда *Kryulovia sibirica* Chachl. (более полную серию см. на табл. V, фиг. 1—7)

верхушке продолговатые межсеменные чешуи и семена между ними. Найдено всего два полисперма с единичными неопавшими семенами. (Менее вероятно, что органы, рассматриваемые как короткие чешуи, являются семяножками, т.е. семена густо покрывали полисперм, как это наблюдается у Ruffloiaceae.)

*Vojnovskya* вполне сопоставима с *Cordaitanthus*, но отличается более листоподобной брактеей, отчетливым спиральным расположением и конической осью пазушных комплексов. Этих различий недостаточно для выделения особого порядка, тем более, что с *Vojnovskya* ассоциируют листья, вполне удовлетворяющие диагнозу рода *Cordaites* (рис. 7.9, а).

О мужских фруктификациях *Vojnovskyaceae* можно судить лишь по роду *Kuznetskia* (рис. 7.19, в, г) из более молодых отложений перми. Это изолированные сильно ветвистые микроспорклады. Несомненна их прижизненная связь с семенами *Samaropsis irregularis* Neub. (рис. 7.19, д) и мелколистными *Cordaites* с так называемым "сульцивным жилкованием" (Мейен, 1966; Мейен, 1970). По эпидермальному строению эти листья особенно близки к *Cordaites*, ассоциирующим с *Cordaitanthus* (Мейен, 1966). Пыльца *Kuznetskia* протомовосаккатная с редкими и мелкими просветами в протокаксе.

Для семейства Ruffloiaceae (табл. III, фиг. 6, 7; рис. 7.20, а, б) характерны листья

(*Ruflogia*) с дорзальными желобками, в которых сконцентрированы устья (Мейен, 1966; Meyen, 1970). Наиболее древние полиспермы *Krylovia* (известны со среднего карбона) кистевидные, но степень удлинения оси сильно варьирует в пределах вида (рис. 7.20 м, н; табл. V, фиг. 1—7). Когда ось сильно укорочена, полиспермы *Krylovia* становятся сходными с *Gaussia cristata* Neub. (табл. V, фиг. 8; верхний карбон), у которой ось еще сильнее укорочена, а семяножки акропетально удлиняются и образуют правильный зонтик (рис. 7.20, к). На концах семяножки загнуты наружу и назад, расширены и несут отчетливый тангентально вытянутый семенной рубец. Семена на нижних коротких семяножках абортрованы. У *G. scutellata* Neub. (рис. 7.20, л; нижняя пермь) семяножек много больше и их концы складываются в отчетливые парастихи с поперечноромбическими семенными рубцами, иногда несущими точечный рубчик проводящего пучка.

Красилов и Бурого (Krassilov, Burago, 1981) дают *G. scutellata* совершенно другую интерпретацию. Они считают, что семена были заключены вовнутрь купуловидных структур ("лучей", "rays"), т.е. семяножек в данной выше интерпретации. Расширенную верхушку семяножек с рубцом они описывают как расширенную часть луча с воронковидной полостью, венчаемой обугленной пыльцеулавливающей каплей. Ошибки, допущенные Красиловым и Бурого при интерпретации *G. scutellata* и *Vojnovskya* (они не заметили принципиальной разницы между этими родами) подробно разобраны в другом месте (Meyen, 1982b, "Addendum"). Сейчас укажем только, что Красилов и Бурого не учли главного — принципиального сходства обоих видов *Gaussia* между собой, а также между *G. cristata* и теми экземплярами *Krylovia*, у которых ось укорочена, а семена собраны на расширенной верхушке. Интерпретация *Krylovia* совершенно очевидна, так как семена были найдены в прикреплении к семяножкам. С другой стороны, семяножки *Krylovia*, с их расширенными и загнутыми верхушками, близко сходны с семяножками *Cordaitanthus duquesnensis* (см. выше). Впечатление о размещении семян *G. scutellata* внутри лучей возникло у Красилова и Бурого от того, что они изучали сильно сплюснутый образец. При сплюсывании базальные семена с короткими семяножками были спроецированы на нижние части более длинных апикальных семяножек. Кроме этого в реконструкции *G. scutellata* Красиловым и Бурого ошибочно показана головчатая, а не зонтиковидная форма полисперма.

У *Bardocarpus* (нижняя пермь) ось, в отличие от *Gaussia*, удлинена, семяножки редуцированы и семена сидят по компактной спирали по всей оси (рис. 7.20, и). Семеновая ось верхнепермских полиспермов, ассоциирующих с листьями *Ruflogia sypensis* (Zal.) S. Meyen (условно обозначим эти полиспермы *Rs*)<sup>17</sup>, устроена так же (рис. 7.20, г, д). Нижняя часть оси закрыта оберткой из чешуй типа *Leporphyllum*. Ассоциирующие семена типа *Samaropsis*, а микроспороклады — типа *Pechorostrobis* (рис. 7.20, е). В предыдущих работах (Мейен, 1982а, 1982б) чешуи в основании *Rs* были неверно изображены более тонкими и распростертыми, а *Pechorostrobis* был ошибочно отнесен к *Vojnovskyaceae* из-за того, что его пыльца протомonosаккатная (*Cordaitina*). Интересно, что у *Pechorostrobis* и *Rs* спорангии и семена занимают одно и то же положение на осях с одинаковой базальной оберткой из чешуй типа *Leporphyllum*.

Раньше было показано (Maheshwari, Meyen, 1975), что с листьями *Ruflogia ex gr. brevifolia* (Gorel.) S. Meyen ассоциируют микростробилы *Cladostrobis* (рис. 7.20 в) со своеобразной пыльцой *Cladaitina* (рис. 7.7 № 8; табл. III, фиг. 3—5), ретикулоидный мешок которой охватывает всю дистальную сторону. Микроспорофиллы *Cladostrobis* (как у некоторых хвойных) состоят из дистального щитка и тонкой ножки, несущей пучки спорангиев.

Таким образом, у *Ruflogiaceae* полиспермы были устроены примерно по единому плану, а микроспороклады — двух типов и оба отличаются от *Kuznetskia* (*Vojnovskyaceae*). В то же время пыльца *Kuznetskia* и *Pechorostrobis* сходна по структуре.

Напомним, что среди *Cordaitanthaceae* также отмечается существенное различие в

расположении микроспорангиев на спорангиофорах (различными пучками или в один ряд: рис. 7.19: и, к; см. выше) и строению пыльцы (Millay, Taylor, 1974, 1976). Порядку Cordaitanthales в целом, как и Pinales, были свойственны высокая изменчивость в строении мужских фруктификаций и "мобильность" микроспорангиев.

Семена известны лишь у части родов Vojnovskyaceae и Rufloriaceae. У Vojnovskyaceae семена были с парными короткими апикальными выростами и многочисленными трихомами (рис. 7.19, б). Kuznetskia сопровождается семенами Samaropsis с тонкими крылатками (рис. 7.19 д), а некоторые листья Cordaites — семенами Sylvella (рис. 7.19 е) с крупной асимметричной крылаткой (как у семян хвойных типа Pityospermum). Семена Bardocarpus (рис. 7.20 и) крупные, поперечно вытянутые, с длинными и сближенными апикальными рожками. Семена Samaropsis с расставленными рожками неодинаковой длины сопровождают оси, близкие по строению к Rs (рис. 7.20, д). Таким образом, у этих двух семейств в перми вырабатывается такая же двурогая верхушка семян, как у многих Ginkgoopsida.

## в. ПОРЯДОК PINALES (= CONIFERALES)

Сведения о древнейших хвойных (Lebachiaceae) и их возможных связях с Cordaitanthales широко вошли в литературу и поэтому не нуждаются в рассмотрении. Miller (1977, 1982) Schweitzer (1963), Красилов (1971) и Stockey (1981) опубликовали хорошие обзоры по хвойным. Недавно были опубликованы полные обзоры по Cheirolepidiaceae (Alvin, 1982) и Araucariaceae (Stockey, 1982). Ниже излагаются более новые данные, наиболее важные для понимания эволюции хвойных.

После работ Florin (1938—1945, 1951) широко признано происхождение хвойных от довольно примитивных Cordaitanthales. Флорин сконцентрировал внимание на преобразованиях полиспермов. Его описания полиспермов Lebachia в основном подтверждены анатомическими исследованиями Rothwell (1982b), который обнаружил высокоспециализированное строение листьев, уплотненность женских пазушных комплексов, несущих семезачтки на концах адаксиально расположенных чешуй, бифациальность семян (они имеют лишь одну плоскость симметрии).

Гораздо менее понятно происхождение микроспорокладов хвойных. Они резко отличаются от микроспорокладов Cordaitanthales. Правда, внутри порядка Cordaitanthales типы микроспорокладов также пока нельзя связать общепринятыми модусами преобразования.

Переход от Lebachiaceae к более продвинутым хвойным пока не прослежен. По строению листьев и микроспорофиллов Lebachiaceae принципиально не отличаются от более молодых хвойных, но семенной чешуи у них еще нет. Florin (1951) помещал между Lebachiaceae и прочими хвойными верхнепермский род Pseudovoltzia. Однако Schweitzer (1963) убедительно показал ошибочность данной Florin интерпретации семенной чешуи Pseudovoltzia и других Voltziaceae. Оказалось, что Walton (1928) правильно указал на прикрепление семян Pseudovoltzia непосредственно к средней части настоящей семенной чешуи (рис. 7.21, а, б). Длинных семяножек, налегавших на семенную чешую, как это изображал Флорин, у вольщевых не было (Флорин допустил здесь ту же ошибку, что и при интерпретации Trichoritys; см. раздел IV-2-а). Между пазушным комплексом Lebachiaceae и настоящей семенной чешуей снова возник морфологический hiatus. Schweitzer поддержал выведение Lebachiaceae из Cordaitanthales, но отнес к потомкам лебахиевых лишь Palissyaceae и Cephalotaxaceae. Остальные хвойные, по его мнению, эволюционировали независимо, причем у Pseudovoltzia и Ullmannia органами, несущими семена, якобы были модифицированные листья. На сходство семенных чешуй с листьями по тератологическим экземплярам современных хвойных указывали также Guédes и Dupuy (1974). Старая дискуссия о гомологиях семенной чешуи хвойных продолжается.

Возможность новых подходов к этой проблеме открывает изучение Sashinia из



Рис. 7.21. а, б — *Pseudovoltzia liebeana* (Gein.) Flor., верхняя пермь Западной Европы: а — васкуляризация пазушного комплекса; б — реконструкция семенной чешуи, семена показаны прерывистой линией (см. также рис. 7.18 д, 7.22 г); в—и — *Sashinia*, верхи перми, татаринская флора; в — реконструкция женского пазушного комплекса; г, д — абаксальный вид (г) и продольный разрез (д) семяножки с дистальной подушкой и семенем под ней (показано черным); е — микростробил; ж — микроспorangий; з — протосаккатная пыльца типа *Scutasporites*; и — длинный вегетативный побег, несущий короткие ответвления (*Quadrocladus divinisensis* S. Meyen). (Рисунки с изменениями из: а, б — Schweitzer, 1963.)

верхов перми (рис. 7.21, в—и; Meyen, 1981b). По строению листьев, микроспорклатов и пыльцы *Sashinia* вполне сопоставима с продвинутыми хвойными. Женские органы размножения очень своеобразны. Брактеи отличаются от вегетативных листьев лишь большими размерами. Пазушный комплекс сложен обычными вегетативными листьями в нижней части и листоподобными семяножками на верхушке. Семяножки венчаются подушковидными вздутиями (они, по аналогии с распространенной реконструкцией *Ernestiodendron*, раньше ошибочно принимались за сами семена, — Meyen, 1981b), похожими на расширенные верхушки листьев (рис. 7.21, г, д). Семя прикреплялось абаксально ниже изгиба семяножки и закрывалось подушковидным вздутием. Таким образом, четыре типа органов, сильно отличающихся у *Cordaitanthales* и *Lebachia* (вегетативные листья, брактеи, чешуи пазушного комплекса и семяножки) у *Sashinia* различаются главным образом размерами (рис. 7.9). Очевидно, эта унификация органов — результат распространения онтогенетической программы вегетативного листа на другие органы. Если такая дедифференциация органов в принципе возможна, то многое в эволюции хвойных предстает в новом свете. Листовые признаки у тератологических чешуй могут быть следствием того же механизма, которым, кстати, Rothwell (1982b) объясняет возникновение листьев хвойных (см. раздел III-4—в).

Семена *Sashinia* прикрепляются к абаксальной стороне семяножек, тогда как у *Voltziaceae* они сидят на чешуях адаксально. Однако, какая сторона семенной чешуи *Voltziaceae* должна считаться морфологически (а не топографически) верхней? Если, как считал Флорин, пятилопастная чешуя *Pseudovoltzia* возникла путем вентрального срастания чешуй пазушного комплекса, то вся поверхность слитной части семенной чешуи будет соответствовать нижней стороне исходных чешуй (рис. 7.22; 7.23). Верхней стороне будут отвечать лишь внутренние, обращенные друг к другу поверхности дистальных "пальцев". Тогда семена *Sashinia* и *Pseudovoltzia* окажутся на одной, а именно на морфологически нижней (у *Pseudovoltzia* — топографически верхней) стороне несущего органа.

Вероятно в действительности при образовании семенной чешуи сливались не стерильные чешуи пазушного комплекса, а семяножки, устроенные так же, как у *Sashinia*. Тогда не требуется допускать перехода терминальных семян (как у *Lebachia*)

на новое место. Редукция чешуй в основании пазушного комплекса отмечена у *Ernestiodendron*. Автор изучал женские фруктификации лебахиевых в Музее естествознания (*Museum für Naturkunde*) в Берлине. Эти образцы частью являются оригиналами к монографии Р. Флорина (*Florin*, 1938—1945), а частью — дубликатами с написанными Флорином этикетками. Он отнес фруктификации к *Walchiostrobus* sp., *W. gothanii* Flor. и *W. falciculatus* Flor. и связал их со стерильными побегами *Ernestiodendron*. Некоторые из образцов — это изолированные пазушные комплексы, на других наблюдается их прикрепление к оси. Изолированные пазушные комплексы двух типов, они показаны на рис. 7.22 д—и (*Florin*, 1940, табл. 153/154, фиг. 15—17; табл. 163, 164, фиг. 3—4). Тип А — это уплощенный орган, состоящий из семяножек, явно слившихся возле основания и несущих отчетливо субапикальные семенные рубцы (рис. 7.22, и). В некоторых случаях могло сохраниться абортированное семя (рис. 7.22, д, ж, з) и тогда субапикальный контур семяножки открыт вверх. Стерильные чешуи, сопровождающие семяножки, или отсутствуют, или их наличие сомнительно (рис. 7.22, и; *Florin*, 1940, табл. 153/154, фиг. 19, 20). Флорин полагал, что контур, трактуемый здесь как семенной рубец или абортированное инвертированное семя, является нуцеллюсом семени и тем самым он делал заключение, что семена ортотропные и апикальные (рис. 7.22, е). Однако когда эти контуры наверху закрыты, они бесспорно идентичны как по размеру, так и по общему виду семенным рубцам у *Pseudovoltzia*. Нет никаких намеков на микропиле между контуром и верхушкой семяножки (рис. 7.22, и). Автор убежден, что это типичные семенные рубцы, точно такие же, как те, которые можно наблюдать на других полиспермах голосеменных с опавшими семенами (*Dicksonites*, *Biarmopteris*, *Peltaspermum*, *Leptostrobus*, *Gaussia* и др.). Это означает, что семяножки отличаются от таковых *Sashinia* только отсутствием загнутой дистальной подушечки. С другой стороны, семяножки, несущие или семенные рубцы, или абортированные семена, несомненно сливаются возле своих оснований, и вся структура явно уплощена. Орган, получающийся в результате слияния и уплощения, сравним с семенной чешуей *Pseudovoltzia*, причем отличается только субапикальным положением семенных рубцов (они смещаются к основанию семяножки у *Pseudovoltzia*).

В пазушных комплексах типа В такой же уплощенный орган, состоящий из слившихся семяножек, сопровождается стерильными чешуями. *Florin* (1940) изобразил такие остатки на табл. 163/164, фиг. 3 и 4. Некоторые из чешуй располагаются базально и очевидно соответствуют стерильным чешуям *Sashinia* (и *Cordaitanthales*). Другие чешуи располагаются между семяножками (и позади них), близко напоминая по своему положению стерильные лопасти семенной чешуи *Pseudovoltzia*. Вероятно, они являются стерилизованными семяножками.

Пазушные комплексы обоих типов (А и В) известны в прикреплении, но пока неясно, различаются ли они таксономически или же их различие связано с различным расположением на главной оси.

В любом случае можно заключить, что пазушный комплекс *Walchiostrobus* — *Ernestiodendron* близко сходен с семенной чешуей *Pseudovoltzia*. Если признать гомологию между семенными чешуями *Pseudovoltzia* и более молодых хвойных, можно сделать вывод, что семенная чешуя хвойных произошла в результате слияния семяножек, имеющих определенные признаки листьев (как у *Sashinia*), но не от слившихся стерильных чешуй пазушного комплекса, как это считал Флорин. Более близкое отношение *Pseudovoltzia* к *Ernestiodendron*, а не к *Lebachia*, созвучно с эпидермальными признаками первых двух родов.

Таким образом, к типичной семенной чешуе хвойных мог вести следующий ряд преобразований в пазушном комплексе (рис. 7.22, б—г; 7.23). В качестве исходной точки можно принять организацию типа *Sashinia* (не род *Sashinia* как таковой) с базальными стерильными чешуями, свободными семяножками, имеющими субапикально прикрепленные семена и возможно загнутую верхушку (рис. 7.22, б). Далее, стерильные семенные чешуи исчезают, а семяножки сливаются в основании и выпрямляются. Семяножки, обращенные к брактее, становятся стерильными (рис. 7.22, в).

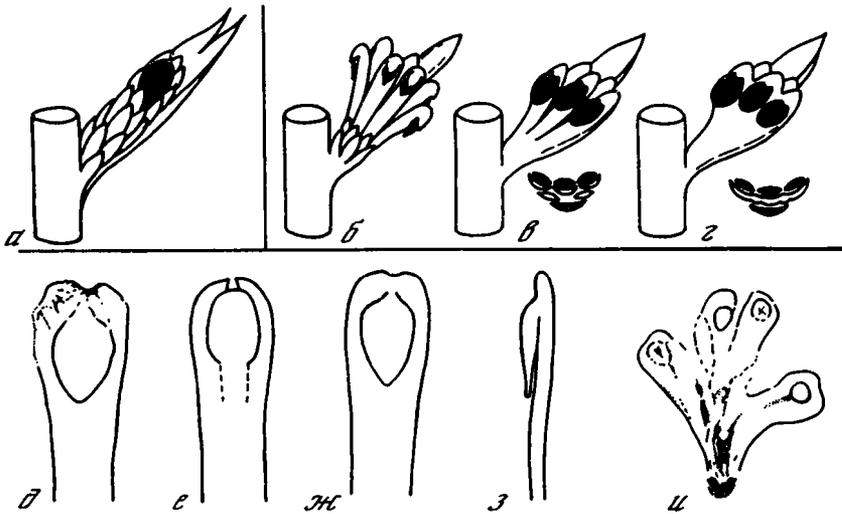


Рис. 7.22. а — Реконструкция женского пазушного комплекса *Lebachia*. б—г — Вероятное происхождение уплощенной унифациальной семенной чешуи из радиального пазушного комплекса, состоящего из семяножки с абаксially прикрепленными семенами (схематическое изображение см. на рис. 7.23): б — сходные с хвойными *Sashinia* и *Ernestiodendron* (?), см. также рис. 7.21 в—д, 23 а; в — гипотетическая стадия, семяножки (а не стерильные базальные чешуи, как полагал Флорин) сливаются основаниями, образуя уплощенный орган, семена на семяножках, обращенные к брактее, исчезли (см. рис. 7.23 б); г — дальнейшая стадия того же процесса; стерильные семяножки, обращенные к брактее, остаются свободными только в верхней части (как у *Pseudovoltzia*; см. рис. 7.18 д, 7.21 а, б, 7.23 в). д—з — Различные интерпретации семяножек *Ernestiodendron* (?) *fasciculatus* Flor.: д — рисунок образца по фотографии в работе Флорина (Florin, 1940, табл. 153/154, фиг. 15—17); е — интерпретация Флорина (Florin, 1944, рис. 36б), семя ортотропное; ж, з — Предлагаемая интерпретация, абаксially прикрепление семени; и — *Walchiostrobus* sp. A (Florin, 1940, табл. 153/154, фиг. 20; рисунок по фотографии), семенная чешуя состоит из нескольких слившихся в основании семяножек, несущих семенные рубцы, очевидно принятых Флорином за нуцеллусы семян в ортотропном положении

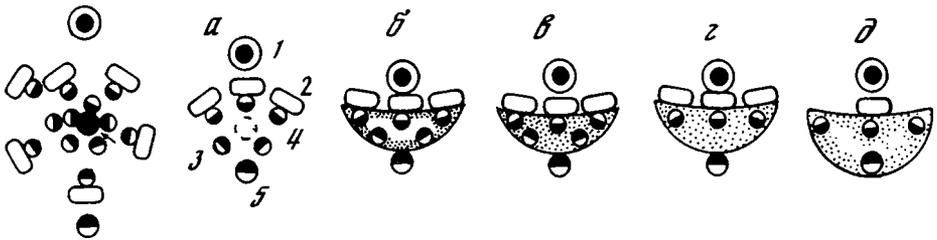


Рис. 7.23. Схематическое изображение происхождения унифациальной семенной чешуи хвойных

1 — главная ось, 2 — семяножка с абаксiallyм семенем (белый четырехугольник), 3 — стерильная семяножка, 4 — редуцированная ось пазушного комплекса, 5 — брактее. а — гипотетическая стадия (= рис. 7.22 в) с обращенными к брактее стерильными семяножками; б — стадия, соответствующая *Pseudovoltzia* (= рис. 7.18 д, 7.21 а, 7.22 г), неполное слияние семяножек; инвертированная ориентация васкуляризации в рудиментарных стерильных семяножках, обращенных к брактее, показана гипотетически; в — гипотетическая стадия, полная консолидация унифациальной чешуи, имеющей рудиментарную васкуляризацию на стороне, обращенной к брактее; г — семенная чешуя и свободная брактее у современных хвойных; рудиментарная васкуляризация исчезла; д — семенная чешуя, слившаяся с брактеей; васкуляризация брактеей сохранилась (сравните с рудиментарной васкуляризацией стерильных семяножек на в)

Дальнейшее слияние как семенных, так и стерильных семяножек приводит к образованию семенной чешуи типа *Pseudovoltzia* (рис. 7.22, г). В соответствии с такой точкой зрения, *Lebachia* занимает периферическое положение в эволюции хвойных уже с начала перми или даже раньше. Филогенетические отношения между *Lebachia* и *Walchiostrobus*—*Ernestiodendron* остаются невыясненными<sup>18</sup>.

Следовательно, слитая семенная чешуя хвойных — архетипически унифациальный орган. Его бифациальность (рис. 7.23, д), проявляющаяся в расположении семян, проводящей системе и других признаках, морфологически вторична (как у уплощенных унифациальных листьев покрытосеменных).

Много дискуссий было вызвано теми хвойными, у которых семена располагаются поодиночке сбоку на вегетативных побегах (*Burkiadiaceae*) или на верхушке в сопровождении ариллюса (*Taxaceae*). Pant и Nautiyal (1967; Pant, 1982) выдвинули гипотезу, что семена *Burkiadia* постепенно собирались на ветвях в агрегаты и таким образом возникли шишки хвойных. Тогда сходство сложных полиспермов *Cordaitanthales* и *Lebachiaceae* придется признать конвергентным. Едва ли есть необходимость в этом допущении<sup>19</sup>.

Противопоставляя тиссовые остальным хвойным, Флорин делал упор на терминальное положение семян. Он постулировал, что терминальное и боковое расположение семян несводимы одно к другому простыми преобразованиями. Если так, то общих предков тиссовых и прочих хвойных надо искать очень глубоко в геологической летописи. Schopf (1976) гипотетически выводит тиссовых непосредственно из форм, переходных от *Pityales* к "кордаитовому комплексу", хотя тиссовые появляются в геологической летописи лишь в мезозое.

Между тем, Harris (1976) уже указал на возможность выведения тиссовых из *Lebachiaceae* путем обычных правил "филогенетической игры" ("phylogenetic game", его выражение). Укороченный семенной побег тиссовых он сопоставляет с пазушным побегом лебахневых и допускает перемещение единственного семени на верхушку. Он пишет (с. 131): "Мне необходимо найти примеры перемещения семезачатка на семяножке из латерального положения в терминальное, но я не могу этого сделать у голосеменных. Покрытосеменные дают множество примеров этому, и, по-видимому, данное изменение осуществляется и происходит поэтому во многих семействах". Если правильны приведенные выше представления о преобразовании полиспермов голосеменных, то вполне можно допустить перемещения семян из терминального положения на абаксиальное (у *Ginkgoopsida*) и адаксиальное (у *Cycadopsida*). У гинкго топографически верхушечные семена морфологически могут считаться абаксиальными. Семена *Lebachia* терминальные, а *Sashinia* и *Ernestiodendron* — абаксиальные. Моноспермы *Krylovia* (*Ruflogiaceae*) сидят или по всей оси, или собираются на ее расширенной верхушке (табл. V, фиг. 1—7). Таким образом терминальное расположение семян *Taxaceae* вполне может быть вторичным.

На близость тиссовых к прочим хвойным указывает и их конгрегационный анализ. Показательно, что род *Austrotaxus* помещается систематиками то в *Podocarpaceae*, то в *Taxaceae*. У подокарповых эпиматий может быть радиально-симметричным как ариллюс у тиссовых. Пыльца тиссовых по тонкой структуре близка к таксоидеовой. Трахеиды тиссовых несут такие же дополнительные спиральные утолщения (редкий признак), как некоторые сосновые. Тиссовые явно близки к *Cephalotaxaceae*, с которыми они в разных системах то объединяются, то разъединяются. Различие *Cephalotaxaceae* и остальных хвойных уже не так велико. Брактя ее микростробила сопоставлялась с дистальной пластинкой микроспорофилла прочих хвойных, а сам микростробил — с системой ветвящихся спорангиофоров триасовых вольциевых (?) *Darneya* и *Sertostrobos*.

Совершенно непонятны мезозойские *Palissyaceae*. Delevogyas и Hope (1981) недавно описали род *Metridiostrobos* из верхнего триаса, предположили его принадлежность к *Palissyaceae* и сравнили с *Trichopitys* (см. раздел IV-2-a).

Вполне современные по облику хвойные появляются с верхнего триаса. Это, прежде

всего, *Compsostrobus* (*Delevogyas*, Hope, 1973), семенная чешуя и микроспорофиллы которого сходны с сосновыми, хотя пыльца скорее всего протосаккатная. Для мезозойских и кайнозойских хвойных характерны "синтетические типы", в которых комбинируются признаки разных современных таксонов. В мезозое многие хвойные совмещают признаки разных современных (и некоторых вымерших) семейств. Так, юрская *Paragaucaria* совмещает признаки *Pinaceae* и *Taxodiaceae*, а триасовая *Rissikia* — признаки *Podocarpaceae* и *Voltziaceae*. Синтетические типы мела и кайнозоя, хотя большей частью и уверенно относятся к современным семействам, но совмещают признаки разных современных родов одного семейства. Например, эоценовая *Meta-sequoia-milleri* Rothwell, Basinger (1979), установленная по микростробилам, ассоциирует со свойственными тому же роду женскими шишками и древесиной. Но ассоциирующие листья почти не отличимы от таковых *Taxodium*. Количество подобных примеров очень велико (заметим, что то же наблюдается в отношении кайнозойских покрытосеменных, когда удается изучить строение их цветков).

В принимаемой автором системе (см. следующий раздел) порядок *Pinales* разделяется на 13 семейств. Их филогенетические отношения практически неизвестны. Miller (1982) составил кладограмму палеозойских и мезозойских хвойных, опираясь на нумерический анализ по 14 признакам. Его кладограмма учитывает только признаки полиспермов<sup>20</sup>. Учет других признаков может сильно ее изменить. Например, по строению эпидермы *Ullmannia* и *Pseudovoltzia* очень близки, а *Lebachia* и *Ernstiodendron* резко различны. При фенетическом анализе было невозможно учесть и то, что некоторые морфологические тенденции могут быть параллельными и обратимыми. Для выявления истинных филогенетических связей между семействами хвойных пока слишком мало данных. Можно только предполагать, что от *Voltziaceae* независимо произошли сразу несколько семейств, а именно *Cycadocarpidiaceae*, *Cheirolepidiaceae*, *Taxodiaceae*, *Pinaceae*, *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*.

## • V. КОНСПЕКТ ПРЕДЛАГАЕМОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Ниже дается порядок рассмотренных выше и некоторых других таксонов голосеменных в рамках общей предлагаемой системы. Некоторые роды или группы родов рассматриваются как сателлитные по отношению к определенному таксону, т.е. помещаются в него условно или временно по недостаточно весомым признакам. Для семейств, объем которых сильно изменен или может быть непонятен, приводится список ключевых родов, что отчасти заменяет характеристику семейства. Некоторые форм-роды (они также рассматриваются как сателлитные) попадают одновременно в разные надродовые таксоны. Вымершие семейства помечены знаком (+). Правила номенклатуры требуют выделения таксонов всех рангов без пропуска, хотя разделение некоторых порядков на семейства сейчас почти лишено смысла. Семейства, выделенные только ради соблюдения правил и фактически включающие представителей нескольких семейств того же порядка, которые преждевременно устанавливаются, отмечены звездочкой. Одновременно иногда в скобках поясняется, какие иные семейства следовало бы в будущем выделить в том же порядке. Знаком вопроса отмечены семейства, диагностические признаки, самостоятельность или систематическая принадлежность которых требуют подтверждения.

Отдел *Pinophyta* (= *Gymnospermae*)

Класс *Ginkgoopsida*

Порядок I. *Calamopityales*

1. *Calamopityaceae*\* (+) [роды *Calamopitys*, *Lyrasperma*, *Deltasperma*, *Eosperma*, *Stenomyelon*, *Kalymma*]

Порядок 2. Callistophytales

1. Callistophytaceae\* (+) [роды Callistophyton, Idanothekion, Callandrium, Callospermarion, Dicksonites; сателлитные роды Eremopteris, Gondwananthea, Paragondwanidium, Angarocarpus; в дальнейшем эти сателлитные роды с безлистными семеносными органами надо выделять в отдельное семейство]

Порядок 3. Peltaspermales

1. Trichopityaceae (+) [роды Trichopitys, Mauerites, Biarmopteris, Dichophyllum, Diceratosperma]
2. Peltaspermeae (+) [роды Peltaspermum, Callipterianthus, Autunia, Pterispermostrobus p.p., Antevsia, Lepidopteris, Scytophyllum, Vittaeophyllum, Kirjamkenia, Stiphorus, Leuthardia, Glossophyllum, Sphenobaiera p.p., Tatarina, Permotheca p.p.]
3. Cardiolipidaceae (+) [роды Cardiolepis, Nucicarpus, Phylladoderma, Permotheca p.p.]
4. Umkomasiaceae (= Corytospermaceae) (+) [роды Umkomasia, Pilophorosperma, Nidia, Pteruchus, Nidistrobus, Dicroidium, Rhexoxylon; сателлитные роды Rhaphidopteris, Pachypteris, Pteroma, Ptilozamites, Harrisiothecium]

Порядок 4. Ginkgoales

1. Ginkgoaceae
2. Karkeniaceae ? (+)
3. Pseudotorelliaceae ? (+)

Порядок 5. Leptostrobales (= Czekanowskiales)

1. Leptostrobaceae (+)
2. Iraniaceae ? (+)

Порядок 6. Caytoniales

1. Caytoniaceae (+)

Порядок 7. Arberiales (= Glossopteridales)

1. Arberiaceae\* (+)

Порядок 8. Pentoxylales

1. Pentoxylaceae (+)

Порядок 9. Ephedrales

1. Ephedraceae

Класс Cuscadopsida

Порядок 1. Lagenostomales (= Lyginopteridales)

1. Lagenostomaceae (+). **Примечание:** это семейство нуждается в подразделении с учетом симметрии купулы и количества семян в ней, а также по признакам микроспорокладов и стеллярной организации. По этим признакам семейство явно гетерогенно.

2. Buteoxylaceae (+)

Порядок 2. Trigonocarpales (= Medullosales)

1. Trigonocarpaceae (+)

Порядок 3. Cusadales

1. Beaniaceae (+) [роды Beania, Androstrobus, Nilssonina p.p.]
2. Cusadaceae
3. Dirhopalostachyaceae (+) [роды Dirhopalostachys, Nilssonina p.p.]

Порядок 4. Bennettitales (= Cycadeoideales)

1. Bennettitaceae (Cycadeoideaceae) (+)
2. Williamsoniaceae (+)

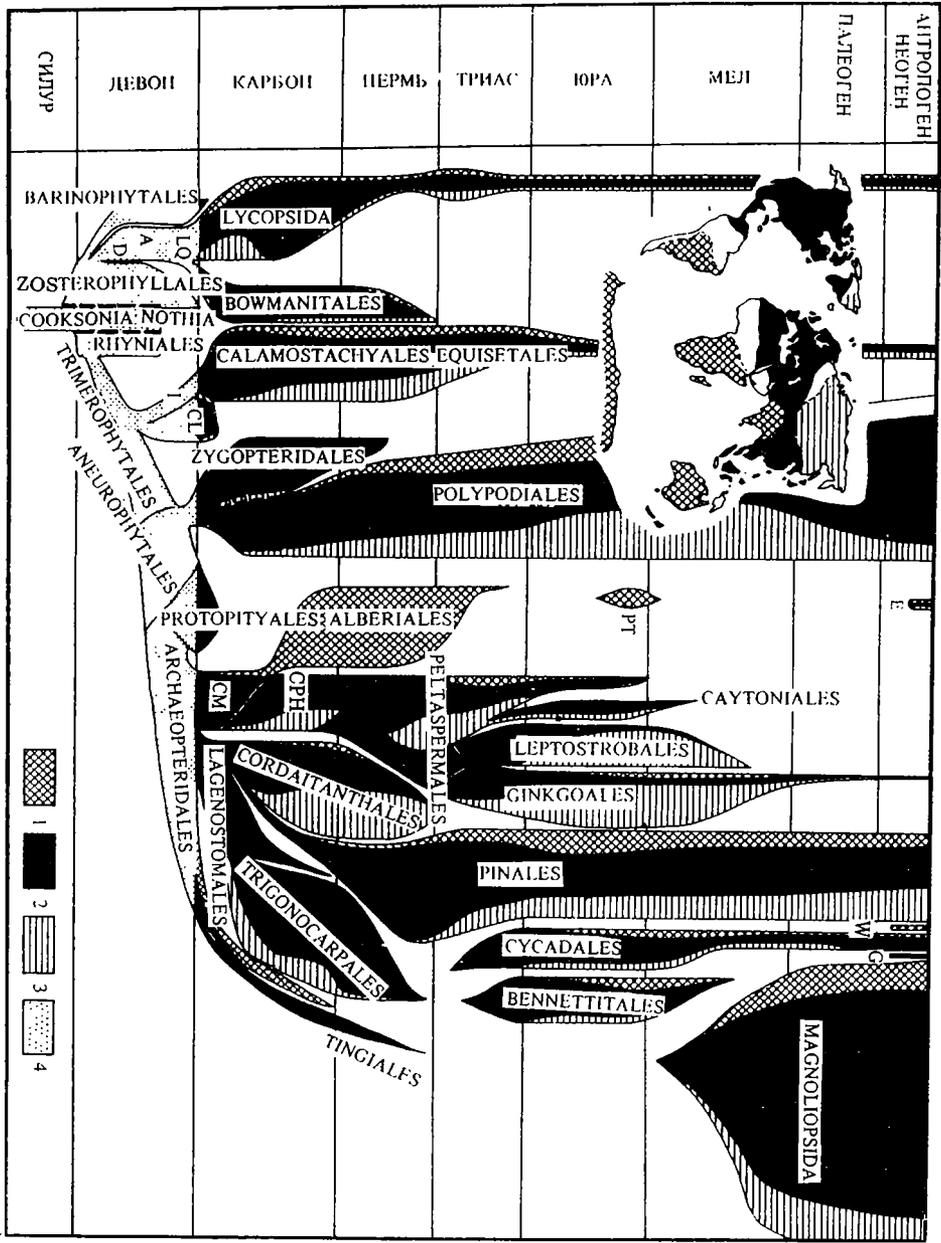
Порядок 5. Gnetales

1. Gnetaceae

Порядок 6. Welwitschiales

1. Welwitschiaceae

Класс Pinopsida (= Coniferopsida)



## Порядок 1. Cordaitanthales

1. Cordaitanthaceae (+) [роды *Cordaitanthus*, *Gothania*, *Mitrospermum*, *Nucellangium*, *Cordaites* p.p.]<sup>21)</sup>
2. Vojnovskyaceae (+) [роды *Vojnovskya*, *Kuznetskia*, *Cordaites* p.p., *Samaropsis* p.p., *Syivella*, *Nephropsis* p.p.]
3. Ruffloriaceae (+) [роды *Ruffloria*, *Krylovia*, *Gaussia*, *Bardocarpus*, *Samaropsis* p.p., *Nephropsis* p.p.]

## Порядок 2. Pinales (= Coniferales)<sup>22)</sup>

1. Lebachiaceae (+)
2. Buriadiaceae (+)
3. Voltziaceae (+)
4. Cycadocarpidiaceae (+)
5. Cheirolepidiaceae (+)
6. Palissyaceae (+)
7. Araucariaceae
8. Pinaceae
9. Taxodiaceae
10. Cupressaceae
11. Podocarpaceae
12. Taxaceae
13. Cephalotaxaceae

Подчеркнем главные отличия данной системы от предыдущих, обзор которых хорошо сделан в статье Jonker (1978) В прежних системах прямо выражено или косвенно подразумевается деление всех голосеменных на две или три главные группы: птеридоспермы, филлоспермиды (цикадофиты; птеридоспермы часто объединяются с ними) и стахиоспермиды (кониферофиты). В предлагаемой системе для единого таксона "птеридоспермы" не остается места. Решающую роль для такого решения сыграли (1) расшифровка строения Callistophytales (их отличия от других "птеридоспермов" впервые ясно очертил Rothwell, 1981) и (2) сближение гинкговых и лещострбовых друг с другом и с *Peltaspermales*, а не кониферофитами. Таксон "птеридоспермы" оказывается заведомо сборным, разные его члены расходятся в совершенно различные филогенетические ветви (рис. 7.24). Тем не менее привычный термин "птеридоспермы" можно сохранить (по аналогии с неформальными терминами "водоросли", "цикадофиты" и др.) для обозначения многочисленных форм-родов неопределенного систематического положения, что полезно в стратиграфической и палеофлористической практике. Это любые голосеменные с папоротниковидной листвой. По существу именно такое значение имеет этот термин и в литературе последних десятилетий. При этом еще обычно добавляют, что птеридоспермы "несут семена на папоротниковидных листьях". Это добавление неверно по двум причинам. Во-первых, у

---

Р и с. 7.24. Филогения высших растений и географическая приуроченность основных филогенетических линий. Карта на врезке — основное палеофлористическое районирование в позднем палеозое (время главной дивергенции голосеменных).

D — *Drepanophycus*; A — *Asteroxylon*; LQ — *Leclerqia*; CL — *Cladoxyiales*; I — *Ibykales*; CM — *Calamopityales*; CPN — *Callistophytales*; PT — *Pentoxylales*; E — *Ephedrales*; W — *Welwitschiales*; G — *Gnetales*. 1 — нотальные (гондванские) внетропические области; 2 — экваториальные и прилегающие к ним экотонные области; 3 — бореальные внеэкваториальные области; 4 — фитогеографическая ситуация неопределенна. Дифилетическое происхождение членистостебельных гипотетично; допускается, что *Bowmaniales* (= *Sphenophyllales*) произошли от *Lycopsida*, тогда как остальные членистостебельные (*Calamostachyales* и *Equisetales*) произошли от *Cladoxyiales* или *Ibykales*. Археоптеридиевые предки *Noeggerathiales* и *Tingiales* показаны по данным Бека (Beck, 1981). Связь таксонов с широкой трансгрессией признаков показана без таксонов в растительных сообществах в определенные отрезки времени

более примитивных голосеменных семена сидят на необлиственных побегах. Вторых, понятие "папоротниковидные листья" ("fern-like leaves") непригодно для таксономии. Едва ли листья *Tatarina* и *Phylladoderma*, принадлежащие к пельтаспермовым "птеридоспермам", можно квалифицировать как "папоротниковидные".

## VI. ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФОН И УСЛОВИЯ СРЕДЫ В ФИЛОГЕНИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Если филогения цветковых чем дальше, тем теснее связывается с фитогеографическим и экологическим фоном (см., особенно: Stebbins, 1974; Тахтаджян, 1970), то филогения голосеменных сейчас, как и раньше, обычно строится в отрыве от этого фона. Только эволюция хвойных рассматривалась Флорином на общем палеогеографическом фоне (различались северная и южная группы хвойных), но без детального анализа конкретных фитохорий прошлого. Schopf (1976) на филогенетическом древе голосеменных отметил северные и южные (гондванские) группы.

Ниже сделана попытка положить филогению голосеменных хотя бы на самый общий план фитохорий (рис. 7.24). Характеристика принимаемых ниже фитохорий дана в литературе (Chaloner, Meyen, 1973; Meyen, 1982b; Vakhrameev et al., 1978).

Происхождение голосеменных падает на поздний девон, т.е. эпоху, для которой нельзя предложить сколько-нибудь надежного палеофлористического районирования (Edwards, 1973; Vakhrameev et al., 1978). Прогимноспермы были если не космополитами, то убиквистами. Их превращение в голосеменных могло произойти где угодно. В турне, визе и напюре А наибольшее разнообразие голосеменных приходится на экваториальный пояс (Еврамерийская, или Амеросинийская область). В Ангарской и Гондванской областях разнообразие папоротниковидных листьев, которые могут принадлежать голосеменным, невелико, а семена или крайне редки, или отсутствуют. В Гондване нет тригонокарповых, семена которых легко узнаются. В Ангариде тригонокарповые видимо представлены наиболее примитивными формами. Можно заключить, что отделение тригонокарповых от лагеностомовых произошло в экваториальных флорах. *Salampityales* пока достоверно известны лишь в Еврамерийской области, но возможно они жили и в Гондване, где они, как уже говорилось, могли дать начало *Arberiales*. Последние — чисто гондванская группа. За пределами Гондваны листья типа *Glossopteris* и *Gangamopteris* изредка попадают в нижней и верхней перми Ангариды.

*Callistophytales* известны со среднего карбона Еврамерийской области. По-видимому, одновременно появляются в Ангарской области растения *Gondwanotheca*—*Paragondwanidium*, сближаемые с тем же порядком. Древнейшие *Peltaspermales* известны в Еврамерийской области со Стефана (если форм-род *Callipteris* целиком относить к *Peltaspermales*). С этим порядком можно связывать ребристую безмешковую (типа *Vittatina*) и протодисаккатную (типа *Protohaploxyrinus*) пыльцу, которая раньше всего начинает играть заметную роль в палинологических комплексах в верхнем карбоне неугленосных районов, прилежащих к Уралу. Сходная пыльца в Гондванской области принадлежала *Arberiales*. Возможно, что пельтаспермовые эволюционировали в северной экотонной зоне между Еврамерийской и Ангарской областями в условиях аридного или семиаридного климата. Триасовые гондванские *Umkomasiaceae* филогенетически связаны с пермскими пельтаспермовыми Северного полушария (Meyen, 1979b; Petriella, 1981).

Переход от *Peltaspermales* к *Ginkgoales* приходится на триас. Наибольшего количества и разнообразия гинкговые и лептострбовые достигли в юре и нижнем мелу Сибирской области, а в экваториальной Индо-Европейской области их много лишь местами. Так или иначе оба эти порядка произошли в Северном полушарии. До сих пор в Гондване нет ни одной убедительной находки *Leptostrobales*, а гинкговые обычно редки. *Sauvoniales* неизвестны за пределами экваториальной области и прилегающих к

ней с севера районов (например, Печорское Приуралье). Пентоксилеевые — эндемичная гондванская группа, ее распространение известно плохо.

Листья цикадофитового типа появляются в среднем карбоне. Они особенно обильны и разнообразны в перми Катазии, а в Ангариде появляются лишь с пермтриаса (в перми единичные находки приурочены к периферии материка). С триаса и далее *Cuscadales* и *Bennettitales* всегда тяготеют к экваториальным областям, так что их везуваториальное происхождение сомнительно.

Древнейшие листья типа *Cordaites* указывались в визе — нижнем намюре (серпуховий) Еврамерийской области, но фруктификации *Cordaitanthus* известны лишь с намюра. Ангарские фруктификации *Krylovia* (*Rufloiaceae*) известны с середины среднего карбона, хотя листья кордаитового типа в Ангариде появляются несколько ниже по разрезу. Судя по тому, что фруктификации *Cordaitanthaceae* неизвестны за пределами экваториальных областей, а листья *Rufforia* — за пределами Ангариды, можно предполагать, что оба семейства эволюционировали независимо, каждое в своей области. Фруктификации типа *Vojnovskya* за пределами перми Ангариды достоверно неизвестны (указания на находки войновскиевых в Гондване и Северной Америке ошибочны).

Древнейшие *Lebachiaceae* указаны из нижней части вестфала В Еврамерийской области (Scott, 1974), причем найдены листья, подвергавшиеся транспортировке. Возможно эти ранние хвойные заселяли более возвышенные местообитания. Пыльца *Potonisporites*, сходная с лебахиевой, известна с намюра и раньше всего в наибольших количествах отмечается в среднем карбоне районов, прилежащих к Уралу. Надо учитывать, что похожую пыльцу продуцировали и некоторые кордаитантовые (например, верхнекарбоновые — нижнепермские *Rufloiaceae* Ангариды) и может быть более примитивные *Arberiales*. Побеги, сходные с хвойными, указываются в доглоссоптериевых комплексах Гондваны. Хвойные, сходные с гондванскими *Burkiadiaceae* и имеющие одиночные семена на облиственных побегах, известны в перми Приморья (Дальний Восток СССР) и Печорского Приуралья. Во внутренних частях Ангариды и в Катазии (кроме верхов разреза) хвойных нет или их находки единичны. Хвойных много в Западной Ангариде (Субангарской области). Таким образом, основная эволюция хвойных в палеозое протекала в экваториальных флорах за пределами Катазии и в экотонной субангарской флоре.

В мезозое и позже хвойные были распространены повсеместно. В юре и мелу широко распространилось семейство *Cheitolepidiaceae*, тяготеющее к экваториальным флорам и особенно широко расселявшееся в эпохи потеплений (Alvin, 1982; Вахрамеев, 1970). Разделение современных семейств на южную (*Agaucariaceae*, *Podocarpaceae*) и северную (остальные семейства) группы Florin (1963) считал характерным для всей эволюции хвойных. Позже араукариевые и подокарповые были обнаружены в юрских и меловых северных флорах (Красилов, 1971). Возникновение этих группировок хвойных видимо произошло лишь в кайнозое. Эндемизм палеозойских хвойных Гондваны не имеет отношения к обеим группам.

На рис. 7.24 показана филогения голосеменных и распространение филогенетических ветвей (в ранге от порядка и выше) в бореальных, экваториальных (с прилежащими экотонами) и нотальных флорах. Хорошо видно, что основная дивергенция голосеменных прошла в пределах экваториальной зоны и соседних с ней экотонных фитохорий. Вне этой зоны интенсивно развивались лишь отдельные порядки (*Arberiales*, *Pentoxylales*) и невыделенные на схеме семейства (*Rufloiaceae*, *Vojnovskyaceae*, может быть некоторые семейства хвойных). Изучение бореальных палеозойских флор Северного полушария показывает, что здесь порой длительно персистировали архаичные формы. Это явление "внеэкваториального персистирования" (Meulen, 1981a, 1982b) ярче проявляется в эволюции споровых растений, но его можно видеть и среди голосеменных. Например, парноперистые невроптериды, не поднимающиеся в экваториальных флорах выше среднего карбона, встречаются в ангарской флоре и в верхней перми. Возможно, что такими же персистировавшими древними типами были микроспороклады *Kuznetskia* (*Vojnovskyaceae*).

## VII. ПРОБЛЕМА ПРЕДКОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Если принять предложенную филогению голосеменных, то по крайней мере в одной наиболее четко прослеживающейся и реконструированной конгрегационным методом линии в пределах Ginkgoopsida от Calamopityales к Ginkgoales (см. раздел IV-2-a) удерживается общая структура семян, билатерально-симметричных (первично платиспермических, бескупульных) с двумя проводящими пучками в интегументе. В линии, идущей от Cordaitanthales к современным хвойным удерживается вторично-платиспермическая организация семян. Если принять происхождение Cycadales и Bennettitales от каких-то форм, родственных Trigonocarpaceae, а этих — от Lagenostomales, то в этих линиях обнаружится высокая устойчивость радиоспермии. Разумеется эта устойчивость типов семян не абсолютна, как и любого таксономического признака. Наблюдаются облигатные (таксономически значимые) и тератологические (не учитываемые в таксономии) отклонения. К числу облигатных отклонений (аббераций) можно отнести билатеральность интегумента Cycas, а к числу тератов — трех- и четырехгранные семена Ginkgo (Seward, 1919).

Можно выдвинуть гипотезу, что признаки платиспермии и радиоспермии очень устойчивы в эволюции голосеменных. Если так, то можно ожидать сохранение соответствующего признака и при переходе от голосеменных к покрытосеменным. Правда, здесь мы сталкиваемся с двумя препятствиями: 1) гомологизация покровов семезачатков между покрытосеменными и голосеменными остается дискуссионной; 2) сильная редукция и явно вторичные изменения васкуляризации в семезачатках покрытосеменных. Первый вопрос широко обсуждался в литературе (см. обзоры: Красилов, 1970; Stebbins, 1974). Наиболее приемлема точка зрения, что внешний интегумент у битегмических семезачатков соответствует купуле, а внутренний интегумент у голосеменных. Однако неясно, с какими голосеменными надо проводить эту параллель. Ведь, как уже говорилось, интегумент тригонокарповых соответствует купуле лагеностомовых. С этим сейчас, как будто, все согласны. В настоящей статье проводится такая же гомологизация между купулой лагеностомовых и интегументом Pinopsida.

Для нас наиболее интересны те семезачатки покрытосеменных, у которых васкуляризация свойственна обоим интегументам (васкуляризация нуцеллуса изредка представлена остаточными трахеидами в спорогенной области). Такие семезачатки Eames (1961) указывает у *Ricinus* и *Jatropha*. У них проводящие пучки располагаются во внутреннем интегументе по кругу, т.е. эти семезачатки радиоспермические. Нельзя исключить, что внутренний интегумент этих покрытосеменных соответствует интегументу тригонокарповых, а остаточные трахеиды в нуцеллусе некоторых других покрытосеменных — васкуляризации нуцеллуса тригонокарповых. Так или иначе, наиболее вероятно радиоспермическая организация семезачатков этих покрытосеменных. Если он окажется верным, то предков покрытосеменных надо искать среди радиоспермических голосеменных.

В литературе о происхождении покрытосеменных в качестве их возможных предков чаще всего фигурировали птеридоспермы вообще, арбериевые ("глоссоптериды"), кейтониевые, цикадовые, беннеттитовые и гнетовые. Красилов (1975; Krassilov, 1977) в числе "проангиоспермов" рассматривает также лептостробиловых и не исключает связи покрытосеменных с Peltaspermataceae. Ссылка на птеридоспермы вообще, учитывая сборность этой группы, ничего теперь не дает. Из более конкретных групп только у лагеностомовых, тригонокарповых, цикадовых, беннеттитовых, гнетовых и вельвичиевых семена радиоспермические. Ископаемые гнетовые и вельвичиевые неизвестны. Недавно было представлено новое доказательство в пользу того, что Gnetales возможно близки к предковому стволу всех или по крайней мере некоторых таксонов покрытосеменных (Muhammad, Sattler, 1982). Среди цикадовых и беннеттитовых пока не найдены формы, сравнимые с древнейшими покрытосеменными (Dilcher, 1979; Retallack, Dilcher, 1981). Интересна тенденция к покрытосемянности у семейства

Dirhopalostachyaceae (см. подробнее Krassilov, 1975; 1977), но огромный морфологический hiatus между ними и древнейшими покрытосеменными пока ничем не заполнен.

Учитывая сказанное, на филогенетической схеме (рис. 7.24) покрытосеменные помещены со стороны радиоспермических голосеменных недалеко от Gnetales и Welwitschiales. Сами покрытосеменные на этой схеме условно поделены на две неформальные группы — бесцветковые и цветковые. Главным шагом, определяющим покрытосемянность, видимо, следует считать не цветок, а карпель и прием пыльцы рыльцевой поверхностью. Впрочем, А.Л. Тахтаджян (устное сообщение) считает, что именно наличие карпели служит главным критерием цветка. При этом, очевидно, все равно не появится оснований называть цветками мужские фруктификации древнейших покрытосеменных (обоеполые цветки у них неизвестны).

## VIII. НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Знакомство с материалом по достаточно крупному таксону дает возможность для различных теоретических выводов и нередко побуждает к ним. С другой стороны, само обобщение материала требует определенных теоретических предпосылок. И то, и другое хорошо видно на примере известных сводок по покрытосеменным (Cronquist, 1968; Stebbins, 1974; Тахтаджян, 1964, 1966; Takhtajan, 1969).

В отношении теоретических обобщений голосеменные имеют ряд недостатков и преимуществ по сравнению с покрытосеменными. К числу недостатков можно отнести гораздо меньшее разнообразие современных голосеменных (12 семейств, 69 родов, 750—760 видов; Тахтаджян, 1978) по сравнению с покрытосеменными (349 семейств, 12 334 рода, 23 413 видов — Stebbins, 1974; 390 семейств, 13 000 родов, не менее 240 000 видов — Тахтаджян, 1980). Крупные группы голосеменных полностью или почти вымерли. От всего класса Ginkgoopsida сейчас остались лишь Ginkgo (1 вид), и, может быть, Ephedra (около 40 видов). Даже при укрупненном понимании порядков в принимаемой системе получается, что из 17 порядков голосеменных 11 вымерли нацело, а из 6 живущих 4 представлены одним родом каждый (два из них — монотипные).

Преимуществом голосеменных (скорее субъективным, чем объективным) можно считать более полную реконструкцию их геологической летописи. Для очень многих ископаемых голосеменных установлено сочетание вегетативных и генеративных органов. При разработке системы ископаемых голосеменных еще в прошлом веке была осознана невозможность их отнесения к современным семействам и порядкам. Это открыло пути к созданию целостной системы вымерших надродовых таксонов. До последнего времени для покрытосеменных не было установлено ни одного вымершего надродового таксона, хотя Němejc (1965), Axelrod (1960), Stebbins (1974) и другие исследователи согласны в том, что надродовые таксоны (может быть даже подклассы) первых покрытосеменных давно вымерли. Это подтверждается изучением репродуктивных органов древнейших покрытосеменных (Dilcher, 1979). Первое вымершее семейство (Priscaceae), основанное на реконструкции прижизненного сочетания разных частей, недавно предложили Retallack и Dilcher (1981b). Репродуктивные органы древнейших покрытосеменных только в последнее десятилетие стали изучаться с той же детальностью, что и фруктификации вымерших голосеменных.

Соответственно, если филогения покрытосеменных (а отсюда и поддерживаемые ею теоретические взгляды) основана на сравнении современных форм, то филогения голосеменных имеет преимущественно палеоботаническое обоснование. Здесь, разумеется, возникает вопрос о неполноте геологической летописи.

В разделе II—I уже говорилось, что эта неполнота, по-видимому, воспринимается преувеличенной по крайней мере в отношении семейств и таксонов более высокого ранга. Показательно, что новые надродовые таксоны голосеменных как правило устанавливаются для растений, которые известны уже давно, но включались в иные

таксоны или рассматривались как *incertae sedis*. Так, из 27 вымерших семейств, принятых выше для голосеменных, 24 были фактически известны по тем или иным остаткам еще в прошлом веке. Из остальных семейств *Cardiolepidaceae* было основано в 1977 г., но относящийся к нему род *Phylladoderma* описан в 1914 г. *Iraniaceae* также основано в 1977 г., а принадлежащие к нему листья возможно были описаны в 1934 г. Семейство *Vuteoxyulaceae* установлено в 1973 г., его листья неизвестны, хотя возможно, что они давно описаны и лишь не расшифрованы. Таким образом, в последние полвека мы может быть не нашли ни одного растения, которое знакомит нас с действительно новым семейством голосеменных.

Это тем более существенно, что в последние 50 лет палеоботанические исследования охватили все страны и все отрезки геологического разреза. То, что из указанных 24 семейств лишь немногие были расшифрованы как самостоятельные в прошлом веке, указывает на несовершенство палеоботанических исследований, а не геологической летописи, как она представлена в уже собранных коллекциях.

Сказанное — не упрек палеоботаникам, а, наоборот, поддержка их деятельности. Ведь если палеоботаническая документация полна в отношении таксонов от семейства и выше, то появляется реальная возможность реконструкции филогении голосеменных на этом таксономическом уровне.

Осознавая неполноту предложенных системы и филогении голосеменных, попробуем все же извлечь из них некоторые теоретические следствия, неизбежно гипотетические. Ниже мы ограничимся лишь ролью гетеротопии и дедифференциации в эволюции голосеменных, а также явлением транзитивного полиморфизма.

В филогенетических реконструкциях, относящихся к голосеменным, господствует теоретический принцип, который условно назовем "принципом топологического сохранения". Те преобразования, которые допускаются в филогении голосеменных, не ведут к нарушению топологических отношений между фундаментальными единицами. Это примерно то же, что в учении о гомологии именуется "критерием положения" (Remy, 1956). Мы отождествляем части даже если они различаются собственными признаками, исходя из их положения в целом. Например, любой покров, непосредственно примыкающий к семени, нередко прямо сопоставляется с купулой древнейших голосеменных. Так же и нуцеллус определяется положением вблизи мегаспоровой мембраны (если она есть). Столь прямые топологические сопоставления иногда отвергались. Оказалось, что нуцеллус тригонокарповых соответствует слившимся нуцеллусу и интегументу лагеностомовых, граница между которыми у тригонокарповых не наблюдается, но остается в архетипической модели как и у всех голосеменных (подобно тому, как ноги у змей отсутствуют, но не меняют архетип четвероногих).

Принцип топологического сохранения остается весьма продуктивным и сейчас. Но он оказывается неприменимым, когда гетеротопии нарушают пространственное положение органов не только в терминях наблюдений, но и в архетипической модели. По-видимому, именно так эволюционировали фруктификации *Ginkgoopsida* в линиях от *Calamopityales* к *Peltaspermales* и далее к *Ginkgoales*, *Leptostrobales* и *Caytoniales*, а также фруктификации *Cycadopsida* в линии от *Lagenostomales* к наиболее продвинутым *Trigonocarpaceae*. В этих линиях и семена (*Cycadopsida* — с их купулами), и синангии переходят с безлистных фертильных побегов на до этого вегетативные вайи. Нет никаких данных, что это смещение происходило путем постепенного обрастания перышками фертильных побегов или постепенного смещения семян на облиственные вайи. Более вероятно, что этот перенос семян был эволюционно мгновенным, т.е. соответствовал гомеотическим мутациям (Мейен, 1982б).

Под гомеозисом здесь и ниже будем понимать пространственный перенос генетических программ — программ, выполняемых в необычных для них частях тела (Zuckerlandl, 1978). Это ведет к тому, что какая-то часть организма приобретает сходство с другой частью (Leavitt, 1909; Салганик, 1973). Мутационный характер

гомеозиса приводит к тому, что в эволюционном плане его результат выглядит как сальтация. Ясно, что упомянутое сходство частей, возникающее в результате гомеозиса, относительно. Оно зависит от того, что с чем сравнивается. Про филлосперм можно сказать, что это лист, приобретший сходство с полиспермом (из-за присутствия семян), или что это полисперм, приобретший сходство с листом (из-за наличия листовой пластинки). Возникшие в результате переноса органы занимают в системе морфологических понятий то же место, что и гибриды в таксономической системе (Sach, 1982).

В онтогенезе гомеотическая мутация приводит хотя бы к незначительной модификации частей, испытавших перенос, в силу онтогенетических корреляций. Эти модификации, которые можно назвать постгомеотическими, продолжаются в филогении, если гомеозис закрепился в чреде поколений и выступает как гетеротопия. Такие филогенетически длительные и прогрессирующие модификации можно назвать постгетеротопными. Они хорошо видны в эволюционной линии *Ginkgoopsida*, где перемещения синангиев и семян на листья в дальнейшем сопровождаются преобразованием микроспорофиллов и филлоспермов. Те и другие утрачивают листоподобность и становятся все более стеблеподобными. У наиболее продвинутых *Peltaspermales* мы не видим ничего листоподобного ни в микроспорофиллах, ни в агрегатах пельтоидов. У *Ginkgo* от когда-то листоподобного органа остается лишь воротничок под семенем, а в микроспорокладдах — черешок и небольшой бугорок над местом прикрепления спорангиев.

Возникающие структуры вполне сравнимы с тем, что мы видим у некоторых хвойных. Недаром гинкго в прошлом веке прямо помещался в *Taxaseae*. Воротничок внешне сопоставим с ариллюсом тиссовых, а дистальный выступ микроспорофилла — с редуцированным щитком пельтатных микроспорофиллов. Если правильна принимаемая в данной статье филогения, то это сходство — чисто конвергентное. Хотя происхождение ариллюса тиссовых неизвестно, нет никаких данных, что это — преобразованный филлосперм. Столь же конвергентно сходство воротничка гинкго или чашевидного кладосперма *Umkomasiaceae* с купулами *Lagenostomales*. Критерий положения для прямой гомологизации этих органов оказывается неприменимым.

Подобные прямые сопоставления становятся несостоятельными только при обширном филогенетическом анализе голосеменных в целом. Тогда можно выявить гетеротопии (хотя бы гипотетические) и постгетеротопные преобразования органов. Интересно, что постгетеротопные преобразования органов ведут соответствующие органы как бы назад по семофилогенетической линии. В самом деле, полиспермы *Ginkgo* оказываются эпиморфологически более сходными с ветвистыми безлистными полиспермами карбоновых *Ginkgoopsida*, чем с пельтатными или билатерально-симметричными кладоспермами верхнепермских *Peltaspermales*.

Иного типа реверсия произошла у хвойных в линии, ведущей к верхнепермской *Sashinia*. У этих хвойных полиспермы по всем принятым канонам более примитивны, чем у *Lebachiaceae* и даже *Cordaitanthaceae*, поскольку нет существенной разницы (кроме размеров) между вегетативными листьями, брактями, чешуями пазушного комплекса и даже семяножками. Эта примитивность *Sashinia* хотя бы отчасти вторичная (см. раздел II—I—в; Meulen, 1981b, 1982b). Уподобление перечисленных органов можно рассматривать как эволюционную дедифференциацию, замещение четырех разных онтогенетических программ (блоков) одной из них. Строго говоря, это явление также попадает под определение гомеозиса, но специфика здесь в том, что критерий положений сохраняет свое значение.

Итак, возможно, что у голосеменных происходили три разных семофилогенетических процесса (модуса): 1) гомеотическая гетеротопия с полным нарушением "критерия положения" (и принципа топологического сохранения); 2) постгетеротропное преобразование органов, нередко сопровождаемое эпиморфологической их реверсией; 3) эволюционная дедифференциация в согласии с "критерием положения" (т.е. в

согласии с принципом топологического сохранения), но с перестройкой нескольких онтогенетических программ в одну; здесь нарушается принятый в учении о гомологии "критерий специального качества" (Retane, 1956).

Раскрыть генетические и онтогенетические механизмы, лежащие в основе всех трех явлений сейчас невозможно. Отметим лишь, что для их осуществления нет нужды в новых структурных генах, достаточно перестройки в работе регуляторных генов. В современной эволюционной генетике регуляторным генам придается все большее значение (см., например, Hedrick, McDonald, 1980; Zuckerkandl, 1978 и цитируемую там литературу). На это указывают не только конкретные генетические исследования, но и наблюдения над распределением признаков в таксонах (см. подробнее: Meyen, 1973, с. 230—236).

По-видимому, с работой регуляторных генов в какой-то мере связано и явление "транзитивного полиморфизма" (Мейен, 1978а). Оно тривиально на уровне популяций, где обозначается терминами "сбалансированный полиморфизм", "устойчивый полиморфизм", просто "полиморфизм" или иначе. Речь идет о сохранении полиморфизма по разным признакам в чреде поколений. Подобное явление свойственно и надвидовым уровням. Например, в порядке *Peltaspermatales* кладоспермы и в перми, и в триасе могут быть радиально-симметричными (пельтоиды) и билатеральными (типа *Autunia*). Можно было бы предполагать, что это — две параллельно существовавшие группы семейства *Peltaspermaceae*, разделившиеся где-то в начале формирования семейства. Но пермские кладоспермы обоих типов ассоциируют с листьями *Callipteris*, мужскими фруктификациями типа *Pterispermotrobus*—*Callipterianthus*—*Permotheca* и прото-саккатной пыльцой (может быть также безмешковой ребристой пыльцой). Триасовые пельтаспермовые с теми же двумя типами кладоспермов ассоциируют с листвой *Lepidopteris*, микроспорокладами *Antevsia* и монокольчатной пыльцой (типа *Cusadopites*). Допустив, опираясь на кладоспермы, существование двух линий, мы получим, что все перечисленные типы других органов появились у триасовых форм в обеих линиях независимо. Если же мы примем, что указанные пермские *Peltaspermaceae* образуют одну естественную единицу (конгрегацию), а триасовые — другую, то придется признать, что в триасе возобновился полиморфизм кладоспермов по их симметрии. Видимо так оно и есть.

Взяв порядок *Peltaspermatales* в целом и проследив связи его компонентов друг с другом и с мезозойскими потомками из порядков *Ginkgoales* и *Leptostrobales* (рис. 7.14), мы увидим сложное распределение признаков, допускающих разные интерпретации филогенетических связей родов и семейств. Например, *Sphenobaiera spectabilis* (Heer) Florin (рис. 7.15 № 15), всеми относимая к гинкговым, имеет пельтатные микроспорофиллы как у *Umkomasiaceae*. У близкого вида *S. longifolia* (Pomel) Florin наблюдается крыловидное утолщение замыкающих клеток (Harris et al., 1974), известное также у *Umkomasiaceae*. Но по строению пыльцы и эпиморфологии листьев оба эти вида *Sphenobaiera* несомненно ближе к триасовым *Peltaspermaceae* (включая в это семейство *Glossophyllum* и *S. furcata* (Heer) Florin). Как бы мы ни комбинировали признаки *Peltaspermatales*, *Ginkgoales* и *Leptostrobales*, реконструируя филогению, по каким-то признакам все равно будет получаться транзитивный полиморфизм в филогенетических рядах.

Сохранение (и возобновление) определенного типа разнообразия в филогении соблазнительно трактовать как полифилию. В приведенном выше примере с пермскими и триасовыми *Peltaspermaceae* можно сначала убедить себя в том, что в основе систематики должны лежать симметрия кладоспермов и выделить по ним две параллельные филогенетические линии. Тогда группа триасовых *Peltaspermaceae* окажется дифилетической с поразительным параллелизмом листьев, микроспорокладов и пыльцы в обеих линиях. И эта дифилия, и параллелизмы исчезнут, если принять возможность транзитивного полиморфизма в симметрии кладоспермов.

Возможно, что подобный подход применим к другим случаям предполагавшейся полифилии таксонов высших растений.

Автор искренне признателен проф. А. Cronquist за приглашение подготовить данную статью и его сотрудникам за работу с текстом. Автор благодарен Э.Е. Лондон за перевод статьи на английский язык, И.А. Игнатьеву и А.В. Гоманькову за помощь в обработке некоторых коллекций. Очень полезным было обсуждение материалов статьи (отчасти по переписке) с G. Barale, D. Dilcher, J. Galtier, T.M. Harris, В.А. Красиловым, J.-P. Laveine, Y. Lemoigne, G.J. Retallack, В.А. Самылиной, Н.С. Снигиревской, М.С. Соловьевой и А.Л. Тахтаджяном. Автор благодарен Н. Кегр и Г.Н. Садовникову за ознакомление с их материалами.

The Botanical Review, 1984, vol. 50, N 1

## СИСТЕМАТИКА ГОЛОСЕМЕННЫХ И ИХ ФИЛОГЕНИЯ: ОТВЕТ НА КОММЕНТАРИИ Ч.Б. БЕКА, Ч.Н. МИЛЛЕРА И Г.У. РОТУЭЛЛА

### I. ВВЕДЕНИЕ

Для меня явилась полной и очень приятной неожиданностью публикация комментариев трех выдающихся палеоботаников — профессора Чарльза Б. Бека (Beck, 1985), профессора Чарльза Н. Миллера (Miller, 1985) и профессора Гара У. Ротуэлла (Rothwell, 1985) — к моей статье, которая была издана раньше (Me yen, 1984) в "Botanical Review".<sup>23)</sup> Я могу лишь сердечно поблагодарить моих коллег, а также редактора — профессора Артура Кронквиста за эту публикацию, равно как и за предоставленную мне сейчас возможность ответить на их замечания и объяснить, насколько возможно подробно, мои взгляды на систематику и филогению голосеменных.

Эта тема слишком широка и ее нельзя охватить в одной обзорной статье. Знаний по этим растениям накопилось столь много, что одному человеку просто не под силу разобраться во всех имеющихся данных, которые необходимо обобщить. В этой связи нет ничего удивительного, что Бек, Миллер и Ротуэлл нашли веские причины для своих многочисленных и в основном критических замечаний. Многие из этих замечаний я принимаю с большой признательностью. Но, с другой стороны, я насчитал 85 частных замечаний, образующих три группы, которые требуют моего ответа. Эти замечания относятся: 1) к фактическим материалам, использованным мною в обсуждаемой статье; 2) к их трактовке; 3) к общим методологическим принципам. Сейчас у меня нет возможности отвечать по каждому пункту отдельно. Да, отчасти, в этом нет необходимости, поскольку некоторые из этих пунктов подробно разбираются в статьях, которые скоро выйдут в свет (Гоманьков, Мейен; Lemoigne, Me yen)<sup>24)</sup> или уже опубликованы (Me yen, Smoller, 1986) или же готовы к печати (статья о пермских хвойных Западной Ангариды, которая будет напечатана в журнале "Palaeontographica"; совместная работа автора с И.А. Игнатьевым по систематике Cordaitanthales для журнала "Review of Palaeobotany and Palynology", и другие. И, наконец, я только что передал в издательство Chapman and Hall, Ltd. (London) свою книгу "Fundamentals of Palaeobotany"<sup>25)</sup>. В ней многие темы касаются голосеменных, а также общих теоретических аспектов систематики, морфологии и филогении ископаемых растений. Все эти проблемы рассматриваются мною весьма подробно. В этой связи, ниже я буду разбирать только те вопросы, которые кажутся мне наиболее важными в контексте нынешней дискуссии на страницах данного журнала.

Перед тем, как обратиться к этим принципиальным вопросам, мне бы хотелось закончить свое введение указанием на три очевидных недоразумения, ибо мне приписываются взгляды, которых я никогда не придерживался.

1. Бек (с. 277, 284) убежден, что я допускаю происхождение семян (или же семечатков; здесь и далее я пользуюсь словом семена, что включает и те и другие) по меньшей мере двумя путями, а отсюда следует, что я допускаю дифилетическое происхождение голосеменных. На самом же деле, наоборот, как Бек и как многие другие палеоботаники, я не вижу причин для принятия независимого происхождения семян у различных линий голосеменных. Лично я считаю, что голосеменные представляют собой монофилетический таксон, происходящий от одного из прогимноспермов, возможно от *Archaeopteridales* (см. раздел II).

2. Бек (с. 274, 290) утверждает, что я отношу *Archaeopteris* к семенным растениям. А в действительности же я всего лишь допускаю возможность того, что некоторые виды *Archaeopteris* могли производить семена. Филогенетическая близость между наиболее тщательно изученными видами этого рода и свободно-споровыми растениями является непреложной истиной. Бек также полагает (с. 290, что я оспариваю хорошо всем известные выводы, сделанные Карлуччио, Бэнксом, Хюбером, Беком и Шеклером по поводу структуры вайи *Archaeopteris*. На самом же деле я полностью с ними согласен. Тем не менее, простые листья (а не перышки сложных вай) как у *Ginkgoopsida*, так и у *Cycadopsida*, вряд ли могут развиться от спирально расположенных перышек *Archaeopteridales*. Такие листья, по-видимому, возникли путем изменения и уменьшения целых папоротникоподобных вай. Именно это я и старался показать в своей статье в разделе III.4.

3. Бек (с. 285) пишет, что я включаю "многие пермские и мезозойские ископаемые" в число *Callistophytales*. Это, вне сомнения, явная описка. Я думаю, что Бек имел в виду *Peltaspermales*, ибо *Callistophytales* в мезозое вообще не известны.

## II. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ

Бек, Миллер и Ротуэлл уделяют много внимания некоторым основным предпосылкам, либо постулированным в моей статье в явном виде, либо предполагаемым мною без каких-либо объяснений. Особое внимание обращается на надежность реконструкций исходной (прижизненной) ассоциации органов (и соответствующих форм-родов), на которых я основываю многие из своих выводов. Мои коллеги убеждены, что все эти реконструкции покоятся только на тафономических ассоциациях. Они предупреждают меня о возможных ошибках. Ни я лично, ни один, в буквальном смысле этого слова, другой палеоботаник не может полагаться только на тафономическую ассоциацию. И поскольку в этом состоит ключевое положение моих выводов, мне приходится остановиться на нем подробнее.

Я признаю четыре главных критерия для принятия гипотезы (или выводов) об органических прижизненных связях. Каждый из этих критериев представлен ниже в виде отдельного обозначения, а все относящиеся к наиболее важным таксонам данные с помощью таких обозначений приводятся в таблицах (таблицы I и II).

### АССОЦИАЦИЯ (А)

A1 — ассоциация дисперсных органов, повторяющаяся во многих полидоминантных захоронениях (обычно ее подтверждает критерий E, см. ниже).

A2 — такая повторяющаяся ассоциация дисперсных органов, которая практически исключает альтернативные связи между ними. Сюда относятся по большей части монодоминантные захоронения, но есть ряд и полидоминантных, в которых есть весомые признаки определенных связей. Например, семена *Sylvella* относят к растениям, дающим листья, похожие на *Cordaites*. Эти листья встречаются как в

нижнеказанских отложениях Русской платформы (Субангарская область), так и в верхах нижней и в верхней перми в Сибири (Ангарская область). Среди таксонов листьев голосеменных в местонахождениях обеих областей только Cordaites могут быть связаны с этими семенами.

### ЭКСТРАПОЛЯЦИЯ (E)

Этот критерий нередко используется совместно с критериями A1 или A2. Его лучше объяснить на примере. Род *Compsopteris* тесно связан с *Callipteris* подрода *Feonia* (Meyen, 1982b). У последнего обнаруживается много общих признаков с вайями *Lepidopteris*, связь которых с пельтоидами *Peltaspermum* признается единогласно. Похожие на *Peltaspermum* пельтоиды неоднократно встречаются вместе с *Compsopteris* и с *Feonia*, а поэтому они могут быть связаны с этими таксонами листьев путем экстраполяции, если только такое допущение не будет опровергнуто наличием в тех же захоронениях каких-либо других растений.

### МАРКЕРЫ (M)

Мы имеем в виду использование специфических маркеров (определенных эпидермальных признаков, характерных смоляных тел в мезофилле, склеротических гнезд в коре, идентичных эпифильных грибков и т.д.), которые повторяются на разных органах.

Перечисленные критерии применяются в различных комбинациях.

На таблицах I и II приводятся критерии, применяемые для более важных таксонов, упоминаемых мною в статье 1984 г. Дальнейшие подробности будут изложены в статьях, находящихся сейчас в печати (см. раздел I). Только в одном единственном случае мне пришлось основываться по большей части на критерии A1, а именно в случае связи между семенами похожими на *Lugasperma* и осями каламопитиевых. Как я писал в своей статье (с. 44), эта связь обязательно "требует дальнейшего подтверждения". И даже в этом случае, однако, эта тафономическая связь была не единственным основанием для такого вывода (см. раздел IV).

Все трое моих коллег хотели бы найти в моей статье какое-то недвусмысленное объяснение тому, каким образом я провожу гомологии между органами, как я различаю гомопластические сходства от унаследованных, от синапоморфий и т.д. Нет сомнений, что понять выводы, сделанные автором, было бы намного легче, если бы читатели познакомились с его позицией по этим теоретическим проблемам. В своей статье я не имел никакой возможности вступать в подобные объяснения просто из-за ограниченности места. Эти вопросы будут очень подробно разобраны в моей упомянутой выше книге "Основы палеоботаники". Поэтому сейчас я бы хотел остановиться только на одном моменте. У меня сложилось впечатление, что Бек и Ротуэлл хотели бы увидеть в моей статье так называемый "кладистический" подход и соответствующую ему терминологию. Я же умышленно избегал такого подхода. В кладистике мне нравится только практика составления и анализа альтернативных филогенетических схем. Некоторые технические термины, сопровождающие такой анализ, мне кажутся вполне разумными. Но в других отношениях, в самой кладистической методологии по существу — ни в ее терминологии, ни в манере иллюстрирования — я не вижу почти ничего нового. Раньше термины "сестринские группы" или "внегрупповое сравнение" не имели употребления, однако соответствующие концепции все же существовали. Эти термины до сих пор не использовались в литературе по филогении голосеменных, и мне бы отнюдь не хотелось быть в этом отношении первооткрывателем.

Среди других теоретических вопросов я упомяну еще и конгрегационный подход, а также и три предпосылки, о которых говорит Бек.



Критерии, использованные для установления органических прижизненных связей  
 между дисперсными органами у различных Cordaitanthales.  
 Обозначения даются на таблице 1, sc — чешуя

		Rufloia	Cordaites	Nephropsis	(Sulcinephropsis)	Nephropsis	(Nephropsis)	Crassinervia	Lepeophyllum	Vojnovskya	Krylovia	Gaussia	Bardocarpus	Suchoviella	Cladostrobus	Pechorostrobus	Kuznetskia	Niazonaria	Samaropsis	Tungussocarpus	Sylvella		
Rufloia	1																						
Cordaites	1																						
Nephropsis																							
(Sulcinephropsis)	sc	M																					
Nephropsis																							
(Nephropsis)	sc		M																				
Crassinervia	sc	A1	M			A1																	
Lepeophyllum	sc	A2	A2																				
Vojnovskya	f		E			OC																	
Krylovia	f	E																					
Gaussia	f	E																					
Bardocarpus	s, f	E				A1		A1															
Suchoviella	f	A2							OC														
Cladostrobus	m	A2																					
Pechorostrobus	m	A2							OC														
Kuznetskia	m		A2			A1		A1	A1	A1			A1										
Niazonaria	?	A1	A1											A2		A2	A2	A1					
Samaropsis	s	A2	A2	A1	A1	A2		A1	A1	OC	OC	E		A2		A2	A2	A1					
Tungussocarpus	s	A1	A1			A1									A1							A1	
Sylvella	s		A2																				
Cladaitina	p	A2													OC							A1	
Cordaitina	p	A2	A2						A2				A2	A2		OC	OC				A2	A1	A1

Я не могу согласиться с конгрегационным подходом в его трактовке, предложенной Бекон (с. 276—277). Такой подход предполагает не только "группировку образцов (или таксонов) по категориям на основе их общих характеристик". У этого подхода есть еще одна важная сторона — отношения между таксонами он выявляет по возрастающей линии таксономического порядка. Это очень старый метод, которым широко пользовался А. де Жюсье в 18-м веке. Без такого рода конгрегаций нельзя понять, почему *Balanophoraceae*, у которых вет интегумента, относят к семенным растениям, а *Sauvonia*, семена которых содержатся в капсулах, принадлежат к голосеменным. Только при последовательном сравнении таксонов по возрастающей линии можно понять, почему единственный цветок *Quegus* описывают как одноцветковый дихазий, и т.д. В нашем случае только такой анализ позволит нам понять, почему *Ginkgo* более близок к пельтаспермовым, чем к хвойным. При простом сравнении признаков, известных у всех *Ginkgoales* и признаков у других порядков, возникает бесконечная дискуссия о том, какие признаки имеют большее, а какие — меньшее значение, как это и имело место в прошлом.

Ротуэлл (с. 321) очень хорошо описывает конгрегационный подход. Однако он подозревает, что соответствующий таксономический "процесс приведет к циркулярному мышлению", ибо "в такой методологии нет механизма для объективной проверки гипотезы, а потому такой подход непременно приведет к авторитарной субъективности". Я целиком согласен с Ротуэллом, но никаких альтернатив не вижу. Циклические рассуждения логически неприемлемы, если только мы имеем дело с категорическими (не вероятностными) суждениями. Если же мы будем пытаться скоординировать гипотетические суждения, мы можем следовать неким циклическим путем для доказательств, при котором достигается общее освещение гипотезы.

Хенниг (Hennig, 1950), вслед за Мюльманном, назвал этот процесс "методом взаимного просветления". Это неизбежный компонент любого познавательного процесса, включая и исследование таксономии. Что же касается субъективности, я считаю, что она неизбежна не только в систематике, но и в науке вообще. Любая попытка начисто исключить субъективность приводит к тому, что она переходит из одного места в другое, менее бросающееся в глаза, как это убедительно продемонстрировали критики логического позитивизма. Субъективность отнюдь не столь вредна, если подробно разобраться в том, какими путями достигаются результаты.

Бек (с. 277—278) формулирует три моих теоретических допущения, которые в явном виде не были высказаны в статье: 1) "формы, встречающиеся в более молодых отложениях, являющиеся продвинутыми, т.е. имеют развитые признаки, в то время как формы из более древних отложений являются примитивными". 2) "Гомоплазия менее вероятна для более сложных структур, чем для более простых". 3) "Репродуктивные структуры, особенно семена более четко выявляют филогенетические зависимости на более высоких уровнях, чем вегетативные признаки, потому что считается, что они в эволюционном отношении консервативны".

Я, действительно, поддерживаю эти допущения, как и многие другие палеоботаники. Однако никто эти допущения не применяет так прямолинейно. Допущения 1 и 3 встречаются со многими исключениями. Например, микроспороклады *Kuznetskia* из верхней перми являются, вне сомнения, более примитивными, чем мужской *Cordaitanthus* каменноугольного периода. Когда некоторые хвойные относят к таксоидеям или кипарисовым, возможно, при этом больше внимания уделяют филотаксису листовых побегов, чем женским шишкам. Что касается допущения 2, то сама оценка какой-бы то ни было структуры как "очень сложной" или "простой" в основном базируется на чистой интуиции. Тем не менее, допущение 2 является краеугольным камнем любого каузального анализа. Иначе нам придется вообще отказаться от палеоботаники как таковой, ибо всякий, выступающий против допущения 2, может сказать, что остатки растений в наших коллекциях являются следствием "lusus naturae", а все детали их сходства с растениями, живущими в наше время, просто не имеют никакого значения.

Бек утверждает, что "Мейен является жертвой, в различной степени попавшей в несколько методологических ловушек, включая и эти самые допущения". На мой взгляд определение "жертва" подходит лишь к такому случаю, когда в реальности достигнута истина. Я отнюдь не считаю, что систематика и филогения голосеменных находятся в столь здоровом состоянии.

### III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Все три выше упомянутые автора считают возможным, что голосеменные скорее произошли от Aneurophytales (= Protopteridiales), нежели от Archaeopteridales, как это показываю я в своей филогении. Они считают, что Archaeopteridales слишком специализированы. Я полагаю, что специализация как таковая не препятствует осуществлению у таксонов их роли быть предками для других. Я не верю в правило Копа. Не следует забывать, что предки четвероногих (и нас самих!) — не важно, кистеперые или же двоякодышащие — являются самыми специализированными среди девонских рыб. Высокий уровень специализации, по-видимому, создает больше трудностей для тех, кто изучает филогению, нежели для самой филогении. А прогимноспермы, даже аневрофитовые, вряд ли можно рассматривать как неспециализированные растения свободно размножающиеся спорами. Отдавая предпочтение Aneurophytales, палеоботаники, возможно, упускают из вида один очень важный момент. В настоящее время мы имеем подробные сведения только об одном роде порядка Archaeopteridales — о самом Archaeopteris; однако, по-видимому, этот порядок в целом гораздо более многообразен. Существует куда менее изученный род Svalbardia, различные пикноксильные деревья девонского времени, которые не принадлежат Callixylon; загадочные растения, дающие микроспоры Archaeopterisaccus с такой же ультраструктурой экзины, что и микроспоры Archaeopteris, и т.д. Я далеко не уверен, что правильно выделял Protoripity в отдельный самостоятельный порядок (Protoripityales) вместо того, чтобы отнести его к Archaeopteridales. Порядок — это категория очень высокого ранга, и следует быть очень осторожным, рассматривая признаки какого-нибудь отдельного рода как признаки характерные для всего порядка целиком. И, наконец, нельзя сбрасывать со счета и такую возможность, что некоторые более продвинутые члены Archaeopteris вообще не давали семян. Такую возможность допускали Петтит и Бек (Pettitt, Beck, 1968; Beck, 1962; см. также Beck, 1985, p. 290).

Большую часть своих замечаний Бек посвящает монофилии голосеменных и тесным связям между Calamopityales и Lagenostomales. Все три автора особо отмечают фундаментальное сходство между древнейшими семенами из верхнего девона — нижнего карбона. Очевидно, мое подразделение древнейших голосеменных на два порядка и даже на два класса было воспринято как положительное отношение к дифилии голосеменных. Как было сказано выше, я, тем не менее, считаю, что голосеменные — таксон монофилитический. Больше того, я в принципе не имею ничего против предложения, выдвинутого Лонгом (см. Beck, с. 284) о том, что *Lyrasperma* и *Eurystoma* (соответственно члены ассоциаций *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida*, по моей системе), относятся к одному семейству. В этом состоит главный парадокс филогенетической систематики. Может случиться, что члены какой-нибудь отдельной анцестральной группы низкого ранга принадлежат по своим предкам к различным классам, и их можно отнести к обоим этим классам. В таких анцестральных группах разбирать признаки можно только с учетом исторической перспективы.

#### IV. ДВЕ РОДОСЛОВНЫЕ ЛИНИИ У РАННИХ ГОЛОСЕМЕННЫХ. ПРОДОЛЖЕНИЕ ДИСКУССИИ

И Бек (с. 278, 280, 284), и Миллер (с. 314) считают, что в моей системе основные родословные линии голосеменных установлены только по одному признаку — по конструкции семян, включая наличие или отсутствие купулы. Несмотря на все мои усилия утвердить обратное, все-таки мне не повезло. В своей статье я специально и неоднократно подчеркивал (с. 4, 42, 96), что высокая стабильность основных структур семян — это отнюдь не необходимая предпосылка и никак не априорное допущение в моей системе, но, напротив, это логический результат конгрегационного анализа всех доступных для нас признаков. Благодаря такому результату, у меня появилась возможность дать весьма краткие диагнозы классов. И эти диагнозы, действительно, основываются на признаках семян и купул. Отсюда создается ошибочное впечатление, будто бы вся система классов зиждется на одном-единственном объединяющем их признаке.

Отправным моментом моих исследований явилось подробное изучение пермских и мезозойских *Peltaspermales*, *Ginkgoales*, *Leptostrobales* и *Caytoniales*. Это исследование позволило мне сделать вывод о том, что данные четыре порядка тесно между собою связаны. Сравнивая примитивные *Peltaspermales* (семейство *Trichopityaceae*) с более древними голосеменными, я обнаружил, что более ранние члены той же родословной линии относятся к *Callistophytales*. Затем я заметил, что у всех еще более древних голосеменных как полиспермы, так и микроспороклады листьев не имеют. А отсюда следовало, что фертильные неизменяемые листья (филлоспермы и микроспорофиллы) каллистофитовых по своему происхождению являются вторичными (появились в результате гомеотического процесса). Эта родословная линия распространялась от каллистофитовых, похожих на *Dicksonites*, до растений, похожих на *Eremopteris*—*Gondwanotheca* из среднего—верхнего карбона. Для всей родословной линии был характерен как основной тип семян, так и отсутствие купулы. Устойчивое существование семенных типов еще раньше отмечалось как у цикадопсид, так и у пиннопсид. Поэтому я сделал вывод, что типы семян являются очень стабильными и надежными признаками, однако сами родовые линии выводились не только на основании этого одного признака.

Анализируя происхождение *Cordaitanthales*, я обратил внимание на их васкуляризованные нуцеллюсы. Еще до этого я отметил замечание Сьюорда (Seward, 1917, с. 339) о том, что у *Cardiocarpus sclerotesta* Brongn. существует "внутренняя группа пучков, которые пронизывают периферическую ткань нуцеллюса". Затем я нашел и другие данные в поддержку этой мысли, включая высказывания Стидда и Козентино (Stidd, Cosentino, 1976) по поводу рода *Nucellangium*. Я провел параллель с васкуляризованным нуцеллюсом у *Trigonocarpaceles*. Купулярное происхождение интегумента у *Trigonocarpaceles* уже хорошо обосновано. Поэтому я мог предложить такое же толкование и для интегумента у *Cordaitanthales*. Отсюда следует, что предки *Cordaitanthales* имели свободные, двусторонние симметричные купулы. Другими словами, они принадлежали к порядку *Lagenostomales*. Эта гипотеза подтверждалась древесной *Pitus* у лагеностомовых и *Telangiorpsis*-подобной структурой микроспорокладов у войновскиевых (Kuznetskia). Платиспермия у *Cordaitanthales*, как оказалось, была вторичной. Образование семян *Cordaitanthales* из раннекаменноугольных, похожих на *Lygasperma*, семян не могло иметь места из-за отсутствия в данном типе семян васкуляризации у нуцеллюса.

Между тем, платиспермические рогатые семена, похожие на *Lygasperma*, как известно, были связаны с *Eremopteris* и с *Paragondwanidium* — *Gondwanotheca*. У них отсутствуют купулы и они сидят на безлистных перистых осях. В турнейском ярусе нет ни одного растения, имеющего родство с *Cordaitanthales*. У меня не было никаких оснований рассматривать похожие на *Lygasperma* семена этого возраста как вторично платиспермические. Рассуждая таким образом, я пришел к выводу, что протянуть в турнейский век можно только две основные родословные линии голосеменных, а

именно: 1) ту, которая ведет от Ginkgoales к Callistophytales и затем к Equisetum — Paragondwanidium и 2) родословную линию цикадопсид и пинопсид с лагностомовыми в основании.

Далее, я обратил внимание, что среди обнаруженных в самых низах карбона минерализованных стволов встречаются также две основные группы — Lagenopteridales (= Lagenostomales) и Calamopityales. Первая из них давала купулярные радиоспермические семена. Семена же второй группы были неизвестны. С другой стороны, были нужны стволы для связи с семенами, похожими на *Lyrasperma*. Я решил, что эти два типа органов можно приписать одним и тем же растениям, как это предположили Лонг (с оговоркой) и Реталляк. Тафономическая их ассоциация хорошо подтвердила мой вывод. Я принял эту связь с одной оговоркой — "требуется дополнительные подтверждения" (с. 44). Таким образом, предложенная мною концепция Calamopityales основывается не только на тафономической связи между этими семенами и осями. Обоснование этой концепции гораздо более глубокое.

## V. ПЕРЕСМОТР ТРАКТОВКИ GINKGOOPSIDA

Как говорилось выше, платиспермия была стабильной у палеозойских и мезозойских порядков гинкгоопсид, перечисленных ранее. Но, однако, достаточно ли хорошо знаем мы эти порядки и их семена? Бек (с. 283) и Миллер (с. 302—304) считают, что наши современные сведения об этих растениях далеко не достаточны. Я полагаю, что не следует недооценивать богатство доступных сегодня данных. Вполне справедливо, что нам не известны главные анатомические признаки осей у *Caytoniales* и *Leptostroboles*. Однако есть соответствующие данные по живому *Ginkgo*, триасовому умкомазиевому *Rhexoxylon*, пермтриасовому пельтаспермовому *Kirjamkenia*, а также по каллистофитовым карбона. В многочисленных родах всех порядков известны макроморфологические и эпидермальные признаки как у листьев, так и у фруктификаций. Платиспермию можно нередко обнаружить при помощи мацерации фитолеймы семян или же по очертаниям семенных рубцов. Таким образом, эти порядки изучены достаточно хорошо. И чем лучше мы их узнаем, тем труднее разделить их друг от друга в родословных линиях, показанных на моей филогенетической схеме. Поскольку выявляется все больше и больше новых признаков, возрастает трансгрессия признаков между этими порядками. По макроморфологии листьев, структуре устьиц, микроспорокладов, пыльцы, семян, по определенным признакам женских фруктификаций *Leptostroboles*, *Ginkgoales* и *Caytoniales* все больше приближаются к *Peltaspermales*. Однако, это делается очевидным только тогда, когда учитываются как широко распространенные так и редко встречающиеся роды, не только *Gzekanowskia* — *Leptostrobus* или же *Lepidopteris* — *Peltaspermum*, но и *Bernettia*, *Kirjamkenia*, *Stiphorus*, *Sporophyllites* и др. Вот почему я по-прежнему считаю, что филогенетические связи между упомянутыми выше порядками, равно как и между *Peltaspermales* и *Callistophytales*, установлены вполне надежно и нам известны переходные формы между пельтаспермовыми и остальными порядками.

Именно этот вывод и послужил основанием для выделения класса гинкгоопсид в предлагаемом мной понимании. Посему я не могу согласиться с Бекем, который утверждает (с. 288), что "обоснованием, на котором зиждутся выделяемые Мейеном гинкгоопсиды, является его концепция базальной группы филогенетической ветви, а именно семействе *Calamopityaceae*". Концепция каламопитиевых сейчас имеет большое значение для выяснения происхождения гинкгоопсид или голосеменных вообще. Так или иначе (оставляя в стороне *Calamopityales*), уже в среднем карбоне родословная линия, связывающая *Callistophytales* и *Ginkgoales*, была независима от пинопсидной и цикадопсидной линий. На мой взгляд, этого достаточно для выделения трех независимых классов голосеменных. Что же касается их дальнейшего обнаружения в нижнем карбоне и верхнем девоне, данных у нас здесь, действительно, маловато.

Члены различных классов увеличивают свое родство по мере нашего приближения ко времени их дивергенции. А для выделения родословных линий в этом переплетении слабо дивергировавших форм необходимо иметь более полные данные.

Оценивая мою систему классов, Бек, Миллер и Ротуэлл уделяют особое внимание именно этой ранней истории классов голосеменных. Бек считает, что с самого начала следует выявить корни гинкгоопсид. Миллер хочет прежде всего знать наверняка, насколько независимо развивалась платиспермия у гинкгоопсид и у пинопсид. Ротуэлл поддерживает идею о значительном единстве структуры у всех самых древних семян. Он не видит никакой возможности их разделения по различным классам. Все эти три автора находят много общих признаков между более древними членами каллистофитовых и пинопсид; они не исключают даже возможности их общего происхождения. И все трое не уделяют должного внимания главному, ключевому обстоятельству — вышеупомянутым связям между Callistophytales, Peltaspermales и более молодыми порядками Ginkgoopsida.

## VI. АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СХЕМЫ ОСНОВНЫХ ЛИНИЙ ГОЛОСЕМЕННЫХ

А теперь попробуем описать мнения альтернативные. На мой взгляд, было бы достаточно оправданным предположить, что у голосеменных существовало три основные группы порядков. Эти три группы обозначаются ниже как G, C и P (рис. 8.1). Группа G включает Callistophytales, Peltaspermales, Caytoniales, Leptostroboles (= Czeka-pnowskiales) и Ginkgoales. Тесное родство этих порядков ни у кого сомнения не вызывает. Я бы поместил сюда и катазиатские гигантоптериды, как их недавно определили Ли и Яо (Li, Yao, 1983). Эти растения продуцировали филлоспермы, напоминающие филлоспермы Callistophytales. Группа G кажется естественной, невзирая на то, каким было ее происхождение и какие другие порядки она объединяет. Группу G можно также соотнести с классом Ginkgoopsida s. s.

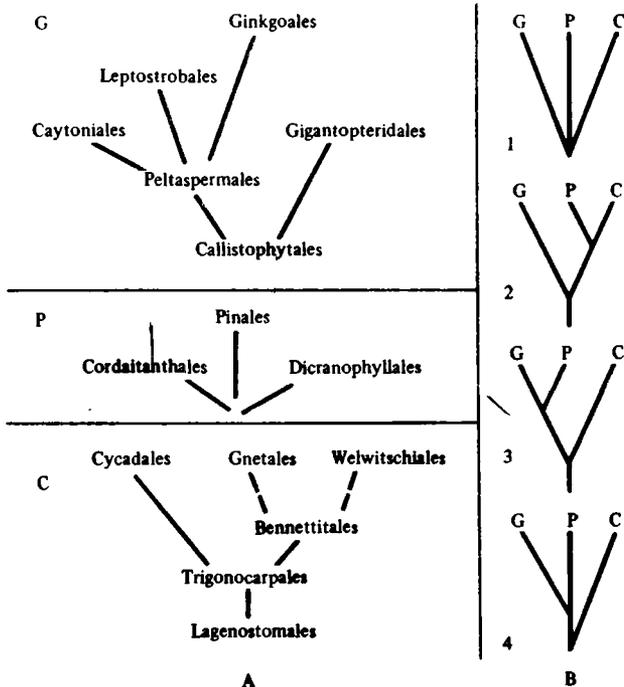
Группа P включает порядки Cordaitanthales и Pinales. Порядок Dicranophyllales можно также отнести сюда (Meuен, Smoller, 1986). Эта группа соответствует классу Pinopsida.

Группа C включает порядки Lagenostomales, Trigonocarpales, Bennettitales и Cycadales. Порядки Welwitshiales и Gnetales тоже могут относиться сюда. Эта группа соответствует классу Cycadopsida.

Существуют четыре сколько-нибудь существенные версии об отношениях между этими группами; все эти версии подтверждают монофилию голосеменных (рис. 8.1 б).

Версию 1 можно отклонить вообще, так как есть данные о том, что в визейском ярусе и в более древних слоях присутствует группа P, а в них встречается и группа C и, вероятно, группа G. Версия 2 соответствует моей схеме (Meuен, 1984). Версия 3 близка взглядам Ротуэлла. Версия 4 пока не подтверждалась, она кажется мало вероятной. Таким образом, для дальнейшего рассмотрения остаются версии 2 и 3. Обе они дают возможность признать три класса, или два класса с тремя подклассами. Такой подход годится для голосеменных раннего карбона и послекарбонового времени. Главным же филогенетическим вопросом остается выяснение происхождения группы P, т.е. Pinopsida.

Если положиться на количество общих признаков, то Pinopsida кажутся скорее более близкими к Ginkgoopsida, особенно к Callistophytales и Ginkgoales, нежели к Cycadopsida, как это предполагает Ротуэлл. Но целый ряд удивительно сходных признаков, существующих между Pinopsida с одной стороны и Callistophytales и Ginkgoales — с другой, кажутся нам скорее гомопластическими, нежели унаследованными, поскольку общие признаки у обеих групп проявляются на значительно отдаленных друг от друга стратиграфических уровнях. Так, например, каменноугольные члены группы P не обнаруживают такой двусторонне симметричной с настоящими мешками пыльцы, какая наблюдается у Callistophytales того же карбонового возраста. Такая пыльца



Р и с. 8.1. Основные группы голосеменных (G, P и C); А — их состав, В — различные варианты их филогенетических связей

появляется только у гораздо более молодых хвойных — у мезозойских. Микроспороклады, характерные для палеозойских Pinopsida, не имели ничего общего с одновозрастными представителями Callistophytales и Peltaspermales. Сходство микроспорокладов у групп P и G появилось лишь много позже, в юре, в то время как простые листья, напоминающие листья Pinopsida, возникли в группе G (порядок Peltaspermales) в конце ранней перми, и т.д.

Если сравнить одновозрастные члены у групп G, C и P, то большее сходство между G и P, по сравнению со сходством между C и P, уже не покажется таким удивительным. Pinopsida карбона выглядят настолько же далекими от Callistophytales, Lagenostomales, как и от Trigonocarpaceae. Есть ряд признаков, сближающих более древние Pinopsida с Lagenostomales. Так, например, пикноксилные стволы кордаитантовых сопоставимы со стволами рода Pitus. Диплоксилные листовые следы лагеностомовых можно сопоставить с листовыми жилками у Cordaites. Но в отношении структуры семени кордаитантовые стоят ближе к каллистофитовым. Поэтому возникает вопрос, является ли такое сходство по своей природе первичным или вторичным, т.е. каково же в обеих группах происхождение платиспермии.

## VII. ПЕРВИЧНАЯ ИЛИ ВТОРИЧНАЯ ПЛАТИСПЕРМИЯ У GINKGOOPSIDA И PINOPSIDA

Бек (с. 282) допускает возможность того, что у семян *Lyaspermum* "двусторонняя симметрия произошла от радиально симметричного предка", и что эти семена, вероятно, были купульными или имели купульных предков. Нет совершенно никаких данных относительно взаимосвязи между этими турнейскими платиспермическими семенами и более древними (нижнее турне и верхний девон) купульными радиоспермическими семенами. Семена похожие на *Lyaspermum*, по-видимому, очень при-

митивны, поскольку у них не развилось интегументальное микропиле и они турнейские по возрасту. Когда я назвал их "первичными" платиспермическими, я только хотел противопоставить их структуру "вторично" платиспермическому состоянию у пиносид. Я никак не затрагивал их статус как самых древних из известных нам радиоспермических семян. Я признаю, что этот момент мне в статье надо было объяснить как следует, чтобы избежать любого неверного толкования.

Пока что нет никаких данных о наличии купул вокруг этих турнейских платиспермических семян. Не известны нам и никакие переходные формы между этими семенами и более древними радиоспермическими семенами. Возможно, у самых древних голосеменных симметрия семени не была устойчивым признаком, и только позже этот признак канализировался в радиальность и двусторонность. Возможно также, что у самых древних платиспермических семян купула или какая-то сопоставимая с ней обертка из стерильных придатков подстилала не отдельное каждое семя, а целый ветвящийся полисперм. Все это — всего лишь догадка, и потому вряд ли разумно дальше дискутировать на эту тему. Так или иначе, и примитивное состояние, и бескупульная природа *Lugasperma* вполне согласуются с доступными в наше время наблюдениями, если их брать в чистом виде. А пока мы можем допустить, не нарушая гомологий между оболочками этих двух типов семян, что похожие на *Lugasperma* семена произошли от радиоспермических предков. Это значит, что интегумент у них по происхождению первичный, а не купульный.

Ситуация в отношении платиспермии у *Cordaitanthales* (и вообще у пиносид) гораздо более сложная. Всеми принято, что васкуляризованный нуцеллос у тригонокарповых семян типа *Pachytesta* гомологичен состоянию интегумент + нуцеллос у более древних форм, а наружный интегумент гомологичен купуле. Естественно, материалы по радиально симметричной васкуляризации нуцеллюсов у более древних семян *Cordaitanthales* указывают на те же гомологизации, и посему на их вторичную платиспермию.

Этот вывод вызвал как значительный интерес, так и некоторый скептицизм со стороны Бека, Миллера и Ротуэлла. Миллер (с. 299) считает, что нуцеллюсная васкуляризация у *Nucellangium* (*Cordaitanthales*) отличается от васкуляризации у *Pachytesta*, т.к. первая представлена сплошным проводящим слоем, а не дискретными пучками. Ротуэлл считает, что семена *Callistophytales* и *Cordaitanthales* в основном сходны, а разница в их васкуляризации "чисто" количественная.

Здесь мы видим одно очень слабое место в моей филогенетической конструкции. В предложенной схеме эволюции семян мне пришлось ввести некую гипотетическую форму (Meuyen, 1984, рис. 3E)<sup>26</sup> в ключевом месте, а именно между типами *Hydrasperma* и *Nucellangium*. Я признаю, что не уделил должного внимания специфической особенности васкуляризации у *Nucellangium*, о чем говорил Миллер. Как отмечает Бротцман (Brotzman, 1974), такой же проводящий слой, а вовсе не дискретные пучки, встречается у других кардиокарповых семян. Я принимаю также и замечание Ротуэлла. Нам надо уточнить, является ли проводящий слой у *Nucellangium* и сходных растений — А) рудиментарной нуцеллярной васкуляризацией, гомологичной васкуляризации типа *Pachytesta* (как утверждаю я в своей статье), или же Б) это вторичное разрастание халазальной проводящей чашечки, как это известно для голосеменных с первоначально не васкуляризованным нуцеллюсом.

В пользу версии А говорят следующие моменты.

1. В классе *Pinopsida* в целом имеет место прогрессивное уменьшение васкуляризации семян, достигающее кульминации в не васкуляризованных семенах большинства современных хвойных. Если допустить наличие вторичной васкуляризации у растений типа *Nucellangium*, пришлось бы в этом общем направлении делать не поддающийся нашему представлению зигзаг.

2. Любое вторичное усиление васкуляризации у высших растений обычно вызывается параллельным разрастанием основных тканей, требующих дополнительного

васкулярного снабжения. У более древних семян кордаитантовых, имеющих проводящий слой, такое разрастание отсутствует. Нуцеллус тонкий, и нет никаких очевидных причин, которые бы вызывали усиленную васкуляризацию.

3. Дискретные проводящие пучки могут трансформироваться в проводящий слой. Так, например, у более молодых семечек *Ginkgo* два проводящих пучка, вступающие в халазу, переходят выше в проводящий слой в интегументе (Sprecher, 1907). Вне сомнения, это компенсирует недостаточность васкулярного снабжения, вызванную значительным разрастанием интегумента, который гораздо более толстый, чем у более древних гинкгоопсид.

4. Само присутствие сплошного проводящего слоя как у *Nucellangium*, так и у *Cardiocarpus*, не вполне очевидно. Имеющиеся в наличии иллюстрации (Brotzman, 1974; Stidd, Cosentino, 1976) можно с равным успехом толковать как указание на наличие многочисленных дискретных пучков. Бротцман считает непрерывность оболочки всего лишь вероятной.

5. В интегументе кордаитантовых есть неотчетливые группы клеток, которых нет у семян гинкгоопсид; эти клетки отдаленно напоминают ряды шовных клеток в наружном интегументе семян типа *Pachyteta*.

Таким образом, неразличимый облик семян *Callistophytales* и *Cordaitanthales*, отмеченный Ротуэллом, может быть по своему происхождению вторичным. Такая унификация органов, имеющих различное происхождение, — явление широко распространенное. Как отмечалось выше, только применяя сравнительный (конгрегационный!) анализ многочисленных буковых, мы можем понять, почему цветки у *Quercus* рассматривают как одноцветковые дихазии, которые не гомологичны единичным цветкам у других растений. И именно такой точно анализ и послужил основанием для выделения девяти типов семян, описанных в моей статье. Это отнюдь не такие типы, которые легко определяются у дисперсных ископаемых семян на основании непосредственно наблюдаемых у них признаков. Я бы скорее рассматривал их как путевые столбы при изучении эволюции семян внутри различных линий голосеменных.

Если предложенная мною трактовка семян кордаитантовых верна, наиболее вероятных предков порядка *Cordaitanthales* следует искать среди лагеностомовых. Переходные формы между этими порядками должны были бы быть по возрасту визейскими. В зависимости от того с кем у этих форм более близкие связи — с лагеностомовыми или с каламопитиевыми (или с другими растениями, дающими семена похожие на *Lygasperma*), данная трактовка окажется либо верной, либо неверной.

## VIII. ДРУГИЕ ВОЗМОЖНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ КЛАССА GINKGOOPSIDA

Группы голосеменных G, P и C, как указано в разделе VI, не включают порядки *Calamopityales*, *Arberiales* (= *Glossopteridales*), *Pentoxylales* и *Ephedrales*. Порядок *Calamopityales* уже достаточно обсуждался выше. Сходство этих растений с *Ginkgoopsida* кажется нам вполне вероятным, хотя для окончательных выводов нужны дополнительные данные.

Положение *Arberiales* пока неясно; в этом я целиком согласен с Миллером. Нам здесь приходится выбирать между гинкгоопсидами и пинопсидами. Разветвляющиеся, похожие на *Arberia* примитивные полиспермы (по которым более полные данные были недавно представлены Дж. Андерсоном и Х. Андерсон: Anderson, Anderson, 1985) можно сравнить с безлистными полиспермами растений, похожих на *Eremopteris* и на *Gondwanotheca*, которых я помещаю среди более древних гинкгоопсид (см. раздел IV). Шопф (Schopf, 1976) предположил гомологию между пазушными плейхазияльными полиспермами *Arberia* и пазушными полиспермами кордаитантовых. Некоторые из

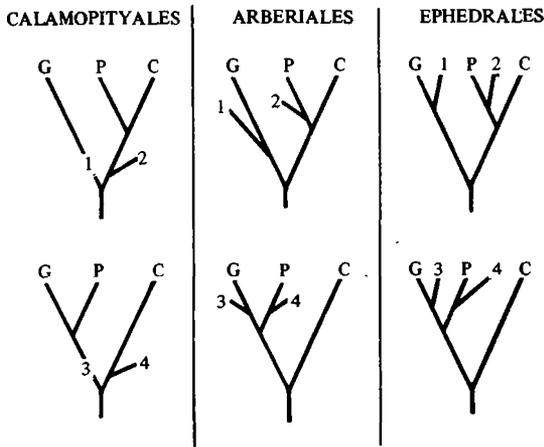


Рис. 8.2. Различные версии филогенетического положения Calamopityales, Arberiales и Ephedrales на различных схемах филогенетических связей между группами G, P и C у голосеменных (см. рис. 8.1)

последних давали разветвляющиеся семяножки, которые по своему положению не могут быть прямо сопоставлены с пазушными полиспермами *Arberia*. И хотя происхождение *Arberiales* от *Calamopityales* кажется нам более вероятным, гипотеза Шопфа тоже заслуживает внимания.

Порядок *Pentoxylales* кажется еще более далеким от пинопсид, а его родство с гинкгопсидами кажется более вероятным. Положение *Ephedrales* в системе нельзя определить наверняка, т.к. отсутствуют какие бы то ни было материалы по их ископаемым представителям (если не считать дисперсную пыльцу). И Бек (с. 289—290), и Миллер (с. 314) напоминают о попытках некоторых ученых соединить порядок *Ephedrales* с *Cordaitanthales* и хвойными. Однако, такого рода сравнения проводились тогда, когда мы очень плохо знали пермские и мезозойские гинкгопсиды, особенно *Peltaspermales*, и надежное сравнение с ними было просто невозможно. Различные версии филогенетических связей между *Calamopityales*, *Arberiales* и *Ephedrales* приводятся на рис. 8.2. И ни одна из этих версий не противоречит той системе из трех классов, которую предложил я.

## IX. ТРАКТОВКА ФРУКТИФИКАЦИЙ У ПИНОПСИД

Миллер (с. 306—313) разбирает мою трактовку *Cordaitanthales* и *Pinales*. Он полагает, что имеющиеся сейчас в наличии образцы войновские и руфлориевые сохранились недостаточно хорошо для надежной гомологизации фруктификаций. Вполне справедливо, что все выводы по этим двум семействам основываются на материалах, представленных отпечатками и фитолеймами. Однако, на самом деле сохранность у этих образцов совсем не такая уж и плохая. Миллер (стр. 309) ссылается на различающиеся друг от друга трактовки этих фруктификаций, сделанные Красиловым и Бурого (*Krassilov, Burago, 1981*) и мною (*Meuен, 1982b, 1984*). "Таким образом, даже те ученые, которые собственноручно изучали остатки этих групп, интерпретируют их по-разному". Я уже в других статьях высказывал свое мнение по трактовкам Красилова и Бурого (*Meuен, 1982b, с. 79—80; 1984, с. 79*) и, насколько мне известно, эти авторы со мной согласились. Они изучали только один вид *Gaussia*, а других ангарских фруктификаций кордаитантовых сами не исследовали. Вместо этого они могли пользоваться только уже опубликованными, довольно скверными фотографиями и рисунками других типов фруктификаций. Некоторые из ныне доступных образцов сохранились достаточно хорошо. Вообще, моя трактовка полиспермов из семейств войновские и

руфлориевых находит много новых подтверждений и требует лишь незначительных поправок. Эти материалы будут частично представлены в моей совместной с Игнатьевым статье, о которой упоминалось в разделе I.

Проблемы, связанные с хвойными, будут подробно рассматриваться в моей статье по пермским хвойным Западной Ангариды<sup>27)</sup>. А сейчас я остановлюсь только на некоторых основных моментах. Как показывают новые данные по палеозойским хвойным, женский пазушный комплекс у примитивных родов, помимо семяножек и стерильных чешуй, может также содержать частично или полностью стерилизованные семяножки, которые иногда образуют постепенный переход к полностью фертильным. Две стерильные лопасти у семенной чешуи *Pseudovoltzia*, упомянутые Миллером (с. 311), являются, вероятно, такими стерилизованными семяножками. Первично стерильные чешуи пазушного комплекса сохранялись (например, у *Walchiosirobus*), даже тогда, когда семяножки сливались в примитивную семенную чешую. Вот почему мнение Флорина о происхождении семенной чешуи от стерильной части пазушного комплекса является несостоятельным. В этом контексте дальнейшее возможное участие первичных или вторичных стерильных элементов в образовании семенной чешуи у более или менее продвинутых хвойных уже значения не имеет. Позже появились короткие вторичные семяножки, прикрепленные к первичным, когда последние слились в семенную чешую (как это имеет место у живущих ныне *Cryptomeria*; Bierhorst, 1971; Schweitzer, 1963).

Миллер (с. 311) пишет, что *Sashinia*, *Quadrocladus* и микростробилы, описанные в моей статье (рис. 26С–I) "найлены только в ассоциации, а не в органической связи". Однако, мой вывод об изначальной связи между этими органами также зиждется на идентичной эпидермальной структуре дистальных щитков микроспорofilлов, стерильных чешуй полиспермов, и вегетативных листьев. Относящиеся к этому выводу иллюстрации будут представлены в моей монографии, написанной мною совместно с Гоманьковым<sup>28)</sup>.

## Х. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. БЛАГОДАРНОСТИ

У меня нет никакой возможности дать ответ на другие замечания, сделанные Бекон, Миллером и Ротуэллом. Данная дискуссия не может быть слишком долгой и слишком подробной. Большая часть моего нынешнего ответа посвящена своего рода полемике с моими коллегами, и у читателей может создаться неверное впечатление, будто бы я просто отметаю от себя критику, высказанную в мой адрес. Но это совсем не так. Я получил немало очень ценных замечаний. Так, например, называя лишь некоторые, но далеко не все, я должен сказать, что был искренне рад узнать мнение такого выдающегося специалиста, как Бек, о том, что двойной, или, соответственно, одинарный след не является таким важным признаком, как обычно думают (например, Гаррис считает его одним из самых важных для различия *Ginkgoales* и *Czekanowskiales*). Я очень высоко ценю сделанный Миллером разбор нуцеллярной васкуляризации у *Nucellangium*. Для меня было очень важным узнать мнение Ротуэлла о принципиальном единстве всех древних семян. И этот перечень очень ценных и интересных для меня соображений можно продолжить.

Самым важным для меня было само возникновение такого глубокого критического и благожелательного отклика на предложенную в моей статье систему и филогению голосеменных со стороны столь видных специалистов по палеоботанике. Мои коллеги сделали вывод, что моя статья "по крайней мере, заставила нас очень тщательно продумать все идеи, касающиеся филогенетических связей между голосеменными" (Бек, с. 292), результат ее — "рассмотрение, побуждающее и стимулирующее мысль" (Миллер, с. 297), она "дает сильный импульс для выдвижения альтернативных гипотез" (Ротуэлл, стр. 230). А именно эти цели я и преследовал. Я никогда не допускал и мысли о том, что я стою у врат истины, держа в руках свою статью, и что эта статья разом разрешит все филогенетические загадки голосеменных.

В заключение я бы хотел еще раз высказать свою глубокую благодарность Ч.Б. Беку, Ч.Н. Миллеру и У. Ротуэллу за высказанные ими замечания. Я искренне признателен А. Кронквисту за предоставленную мне возможность опубликовать мой ответ этим ученым и за организацию настоящей дискуссии.

The Botanical Review, 1986, vol. 52, N 3

## ГОЛОСЕМЕННЫЕ АНГАРСКОЙ ФЛОРЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья готовилась для коллективной монографии "Происхождение и эволюция голосеменных", подготавливаемой для издательства Колумбийского университета под общей редакцией Ч.Б. Бека (Мичиганский университет)\*).

Термин Ангарияда используется для континента, существовавшего в течение девона, карбона и перми на месте нынешней Северной Азии, но Ангарское палеофлористическое царство также включало временами восточные районы Европы, северные районы Центральной и Юго-Западной Азии и возможно также север Гренландии и Аляскинский п-ов. Эпитет "ангарская" также может быть применен к пермотриасовой флоре Сибири и прилегающих областей.

Ангарские голосеменные изучены не лучше, чем европейские голосеменные век назад. Поэтому в палеоботанических учебниках они отражены плохо или вовсе не отражены. Например, Тейлор (Taylor, 1981) рассматривает лишь род *Cladostrobis*, а Стюарт (Stewart, 1983) вообще опустил ангарские голосеменные.

В последние десятилетия ангарские голосеменные изучались более обстоятельно, так что сейчас большинство из них нашло свое место в системе надродовых таксонов. Соответствующие данные резюмированы автором (Meulen, 1982b, 1984; Мейен, 1986). Ангарские голосеменные заслуживают внимания таксономистов не только потому, что они дополняют разнообразие голосеменных, известных из других флор. Их наиболее интересные таксономический и эволюционный аспекты состоят в том, что они сохраняют в течение долгого времени весьма примитивные типы, ранее мигрировавшие из экваториального пояса. Это явление внеэкваториального персистирования очень характерно для ангарской флоры (Мейен, 1984; Meulen, 1984). Поэтому для филогении голосеменных ангарские формы могут играть ту же роль, что и современные нецивилизованные племена для реконструкции доисторической истории человечества.

### СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ И ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

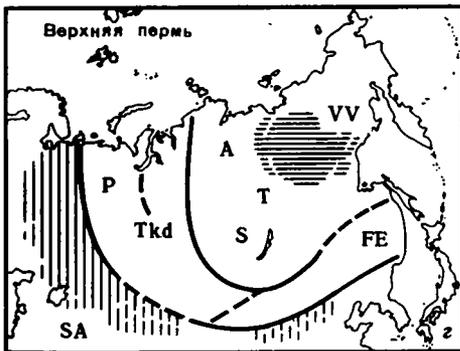
Ниже используется стратиграфическая номенклатура, принятая в СССР (рис. 9.1). Эквиваленты стандартных отделов и ярусов не могут быть надежно распознаны в Сибири, где они замещаются региональными биостратиграфическими единицами, называемыми фитостратиграфическими горизонтами (см. подробнее: Meulen, 1982).

Территория, покрывавшаяся ангарской флорой в карбоне, называется Ангарской областью (рис. 9.2). Ее юго-западная часть, начиная с середины среднего карбона, принадлежала Казахстанской провинции, а северо-восточная часть — к Вилуйско-Верхоянскому округу. В перми можно различать самостоятельное Ангарское царство, состоящее из Ангарской области (в узком смысле) и Субангарской области (западная и южная периферия царства). Ангарская область может быть далее подразделена на провинции и округа. Эти фитохории рассматривались автором (Meulen, 1982b).

\* Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of gymnosperms (Ed. Ch. Beck). Columbia Univ. Press. 1988.

		Подразделения, принимаемые в Западной Европе	Яруса, принимаемые в СССР	Фитостратиграфические горизонты Кузбасса
Пермь	Верхняя	Цехштейн	Татарский	Тайлуганский Грамотеинский Ленинский Ускатский Казанково-маркинский Митинский Старокузнецкий
	Нижняя		Красный лежень	
Карбон	Верхний	Стефан	Гжельский Қасимовский	Алькаевский
	Средний	Вестфал	Московский	Мазуровский Казовский
		Намюр	В + С	
	Нижний	Визе Турне	A	Серпуховский
Визейский Турнейский				Подстилающий морской нижний карбон

Р и с. 9.1



Р и с. 9.2

## КРИТЕРИИ УСТАНОВЛЕНИЯ АНСАМБЛЬ-ТАКСОНОВ

Ниже широко используются разные ансамбль-таксоны (ансамбль-роды и ансамбль-виды), т.е. наборы формальных таксонов, установленных для разных органов (листьев, семян и т.д.), но принадлежащих тем же растениям. Реконструкции ансамбль-таксонов покоятся на нескольких критериях, ниже символизированных как А1, А2, Е, М и ОС. Эти символы ниже указаны при первом упоминании ансамбль-таксона, чтобы дать читателю представление о критериях реконструкции прижизненных ассоциаций соответствующих дисперсных органов.

**А1.** Это повторяющаяся ассоциация дисперсных органов во многих захоронениях (олиго- или полидоминантных), обычно она подкрепляется критерием Е.

**А2.** Это такая повторяющаяся ассоциация дисперсных органов, которая практически исключает возможность сонахождения органов, принадлежащих разным растениям. Таковы монодоминантные захоронения или такие захоронения, которые полностью лишены остатков, не принадлежащих данному ансамбль-таксону.

**Е.** Использование типологических экстраполяций, подкрепленных критериями А1 или А2. Поясним этот критерий примером. Род *Compsopteris* близко родственен подроду *Feonia* рода *Callipteris*, а последний близок к *Lepidopteris* по некоторым макроморфологическим и эпидермальным признакам. *Lepidopteris* ассоциирует с фруктификациями типа *Peltaspermum*. Поэтому, находя вместе с *Compsopteris* фруктификации типа *Peltaspermum* (при отсутствии конкурирующих вариантов), мы можем трактовать *Compsopteris* – *Peltaspermum* как ансамбль-род.

**М.** Использование маркеров (сходных эпидермальных признаков, характерных смоляных телец, идентичных эпифильных грибов и т.д.), повторяющихся на разных дисперсных органах. Этот критерий обычно подкрепляется с помощью А1, А2 и/или Е.

**ОС.** Находки частей в органической связи.

## • MORFOЛОГИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

Фруктификации голосеменных описываются ниже в терминах, предложенных автором ранее (Мейен, 1982а; Меуен, 1984). Семена (или семезачатки, ниже в обоих случаях употребляется термин "семена") с ножкой называются моноспермом, а любое собрание моноспермов или сидячих семян – полиспермом. Полиспермы могут быть простыми или сложными (собрание простых моноспермов). Филлосперм – это немодифицированный семенной лист, а модифицированный семенной орган называется кладоспермом. Термин пельтоид используется для пельтатных полиспермов с адаксиально прикрепленными семенами. Чешуи или листоподобные органы, сопровождающие полиспермы, образуют циркасperm. Ветвистые мужские фруктификации, которые не могут квалифицироваться как микростробилы или микроспорофиллы, называются микроспорокладами.

Многие ангарские голосеменные продуцировали протосаккатную пыльцу. Термины "протосаккатная" и "протосаккус" этимологически неудачны. Они подразумевают, что протосаккатная структура предшествует мешковой, что не всегда так. Поэтому ниже используются более подходящие термины "квазисаккус" и "квазисаккатная".

Рис. 9.1. Приблизительное сопоставление фитостратиграфических горизонтов Кузбасса со стандартными подразделениями, принимаемыми в СССР и Западной Европе

Р и с. 9.2. Палеофлористическое районирование Ангариды

А — Ангарская область (царство); К — Казахская провинция; рSA — фитохория, предшествующая Субангарской области; VV — Вилюйско-Верхоянский округ; SA — Субангарская область; P — Печорская провинция; ТКd — Таймыро-Кузнецкий округ; Т — Тунгусский округ; S — Сибирская провинция; FE — Дальневосточная провинция

# СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ АНГАРСКИХ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Таксоны ангарских голосеменных расположены ниже по системе, предложенной автором (Мейен, 1982а; Мейен, 1984) и вызвавшей ряд критических замечаний, на которые автор ответил большей частью в другой статье (Мейен, 1986). Некоторые из голосеменных Ангариды условно сближены с определенными надродовыми таксонами как сателлитные роды (о понятии сателлитного рода см.: Мейен, 1984; Thomas, Brack-Nanes, 1984).

## К Л А С С GINKGOOPSIDA

### П О Р Я Д О К CALLISTOPHYTALES

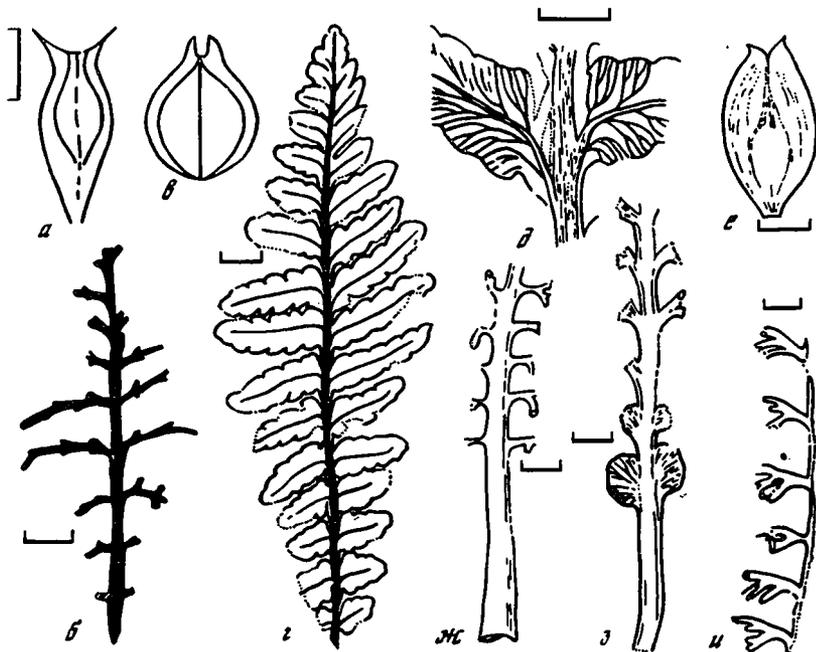
Для надежного отнесения ископаемых к порядку Callistophytales надо выявить анатомические признаки осей, семян и синангиев. Типичные еврамерийские каллистофитовые (Rothwell, 1981) продуцировали семена и синангии на неизменных или слабо измененных листьях. Автор (Мейен, 1984) предположил, что этот порядок включает также более примитивные роды с платиспермическими семенами и синангиями, еще не пересевшими на листовую пластинку и прикрепленными к перистой листоподобной оси (рис. 9.3). Среди еврамерийских средне—верхнекарбонных растений это ансамбль-род *Eremopteris-Cornucarpus-Peltaspermostrobis* (A2). Семена, сходные с *Cornucarpus*, известны в средне—верхнем карбоне Ангариды. Это *Angarocarpus ungenis*, обычно сопровождающий (A1) вайи *Paragondwanidium sibiricum*. Последние определены ассоциировали (A1, M) с фруктификациями *Gondwanotheca sibirica* (Нейбург, 1958; Мейен, 1984). Родовое название *Gondwanotheca* неудачно по двум причинам. Во-первых, эти растения никогда не отмечались в Гондване. Во-вторых, корень "тека" подразумевает мужские фруктификации. Нейбург (1948) ошибочно приняла семенные рубцы на боковых точках за синангии. Стерильные вайи могут быть просто- и дваждыперистые, а мелкие (молодые?) вайи — почти цельными со слабо лопастным краем. Вайи значительно более редуцированные, чем у *Eremopteris*.

В нижнем карбоне Ангариды нет растений, из которых можно вывести этот ансамбль-род. Среди еврамерийских растений, внешне сходных с *Paragondwanidium*, можно отметить *Archaeopteridium*. *Angarocarpus* обнаруживает общие черты с *Cornucarpus* и *Samaropsis bicaudata* (Seward, 1917). *Gondwanotheca* очень сходна с перистыми полиспермами (до сих пор неназванными), сопровождающими *Eremopteris* в среднем карбоне (рис. 9.3, в).

Листва *Paragondwanidium* связана переходом с *Angaridium* (Мейен, 1982b), но у типичных представителей последнего края перышек зубчатые. Такой край никогда не отмечался у *Paragondwanidium*. Более глубоко рассеченные вайи *Angaridium* связаны переходными формами с вайями, относимыми сейчас к *Rhodea yavorskyi* (Gorelova, 1978), из низов среднего карбона. *R. yavorskyi* отличается от еврамерийских видов рода простоперистыми вайями и скорее может быть отнесена к *Angaridium*. Еврамерийские роды (правильное название *Rhodopteridium*) принадлежат, по крайней мере частично, к протостелическим лагеностомовым с осями типа *Heterangium* (Jennings, 1976). Как и у эвстелических лагеностомовых их семена могли быть заключены в купулы. Никаких купулоподобных остатков (с прикрепленными или опавшими семенами) до сих пор не было найдено в ангарской флоре. Поэтому принадлежность *Angaridium* к лагеностомовым сомнительна.

Вайи *Angaridium* часто сопровождаются (A1 или A2) мелкими бескрылыми семенами, описанными как *Angarocarpus* (Gorelova, 1978) или *Cordaicarpus baranovi* (Сухов, 1969). Слой с доминирующими *Angaridium* содержит комплексы миоспор с доминирующими *Psilohumena* (al. *Remysporites*) *psiloptera*.

До изучения минерализованных остатков ансамбль-род *Paragondwanidium-Gondwa-*



Р и с. 9.3. Евразийские семена (а, в) и полиспермы (б), ассоциирующие с листвой *Erameris*, и ангарские растения, продуцировавшие листву *Paragondwanidium sibiricum* (г, д), семена *Angarocarpus ungensis* (е) и полиспермы *Gondwanotheca sibirica* (ж—и). Линейка 0,5 см (а, в, д—и) и 1 см (б, г). По С.В. Мейену (Me yen, 1984)

*potheca—Angarocarpus* и род *Angaridium* могут быть интерпретированы как сателлитные таксоны порядка каллистофитовых. Предки этих растений, очевидно, мигрировали в Ангариду в конце раннего — начале среднего карбона.

### ПОРЯДОК PELTASPERMALES

Пельтаспермовые первоначально населяли краевые регионы Ангариды: с артинского века — Субангарскую область, в поздней перми — Печорскую и Дальневосточную провинции и Таймыро-Кузнецкий округ Ангарской области. В пермотриасе они двинулись в центральные районы Ангариды (Сибирская платформа).

Семейство *Trichorityaceae* (рис. 9.4) достоверно известно лишь в Приуралье (Субангарская область). Характеристика *Trichoritys*, данная Флорином (Florin, 1949) и широко принятая в литературе, ошибочна в ключевом пункте (Me yen, 1984). Ошибка отчасти происходит из-за того, что Флорин не мог изучить голотип *T. heteromorpha* (типовой вид) и другие образцы, происходящие из типового местонахождения и хранящиеся в Национальном Музее естественной истории в Париже. Они были любезно показаны автору д-ром К. Бланк-Лувель. Эти образцы ясно показывают, что этот род имел вайи со смешанным перистым и дихотомическим расчленением. Рахисы постепенно переходят в линейные пластинки листьев и характерно исчерчены продольно (спаргановая кора?). Пазушные полиспермы не были трехмерными, как думал Флорин, а уплощенными, с семенами, абаксially прикрепленными к апикальным расширениям перисто расположенных боковых придатков (рис. 9.4, д, ж). По направлению к верхушке вайи эти перистые кладоспермы постепенно уменьшаются, затем становятся тройчатыми (рис. 9.4, б, в) и, наконец, превращаются в одиночные уплощенные непазушные семяножки. Таким образом, апикальная часть семенной вайи (рис. 9.4, а) идентична тем перистым полиспермам, которые занимают пазушное положение в нижней части вайи.

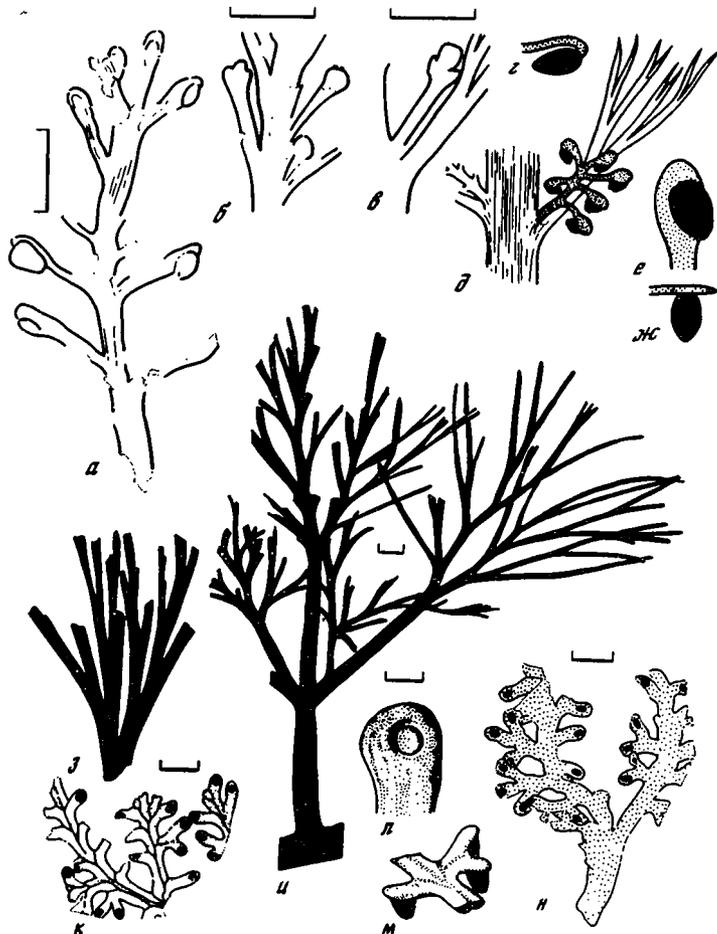


Рис. 9.4. Еврамерийские (а—ж) и западноангарские приуральские (з—и) представители семейства Trichopteridaceae

а — *Trichopteryx heteromorpha*, верхушка фертильной вайи; б — то же, голотип, часть бокового фертильного ответвления; в — то же; г — прикрепление семени в представлении Флорина; д — реконструкция части фертильного побега; е, ж — прикрепление семени, абаксиальный (е) и боковой (ж) виды; з, и — листья *Mauerites*; к—н — *Biarmopteris pulchra*, общий вид кладосперма, семенные кладоспермы рубцы заштрихованы (к, н), верхушка ответвления кладосперма с семенным рубцом (л), реконструкция части кладосперма, семена зачернены (м). Линейка 1 см (а—в, и, к, н) и 1 мм (л). По С.В. Мейену (Meulen, 1984) — д, е, з—л, н

Стерильные вайи нижнепермского рода *Mauerites* (рис. 9.4, з, и) из Приуралья очень сходны с таковыми *Trichopteryx* такими же нечеткими границами между рахисами и листовыми пластинками и такой же продольной штриховкой рахисов. К другим признакам *Mauerites* относятся эпикуттикулярная ребристость и смоляные тельца в мезофиле, оба эти признака очень характерны для многих пельтаспермовых (Meulen, 1982b, 1984). Ассоциирующие кладоспермы *Biarmopteris* (А1, М) отличаются от таковых *Trichopteryx* более рассеченной пластинкой и более короткими семеносными боковыми придатками, имеющими менее выраженные апикальные расширения (рис. 9.4, к-н; Мейен, 1983; Meulen, 1984).

В отличие от других представителей пельтаспермовых, кладоспермы трихоптитевых удерживают многие листовые признаки. Они занимают промежуточное положение между филлоспермами карбоновых каллистифитовых (*Dicksonites*, *Callistop-*



Р и с. 9.5. Облиственный побег *Tatarina conspicua* и ассоциирующие пельтоиды *Peltaspermopsis buevichae*, семя *Salpingocarpus variabilis*, синангии *Pernothesa* и пыльца *Vittatina*. Линейка 1 см

hyton) и сильно модифицированными кладоспермами более продвинутых пельтаспермовых, где листовые признаки фруктификаций сведены к минимуму.

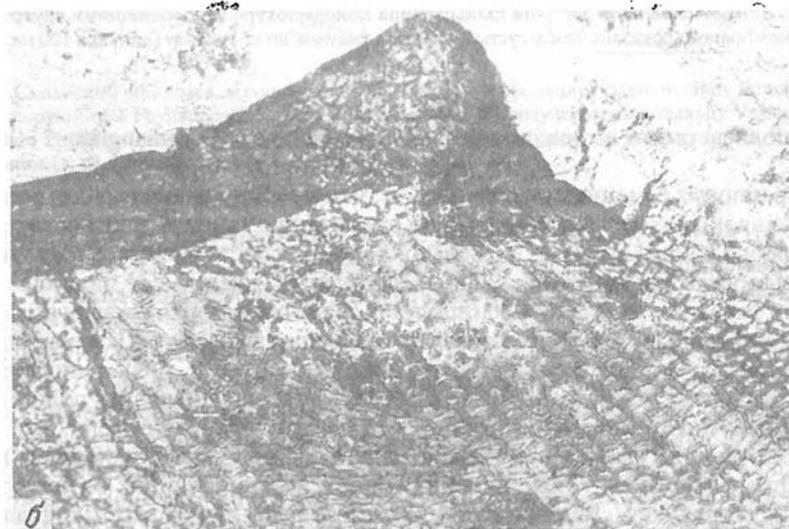
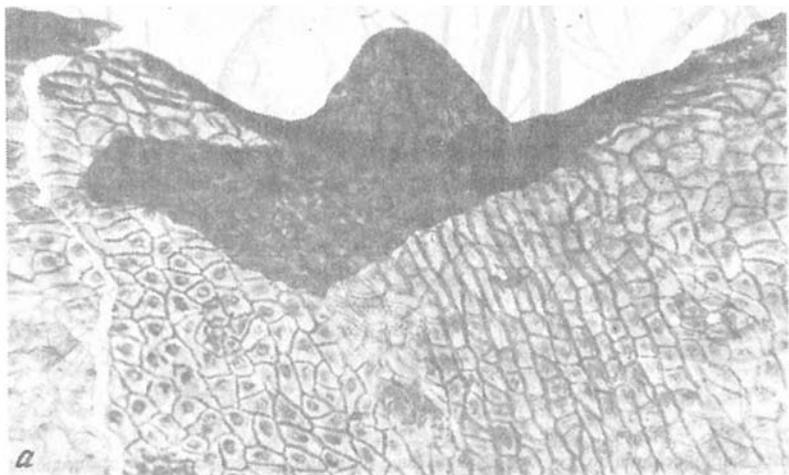
Дихотомически делящиеся дистальные части вай и листьев, подстилающих полиспермы, у *Trichopitys* очень сходны с листьями *Ginkgophyllum*, особенно типового вида *G. grassetii* (собственные наблюдения автора в том же музее в Париже). *G. grassetii* имеет многочисленные смоляные тельца в осях и листьях. Некоторые из листьев, описанных М.Д.Залесским (1932, 1933, 1937) как *Dicranophyllum* и *Mauerites* из кунгура Приуралья, очень сходны с *G. grassetii*.

Между *G. grassetii* и родом *Sphenobaiera* в определении Гарриса с соавторами (Harris et al., 1974) нет существенных макроморфологических различий. Мезозойские представители *Sphenobaiera* сейчас включаются в гинкговые, но пермские виды рода вполне могут принадлежать трихопитеиевым в составе рода *Ginkgophyllum*. Если принимать макроморфологическую дефиницию *Sphenobaiera* данную Гаррисом с соавторами, этот род должен быть объединен с *Ginkgophyllum*, а его родовое название отвергнуто. Другой более ранний синоним *Sphenobaiera* (и *Ginkgophyllum*) — *Sclerophyllina* (Knobloch, 1972).

Семейство *Peltaspermaceae* было первоначально помещено среди "мезозойских птеридоспермов", хотя они были более широко распространены в перми (Barthel, Haubold, 1980; Kerр, 1982; Мейен, 1983; Мейен, 1970, 1982b, 1984). Это доминирующие растения в верхах перми в татариновой флоре Западной Ангариды. Ангарские пельтаспермовые могут быть условно разделены на четыре группы.

1. **Каллиптериды** (Мейен, 1970, 1982b; Мейен, Мигдисова, 1969). Эта группа включает *Callipteris* (включая подрод *Feonia*), *Compsopteris* и *Comia*, имеющие вайи, образующие непрерывный ряд от простоперистых до по меньшей мере дваждыперистых. Эпидермальная структура, особенно структура устьиц, в основном та же, что и у триасовых пельтаспермовых. Эти вайи сопровождаются (А1, Е) кистевидными собраниями пельтоидов типа *Peltaspermum* (в отличие от билатерально симметричных кладоспермов типа *Autunia*, ассоциирующих с евразийскими *Callipteris*, — Керр, 1982; Мейен, 1984)<sup>29</sup>.

2. ***Tatarina* и близкие растения.** Листья макроморфологически сходные с *Tatarina*, но лишённые кутикулярной характеристики, принадлежат роду *Pursongia*, который первоначально относился к глоссоптеридам. Листья *Tatarina* цельные (рис. 9.5), лопастные или простоперистые. В последнем случае они сходны с *Compsopteris*, но отличаются отсут-



Р и с. 9.6. Осевой вырост в апикальной вырезке листа *Tatarina conspicua* (а) и вырост в средней части радиального гребня на адаксиальной стороне пельтоида *Peltaspermopsis buevichae* (б). Линейка 100 мкм

ствием средней жилки в перышках. Эпидермальные признаки *Tatarina* примерно те же, что и у других *Peltaspermataceae*. Верхушка листа может быть выемчатой с центральным коротким выростом в выемке (рис. 9.6). Простые листья татарин могли быть филлодиями. В этом случае их двураздельная верхушка — это остаток вильчатого рахиса, а апикальный вырост в выемке — остаточная листовая пластинка (как в филлодиях некоторых покрытосеменных). Гипотеза о филлодиальной природе татарины косвенно подтверждается присутствием многочисленных гипотермальных тяжей, которые могут быть гомологичны спаргановой коре в рахисах предковых форм.

Эти листья сопровождаются пельтоидами (А2, Е, М), которые у некоторых видов собраны в шаровидные головки, относимые А.В. Гоманьковым (Гоманьков, Мейен, 1986) к особому роду *Peltaspermopsis* (рис. 9.5). Он же относит некоторые другие

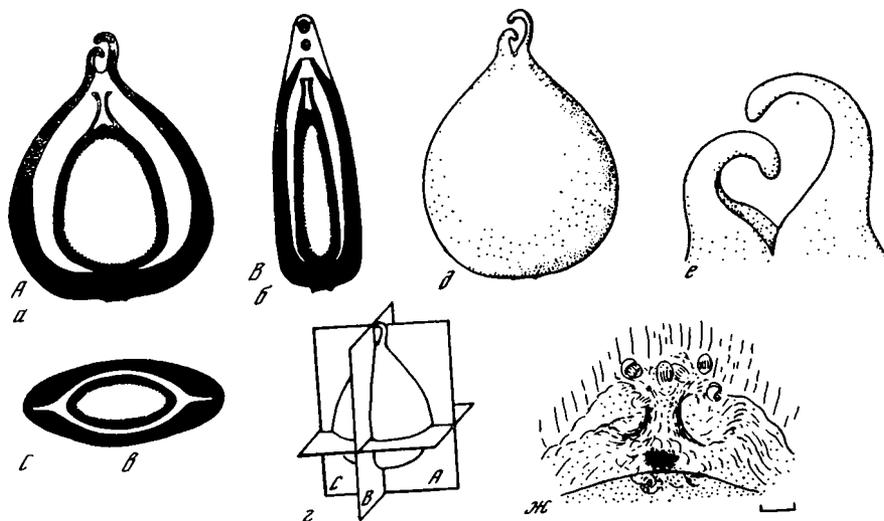


Рис. 9.7. Семена *Salpingocarpus bicornutus*; а — сечение в главной плоскости; б — продольное сечение во вторичной плоскости; в — поперечное сечение; г — схема расположения сечений, показанных на а—в; д — реконструкция общего вида семени; е — реконструкция двурогой верхушки; ж — верхушка нуцеллуса с сальпинксом, многочисленными зернами пыльцы типа *Protohaploхуринус*, проникшими внутрь семени, и мегаспоровой мембраной (показана внизу густым крапом), рисунок по препарату (линейка 100 мкм)

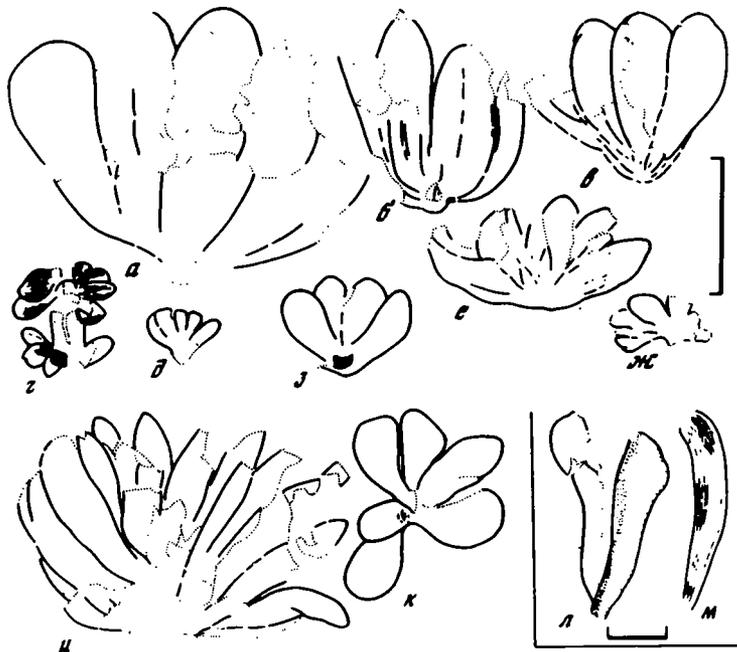
сложные полиспермы и изолированные пельтоиды к роду *Lopadiangium* (Zhao et al., 1980).

У *Peltasperopsis* семенные рубцы мельче, чем у *Peltaspermum rotula* (типовой вид) и их ориентация подразумевает радиальную ориентацию главной плоскости семени. Радиальные ребра на верхней стороне пельтоидов могут нести выросты, идентичные апикальным выростам татарин (рис. 9.6б). Семенной диск имеет пашиллозный край, идентичный таковому у створок *Leptostrobis* (*Leptostrobales* или *Czekanowskiales*).

Семена, найденные в прикреплении к *Peltasperopsis* и в той же осадочной ассоциации, что и пельтоиды и татариновые листья (A2, M, E, OC) принадлежат роду *Salpingocarpus* (рис. 9.5, 7; Гоманьков, Мейен, 1986). Перинуцеллярная полость образует щель, делящую интегумент на две створки главной плоскости семени. Эта двустворчатая структура интегумента, видная по расположению кутинизированных мембран и изолированных косточек, также была в семенах, ассоциирующихся с *Glossophyllum* — *Stiphorus* и *Sporophyllites* (см. ниже), а также мезозойских гинкговых. Сходная щель, хотя и более короткая, наблюдается у молодых семян *Callospermatigon* (каллистофитовые) и молодых семезачатков гинкго.

Сальпинкс у *Salpingocarpus* длинный, иногда с воронковидной или лацерированной верхушкой. На верхушке семени есть два рожка. Среди пыльцы, найденной в микропиле, резко доминирует квазисаккатная ребристая пыльца *Protohaploхуринус*. Один из видов *Peltasperopsis* (рис. 9.5) ассоциировал с безмешковой пыльцой *Vittatina* (A2, E). Изолированные синангии с теми же двумя типами пыльцы были отнесены к роду *Pemtothesa* (рис. 9.8, а—ж, л, м), включающему и синангии кардиолепидиевых. Спороангии срослись в основании.

Систематическая принадлежность пыльцы *Protohaploхуринус* и *Vittatina* долгое время была загадочной. Она сближалась с птеридоспермами; глоссоптеридами, хвойными и хламидоспермами (вельвичиеподобными растениями). Никто не мог вообразить, что такая пыльца продуцировалась пельтаспермовыми, поскольку триасовые представители семейства продуцировали монокольчатую нерёбристую пыльцу типа *Susadorites* (Townrow, 1960) как у гинкговых. Интересно, что гондванские арбериевые



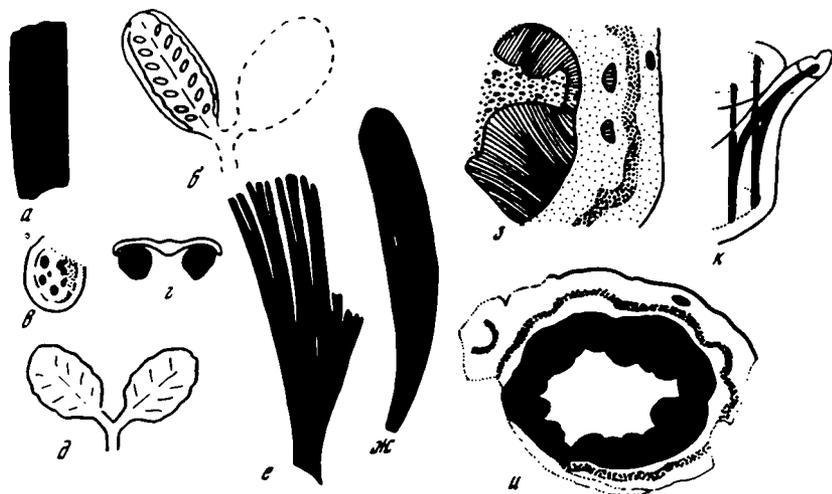
Р и с. 9.8. Синангии *Permiothesa*, ассоциирующие с *Tatania* и продуцирующие пыльцу *Protohaploхуринус* (а—ж), ассоциирующие с *Phylladoderma* subgen. *Phylladoderma* и продуцирующие пыльцу *Vesicaspora* (з), ассоциирующие с *Phylladoderma* subgen. *Aequistomia* и продуцирующие ту же пыльцу (и, к), и спорангии с пыльцой *Vitatina* (л, м). Линейка 5 мм (а—к) и 1 мм (л, м)

(глоссоптериды) также продуцировали такую пыльцу (Gould, Delevoryas, 1977; Surange, Chandra, 1972—1974). В дисперсном состоянии эта ангарская и гондванская пыльца неразличима. Пыльца типа *Protohaploхуринус* также продуцировалась триасовыми хвойными *Rissika* (Townrow, 1967).

3. *Sporophyllites*—*Rhipidopsis* (рис. 9.9). Род *Sporophyllites* первоначально (Фефилова, 1978) был ошибочно интерпретирован как микроспорофилл, что было поставлено под сомнение автором (Meуen, 1982b). Е.И. Полетаева (Сыктывкар) любезно предоставила автору типовой материал *Sporophyllites petchorensis* (типовой вид). Главная ось фруктификации несет многочисленные (спирально расположенные?) кладоспермы, имеющие короткую ножку и вильчатую семеносную пластинку (рис. 9.9, б—г). Край пластинки загнут вниз. Многочисленные мелкие семенные рубцы расположены в один ряд по обе стороны от средней жилки вблизи линии изгиба. В окружающей породе рассеяны мелкие семена (рис. 9.9, д). Они выглядят как изолированные косточки мезозойских гингговых семян (Harris et al., 1974), но мельче. Мацерированные нуцеллюсы этих семян в прикреплении были ошибочно приняты Фефиловой за спорангии. Пыльцевые массы, наблюдавшиеся ею под загнутым краем кладосперма, очевидно, возникли в результате опыления (как это наблюдается у *Peltaspermites*). Многочисленные семена могли выделять эксудатные капли опыления, захватывающие огромное количество пыльцы. Пыльца типа *Viteisporites*, как у мезозойских кейтониевых. Парные капсулы *Saytonia* могут быть легко выведены из кладоспермов типа *Sporophyllites*. Эти кладоспермы ассоциируют скорее всего с листьями *Rhipidopsis ginkgoides* (A1, E; рис. 9.9 а). Предполагаемая ассоциация *Sporophyllites* и *Rhipidopsis* косвенно подкрепляется общими признаками между *Rhipidopsis* и кейтониевыми листьями *Sagenopteris*. Те и другие имеют пальчатое расчленение, хотя у *Sagenopteris* жилкование сетчатое. В Печорском Приуралье *Rhipidopsis* приурочен к



Р и с. 9.9. Лист *Rhipidopsis ginkgoides* (а, по М.Д. Залескому) и вероятно принадлежащие тем же растениям кладоспермы *Sporophyllites petschorensis* (б—г) и семена (д); б — общий вид кладосперма с адаксиальной стороны; в — реконструкция кладосперма в поперечном разрезе; г — реконструкция части кладосперма, вид с абаксиальной стороны, часть завернутого края удалена, видны семена и оставленные опавшими семенами рубцы. Линейка 1 см (а, б) и 1 мм (в, д)



Р и с. 9.10. Группа *Stiphorus—Glossophyllum—Kirjamkenia*; а — фрагмент листа *G. permienne*; б — реконструкция ассоциирующего кладосперма *S. biseriatus* (показаны семенные рубцы); в — ассоциирующее семя, черные крупные точки — смоляные тельца; г — схема кладосперма *Stiphorus*, семена зачернены; д — *S. crassus*; е, ж — ассоциирующие листья *Kirjamkenia lobata* типа *Sphenobaiera* (е) и *Glossophyllum* (ж); з—к — анатомическое строение стеблей *K. lobata*, парный листовый след в коре (з), общий вид сечения стеблей (и), схема прохождения первичных проводящих пучков и листового следа (к). Рисунки не в масштабе

верхней части верхней перми, где *Vitreisporites* часто доминирует в комплексах мио-спор. Предположение, что *Sporophyllites* и *R. ginkgoides* (типовой вид) принадлежат одним растениям, не подразумевает, что все виды *Rhipidopsis* ассоциировали со сходными фруктификациями. Пальчатые листья типа *Rhipidopsis* могли независимо возникать в разных таксонах.

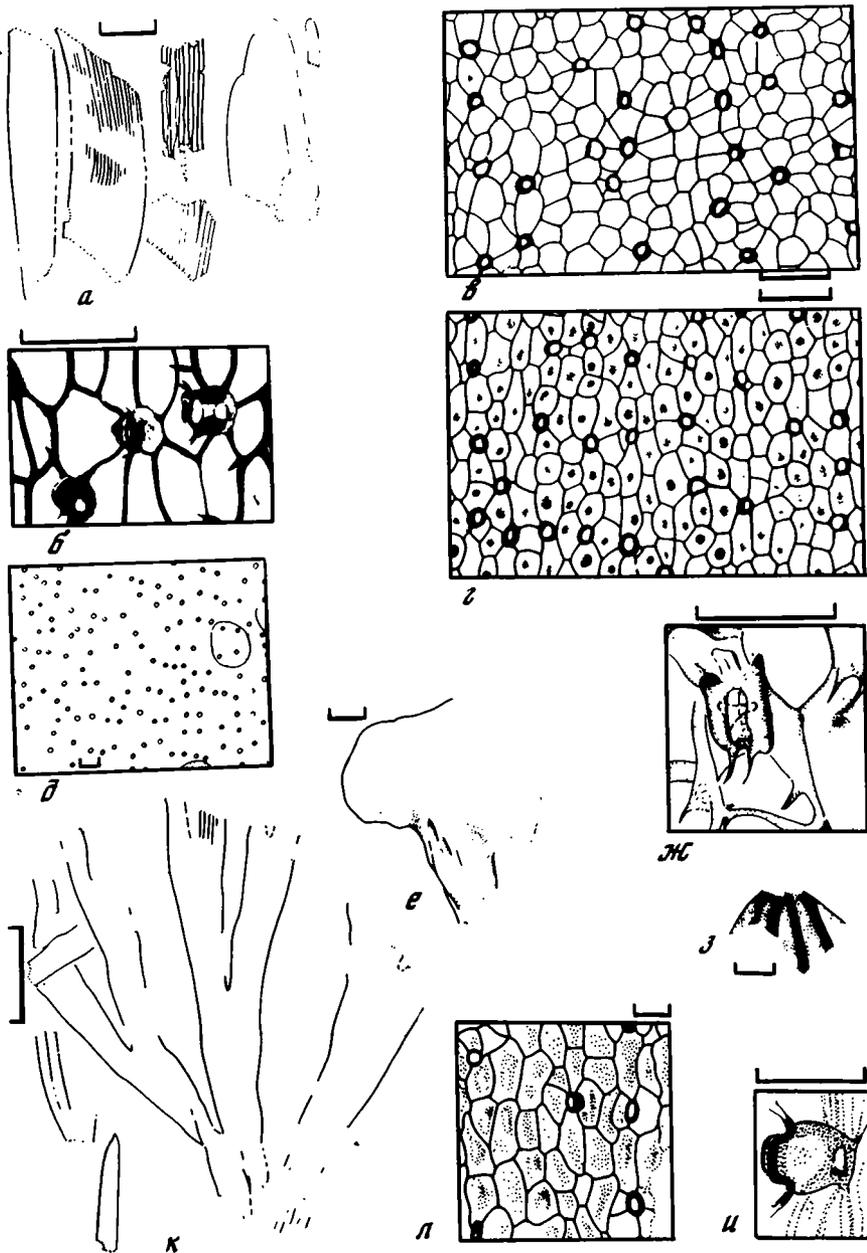
4. Группа *Stiphorus—Kirjamkenia—Glossophyllum* (рис. 9.10). Детальное описание авсамбля-рода *Stiphorus—Glossophyllum* дано в другом месте (Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1983; Meyen, 1982b). Род *Stiphorus* включает парные эллиптические кладоспермы с абаксиальными субмаргинальными рядами семян (рис. 9.10, г, д). Судя по семенным рубцам, главная плоскость семени была ориентирована поперек средней

жилки. В татариновой флоре *Stiphorus biseriatus* ассоциирует с листьями *Glossophyllum permense* (A2, M), а в пермотриасовой флоре Сибири *Stiphorus stassus* ассоциирует с облиственными побегами *Kirjamkenia lobata*, продуцировавшими как цельные (типа *Glossophyllum*), так и пальчато рассеченные (типа *Sphenobaiera*) листья (рис. 9.10, е, ж). Семена (рис. 9.10, в), ассоциирующие со *S. biseriatus* (A2, M) и обнаруживающие те же смоляные тельца, сходны с изолированными косточками мезозойских гинкговых (Harris et al., 1974). Кладоспермы *Stiphorus*, очевидно, сходны со *Sporophyllites*. С другой стороны, они сходны, если не идентичны, с триасовыми *Leuthardtia*, ассоциирующими (A1, M) с листьями типа *Glossophyllum*—*Sphenobaiera* (см. подробнее: Meyen, 1984). Эпидермальные признаки всех этих растений указывают их близкое родство. Кутикула *Kirjamkenia lobata* (Садовников, 1983) очень сходна с таковой *Tatarina*.

Раньше *Glossophyllum* включался в гинкговые, предлагалось гинкговое семейство *Glossophyllaceae* (Tralau, 1969). Этот род так сильно напоминает *Eretmophyllum*, что различие между ними становится неопределенным. Дискриминирующим признаком рассматривалось присутствие смоляных телец у *Eretmophyllum* (Kräusel, 1943), но автор нашел смоляные тельца у *Glossophyllum florinii* (типовой вид), происходящего из типового местонахождения, а также у *G. permense* татариновой флоры. При установлении принадлежности *Glossophyllum* (и *Eretmophyllum*) к гинкговому особое внимание уделялось двум жилкам, входящим в основание листа в противоположность одной жилке у лептострбовых (чекановские) и хвойных. У *Kirjamkenia lobata* (рис. 9.10, з, к) из смежных осевых пучков независимо выходят два листовых следа. Затем они сливаются в основании листа. Далее они снова дихотомируют в черешке листа (Садовников, 1983). Подавление этого слияния имело бы результатом две жилки, входящие в лист. Группа *Stiphorus*—*Kirjamkenia*—*Glossophyllum* обнаруживает такое сочетание признаков *Peltaspermales*, *Ginkgoales* и *Leptostroboles*, что близкое родство этих порядков становится очевидным (см. подробнее: Гоманьков, Мейен, 1986; Meyen, 1984).

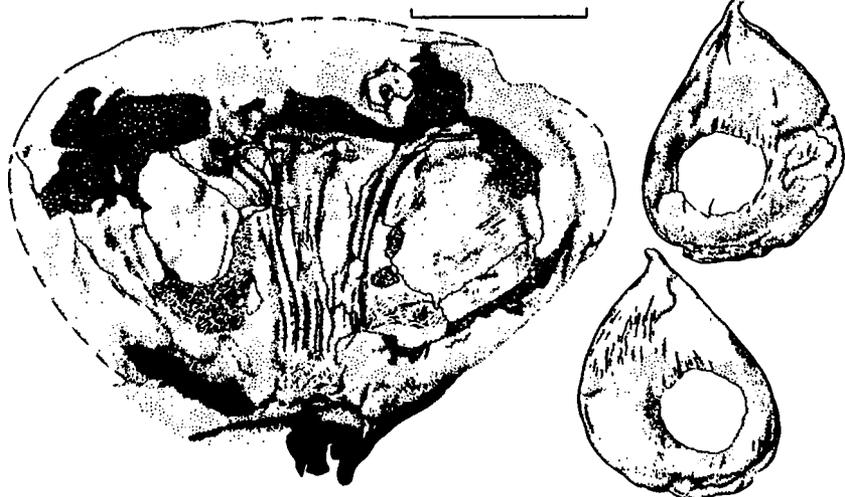
Семейство *Peltaspermeae* также включает верхнепермские растения, описанные с Русской платформы М.Д. Залесским (1927, 1929) под названиями *Odontopteris rossica* и *O. tartarica*. В нескольких местонахождениях они сопровождаются кистевидными сложными полиспермами, состоящими из пельтоидов. По жилкованию эти вайи сходны с *Iniopteris*, который, в свою очередь, очень близок к *Psugmophyllum expansum*. *Iniopteris* и *Syniopteris* рассматривались гетеротипными синонимами *Psugmophyllum* (Бураго, 1982). Эти растения также могут принадлежать пельтаспермовым. *P. cuneifolium* напоминает *Mauerites* и ближе к трихопитиевым.

Семейство *Cardiolepidaceae*, первоначально ошибочно отнесенное к хвойным (Мейен, 1977a; Meyen, 1971; см. подробнее: Meyen, 1982b, 1984), охватывает растения, продуцировавшие листья разных типов (рис. 9.11). Один тип (*Phylladoderma*) имеет ланцетную или ланцетную пластинку с параллельными жилками и одну жилку, входящую в основание. Эти листья макроморфологически такие же, как и у мезозойских хвойных *Podozamites*. У другого типа (*Doliostomia*; Гоманьков, Мейен, 1986) пластинка рассечена и внешне напоминает *Sphenobaiera*. Женские фруктификации *Cardiolepis* (рис. 9.12) известны лишь в ассоциации с первым типом (A2, M). Это модифицированные пельтоиды, у которых семена расположены вокруг ножки пельтоида и почти закрыты диском, загнутым вниз и охватывающим ножку. В микропиле найдена пыльца типа *Vesicaspora*, т.е. квазисаккатная и билатерально-симметричная (Meyen, 1984, фиг. 18 A, B)<sup>30</sup>. Та же пыльца найдена в ассоциирующих синангиях *Permothesa* (рис. 9.8, з—к). Макроморфологически эти синангии неотличимы от тех, которые продуцировали пыльцу *Protohaploхуринус* и принадлежат *Peltaspermeae* (см. выше). Все органы кардиолепидиевых содержат смоляные тельца или ходы. Такие же ходы найдены в осях, сопровождающих листья филладодерм в казани Прикамья. Эти оси несут спирально расположенные придатки, также пронизанные смоляными ходами, хорошо видными в фитолемме. Иногда придатки венчаются пельтоидами с семенными рубцами. Сходные фруктификации описаны В.П. Владимирович (1984) как *Quasistrobus ramiflorus*. Возможно, некоторые из фруктификаций, сопровождающих филладодермы, были не полу-



Р и с . 9.11. Листья кардиолепидиевых и их эпидермальное строение; *Phyllocladus* (*Aequistomia*) *annulata* (а, з), *P. (A.) gastorguevii* (б, и), *P. (A.) tatarina* (в—д, ж), *P. (A.) sp.* (е), *Doliostomia* *pechorica* (к, л)

а — очертание листьев и жилкование, видимое в прозрачных фитолеймах; б — устьица с замыкающими клетками, смещенными набок; в, г — эпидерма разных сторон листа; д — распределение устьиц, смоляные тельца показаны крапом; е — фрагмент с ромбической пластинкой; ж — устьица с крыловидной кутикулой заднего двора устьица с ориентированными боком замыкающими клетками; к — контуры листьев; л — эпидермальное строение. Линейка 1 см (а), 5 мм (к), 1 мм (е, з), 100 мкм (б—д), 50 мкм (ж, и, л). По С.В. Мейену (Гоманьков, Мейен, 1986)



Р и с. 9.12. Семенная капсула *Cardiolepis piniformis* в продольном сечении (слева) и ассоциирующие семена *Nucisarpus piniformis* с оборванными микропиллярными трубками (справа). Линейка 1 см. По И.А. Игнатьеву (1982)

замкнутыми капсулами подобными *Cardiolepis*, а открытыми пельтоидами. Возможно также, что эти кистевидные собрания пельтоидов принадлежат растениям с вайями *Odontopteris rossica*, хотя у последнего смоляные тельца не наблюдались. В любом случае очевидно близкое родство *Cardiolepidiaceae* и *Peltaspermataceae*.

Несомненные представители кардиолепидиевых известны по всей верхней перми.

### ДРУГИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ГИНКГООПСИД

Возможно некоторые верхнепермские листья из Западной Ангариды, относимые к *Rhaphidopteris* (Meуen, 1979b), принадлежат умкомазиновым (користоспермовым; Meуen, 1984). Если это так, то можно предполагать северное происхождение этого семейства, которое доминировало в триасовой флоре Гондваны.

О присутствии в ангарской флоре гинкговых, лептострбовых и арбериевых надежных данных нет. Роды по листьям, ранее относившиеся к гинкговому, или отнесены к другим порядкам (см. выше о *Mauerites*, *Rhipidopsis*, *Glossophyllum*, *Phylladoderma* и др.), или остаются загадочными (*Uralobaiera*, *Baieridium* и др.). В татариновой флоре есть листья типа *Sphenagion* (Гоманьков, Мейен, 1986), но это недостаточное свидетельство присутствия лептострбовых. Листья типа *Glossopteris* и *Gangamopteris* изредка встречаются в Сибири, на Дальнем Востоке и в Монголии (Зимина, 1977; Meуen, 1982b), но ассоциирующих фруктификаций найдено не было.

### К Л А С С CYCADOPSIDA

Среди палеозойских голосеменных к классу *Cycadopsida*, как он очерчен автором (Meуen, 1984) принадлежат лишь лагеностомовые (лигиноптериды) и тригонокарповые (медуллезовые). Надежных данных о присутствии лагеностомовых в ангарской флоре нет вообще. В верхнем девоне Минусинского бассейна встречаются фруктификации типа *Moresnetsia*. Scheckler (см. Rothwell, 1985: 323) рассматривает этот род как купулы с семезачатками. Но верхнедевонская флора этого бассейна (и Сибири вообще) не может квалифицироваться как ангарская, поскольку возникновение независимой Ангарской области падает на более поздние времена (самый конец девона — начало карбона).

Присутствие тригонокарповых можно предполагать по находкам различных вай *Neuropteris* (об их распространении см.: Godelova, 1978; Meyen, 1982b; Neuburg, 1960), но не было подкреплено до сих пор находками фруктификаций и минерализованных стеблей типа *Medullosa*. В ангарской флоре среди *Neuropteris* не наблюдались непарноперистые вайи, продуцировавшиеся в еврамерийской флоре более продвинутыми членами порядка. В то же время парноперистые вайи, неизвестные в еврамерийской флоре в послевестфальских отложениях, встречаются до верхней перми (в Прибалхашье и на Западном Таймыре). Это можно расценивать как пример внеэкваториального персистирования (см. "Обсуждение").

## К Л А С С P I N O P S I D A

Ранее автор разделял класс *Pinopsida* на порядки *Cordaitanthales* и *Pinales* (Meyen, 1984). Позднее был расшифрован третий порядок *Dicranophyllales* (Meyen, Smoller, 1986). Все три порядка появляются в Ангариде позже, чем в экваториальном поясе. Листья кордаитантовых появляются в среднем карбоне, несколько раньше, чем листья дикранофилловых. В еврамерийской флоре кордаитантовые и дикранофилловые известны с намюра А (серпуховский ярус нижнего карбона). Кордаитантовые исчезают сначала в Западной Ангариде, а затем в Сибири (Meyen, 1982), а дикранофилловые сначала исчезают в Сибири (в конце карбона), а позже в Западной Ангариде (в середине верхнетатарского подъяруса). Роль дикранофилловых в позднепалеозойских флорах в литературе недооценивалась. Дикранофилловые — характерные и, местами, даже доминирующие растения в верхнем палеозое Казахстана и европейской части СССР.

Хвойные появляются в центральных частях Ангариды вблизи границы перми и триаса и скоро становятся доминирующими. Они очень редки в Печорской и Дальневосточной провинциях перми. Их бегеги принадлежат к доминирующим макрофоссилиям в Западной Ангариде с артинского яруса и выше. Судя по палинологическим данным, хвойные появились вдоль западных и юго-западных пограничных районов Ангариды много раньше — в середине среднего карбона.

## П О Р Я Д О К C O R D A I T A N T H A L E S

В большинстве палеоботанических учебников обычно описывается лишь небольшое количество морфологических типов кордаитантовых фруктификаций. В результате специального обзора таксонов еврамерийских кордаитантовых (И.А. Игнатьев, С.В. Мейен), а также изучения ангарских представителей порядка в последние десятилетия (И.А. Игнатьев, С.В. Мейен<sup>31</sup>); Meyen, 1982b, 1984) выявилось намного большее разнообразие порядка.

Ангарские кордаитантовые были отнесены к семействам *Vojnovskyaceae* и *Ruflogiaceae*. Присутствие *Cordaitanthaceae* отмечено не было. Тем не менее единственное родовое название, пригодное для некоторых ангарских листьев, — это *Cordaites*. Именно поэтому название семейства *Cordaitaceae* было отвергнуто, а *Cordaites* интерпретируется как форм-род, разные виды которого могут принадлежать к разным семействам (Meyen, 1982b, 1984).

Семейство *Vojnovskyaceae* (Нейбург, 1963) и *Ruflogiaceae* (Ledran, 1966) были введены тогда, когда данных об их фруктификациях было очень мало. Как объем, так и разграничение этих семейств остаются неопределенными до сих пор. Главный признак, разграничивающий эти семейства, это присутствие дорсальных устьичных желобков у листьев руфлориевых. Пыльца и женские фруктификации не дают четких критериев для распознавания обоих семейств. Квазимоносаккатная пыльца типа *Cordaitina* продуцировалась как руфлориевыми (*Pechorostrobis*), так и войновскиевыми (по критерию А2; Гоманьков, Мейен, 1980). Другие руфлориевые (*Cladostrobis*) продуцировали своеобразную пыльцу типа *Cordaitina* (Maheshwari, Meyen, 1975), имеющую интрапе-

тикулоидную структуру мешка и проксимальное (?) прорастание. И *Rufloia*, и *Cordaites*, т.е. листья с дорсальными желобками и без них, ассоциируют с чешуевидными брактеевыми, описываемыми как *Nephropsis*. Такие брактеевые были найдены в прикреплении у *Vojnovskya paradoxa* (рис. 9.13, Мейен, 1982 б; Meyen, 1982b; Нейбург, 1965). Некоторые виды *Nephropsis* обладали дорсальными желобками как у сопровождающих листьев *Rufloia* (A2, M). В карбоне *Nephropsis* неизвестны. Они могли появиться независимо в обоих семействах в перми. Другая возможность та, что в карбоне эти две группы еще не достигли семейственного уровня дивергенции. Иными словами, независимый статус этих семейств установлен ненадежно и распределение родов между семействами остается условным, часто основывающимся лишь на косвенных данных.

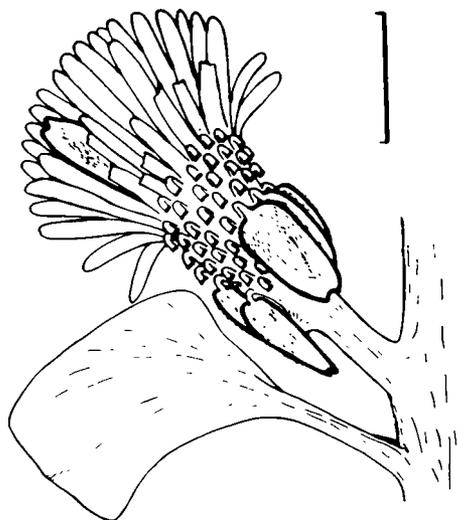
В.А. Красилов и В.И. Бурого (Krassilov, Burago, 1981) опубликовали статью о структуре женских фруктификаций *Gaussia* и о систематическом положении ангарских кордаитантовых. Они имели материал по одному виду и не изучали лично другие таксоны фруктификаций ангарских кордаитантовых, полагаясь на ранее опубликованные плохие иллюстрации и ошибочные описания. Как было показано автором ранее (Мейен, 1982b, дополнение), морфологические интерпретации и таксономические заключения Красиловой и Бурого несостоятельны, а их мнение, что семена *Gaussia* были заключены в завязеподобный орган, — чистая фантазия.

**Семейство *Vojnovskyaceae*.** Первоначальная интерпретация *Vojnovskya*, данная М.Ф. Нейбург (1963, 1965), как обоеполого органа, была сделана под большим влиянием открытия якобы обоеполых фруктификаций у глоссоптерид. Обратноконические субпазушные полиспермы *Vojnovskya* несут апикальные стержневидные придатки, среди которых было найдено еще прикрепленное семя. Нейбург решила, что эти придатки — микроспорофиллы, и ее интерпретация была принята в литературе (Andrews, 1961; Маеква, 1962; Тахтаджян и др., 1963). Т.М. Гаррис во время своего визита в Москву в 1963 г. (о его мнении см. также: Манау, 1976—1978: 295) привлек внимание автора к ошибочности интерпретации Нейбург. Он сравнивал апикальные придатки с межсеменными чешуями беннеттитовых. Ошибка Нейбург стала очевидной, когда автор обнаружил несомненные мужские фруктификации ангарских кордаитантовых. Однако прикрепление брактеев типа *Nephropsis* на некотором расстоянии ниже места прикрепления боковых полиспермов подтвердилось. Парные рубцы, оставленные полиспермами и подстилающими брактеевыми, располагаются на главной оси по спирали и могут быть гомологизированы с брактеево-пазушными комплексами других пинносид.

Более мелкие придатки, покрывающие большую нижнюю часть бокового полисперма, интерпретировались Нейбург и первоначально также и автором (Мейен, 1982 а, 1982b; Meyen, 1982b) как стерильные чешуи. Однако дальнейшее исследование показало, что эти придатки загнуты назад и апикально расширены, т.е. они макроморфологически идентичны семяножкам *Krylovia*, *Gaussia* и некоторых *Cordaitanthus*. Таким образом, большая часть семян прикреплялась к бокам полисперма, а не на его верхушке (рис. 9.13). Поэтому апикальные придатки не могут рассматриваться как межсеменные чешуи, скорее они гомологичны стерилизованным семяножкам (фуникулодиям) примитивных хвойных (см. ниже род *Kungurodendron*).

Судя по *V. paradoxa*, сложные полиспермы были очень крупными, но немногим крупнее самых крупных сложных полиспермов *Cordaitanthus*. Спиральное расположение брактеево-пазушных комплексов *Vojnovskya* видимо более примитивно, чем четырехрядное (двумя парами) расположение таких комплексов у большинства представителей *Cordaitanthus*.

В карбоне Ангариды найдены лишь изолированные простые полиспермы, лишенные апикальных стерильных придатков. Нет здесь и чешуй типа *Nephropsis*. Эти фруктификации могли подстигаться листьями. Такие полиспермы принадлежат родам *Krylovia* и *Gaussia*, относимых сейчас к руфлориевым по осадочной ассоциации (A1 и A2) с листьями руфлорий. Но нельзя исключать того, что в карбоне ангарские кордаитантовые полиспермы были одного главного типа.

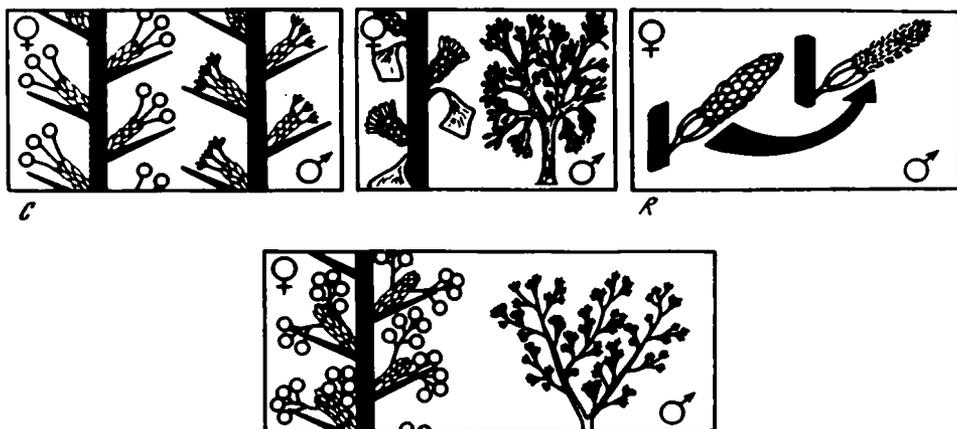


Микроспороклады, ассоциирующие с ангарскими листьями, отнесенными к *Cordaites* (т.е. лишенными устьичных желобков), принадлежат к роду *Kuznetskia* (A1 и A2). До сих пор были описаны лишь верхнеремские виды этого рода (Мейен, 1982 б; Me yen, 1982b ). Это уплощенные интенсивно ветвящиеся органы, иногда с вильчатым главным рахисом. Ветвление происходит в одной плоскости (кроме терминальных веточек?). Спорангии одиночные, стенка спорангия включает характерные стержневидные тельца. Сходные, хотя и более крупные микроспороклады известны в нижней перми, их

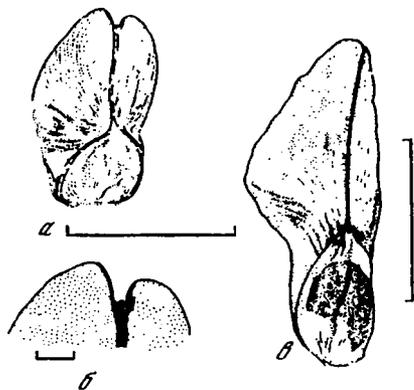
уплощенность менее выражена. *Kuznetskia* и близкие к ней микроспороклады разительно напоминают безлистные микроспороклады *Lagenostomales* и *Calamopityales* (Me yen, 1984; Millay, Taylor, 1979; Skog, Gensel, 1980), но не обнаруживают тенденции к слиянию спорангиев. По строению микроспороклатов войновские более примитивны, чем кордаитантовые, имеющие стробилоидные мужские фруктификации.

Эти ангарские растения позволяют нам судить о предковых членах порядка кордаитантовых в целом (рис. 9.14).

Спорангии *Kuznetskia* содержат пыльцу, сходную с *Cordaitina*, но с менее четким квазисаккусом. Квазимоносаккатная пыльца, сопровождающая ангарские *Cordaites* и часть *Rufflogia*, принадлежит одному общему типу и никогда не обнаруживает внутреннюю мешкоподобную полость как у пыльцы *Felixipollenites*, *Sullisaccites* и *Florinites* сврамерийских кордаитантовых. Квазисаккатная структура сравнима с экзиной, известной у археоштериевых. Мы снова встречаемся с удержанием у ангарских растений примитивного признака.



Р и с. 9.14. Схema гамогетеротопного (путем переноса признаков с одного пола на другой) преобразования фруктификаций в порядке *Cordaitanthales*; мужские фруктификации семейства *Cordaitanthaceae* (C) и *Rufflogiaceae* (R) уподобляются полиспермам, фруктификации *Vojnovskya* (V) сохраняют резкий половой диморфизм, как у гипотетической предковой группы (показана внизу), у которой микроспороклады были такими же как у лагеностомовых и менее редуцированными, чем у *Vojnovskya*. Стрелками показана гамогетеротопная передача признаков, пунктирной линией — обычное наследование



Р и с. 9.15. Семена *Sylvela brevalata*, вероятно ассоциирующие с листьями *Cordaites*

а — семя с короткой крылаткой; б — то же, верхушка семени; в — семя с длинной крылаткой. Линейка 1 см (а, в), 1 мм (б). По И.А. Игнатьеву (1982)



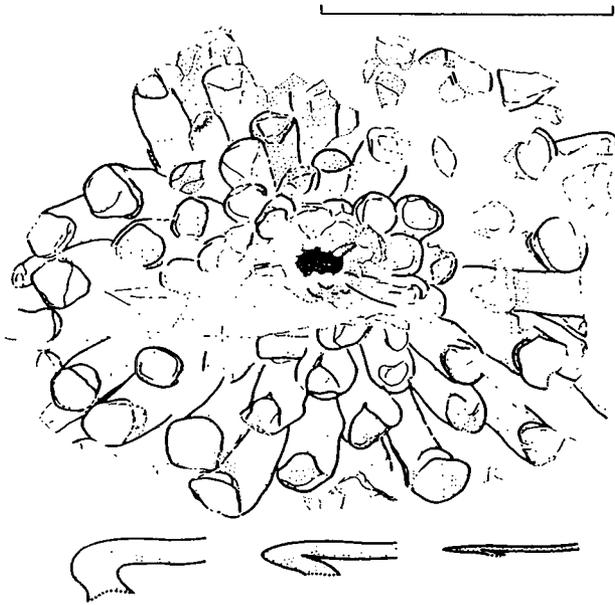
Р и с. 9.16. Реконструкции полисперма *Suchoviella synensis* (а) и микропороклада *Pechorostrobus bogovii* (б), ассоциирующих с листьями *Ruffloria synensis*. Реконструкции выполнены И.А. Игнатьевым (1985 г.)

Судя по ассоциации с листьями типа *Cordaites* (A1 и A2) к *Vojnovskyaceae* могут принадлежать семена *Sylvela* с длинной асимметричной крылаткой (рис. 9.15). По форме крылатки они похожи на семена хвойных.

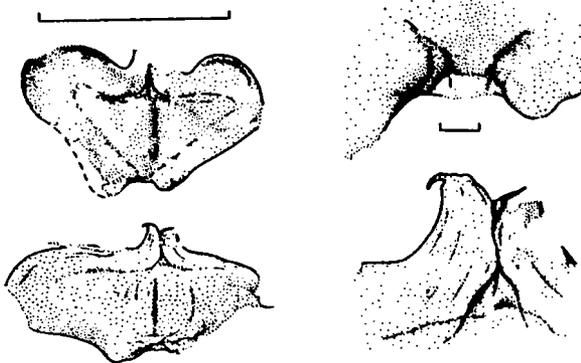
**Семейство Ruffloriaceae.** Четкая демаркация рufflorиевых от войновскиевых наблюдается у верхнепермских форм. Среди верхнепермских рufflorиевых мы видим однообразный общий план строения и мужских, и женских фруктификаций (рис. 9.14, 16). Простые полиспермы *Suchoviella* (обозначавшиеся как Rs в работе: Meyen, 1984; родовое название сделано валидным, оно формально вводится в статью И.А. Игнатьева и С.В. Мейена)<sup>32</sup> ассоциирующие микростробилы *Pechorostrobus* состоят из главной оси, несущей обертку из стерильных чешуй типа *Lereophyllum*, подстилающую фертильную часть оси (рис. 9.16). Эта фертильная часть несет тесно расположенные одиночные спорангии или семена, причем те и другие расположены спирально. Сходные оси с семяножками или спорангиями, хотя и без обертки, известны с верхнего карбона.

У карбоновой *Krylovia* семена могут располагаться по спирали вдоль удлиненной оси или концентрироваться на верхушке более короткой слегка обратноконической оси, причем обе формы связаны переходными формами в одной и той же осадочной ассоциации и поэтому интерпретируются как внутривидовая изменчивость (Мейен, 1982б; Meyen, 1982b). Формы с укороченной осью близки к зонтиковидным полиспермам *Gaussia cristata* (рис. 9.17).

У рода *Bardocarpus* из нижней и низов верхней перми ось длинная, а семена полностью или почти сидячие. Изолированные семена *Bardocarpus* (рис. 9.18) иногда сопро-



Р и с. 9.17. Рисунок с трансфер-препарата полисперма *Gaussia cristata*, вид с адаксиальной стороны; внизу схематически показаны разные степени сплюсненности семяножек в ходе захоронения (вид сбоку), семенной рубец на них показан пунктиром; верхний карбон Минусинского бассейна. Линейка 1 см



Р и с. 9.18. Семена *Bardocarpus aliger*, слева — общий вид (линейка 1 см), справа — строение основания и верхушки (линейка 1 мм). По И.А. Игнатьеву (1982)

вождаются (A1) чешуевидными листьями, которые могли принадлежать подстилающей обертке. Седиментационная ассоциация не дает надежных указаний на листья (*Cordaites* или *Rufloia*), продуцировавшие этими растениями. Первоначально, на основании близкого сходства с *Rs* (т.е. *Suchoviella*) полиспермы *Bardocarpus* были отнесены к руфлориевым. Однако полиспермы *Vojnovskya*, как было недавно показано, также несут тесно расположенные семена вдоль оси полисперма. Поэтому нельзя исключать принадлежность *Bardocarpus* к войновскиевым.

Сложные полиспермы, ранее условно обозначенные как *Laxostrobus* (Мейен, 1966), стоят особняком. Название *Laxostrobus* номенклатурно незаконно и во избежание номенклатурных недоразумений эти полиспермы ниже обозначаются как Rb (по ассоциирующим листьям *Rufloia brevifolia*; ассоциация A2). У Rb простые боковые полиспермы короткие и сильно уплощенные, семяножки разной длины и низбегающие.

Разительно сходство с семенными чешуями хвойных, но принадлежность Rb к хвойным исключается полным отсутствием побегов хвойных в верхнепермских отложениях Кузнецкого и Тунгусского бассейнов, откуда происходит Rb. Примечательно отсутствие у Rb брактеей. Это не случайный признак, так как брактеей также не наблюдались у хвойного *Timanostrobis* (см. ниже) и у некоторых кордаитантовых фруктификаций. Последние происходят из Печорского бассейна и были любезно показаны автору И.А. Игнатьевым.

Микростробилы, ассоциирующие (A2) как с Rb, так и с *Rufforia brevifolia*, принадлежат к *Cladostrobis* (Maheshwari, Meyen, 1975). Они также похожи на микростробилы хвойных присутствием длинной ножки микроспорофилла, венчаемой ромбическим щитком. Найденная в спорангиях пыльца очень своеобразна, типа *Cladaitina* (Maheshwari, Meyen, 1975; Meyen, 1984). Как уже говорилось, мешок обнаруживает негативный интраретиклоид и покрывает тело как экваториально, так и дистально, оставляя проксимальную арею. Степень отслоения мешка очень изменчива, некоторые зерна выглядят безмешковыми. И целые зерна, и оторвавшиеся тела и мешки часто лодочковидно складываются, имитируя монокольчатую пыльцу. Они описывались в литературе как *Ginkgocycadophytus*.

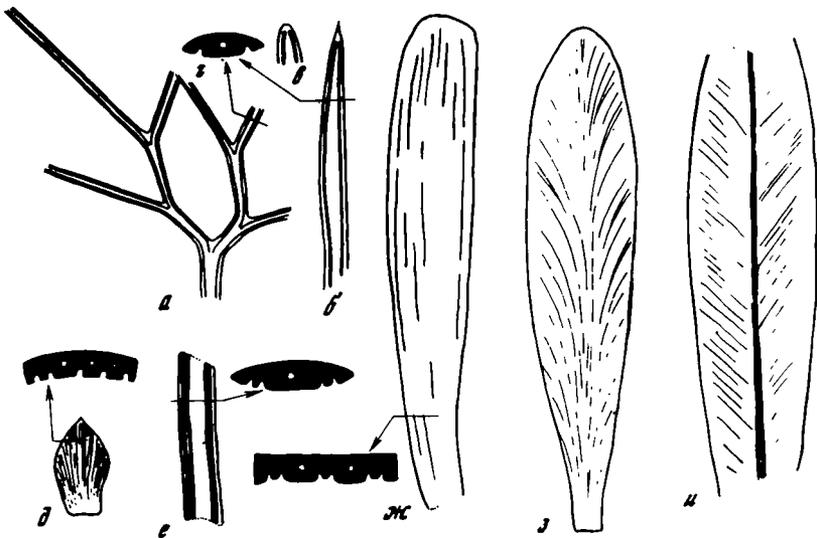
### П О Р Я Д О К DICRANOPHYLLALES

Детальный обзор ангарских родов дикранофилловых и соотношения между дикранофилловыми и другими порядками (кордаитантовыми и хвойными) дан в другой работе (Meyen, Smoller, 1986). Принадлежность к дикранофилловым соответствующих ангарских родов покоится на эпидермальных и определенных макроморфологических признаках листьев. Эти признаки достаточно специфичны, чтобы оценивать их как надежные таксономические маркеры группы в целом.

Наиболее широко распространен род *Dicranophyllum* (рис. 9.19 а; Barthel, 1977). Его линейные однажды и повторно дихотомирующие (до 4 раз), изредка простые листья несут два субмаргинальных желобка на дорсальной стороне и краевую микрорубчатость. Структура желобков разительно сходна с таковой древних руфлорий, указывая на родство между этими растениями. *Mostotchkia*, известная в верхнем карбоне Сибири и в перми Западной Ангариды, отличается от *Dicranophyllum* неизменно простыми листьями (рис. 9.19, б, в). Верхнепермская *M. gomankovii* обнаруживает точно такие же дорсальные желобки и устьица (даже в мелких деталях), как и *Entsovia*. Листья ещовий (рис. 9.19, е, ж) лентовидные или лопатчатые, с двумя парами краевых или многочисленными парными дорсальными желобками. Последние выходят в боковые края (у верхнекарбоновой *E. gaга*; Глухова, 1978) или все направляются в верхушку листа (остальные виды). Многочисленные и иногда сдвоенные желобки присутствуют у *Slivkovia* (рис. 9.19, д), имеющей чешуевидные листья и облиственные побеги, напоминающие хвойные. По структуре устьиц и краевой микрорубчатости *Slivkovia* ближе к *Dicranophyllum*, чем к *Entsovia*. Верхний, лишенный устьиц эпидермис всех этих родов идентичен.

Компактные устьичные полосы и верхний эпидермис *Slivkovia* и *Dicranophyllum* те же, что и у *Lesleya delafondii* (рис. 9.19, з; нижняя пермь Франции) и *Zamiopteris* (рис. 9.19 з; по материалам из перми Печорского бассейна). Последние два рода различаются жилкованием (перистое у *Lesleya* и веерное у *Zamiopteris*). И по макроморфологии, и по эпидермальному строению листья *Zamiopteris* связаны переходными формами с листьями типа *Cordaites*. С другой стороны, вильчатые листья *Dicranophyllum* выглядят так же, как и листья типа *Gomphostrobis*, известные у вальхевых и также имеющие компактные устьичные полосы и краевую микрорубчатость.

Упомянутые эпидермальные признаки не встречаются у гинкгоопсид и не характерны для цикадопсид. Узкие междужильные промежутки, наблюдаемые, скажем, у *Paragondwanidium* и *Angaridium*, никогда не имеют таких четких боковых ограничений и



Р и с. 9.19. Дикранофилловые

а — *Dicranophyllum effusum*, дорсальные желобки показаны сплошными линиями вдоль краев; б — *Mostotchkia longifolia*, дорсальные желобки показаны толстыми линиями; в — верхушка листа *M. gomankovii*; г — схема поперечного сечения листа тех же растений, жилка показана белым кружком; д — лист *Slivkovia petchorenensis* и схема его поперечного сечения; е — лист *Entsovia lorata* и схема его поперечного сечения; ж — лист *E. garinervis* и схема его поперечного сечения; з — лист *Zamiopteris*; и — лист *Lesleya delafondii*. Рисунки не в масштабе. По С.В. Мейену и Г.Г. Смоллер (Mejen, Smoller, 1986) — а—

постоянную ширину, как у дорсальных желобков дикранофилловых и руфлориевых. Среди палеозойских растений краевая микрозубчатость встречается только у пиносид.

Фруктификации ангарских дикранофилловых неизвестны. В осадочной ассоциации (A1) встречаются кистевидные простые полиспермы с неветвящейся тонкой осью и длинными семяножками (как у *Kyulovia*). Сравнимые полиспермы встречаются вместе с *Lesleya delafondii*.

В Сибири *Mostotchkia* и *Dicranophyllum* — редкие растения среднего—верхнего карбона, а *Zamiopteris* обычен в перми. В Субангарской области обычны *Dicranophyllum*, *Mostotchkia* и *Entsovia*, тогда как *Slivkovia* редка. *Mostotchkia*, *Entsovia* и *Slivkovia* известны в нескольких местонахождениях Печорского бассейна. *Dicranophyllum* известен во многих верхнепалеозойских местонахождениях Казахстана, где К.З. Сальменова также отметила единичные *Entsovia* и *Slivkovia*. В татариновой флоре, а также в пермо-триасовых комплексах Сибири дикранофилловые неизвестны.

#### ПОРЯДОК PINALES

Хвойные многочисленны в Субангарской области, откуда они детально описаны в другой работе (Мейен, 1986). Ниже кратко резюмированы лишь главные наблюдения и выводы.

Приступая к работе над западноангарскими хвойными в начале 1970-х годов, автор ожидал найти промежуточные формы между *Lebachia* и *Pseudovoltzia* в известной флориновской филогении хвойных (Florin, 1938—1945, 1951). Позже было сделано предварительное заключение, что ангарские хвойные слишком слишком специфичны, чтобы войти во флориновскую филогенетическую схему (Mejen, 1976—1978). Оба эти предположения оправдались лишь отчасти. Своеобразные растения, ранее относившиеся автором к хвойным, сейчас отнесены к другим порядкам (*Cardiolepis* к *Peltaspermales*,

Slivkovia — к Dicranophyllales). Что касается истинных хвойных из кунгурского, уфимского (?), казанского, татарского ярусов и пермотриаса, то они оказались гораздо более примитивными, чем можно было полагать по их стратиграфическому положению.

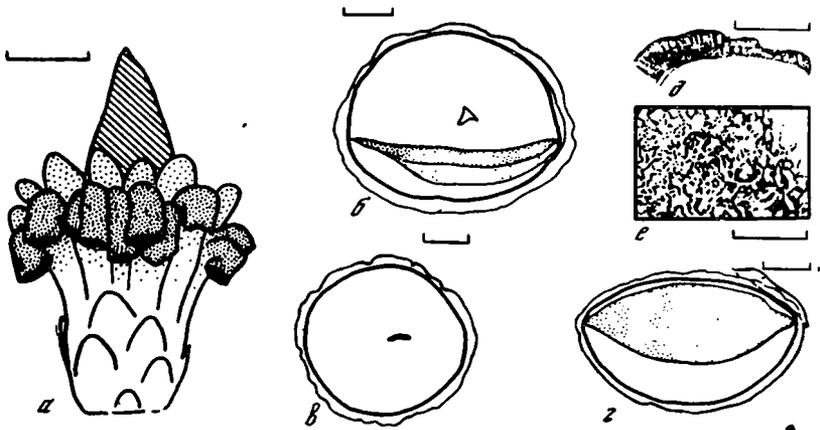
Прежде чем обсуждать фактические данные, целесообразно подчеркнуть, что таксономия и номенклатура ранних хвойных нуждается в крупной реформе. Сейчас для ряда ключевых таксонов нет надежной типификации, а таксономия и номенклатура фертильных и стерильных побегов должным образом не разделена, как это сделано у более молодых хвойных и большинства других таксонов ископаемых растений. С другой стороны, номенклатурные типы наиболее важных родов, таких как *Walchia*, *Ernestiodendron*, *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* и *Voltzia*, — стерильные побеги, даже эпидермальные признаки их типового материала неизвестны и не могут быть изучены (см. подробнее: Мейен, 1986).

Учитывая необходимость (1) независимых родовых названий для вегетативных побегов и фруктификаций и (2) строгого следования принципу типификации, автор (Мейен, 1986) предложил оставить родовое название *Walchia* (= *Lebachia*; см. *Clement-Westerhof*, 1984) лишь для стерильных побегов. При этом женские фруктификации, отнесенные Флорином (*Florin*, 1938) и его последователями к *Lebachia*, были переведены в новый род *Lebachiella* с типовым видом *Lebachiella florinii* (это женские фруктификации, ранее — в *Lebachia piniformis*). *Walchia* рассматривается сателлитным родом семейства *Lebachiellaceae*, которое введено в естественную систему хвойных, чтобы заменить *Walchiaceae*. Последнее название ограничено формальной группой хвойных побегов, сходных с *Walchia*. Род *Ernestiodendron* включает лишь стерильные побеги, а ассоциирующие женские фруктификации отнесены к *Walchiosobus*.

Семейство *Lebachiellaceae* состоит из двух подсемейств (рис. 9.20). Более примитивное подсемейство *Kungurodendroideae* включает еврамерийский верхнекарбонный вид "*Lebachia*" *lockardii* (*Mapes, Rothwell*, 1984), который должен быть выделен в особый род, а также новые субангарские роды *Kungurodendron* (кунгур Среднего Приуралья), *Timanostrobis* и, возможно, *Concholepis* (оба из верхней перми Притиманья). В этом подсемействе семена апикальные по их положению на семяножках (как это ошибочно думал Флорин в отношении *Lebachia piniformis* и *Ernestiodendron*; Мейен, 1986; *Clement-Westerhof*, 1984; Мейен, 1984). Пазушные комплексы *Kungurodendron* уплощены, дорсивентральные и несут многочисленные загнутые семяножки на абаксимальной стороне (рис. 9.21 а). Верхушка и дистальная часть адаксимальной стороны пазушного комплекса заняты фуникулодиями (новый термин, введенный автором для стерилизованных семяножек часто имеющих абортированные семенные рубцы и имеющих ту же эпидермальную структуру, что и фертильные семяножки; см. подробнее: Мейен, 1986). Проксимальная часть пазушного комплекса покрыта стерильными чешуями, которые более похожи на недоразвитые листья, чем на семяножки и фуникулодии. В противоположность *Lebachiella*, брактей не вильчатые и эпистомные. Они отличаются от вегетативных листьев оси, несущей сложный полисперм, лишь большими размерами и некоторыми мелкими деталями.

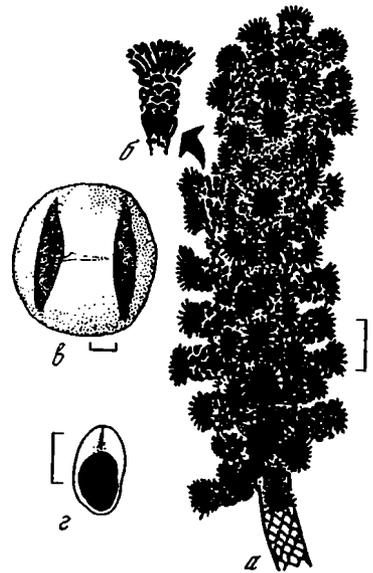
Микростробилы *Kungurodendron* (A2, M) содержат пыльцу (рис. 9.21 б—е), которая была сначала принята автором (со световым микроскопом) за формы с колумеллятной экзиной. Результаты изучения этой пыльцы с ТЭМ, выполненного В. Lugardon (Тулуза), будут опубликованы позже<sup>33</sup>). Сейчас надо только отметить, что экзина отчетливо ламеллятная, а экзина сложена тонким слоем крупных альвеол, остаточные стенки которых имитируют колумеллы. Этот колумеллоподобный слой охватывает зерно экваториально и дистально, оставляя проксимальную ареку с небольшой щелью, имеющую два или три асимметричных луча. Дистальная апертура отсутствует. Присутствие и проксимальной щели, и колумеллоподобного слоя, а также шаровидное очертание и отсутствие дистальной апертуры позволяют провести параллель между *Kungurodendron* и проблематичным пенсильванским родом *Lasiostrobus* (*Taylor*, 1970; *Taylor*,





Р и с. 9.21. *Kungurodendron sharovii*

а — реконструкция пазушного комплекса и подстилающей брактей (заштрихована) с адаксиальной стороны, семяножки показаны густым крапом, фуникулоиды — редким крапом, семенные рубцы зачернены; б—е — пыльца: б — зерно с трехлучевой проксимальной щелью, в — зерно с двулучевой щелью, г — лодочковидно свернутое зерно, д — боковой вид колумеллятноподобного слоя, е — наружный вид колумеллятноподобных элементов (е). Линейка 2 мм (а) и 10 мкм (б—е)



Р и с. 9.22. *Timanostrobus muravievii*, реконструкция сложного полисперма (а) и простого бокового полисперма (б), пыльца (в), семя, мегаспоровая мембрана зачернена (г). Линейка 1 см (а), 1 мм (г), 10 мкм (в). По С.В. Мейену (1986)

Millay, 1977). Кажется вероятной принадлежность *Lasiostrobus* к примитивным лебахелловым.

Род *Timanostrobus* (рис. 9.22) еще более своеобразен. Его облиственные побеги (A2, M, OC) напоминают *Pagiophyllum* и *Brachyphyllum*. Как и у других примитивных хвойных, неизменные облиственные побеги несут или сложные полиспермы, или микростробилы. Простые боковые полиспермы разительно сходны с таковыми *Vojnovskya* своей уплотненностью и тесно расположенными по спирали семяножками, сидящими вдоль вытянутой толстой оси, а также стержневидными апикальными стерильными чешуями (фуникулодиями?). В отличие от *Vojnovskya*, брактей не наблюдались, хотя они могли быть сильно редуцированными и поэтому неразличимыми среди базальных семяножек бокового полисперма. Найденная в спорангиях пыльца (она обнаружена и в микропиле семян) шаровидная и часто лодочковидно сложена. В противоположность *Kungurodendron* сэксина не похожа на колумеллятную, а имеет густо расположенные перфорации в тектуре<sup>34</sup>. Проксимальная арёя свободна от перфораций и несет хорошо развитую одно- или двулучевую щель.

Полиспермы рода *Concholepis* венчают облиственные побеги, внешне неотличимые

от таковых *Ullmannia frumentaria*, но структура полисперма совершенно иная, чем у этого вида (именно поэтому необходима независимая номенклатура для стерильных и фертильных побегов, сейчас относимых к *Ullmannia*). Свободные брактей длинные и разреженные (у *U. frumentaria* брактей на опубликованных фотографиях неразличимы). Пазушные комплексы сильно уплощенные и яйцевидные в очертании. Абаксиальная сторона и край покрыты короткими выступами, внешне похожими, но более короткими, чем апикальные стерильные чешуи *Timanostrobis* или фуникулодии *Kungurodendron*. Ряд субмаргинальных выростов есть и на в остальном гладкой апикальной стороне. Остатки мегаспоровых мембран были найдены прижатыми к адаксиальной стороне, но число и способ прикрепления семян остаются неизвестными. Пазушный комплекс *Concholepis* можно вывести из пазушного комплекса типа *Kungurodendron*. Соответственно, он интерпретируется как ложная семенная чешуя, поскольку настоящая семенная чешуя вольщевых и их потомков сформировалась путем слияния семяножек с небольшим и пока проблематичным участием стерильных членов пазушного комплекса (Мейен, 1986; Meuyen, 1984)<sup>35</sup>).

Среди ангарских хвойных настоящая семенная чешуя видимо была лишь у *Pseudovoltzia ? cognata* (Мейен, 1986). Вопросительный знак в этом биномиальном названии поставлен из-за того, что соответствующие полиспермы имеют свободную брактею (в отличие от брактей, частично срастающихся с семенной чешуей, у *P. liebeana*), а также из-за того, что число и прикрепление семян остаются неопределенными.

Ансамбль-род *Sashinia-Dvinostrobis-Quadrocladus* (A2, M, OC) из татариновой флоры принадлежит к подсемейству *Lebachielloideae*, так как семена прикреплены к ножкам абаксиально, а не апикально. Сложные полиспермы *Sashinia* замечательны своим кажущимся примитивным обликом. Брактей и члены циркасперма (чешуя пазушного комплекса) неотличимы от вегетативных листьев. Более того, семяножки тоже выглядят так же и даже имеют мукронатную верхушку и то же эпидермальное строение. Эта унификация органов очевидно вторична (Мейен, 1986; Meuyen, 1981b, 1984). Свободные семяножки расположены пучком или по укороченной спирали на верхушке пазушного комплекса, так что малейшие указания на образование семенной чешуи полностью отсутствуют. Этот признак, несомненно, первично примитивный. Поэтому *Sashinia* может быть отнесена к *Lebachielloideae*, также лишенным семенной чешуи. *Sashinia* отличается от других членов подсемейства (*Lebachiella* и *Ortiseia*), помимо прочих признаков, своеобразным строением семяножки. Мукронатная или тупая верхушка семяножки расширена в подушку, которая загнута абаксиально назад и целиком покрывает молодой семезачаток.

Ассоциирующие микростробилы *Dvinostrobis* (Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1986; Meuyen 1981b, 1984) имеют несколько примитивных черт, таких как отсутствие пятки у дистального щитка микроспорофилла и прикрепление спорангиев с помощью тонких спорангиофоров к средней части длинной ножки микроспорофилла. Продвинутые признаки — тонкая главная ось микростробила, которая едва ли была продолжением оси облиственного побега, и квазисаккатная пыльца с тремя широкими теньями (типа *Scutasporites*). *Dvinostrobis* напоминает как *Cladostrobis* (см. выше), так и триасовые предположительно вольщевые микростробилы *Sertostrobis* и *Darneya* (Grauvogel-Stamm, 1978).

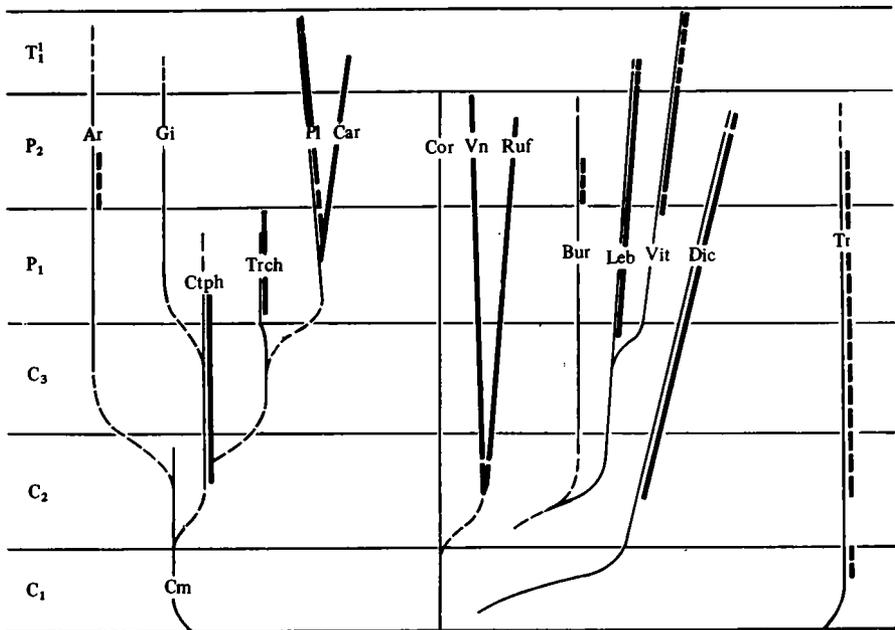
## ОБСУЖДЕНИЕ

Остатки описанных выше голосеменных часто служат главными компонентами ангарских комплексов ископаемых растений со среднего карбона до пермотриаса. Есть также остатки голосеменных неопределенной систематической принадлежности, но их более детальное изучение едва ли повлияет существенно на общую картину.

Принадлежащая голосеменным часть Ангарской флоры может быть надлена следующими основными чертами (рис. 9.23; 9.24).

Верхний девон	Карбон		Пермь		Пермо- триас		
	Нижний	Средний	Верхний	Нижняя			
							Пикноксильная древесина
							Вильчатый рахис
							Кардиоптеро- идные перышки
							Парноперыстые невроптероид- ные вайи
							Простые листья
							Иглообразные листья
							Тениоптеро- идные листья
							Цикадофито- подобные листья
							Сетчатое жилкование
							Дорзальные желобки
							Свободные купулы
							Филло- и кладоспермы
							Семенная чешуя хвойных
							Специализиро- ванные брактен
							Тригокарповые семена
							Telangiopsis- подобные микроспорок- лады
							Синангии

Р и с. 9.23. Распределение признаков голосеменных в геохронологической шкале в экваториальных фитоценозах (тонкая линия) и в Ангарском царстве (толстая линия); треугольниками отмечены признаки, демонстрирующие внеэкваториальное персистирование



Р и с. 9.24. Стратиграфическое распространение надродовых таксонов голосеменных ангарской флоры (толстые линии) на фоне общей филогении голосеменных

Cm — Calamopteryales; Ar — Arberiales; Gi — Gigantonomiales; Ctpb — Callistophytales; Trch — Trichopityaceae; Pl — Peltaspermaeae; Car — Cardiolepidaceae; Cor — Cordaitanthaceae; Vn — Vojnovskyaceae; Ruf — Ruffoliaceae; Bur — Buriadiaceae; Leb — Lebachielaceae; Vit — Voltziaceae; Dic — Dicranophyllales; Tri — Trigonocarpaceae

1. Голосеменные очень редки и однообразны в нижнем карбоне, где лишь растения типа *Angaropteridium*-*Cardiopteridium* играют заметную роль в комплексах растительных остатков, причем какие-либо ассоциирующие купулоподобные органы полностью отсутствуют. Постоянное отсутствие каких-либо фруктификаций в большинстве захоронений *Angaropteridium* наводит на мысль, что размножение этих растений (полуводных или водных?) могло быть преимущественно вегетативным.

2. Среди достаточно распространенных ангарских растений к цикадопсидам могут принадлежать лишь *Neuropteris* и *Angaropteridium*. Эти растения, очевидно, экваториального происхождения. *Angaropteridium* очень сходен с нижнекаменноугольным евразийским родом *Cardiopteridium*. В перми Субангарской области и во внутренних частях Ангарской области (Тунгусский бассейн, Северо-Восток СССР, Северная Монголия) *Neuropteris* отсутствует, так что несомненные представители цикадопсид здесь не отмечаются. Принимая во внимание, что то же наблюдается в Гондване, можно заключить, что в позднем палеозое цикадопсиды были существенно экваториальными растениями.

3. Класс *Pinopsida* представлен в Ангариде всеми тремя порядками, появляющимися здесь позже, чем в евразийской флоре. Более примитивный порядок *Cordaitanthales* более развит во внутренних регионах Ангариды, тогда как более продвинутые порядки *Pinales* и *Dicranophyllales* (кроме *Zamiopteris*) — во внешних регионах (Субангарская область). В отличие от экваториальных фитохорий внутренние регионы Ангариды сохраняют доминирование кордаитантовых почти до конца перми. Наоборот, хвойные проникают в эти регионы лишь в пермо-триасе, т.е. тогда, когда связи между всеми северными флорами внезапно и сильно усилились.

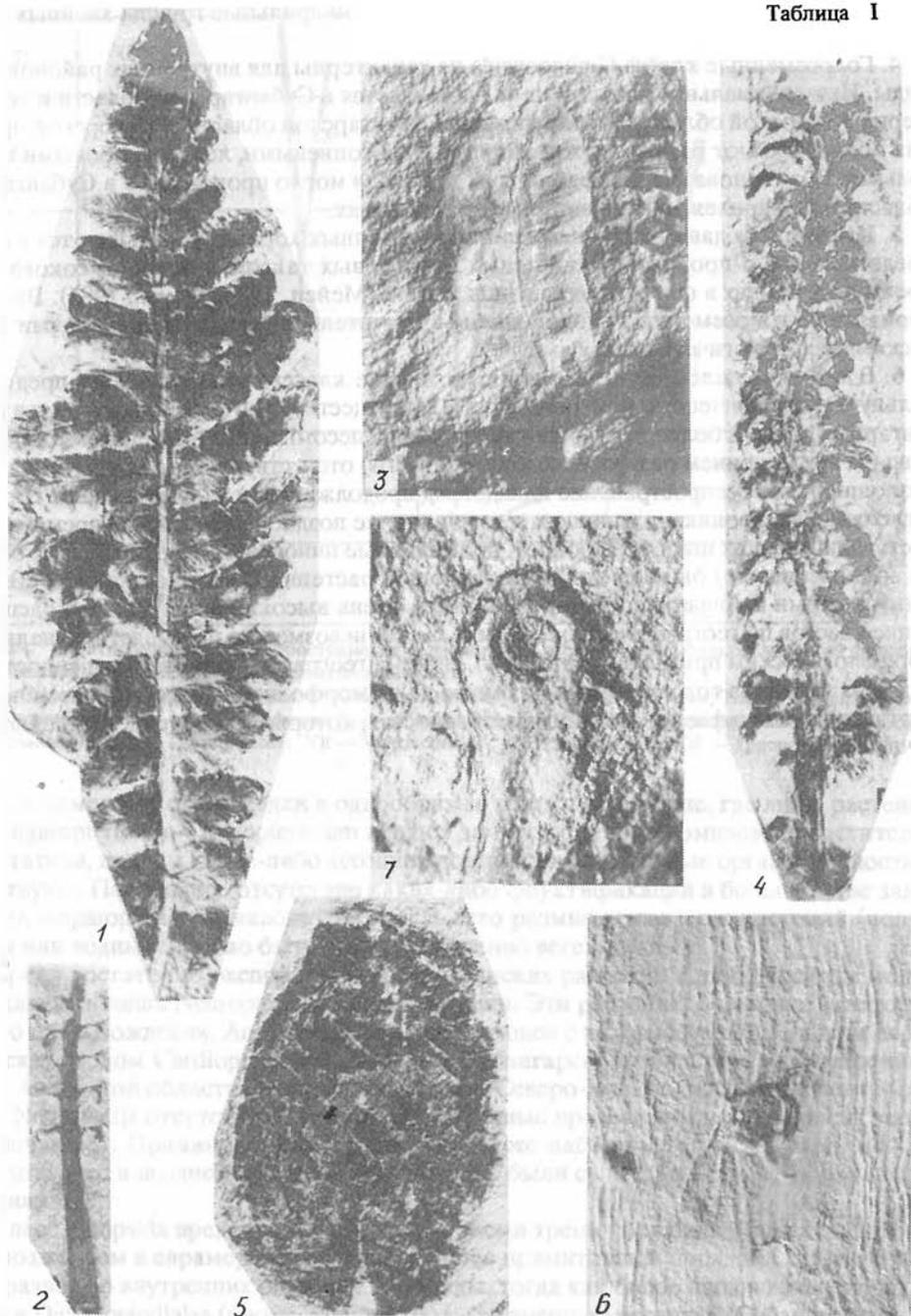
Таким образом, материалы по ангарским представителям пинопсид вместе с соответствующими данными по гондванским флорам ясно свидетельствуют об экваториальном или субэкваториальном происхождении всех трех порядков пинопсид. Более

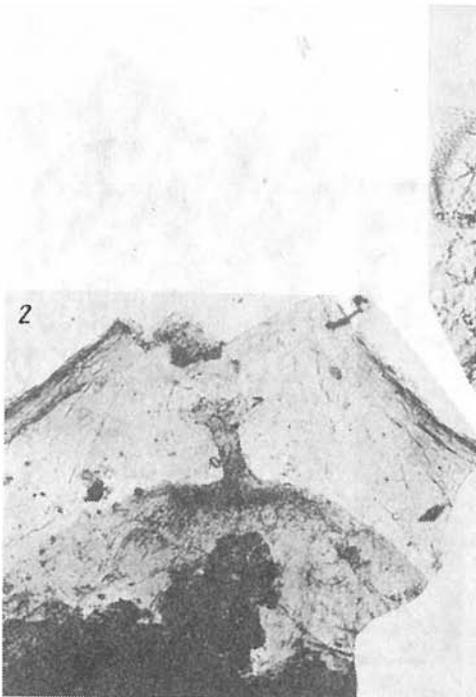
примитивные хвойные были термофильными, а криофильные группы хвойных появились много позже.

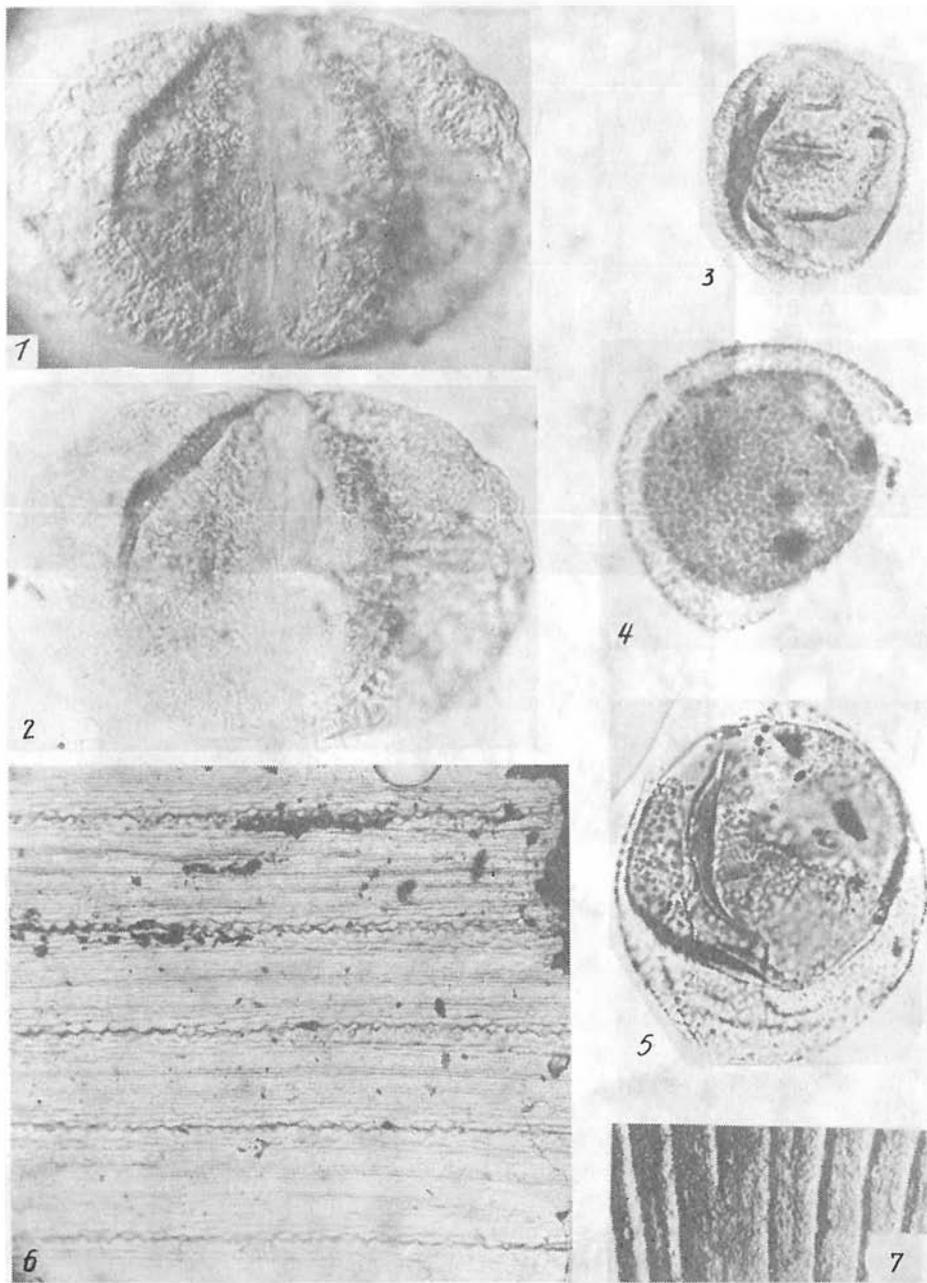
4. Голосеменные класса *Ginkgoopsida* не характерны для внутренних районов Ангарида. Их максимальное разнообразие наблюдается в Субангарской области и по периферии Ангарской области. *Peltaspermataceae* Субангарской области и Печорской провинции обнаруживают разные черты сходства с кейтониевыми, лептострбовыми и гинкговыми. Возникновение последних трех порядков могло происходить в Субангарской области или в прилежащих экваториальных районах.

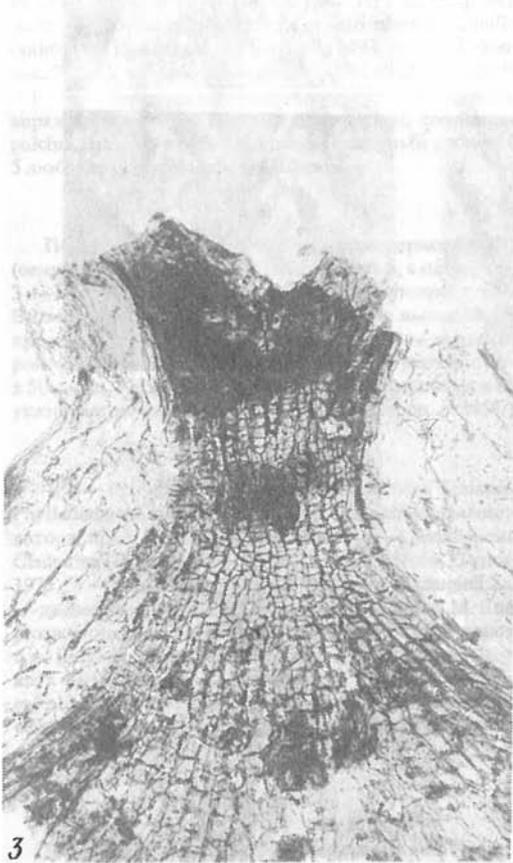
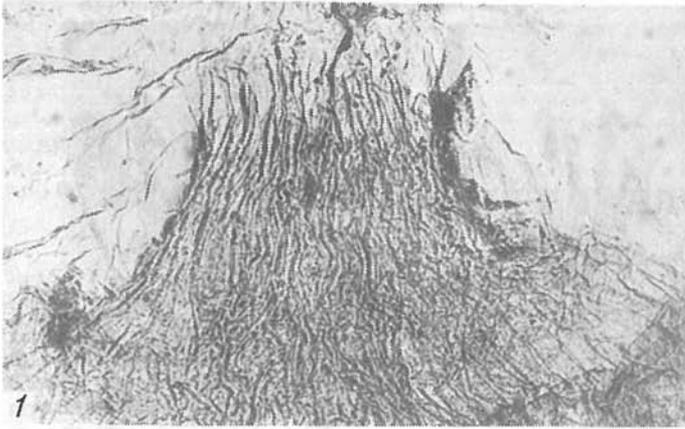
5. Имеющиеся данные об ангарских голосеменных хорошо укладываются в общее представление о происхождении новых надродовых таксонов более высокого ранга преимущественно в фитохориях низких широт (Мейен, 1984; Meyen, 1984). Внеэкваториальные голосеменные представлены в значительной мере выживающими архаическими морфологическими типами.

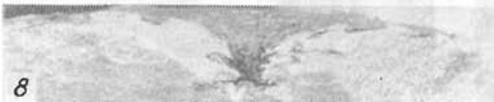
6. В позднем палеозое целые порядки и даже классы обнаруживают предпочтительную географическую приуроченность. Не существует объяснений, почему в перми Ангарида, даже в более теплых южных районах несомненные представители цикадопсид (за исключением редких находок *Neuropteris*) отсутствуют. Это преимущественно низкоширотное распространение цикадопсид продолжается и в более поздние периоды. Гинкгоопсиды проникали дальше к северу в эти же поздне-палеозойские времена, но не достигали высоких широт. Наоборот, примитивные пинопсиды (*Cordaitanthales*, особенно войновские) были среди доминирующих растений (вместе с членистостебельными в перми и *Angaropteridium* в карбоне) в очень высоких широтах. Это распределение классов по географическим зонам было бы невозможно предвидеть по наличным морфологическим признакам. Очевидно, система географической приуроченности надродовых таксонов голосеменных покоится не на морфологических (и анатомических) чертах, а на чисто физиологических особенностях, которые остаются совершенно загадочными.











## ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Палеозойские Ginkgoopsida. 1 — *Paragondwanidium sibiricum* (Pet.) S. Meyen (= рис. 7.14 з), x 1, верхний карбон Кузнецкого бассейна (= Нейбург, 1948, табл. 38, фиг. 1). 2 — *Gondwanotheca sibirica* Neub. (= рис. 7.14 б), x 1, верхний карбон Кузнецкого бассейна (= Нейбург, 1948, табл. 38, фиг. 6). 3 — *Stiphorus biseriatus* S. Meyen, кладосперм с двумя рядами семенных рубцов (см. рис. 7.15 №12), x 3, верхи перми Южного Предуралья, татариновая флора; коллекция автора, обр. 3773/1785. 4 — *Autmia milleryensis*, x 1, нижняя пермь; та же коллекция, что и на рис. 7.12 д, обр. №18001 (= Renault, 1893, табл. 73, фиг.3). 5 — семя, ассоциирующее с *Callipteris* ex gr. *auriculata* и *A. milleryensis*, верхушка разорвана, базальная трещина была ошибочно принята Рено (Renault, 1893, табл. 73, фиг. 7) за апикальную выемку (двурогую верхушку см. на рис. 7.12 д); та же коллекция, обр. №18002. 6 — *Phylladoderma* subgen. *Aequistomia* (Cardiolepidaceae; см. рис. 7.15 №9), бороздчатая нижняя кутикула и кутинизированная бочонкообразная надустыичная камера, x 300, верхи перми севера Русской платформы; коллекция автора, преп. №3981/64-3, точка 1. 7 — *Viatopteris pulchra*, лопасть с субапикальным семенным рубцом (= рис. 7.13 д, левый кладосперм), x 10. (Фотографии 4 и 5 любезно предоставлены С. Blanc)

Таблица II

Пермские *Peltaspremales*. 1 — нижнепермский *Callipteris* ex gr. *subauriculata* Weis и ассоциирующие семена (семя с двумя стрелками = табл. 1, фиг. 5, с одной стрелкой = рис. 7.12, д; любезно предоставлено С. Blanc). 2, 3 — мацерированные семена, ассоциирующие в татариновой флоре с листьями *Tataginа*, пельтондами типа *Peltaspremitum*, синангиями *Pemtotheca* и пыльцой *Protohaploxurpinus* (см. рис. 7.12 е и рис. 7.15 №11, ниже прерывистой линией); коллекция автора: 2 — верхняя часть нуцеллюса с сальпинксом, который венчается широкой воронкой, и перекрывающая внутренняя кутикула интегумента, наружная его кутикула отсутствует, x 50, преп. №3954/181-3, точка 1; 3 — сальпинкс и окружающая его пыльца типа *Protohaploxurpinus*, стрелка указывает на стенку сальпинкса, x 300, преп. №3954/111-2, точка 1

Таблица III

1, 2 — протомonosаккатная пыльца типа *Vesicaspora* из синангия *Pemtotheca*, ассоциирующего с листьями *Phylladoderma* subgen. *Aequistomia* (Cardiolepidaceae; рис. 7.15 № 9), x 1000, татариновая флора; коллекция автора, преп. № 3954/265-1, точка 1 (1 — дифференциальный интерференционный контраст). 3-5 — пыльца *Cladaitina* (Ruflogiaceae), x 1000, верхняя пермь, Тунгусский бассейн, коллекция автора (из Maheshwari, Meyen, 1975); 3 — зерно из спорангия *Cladostrobos lutuginii* Zal., мешок плотно прижат к телу и поэтому неразличим; 4 — дисперсное зерно *Cladaitina dibneri* Mah. et S.M. с широкой зоной перекрытий мешка, хорошо виден инфраретикулонд; 5 — зерно из спорангия *C. lutuginii* с частично отделившимся мешком, и виден инфраретикулонд. 6 — *Ruflopa meuenii* Gluch., нижняя сторона листа с устьичными желобками, видимыми на целлюлозной пленке, x 40, нижняя пермь Тунгусского бассейна; коллекция автора преп. №3752/579а-8. 7 — *R. theodorii* (Tchirik. et Zal.) S. Meyen отпечаток нижней поверхности листа, видны интеркалирующие устьичные желобки, x 10, верхний карбон Кузнецкого бассейна (фотографию целого листа см.: Нейбург, 1948, табл. 51, фиг. 4)

Таблица IV

1-3 — семена, ассоциирующие с листьями *Tataginа*, пельтондами типа *Peltaspremitum* и синангиями *Pemtotheca* (см. рис. 7.15 №11, ниже прерывистой линией), татариновая флора коллекция автора: 1 — семя как на рис. 7.12 ж, кутикула верхушки нуцеллюса, которая венчается разорванным сальпинксом, x 300, преп. №3765/866-4, точка 1; 2 — семя, как на рис. 7.12 е, раздваивающаяся внутренняя кутикула интегумента в нижней части двурогой верхушки и наружная кутикула интегумента с неясными очертаниями клеток, x 100, преп. №3782/277В-2, точка 2; 3 — тот же тип семени, кутикула роговидной верхушки, x 100, преп. №3954/970-1, 4-5 — стратное протодисаккатное зерно из синангия *Pemtotheca* той же ассоциации: 4 — общий вид, x 500, преп. №3954/417-1, точка 1; 5 — деталь протосаккуса с мелкой ячейкой, x 1170

#### Таблица V

Примитивные *Ruflogiaceae*. Ряд изменчивости *Krylovia sibirica* (1–7) и сходство ее полисперма с *Gaussia cristata* в продольном сечении (8), х 3. 1–6 — образцы происходят из одного слоя в верхнем карбоне Тунгусского бассейна (коллекция автора). 1 — обр. №4033/14, семяножки собраны на расширенной верхушке оси. 2 — обр. №4033/18, более многочисленные апикальные семяножки. 3 — обр. №4033/16, семяножки размещены вдоль укороченной оси; базальные семена абортрованы. 4, 5 — обр. №4033/20, 17, более крупные полиспермы с сильнее удлинненными осями. 6 — обр. №4033/22, полисперм сдавленный вдоль оси и симулирующий *Gaussia cristata*; семяножки на верхушке направлены латерально. 7 — полисперм с еще прикрепленными недоразвитыми семенами (= Нейбург, 1948, табл. 70, фиг. 4), верхний карбон Кузнецкого бассейна. 8 — продольно расколотый полисперм *G. cristata* с короткой осью и абортрованными базальными семенами (см. также рис. 7.18 г, 7.20 л; = Нейбург, 1948, табл. 70, фиг. 7). 1–6 — сфотографировано в спирте

## ПРИМЕЧАНИЯ

1. Позже (Edwards D.S. Evidence for the sporophytic status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Land // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1980. V. 29. N3-4. P. 177-188) было показано наличие спорангиев у *Rhynia gwynne-vaughanii*. По-видимому, виды *R. gwynne-vaughanii* и *R. major* должны относиться к разным родам, а может быть, даже к разным семействам.

2. Группа прапапоротников, фигурирующая в некоторых системах высших растений, была в дальнейшем исключена С.В. Мейеном из числа таксономических категорий. В том варианте системы, который принят в учебнике С.В. Мейена "Основы палеоботаники" (М.: Недра, 1987. 403 с; Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. London, New York: Chapman and Hall, 1987. 432 p.), порядки *Botriopteridales* (включающий род *Botriopteris*), *Pseudosporochnales* и *Caenopteridales* относятся непосредственно к классу *Polypodiopsida* (папоротники).

3. См. примечание 1 к с. 14.

4. Более подробно о понятии сателлитного рода см. Meyen, 1984; Thomas, Brack-Hanes, 1984, а также раздел "Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным" в настоящей книге.

5. См. примечание 2 к с. 22.

6. Полное описание системы можно найти в статье "Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным)" (Мейен, 1982а); см. также раздел "Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным" в настоящей книге.

7. См. примечание 8 к с. 31.

8. Орфографически более правильное написание видового эпитета — "*buevichiae*". Этот вид в дальнейшем был выделен в самостоятельный род *Peltaspermopsis*. *Peltaspermum*-подобные фруктификации с недостаточно отчетливо сохранившейся морфологией, наподобие изображенной на рис. 6.3, к, было предложено объединять в род *Lopadiangium* (Гоманьков, Мейен, 1986; см. также с. 127—128).

9. По последним данным (Kerp J.H.F., Haubold H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VIII. On the reclassification of the West- and Central European species of the form-genus *Callipteris* Brongniart 1849 // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1988. V. 54. №1-2. P. 135-150. Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (*Callipteris* foliage). // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1988. Vol. 54. №3-4. P. 249-360) род *Callipteris* упразднен как более поздний омоним. Его западно- и центральноевропейские виды распределены между родами *Autunia* (естественный род, включающий кроме стерильных листьев также женские фруктификации, описывавшиеся прежде как *Autunia* и *Sandrewia*, и мужские фруктификации, описывавшиеся как *Pterispermotrobus*), *Rhachiphyllum*, *Lodevia*, *Amhardtia*, *Dichophyllum* и *Sphenocallipteris* (также более поздний омоним, должен быть переименован). Восточноевропейские виды, прежде относившиеся к *Callipteris*, нуждаются в ревизии. *Thuringia* оказалась копролитом (Мейен С.В. *Thuringia* — копролит, а не синангий // Докл. АН СССР. 1982. Т. 270. №2. С. 431-432. См. также с. 74 настоящей книги).

10. В последнее время (Rothwell G.W., Wight D.C. *Pullaritheca longii* gen. nov. and *Keryria mattenii* gen. et sp. nov., Lower Carboniferous cupules with ovules of the *Hydrasperma tenuis*-type // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1989. V. 60. №3-4. P. 259-309) полиспермы, объединявшиеся в род *Hydrasperma*, были разделены на основании особенностей строения купулы на два самостоятельных рода: *Pullaritheca* и *Keryria*. Название *Hydrasperma* сохранено для форм-рода, объединяющего остатки семян с неизвестным строением купулы.

11. В учебнике С.В. Мейена "Основы палеоботаники" (см. примечание 2 к с. 22) гигантоптериды были выделены в отдельный порядок класса *Ginkgoopsida*, получивший название *Gigantonomiales*.

12. См. примечание 9 к с. 37. Те же замечания могут быть отнесены и к с. 70 — 75, 104 и 108 настоящей книги.

13. См. Садовников, 1983.

14. В "Основах палеоботаники" (см. примечание 2 к с. 22) *Irania* рассматривается как сателлитный род порядка *Lepostrobales*.

15. Эта гипотеза С.В. Мейена недавно получила блестящее подтверждение. Кладоспермы, фактически неотличимые от современных цикадовых, были описаны из нижнепермских отложений северного Китая (Gao Zhifeng, Thomas B.A. A review of fossil cycad megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia* Pomel and its associated leaves from the Lower Permian of Taiyuan, China // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1989. Vol. 60. №3-4. P. 205-

223). Роды *Archaeosucas* и *Phasmatosucas* тем самым могут быть исключены из числа возможных предков цикадовых.

16. См. примечание 17 к с. 88.

17. Эти фруктификации были описаны под родовым названием *Suchoviella* (Ignatiev I.A., Meyen S.V. *Suchoviella* — gen. nov. from the Permian of Angaraland and review of the systematics of Cordaitanthales // *Rev. Palaeobot. a. Palynol.* 1988. V. 57. №3–4. P. 313–339. В этой же работе приводится общая система родовых названий для мужских и женских фруктификаций кордаитантовых.

18. По современным представлениям (Мейен, 1986. См., кроме того, раздел "Голосеменные ангарской флоры" в настоящей книге, а также Clement-Westerhof J.A. *Morphology and Phylogeny of Paleozoic Conifers* // Beck C.B. (ed.) *Origin and Evolution of Gymnosperms*. New York: Columbia University Press, 1988. P. 298–337) название *Lebachia* является незаконным и должно быть заменено на *Walchia* или *Lebachella*. Растения, описанные под этим названием Florin'ом имели инвертированные семена так же, как *Walchiostrobus* — *Ernestiodendron* и объединяются с последними в семейство *Walchiaceae* (или *Lebachellaceae*). Семенная чешуя *Pseudovoltzia* возникла в результате уплощения и "консолидации" (слияния разных элементов) пазушных комплексов *Walchiostrobus* с несколькими семяножками (соответствующие растения иногда выделяются в особый род *Thuringiostrobus*). Промежуточные формы описаны под названиями *Majonica* и *Dolomitia* и объединяются с *Pseudovoltzia* в семейство *Majonicaceae*. Наиболее близкими к кордаитам и тем самым наиболее примитивными хвойными считаются растения "*Lebachia*" *lockardii*, описанные из верхнего карбона США, у которых семена действительно располагались на концах семяножек. Связь этих растений с *Thuringiostrobus* и тем самым — со всеми более молодыми хвойными остается проблематичной.

19. Недавно (Archangelsky S., Cueno R. *Ferugliocladaeae, a new conifer family from the Permian of Gondwana* // *Rev. Palaeobot. a. Palynol.* 1987. Vol. 51. №1–3. P. 3–30) было описано новое гондванское семейство хвойных *Ferugliocladaeae*, характеризующееся единичными ортотропными семенами, которые сидят непосредственно в пазухах брактеей, собранных в компактные терминальные шишки. Предполагается близость этого семейства к *Burfiadiaceae*, однако отношение обоих гондванских семейств к остальным хвойным остается загадочным.

20. См. также Miller C.N. *The Origin of Modern Conifer Families* // Beck C.B. (ed.) *Origin and Evolution of Gymnosperms*. New York: Columbia University Press, 1988. P. 448–486.

21. См. примечание 17 к с. 88.

22. См. примечание 18 к с. 93.

23. См. предыдущий раздел в настоящем сборнике.

24. См. Гоманьков, Мейен, 1986.

25. См. примечание 2 к с. 22 и 17 к с. 88. Статья о пермских хвойных Западной Ангариды для журнала "*Palaeontographica*" была депонирована С.В. Мейеном на русском языке в ВИНИТИ (см. Мейен, 1986).

26. См. также рис. 7.3 д в настоящей книге.

27. См. примечание 25 к с. 105.

28. См. примечание 24 к с. 105.

29. См. примечание 9 к с. 37.

30. См. также табл. III, фиг. 1, 2 в настоящей книге.

31. См. примечание 17 к с. 88.

32. См. примечание 17 к с. 88.

33. Насколько нам известно, эти материалы остаются до сих пор не опубликованными.

34. Соответствующая дисперсная пыльца получила название *Acusporidatina* [Колода Н.А., Пермская квазимonosаккатная пыльца // VI Всесоюзная палинологическая конференция "Палинология и полезные ископаемые", г. Минск (18–22 декабрь 1989 г.). Тезисы докладов. Минск, 1989. С. 151–152], которое, однако, до сих пор не получило действительного обнародования.

35. По новейшим данным Clement-Westerhof стерильные элементы пазушного комплекса играли существенную роль в образовании семенной чешуи *Pseudovoltzia* (см. примечание 18 к с. 93). Хотя процессы образования семенной чешуи у *Pseudovoltzia* и *Concholepis* должны рассматриваться как независимые и параллельные (и в этом смысле семенная чешуя *Concholepis* не гомологична семенной чешуе *Pseudovoltzia*), все же, по-видимому, вводит для пазушного комплекса *Concholepis* самостоятельный морфологический термин ("ложная семенная чешуя") не имеет смысла.

# ЛИТЕРАТУРА

- Ананьев А.Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской области. Томск: изд-во ТГУ. 1959.
- Ананьев А.Р.* Растения Thelomorphyta. Высшие растения // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Новосибирск, 1960. Т. 2: Средний палеозой. С. 301—317, 578—600. (Тр. СНИИГТ и МС; Вып. 20).
- Ананьев А.Р., Степанов С.А.* Находки органов спороношения у *Psilophyton princeps Dawson emend. Halle* в нижнем девоне Южно-Минусинской котловины (Западная Сибирь) // Тр. Том. ун-та. Сер. геол. 1968. Т. 202. С. 30—46.
- Будников В.И.* Закономерности осадконакопления в карбоне и перми запада Сибирской платформы: Автореф. дис. . . д-ра геол.-минерал. наук. Томск, 1972. 63 с.
- Бураго В. И.* К морфологии листа рода *Psugmorphyllum* // Палеонтол. журн. 1982. №2. С. 128—136.
- Вахрамеев В.А.* Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных *Cheirolepidiaceae* // Там же. 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. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 208).
- Владимирович В.П.* Типовая казанская флора Прикамья / ВСЕГЕИ. Л., 1984. 91 с. (Деп. в ВИНТИ № 4571).
- Волкова Н.А.* О природе и классификации микрофоссилий растительного происхождения из докембрия и нижнего палеозоя // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 13—25.
- Волкова Н.А.* О находке докембрийских спор с тетрадным рубцом // Междунар. геол. конгр. XXV сес. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Мор. геология. М., 1976. С. 14—18.
- Гатцук Л.Е.* Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1.
- Глухова Л.В.* О находке *Entsovia* в карбоне Тунгусского бассейна // Палеонтол. журн. 1978. №3. С. 139—140.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О представителях семейства *Peltaspermaceae* из пермских отложений Русской платформы // Там же. 1979. №2. С. 124—138.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О соотношении комплексов растительных макро- и микрофоссилий в перми Ангариды // Там же. 1980. № 4. С. 114—122.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татарининовая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 401).
- 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. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 346).
- Добрускина И.А.* Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 182 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 365).
- Залесский М.Д.* Пермская флора Уральских пределов Ангариды: Атлас. Л., 1927. (Тр. Геол. ком.; Вып. 176).
- Залесский М.Д.* О двух новых *Dicranophyllum* из артинских отложений Приуралья // Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук. 1932. №9. С. 1361—1364.
- Зимина В.Г.* Флора ранней и начала поздней перми Приморья. М.: Наука, 1977. 127 с.
- Игнатъев И.А.* Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов) / Геол. ин-т АН СССР. М., 1983. 61 с. Деп. в ВИНТИ, № 6126.
- Ищенко Т.А.* Позднесилурийская флора Подольи. Киев: Наукова думка, 1975. 80 с.
- Киричкова А.И., Храмова С. Н.* О некоторых птеридоспермовых из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 3—18.
- Кордюм Е.Л.* Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с.
- Красилов В.А.* К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений // Журн. общ. биологии. 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.* Предки покрытосеменных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 76—106.
- Красилов В.А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
- Криштофович А.Н.* Находка плаунообразного рас-

- тения в кембри Восточной Сибири // Докл. АН СССР. 1953. Т. 91, №6. С. 1377—1379.
- Криштофович А.Н.* Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Кронквист А.Г., Тахтаджян А.Л., Циммерман В.* Высшие таксоны Etrbgyorhuta // Ботан. журн. 1966. Т. 51: №5. С. 629—634.
- Мейен С.В.* Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1962. №2. С. 133—144.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 150).
- Мейен С.В.* О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // Докл. АН СССР. 1968а. Т. 180, №4. С. 186—189.
- Мейен С.В.* О некоторых общих вопросах систематики и эволюции хвойных в связи с открытием семезачатков у *Burkiadia* // Палеонтол. журн. 1968б. №4. С. 28—31.
- Мейен С.В.* *Cardiolepidaceae* — новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Там же. 1977а. №3. С. 130—140.
- Мейен С.В.* Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977б. С. 75—77.
- Мейен С.В.* Морфология проптеридофитов ("псилофитов") // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978а. Т. 83, вып. 2. С. 96—107.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978б. Т. 39, №4. С. 495—508.
- Мейен С.В.* Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Мейен С.В.* Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биологии. 1982 а. Т. 43, №3. С. 303—323.
- Мейен С.В.* Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1987б. №2. С. 109—120.
- Мейен С.В.* Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 3—14.
- Мейен С.В.* Филогения высших растений и флорогенез // XXVII Междунар. геол. конгр. Доклады. Секция С.02. Палеонтология. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 75—80.
- Мейен С.В.* Пермские хвойные Западной Ангариды // Геол. ин-т АН СССР. М., 1986. 140 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3405—В.
- Мейен С.В., Мигдисова А.В.* Эпидермальное исследование ангарских *Callipteris* и *Compsorteris* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 59—84 (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 190).
- Мейер К.И.* Морфология высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 254 с.
- Мозгучева Н.К.* Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна // Тр. СНИИГГиМС. 1973. Вып. 154. С. 1—160.
- 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 флитоэкологического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангариды и Гондваны (Индия) // Вопр. геол. 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.* Семейство *Vojnovskyaceae* Neuburg, 1955 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 301.
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3. Кордаитовые, войновские и семена голосеменных. М.: Наука, 1965. 144 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 116).
- Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные // Под ред. А.Л. Тахтаджяна, В.А. Вахрамеева, Г.П. Радченко. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 743 с.
- Принада В.Л.* Ископаемая флора корвунчанской свиты. Бассейн реки Нижней Тунгуски. М.: Наука, 1970. 79 с.
- Руженцев В.Е.* Изменение органического мира на рубеже палеозоя и мезозоя // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965. С. 117—136. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 208).
- Савошников Г.Н.* О возрасте вулканогенных образований Тунгусской синеклизы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1964. №11. С. 68—77.
- Савошников Г.Н.* Новые данные о морфологии и анатомии рода *Kirjamkenia* // Палеонтол. журн. 1983. №4. С. 76—81.
- Салганик Л.М.* Англо-русский словарь генетических и цитологических терминов. Новосибирск: Наука, 1973. 143 с.
- Самылина В.А.* Значение эпидермально-кутикулярных исследований листьев для познания мезозойских голосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 31—42.
- Станиславский Ф.А.* Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1976. 257 с.
- Стеланов С.А.* Флитоэкологическая опорных разрезов девона окраин Кузбасса // Тр. СНИИГГиМС. 1975. Вып. 211. С. 1—150.
- Сухов С.В.* Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири // Там же. 1969. Вып. 64. С. 1—264.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие растения. I. 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.* Систематика 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. М.: Просвещение, 1978а. Т. 4: Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. С. 299—309.
- Тахтаджян А.Л.* Отдел голосеменные (*Pinophyta*, или *Gymnospermae*). Общая характеристика. Под-

- класс хвойные, или пиниды (Pinidae). Общая характеристика // Там же. 1978б. Т. 4: Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. С. 257—263, 317—335.
- Тахтаджян А.Л.* Отдел цветковые, или покрытосеменные растения (Magnoliophyta или Angiospermae). Общая характеристика // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1: Цветковые растения. С. 7—8.
- Фефилова Л.А.* Sporangophyllites из верхнепермских отложений Северного Приуралья и его таксономическое положение // Тр. Ин-та геологии Коми фил. АН СССР. 1978. Вып. 25. С. 29—41.
- Юрина А.Л.* Новый девонский вид рода Cooksonia (псилофитовые) // Палеонтол. журн. 1964. №1. С. 107—113.
- Alvin K.L.* Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 71—98.
- Anderson J.M., Anderson H.M.* Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African megaflores Devonian to Lower Cretaceous. Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. 423 p.
- Andrews H.N.* Dichophyllum moorei and certain associated seeds // Ann. Mo. Bot. Gard. 1941. Vol. 28, N 4. P. 375—384.
- Andrews H.N.* Notes on Belgian specimens of Sporangonites // Palaeobotanist. 1960. Vol. 7, N 1. P. 85—89.
- Andrews H.N.* Studies in paleobotany. N.Y.; Wiley, 1961. 487p.
- Andrews H.N.* Early seed plants // Science. 1963. Vol. 142, N 3954. P. 925—931.
- Andrews H.N.* Index of generic names of fossil plants, 1820—1965 // Geol. Surv. Bull. 1970. N 1300. P. 1—354.
- Andrews H.N., Kasper A.E.* Plant fossils of the Trout Valley Formation // Maine Geol. Surv. Bull. 1970. Vol. 23. P. 3—16.
- Andrews H.N., Phillips T.L.* Rhacophyton from the Upper Devonian of West Virginia // J. Linnean. Soc. Bot. 1968. Vol. 61, N 384. P. 37—64.
- Arber A.* The natural philosophy of plant form. Darien (Conn). Hafner, 1970. 247 p.
- Asama K.* Similarities in the patterns of macro-evolution of vascular plants and vertebrates // Professor Saburo Kano memorial volume. 1980. P. 415—434.
- Ash. S.* The systematic position of Eoginkgoites // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, N 10. P. 1321—1331.
- Ash. S.* An unusual bennettitalean leaf from the Upper Triassic of the south-western United States // Palaeontology. 1977. Vol. 20, N 3. P. 441—459.
- Axelrod D.J.* Evolution of the Psilophyte paleoflora // Evolution. 1959. Vol. 13, N 2. P. 264—275.
- Banerjee M.* Senoetheca murulidihensis, a new glossopteridian fructification from India associated with Glossopteris taeniopteroides Feistmantel // J. Sen memorial volume. Calcutta, 1969. P. 359—368.
- Banks H.P.* The early history of plants // Evolution and environment. New Haven; L.: Yale Univ. press, 1968. P. 72—107.
- Banks H.P.* Evolution and plants of past // Fundamentals of botany series. Belmont (Cal.): Wodsworth, 1970. 170 p.
- Banks H.P.* The stratigraphic occurrence of early land plants // Palaeontology. 1972. Vol. 15, N 2. P. 365—377.
- Banks H.P.* The oldest vascular land plants: a note of cautions // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1975a. Vol. 20, N1. P. 13—25.
- Banks H.P.* Reclassification of Psilophyta // Taxon. 1975b. Vol. 24. P. 401—414.
- Banks H.P., Davis M.R.* Crenaticaulis, a new genus of Devonian plants allied to Zosterophyllum and its bearing on the classification of early land plants // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56, N 4. P. 436—439.
- Banks H.P., Leclercq S., Hueber F.M.* Anatomy and morphology of Psilophyton dawsonii sp. n. from the Late Lower Devonian of Quebec (Gaspé), and Ontario, Canada // Palaeontogr. amer. 1975. Vol. 8, N 48. P. 77—127.
- Barbard 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 Dicanorophyllum Gr. Eury in die varistischen Innensenken DDR // Hallesches Jb. Geowiss. 1977. N 2. S. 73—86.
- Barthel M., Haubold H.* Zur Gattung Callipteris. T. 1 // Schr. geol. Wiss. Berlin. 1980. Bd. 16. S. 49—105.
- Barthel M., Kozur H.* Ein Callipteris-Vorkommen in Thüringer Wald // Freiberg. Forsch. -H.C. 1981. Bd. 363. S. 27—41.
- Basinger J.F., Rothwell G.W., Stewart W.N.* Cauline vasculature and leaf trace production in medullosan pteridosperms // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61, N 9. P. 1002—1015.
- Baxter R.W., Hartman E.L.* The coal-age flora of Kansas. A fossil coniferophyte wood // Phytomorphology. 1954. N 4. P. 316—325.
- Beck C.B.* Reconstruction of Archaeopteris, and further considerations of its phylogenetic position // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49, N 4. 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 / Ed. K.J. Nicklas. N.Y.: Praeger, 1981. Vol. 1. P. 193—230.
- Beck C.B.* Gymnosperm phylogeny — A commentary on the views of S.V. Meyen // Bot. Rev. 1985. Vol. 51, N 3. P. 273—294.
- Beck C.B., Schmid R., Rothwell G.W.* Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants // Ibid. 1983. Vol. 48, N 4. P. 681—815.
- Bharadwaj D.C.* Lower Gondwana formation // C.r. VI Congr. intern.strat. géol. Carbonifère, Sheffield, 1967. L., 1969. Vol. 1. P. 255—278.
- Bierhorst D.W.* Morphology of vascular plants. N.Y.: Macmillan, 1971. 560 p.
- Black B.P., Morgan W.K., While M.E.* Age of a mixed Cardiopteris—Glossopteris flora from Rb—Sr measurements on the Nychum volcanics, North Queensland // J. Geol. Soc. Austral. 1972. Vol. 19, pt 2, N 2. P. 189—196.
- Blazer A.M.* Index of generic names of fossil plants,

- 1966—1973 // Geol. Surv. Bull. 1975. N 1396. P. 1—54.
- Bose M.N., Srivastava S.C.* Nidistrobus 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 Triassic of Gopad River Valley, Nidpur // Geophytology. 1973. N 3. P. 69—80.
- Brotzman N.L.C.* North American petrified cordaitan ovules: Ph. D. Thes. Univ. Iowa Bot. Ann Arbor: 1974. 268 p.
- Chaloner W.G.* The evolution of miospore polarity // Geosci. Man. 1970a. Vol. 1. P. 47—56.
- Chaloner W.G.* The rise of the first land plants // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1970. Vol. 45, N 3. P. 353—357.
- Chaloner W.G., Hill A.J., Lacey W.S.* First Devonian palaeopermic seed and its implication in gymnosperm evolution // Nature. 1977. Vol. 265, N 5591. P. 233—235.
- Chaloner W.G., Meyen S.V.* Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // Atlas palaeobiogeography / Ed. A. Hallam. Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 169—186.
- Chandra S., Surange K.R.* Cuticular studies of the reproductive organs of Glossopteris. Pt 3 // Palaeontographica B. 1977. Bd. 164. S. 127—152.
- Chandra S., Surange K.R.* Revision of the Indian species of Glossopteris. Lucknow, 1979. 291 p. (Birbal Sahni Inst. Palaeobot. Monogr.; N 2).
- Clement-Westhof J.A.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 4. The conifer *Ortisea* Florin from the Val Garden Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1984. Vol. 41. P. 51—166.
- Crepet W.L.* Investigation of North American cycadeoids: the reproductive biology of Cycadeoidea // Palaeontographica B. 1974. Bd. 148. S. 144—169.
- Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston: Houghton Mifflin, 1968. 396 p.
- Cronquist A., Takhtajan A.L., Zimmermann W.* On the higher taxa of Embryobionta // Taxon. 1966. Vol. 15. P. 129—134.
- Daber 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, N 3. P. 290—300.
- Delevoryas T.* Investigations of North American cycadeoids: structure, ontogeny and phylogenetic considerations of Cycadeoidea // Palaeontographica B. 1968. Bd. 121. S. 122—133.
- Delevoryas T.* Perspectives on the origin of cycads and cycadeoids // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 7. 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, N 8. P. 810—818.
- Delevoryas T., Hope R.C.* More evidence for a slender 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, N 7. 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.
- Dilcher D.L.* Early angiosperm reproduction: an introductory report // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1979. Vol. 27. P. 291—328.
- Doubinger J.* Contribution à l'étude des flores autozoïques du Massif armoricain // Mém. Soc. géol. France. 1956. Vol. 35(75). P. 1—180.
- Eames A.J.* Morphology of angiosperms. N.Y.: McGraw-Hill, 1961.
- Edwards D.* A new plant from the Lower Old Red Sandstone of South Wales // Palaeontology. 1968. Vol. 11, N 5. P. 683—690.
- Edwards D.* Further observations on *Zosterophyllum llanoveranum* from the Lower Devonian of South Wales // Amer. J. Bot. 1969a. Vol. 56, N 2. P. 201—210.
- Edwards D.* *Zosterophyllum* from the Lower Old Red Sandstone of South Wales // New Phytol. 1969b. Vol. 68, N 4. P. 923—931.
- Edwards D.* Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain // Palaeontology. 1970a. Vol. 13, N 3. P. 451—461.
- Edwards D.* Further observations on the Lower Devonian plants, *Gosslingia breconensis* Heard // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. Biol. Sci. 1970b. Vol. 258, N 812. P. 225—243.
- Edwards D.* Devonian floras // Atlas of palaeobiogeography / Ed. A. Hallam. Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 105—115.
- Edwards D.* Some observations on the fertile parts of *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1975. Vol. 69. P. 251—265.
- Edwards D.* The systematic position of *Hicklingia edwardii* Kidston and Lang // New Phytol. 1976. Vol. 76, N 1. P. 173—181.
- Edwards D., Davies E.C.W.* Oldest recorded in situ tracheids // Nature. 1976. Vol. 263, N 5577. P. 494—495.
- Edwards D., Richardson J.B.* Lower Devonian (Dittonian) plants from the Welsh Borderland // Palaeontology. 1974. Vol. 17, N 2. P. 311—324.
- Eggert D.A.* The sporangium of *Homeophyton lignieri* (Rhyniophytina) // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61, N 4. P. 405—413.
- Eggert D.A., Kryder R.W.* A new species of *Aulacotheca* (Pteridospermales) from the Middle Pennsylvanian of Iowa // Palaeontology. 1969. Vol. 12, N 3. P. 412—419.
- Emberger L.* Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (éléments de paléobotanique et de morphologie comparée). P.: Masson, 1968. 759 p.
- Feistmantel O.* Versteinerungen der Böhmisches 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. 1933. Bd. 25A(20). S. 1—19.
- Florin R.* Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica B. 1938—1945. Bd. 85. S. 1—729.
- Florin R.* The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta, a seed-plant of Palaeozoic age, and the evolution

- of the female flowers in the Ginkgoinae // *Acta hort. berg.* 1949. Vol. 15, N 5. P. 80—109.
- Florin R.* Evolution in Cordaites and conifers // *Ibid.* 1951. Vol. 15, N 11. P. 285—388.
- Florin R.* The distribution of conifer and taxad genera in time and space // *Ibid.* 1963. Vol. 20, N 4. P. 121—312.
- Galtier J.* Recherches sur les végétaux à structure conservée du Carbonifère inférieur français // *Paléobiol. cont.* 1970. Vol. 1(4). P. 1—221.
- Galtier J.* Sur l'organisation de la fronde des Calamopitys, pteridospermales probables du Carbonifère inférieur // *C.r. Hebd. séances Acad. sci. D.* 1974. Vol. 279, N 12. P. 975—978.
- Galtier J.* Structures foliaires de Fougères et Pteridospermales 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.* *Renalia hueberi*, a new plant from the Lower Devonian of Gaspé // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 22. P. 19—37.
- Gensel P.G., Andrews H.N., Forbes W.H.* A new species of *Sawdonia* with notes on the origin of microphylls and lateral sporangia // *Bot. Gaz.* 1975. N 136. P. 50—62.
- Gensel P.G., Skog J.E.* Two Early Mississippian seeds from the Price Formation of Southwestern Virginia // *Brittonia.* 1977. Vol. 29, N 3. P. 332—351.
- Gillespie W.H., Rothwell G.W., Scheckler S.E.* The earliest seed // *Nature.* 1981. Vol. 293, N 5832. P. 462—464.
- Gorelova S.C.* The flora and stratigraphy of the coal-bearing Carboniferous of Middle Siberia // *Palaeontographica B.* 1978. Bd. 165. S. 53—77.
- Gould R.E., Delevoryas T.* The biology of Glossopteris: Evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs // *Alcheringa.* 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(1). P. 1—624.
- Grand'Eury C.* Sur les graines trouvées attachées au *Pecopteris pluckenettii* Schlot // *C.r. Hebd. séances Acad. sci.* 1905. Vol. 140. P. 920—923.
- Grauvogel-Stamm L.* La flore du grès à *Voltzia* (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique // *Mem. Inst. Geol. Univ. Pasteur Strasbourg.* 1978. Vol. 50. P. 1—225.
- Gray J., Boucot A.J.* Early vascular plants: proof and conjecture // *Lethaia.* 1977. Vol. 10, N 2. P. 145—174.
- 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, N 7. P. 1051—1058.
- Guedes M., Dupuy P.* Morphology of the seed-schale complex in *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) // *J. Linnean. Soc. Bot.* 1974. Vol. 68, N 2. P. 127—141.
- Halle T.G.* Palaeozoic plants from Central Shansi // *Palaeontogr. sin. A* 1927. Vol. 2(1). P. 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. Pt 2. Description of seed plants incertae sedis, together with a discussion of certain cycadophyte cuticles // *Medd. Grønland.* 1932. Vol. 85, N 3. P. 1—112.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 4 // *Ibid.* 1935. Vol. 112, N 1. P. 1—176.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora. 2. Caytoniales and Pteridosperms. L.: *Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, 1964. 191 p.
- 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 // *Publ. Brit. Mus. (Natur. Hist.)* 1974. N 724. P. 1—150.
- Haubold H.* Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. T. 2 // *Zischr. geol. Wiss.* 1980. Bd. 8, N 6. S. 747—763.
- Haubold H., Barthel M., Katzung G.* et al. Die Lebewelt des Rotliegendes. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1982. 246 S.
- Hedrick P.W., McDonald J.F.* Regulatory gene adaptation: An evolutionary model // *Heredity.* 1980. N45. P. 83—97.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. B.: Dt. Zentr.-Verl., 1950. 370 S.
- Høeg O.A.* Psilophyta // *Traité de paléobotanique* / Ed. E. Bureau. P.: Masson et Cie, 1967. Vol. 2. P. 193—433.
- Holmes W.B.K.* A pinnate leaf with reticulate venation from the Permian of New South Wales // *Proc. Linnean Soc. N.S. Wales.* 1977. Vol. 102(2). P. 52—57.
- Hueber F.M.* *Sawdonia ornata*: a new name for *Psilophyton princeps* var. *ornatum* // *Taxon.* 1971. Vol. 20. P. 641—642.
- Hueber F.M.* *Rebuchia ovata*, its vegetative morphology and classification with the *Zosterophyllophytina* // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1972. Vol. 14, N 1/2. P. 113—127.
- Hueber F.M., Banks H.P.* *Psilophyton princeps*: the search for organic connection // *Taxon.* 1967. Vol. 16. P. 81—85.
- Jennings J.R.* The morphology and relationships of *Rhodia*, *Telangium*, *Telangioopsis*, and *Heterangium* // *Amer. J. Bot.* 1976. Vol. 63, N 8. P. 1119—1133.
- Jonker F.P.* The taxonomic position of the Cordaitales // *J. Palynol.* 1978. Vol. 14, N 1. P. 12—21.
- Kasper A.E., Andrews H.N.* *Pertica*, a new genus of Devonian plants from Northern Maine // *Amer. J. Bot.* 1972. Vol. 59, N 9. P. 897—911.
- Kasper A.E., Andrews H.N., Forbes W.H.* New fertile species of *Psilophyton* from the Devonian of Maine // *Ibid.* 1974. Vol. 61, N 4. P. 339—359.
- Kerp J.H.F.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 2 // *Acta bot. neerl.* 1982. Vol. 31, N 5/6. P. 417—427.
- Kidston R., Lang W.* On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Arberdeenshire. 1. *Rhynia Gwynne-Vaughani*, *Kidston* and *Lang* // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 1917. Vol. 51. P. 716—784.
- Kidston R., Lang W.* On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. 2. Additional notes on *Rhynia Gwynne-Vaughani*, *Kidston* and *Lang*; with description of *Rhynia major*, n. sp. and *Homea Lignieri*, n.g., n.sp. // *Ibid.* 1920. Vol. 52. P. 603—627.
- Knobloch E.* Der Gattungsname *Sphenobaiera* Florin ist illegitim // *Taxon.* 1972. Vol. 21. P. 545—546.

- Knoll A. H., Rothwell G. W.* Paleobotany: Perspectives in 1980 // *Paleobiology*. 1981. Vol. 7, N 1. P. 7—35.
- Krasser F.* Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten. 2 // *Denkschr. Akad. Wiss. Math. natur-wiss. Kl.* 1918. Bd. 94. S. 489—554.
- 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, N 1. P. 143—176.
- Krassilov V. A., Burago 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.* 1953. Bd. 87. S. 59—93.
- Kräusel R., Schaarschmidt F.* Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. 4. Pterophyllum und Taeniopteriden // *Schweiz. Paläontol. Abh.* 1966. N 84. S. 5—64.
- Kräusel R., Weyland H.* Über Psilophyton robustius Dawson // *Palaeontographica B.* 1961. Bd. 108. S. 11—21.
- Lang W. H.* Contributions to the study of the Old sandstone flora of Scotland. 8. On Arthrostigma, Psilophyton, and some associated plant-remains from the Strathmore beds the Caledonian Lower Old Red sandstone // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1932. Vol. 57. P. 491—521.
- Lang W. H.* On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1937. Vol. 227. N 544. P. 245—291.
- Laveine J. -P.* Les Neuropterides du Nord de la France // *Etud. Géol. Atl. Top. sout.*, H.B.N.P.C., 1. Flore fossile, 5<sup>e</sup> fasc. 1967. P. 1—344.
- Laveine J. -P., Coquel R., Loboziak S.* Phylogénie générale des Callipteridiacées (Pteridospermopsida) // *Geobios*. 1977. N 10. P. 757—847.
- Leavitt R. G.* A vegetative mutant, and the principle of homeoecesis in plants // *Bot. Gaz.* 1909. N 47. P. 30—68.
- Leclercq S.* Are the Psilophytales a starting or a resulting point // *Sven. bot. tidskr.* 1954. Bd. 48, h. 2. S. 301—315.
- Ledran Ch.* Contributions à l'étude des feuilles de Cordaitales: Thèse Acad. Reims. Ser. 1. Reims: 1966. 155 p.
- Leismann G. A.* A reconsideration of *Stephanospermum* // *Bot. Gaz.* 1963. N 124. P. 231—240.
- Lele K. M., Walton J.* Contributions to the knowledge of "*Zosterophyllum myretonianum*" Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Angus // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1961. Vol. 44. P. 469—475.
- Lemoigne Y.* Contribution à la connaissance du gametophyte *Rhynia Gwynne-Vaughanii* Kidston et Lang: problème des protuberances et processus de ramification // *Bull. mens. Soc. linnéenne Lyon*. 1969a. Vol. 38, N 4. P. 94—102.
- Lemoigne Y.* Organe assimilable à une anthéridée et stomates épidermiques, portés par des axes rampants du type *Rhynia gwynnevaughanii* Kidston et Lang // *C. r. Acad. sci. D.* 1969b. Vol. 269, N 15. P. 1393—1395.
- Lemoigne Y.* Nouvelles diagnoses genre *Rhynia* et de l'espèce *Rhynia gwynnevaughanii* // *Bull. Soc. bot. France*. 1970. Vol. 117. P. 307—320.
- Lemoigne Y., Meyen S. V.* On *Dicksonites pluckenettii* 162 (Schlotheim) Sterzel and its affinity with Callistophytales // *Geobios*. 1986. N 19. P. 87—97.
- Li Xingxue, Yao Zhaoqi.* Fruifications of gigantopterids from South China // *Palaeontographica B.* 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.* Observations on the Lower Carboniferous genus *Pitus* Witham // *Ibid.* 1979. Vol. 70. P. 11—127.
- Lyon A. G.* Probable fertile region of *Asteroxylon mackiei* K. and L. // *Nature*. 1964. Vol. 203, N 4949. P. 1082—1083.
- Maekawa F.* Vojnovskyia, as a presumable ancestor of angiosperms // *J. Jap. Bot.* 1962. Vol. 37(5). P. 149—152.
- Mädgefrau K.* Paläobiologie der Pflanzen. Stuttgart: Fischer, 1968. 395 S.
- Maheshwari H. K., Meyen S. V.* Cladostrobus and the systematics of cordaitalean leaves // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, N 2. P. 103—123.
- Mamay S. H.* Padgettia, a new genus based on fertile neuropterid foliage from the Permian of Texas // *Palaeobotanist*. 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. Profess. 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 cycads // *Geol. Surv. Profess. Pap.* 1976. N 934. P. 1—48.
- Mamay S. H.* Vojnovskyales in the Lower Permian of North America // *Palaeobotanist*. 1976/1978. Vol. 25. P. 290—297.
- Mamay S. H., Watt A. D.* An ovuliferous callipteroid plant from the Hermit Shale (Lower Permian) of the Grand Canyon, Arizona // *Geol. Surv. Profess. Pap.* 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, N 5. P. 636—647.
- Mapes G., Rothwell G. W.* Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from Late Palaeozoic limestones of Kansas // *Palaeontology*. 1984. Vol. 27, N 1. P. 69—94.
- Marques-Toigo M.* Ammonoïdes X pollen and the Carboniferous or Permian age of San Gregorio formation of Uruguay, Parana Basin // *Acad. Brasil. cienc. Supl.* 1972. Vol. 44. 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 // *J. Linnean Soc. Bot.* 1980. Vol. 81, N 4. P. 249—273.
- Meeuse A. D. J.* The so-called "megasporephyll" of *Cycas* — A morphological misconception. Its bearing on the phylogeny and classification of the Cycadophyta // *Acta bot. neerl.* 1963. Vol. 12, N 1. P. 119—128.
- Melchior H., Werdermann E.* // *Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien*. B., 1954.

- Meyen S.V.* New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // *Gondwana Stratigr. IUGS' Symp.*, Buenos Aires. Oct. 1—15, 1967. P.: UNESCO, 1969. 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. Vol. 1, N 1. P. 34—47.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* 1973. Vol. 39, N 3. P. 205—260.
- 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*. 1978a. 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.
- Meyen S.V.* The North American Permian flora — An Angara palaeobotanist's first impression // *IOP Newslett.* 1979a. 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.* 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.* 1982a. N 18. P. 4—6.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // *Biol. Mem.* 1982b. 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. Vol. 50, N 1. P. 1—111.
- Meyen S.V.* Gymnosperm systematics and phylogeny: A reply to commentaries by C.B. Beck, C.N. Miller and G.W. Rothwell // *Ibid.* 1986. Vol. 52, N 3. P. 300—320.
- Meyen S.V., Smoller H.G.* Interpretation of *Cardiolepis* — an unfortunate error // *IOP Newslett.* 1979. N 9. P. 11—12.
- Meyen S.V., Smoller H.G.* *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.
- Mickle J.E., Rothwell G.W.* Permianized *Alethopteris* from the Upper Pennsylvanian of Ohio and Illinois // *J. Paleontol.* 1982. Vol. 56, N 2, pt 1. P. 392—402.
- 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 Palaeozoic saccate pollen // *Palaeontographica B.* 1974. Bd. 147. S. 75—99.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Evolutionary trends fossil gymnosperm pollen // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 21. P. 65—91.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Palaeozoic seed fern pollen organs // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45, N 3. P. 301—375.
- Miller C.N.* Mesozoic conifers // *Ibid.* 1977. Vol. 43, N 2. 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. Meyens "Basic feature of gymnosperm systematics and phylogeny as evidences by the fossil record" // *Bot. Rev.* 1985. Vol. 51, N 3. 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.B.* A comparative study of the primary vascular system of conifers // *Ibid.* 1968. Vol. 55, N 4. P. 447—472.
- Němejc F.* On the problem of the origin and phylogenetic development of the angiosperm // *Sb. Nar. mus. Praze B. Přír. vedy*. 1956. Vol. 12. S. 59—143.
- Němejc F.* *Paleobotanika*. Praha: Akademia, 1968. Vol. 3. 474 p.
- Neuburg M.F.* Present state of the question on the origin, stratigraphic significance and age of Palaeozoic floras of Angaraland // *C.r. IV Congr. geol. Carbonifère*. Heerlen. 1961. Vol. 2. P. 443—452.
- Niklas K.J.* Simulated wind pollination and airflow around ovules of some early seed plants // *Science*. 1981. Vol. 211. N 4479. P. 275—277.
- Obrtel J.* Ein Landpflanzenfund im mittelböhmischem Ordovizium // *Geologie*. 1959. Bd. 8, N 5. S. 535—541.
- Obrtel J.* Die Flora der Přidoli — Schichten (Budňany — Stufe) des mittelböhmischem Silurs // *Ibid.* 1962. Bd. 11, N 1. S. 83—97.
- Obrtel J.* Zur den Pflanzenfunde im mittelböhmischem Ordovizium // *Vestn. Ústřed. ústavu geol.* 1964. Vol. 39, N 5.
- Obrtel J.* Die Silur- und Devonflora des Barrandiums // *Paläontol. Abh. B.* 1968. Bd. 2, N 4. P. 661—701.
- Oestry-Stidd L.L., Stidd B.M.* Paracytic (syndetodhealic) stomata in Carboniferous seed ferns // *Science*. 1976. Vol. 193, N 4248. P. 156—157.
- Pant D.D.* The gametophyte of the *Psilophyales* // *Proc. Summer School. Bot. Darjeeling*, 1960(1962). P. 276—301.
- Pant D.D.* The plant of *Glossopteris* // *J. Ind. Bot. Soc.* 1977. Vol. 56, N 1. 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., Mehra B.* Studies in gymnospermous plants. *Cycas*. Allahabad: 1962. 179 p.
- Pant D.D., Mehra B.* On a cycadophyte leaf, *Pteronilssonsonia gopali* gen. et sp. nov., from the Lower Gondwana of India // *Palaeontographica B.* 1963. Bd. 113. 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. A.* 1963. Vol. 42. P. 150—158.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* On the structure of *Buriadia heterophylla* (Feistmantel) Seward et Sahni and its fructification // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1967. Vol. 252, N 774. P. 27—48.

- Pant D.D., Verma B.R.* On the structure of leaves of Rhabdotaenia Pant from the Raniganj coalfield, India // *Palaeontology*. 1963. Vol. 6, pt 2. P. 301—314.
- Petriella B.* Sistemática y vinculaciones de las Corystospermaeas H. Thomas // *Ameghiniana*. 1981. Vol. 18, N 3/4. 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. 13, N 4. P. 221—257.
- Pettitt J.M.* Heterospority and the origin of the seed habit // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 1970. Vol. 45, N 3. 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.
- 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.
- Ramanujam C.G., Rothwell G.W., Stewart W.N.* Probable attachment of the Dolerotheca campanulum to a Myeloxylon—Alethopteris type frond // *Amer. J. Bot.* 1974. Vol. 61, N 10. P. 1057—1066.
- Rao A.R.* Problems of the Pentoxylaceae // *Palaeobotanist*. 1976/1978. Vol. 25. P. 393—396.
- Remane A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig, 1956.
- Remy W.* Beiträge zur Kenntniss der Rotliegendflora Thüringens. T. 1 // *Sitz.-Ber. Dt. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Math. und allg. Naturwiss.* 1953. Bd. 1. S. 1—24.
- Remy W.* Beiträge zur Kenntniss der Rotliegendflora Thüringens. T. 2 // *Ibid.* 1953/1954. Bd. 3. S. 1—20.
- Remy W., Remy R.* Die Floren des Erdaltertums. Essen: Gluckauf, 1977. 468 S.
- Remy W., Remy R.* Die Flora des Perms im Trompia-Tal und die Grenze Saxon/Thuring, in den Alpen // *Argum. palaeobot.* 1978. N 5. S. 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. S. 1—36.
- Renault B.* Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epjnac. P., 1893—1896. Fasc. IV: Flore fossile, pt 2: Étud. Gites Miner. de la France. 578 p.
- 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. Wales*. 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.* Early angiosperm reproduction: Prisca reynoldsii, gen. et sp. nov. from mid-Cretaceous coastal deposits in Kansas, USA // *Palaeontographica B.* 1981b. Bd. 179. S. 103—137.
- Reymanóvna M.* On anatomy and morphology of Caytonia // *M.N. Bose (ed.)*. Symposium on morphological and stratigraphica palaeobotany / Ed. M.N. Bose. Luck. 1974. P. 50—57. (B. Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Publ.; N 2).
- Richardson J.B., Ioannides N.* Silurian palynomorphs from the Tanezzuff and Acacus Formations, Tripolitania. North Africa // *Micropaleontology*. 1973. Vol. 19, N 3. P. 257—307.
- Rigby J.F.* The Lower Gondwana floras of the Perth and Collie basins, Western Australia // *Palaeontographica B.* 1966. Bd. 118. S. 113—152.
- Rigby J.F.* On Arberia White, and some related Lower Gondwana female fructifications // *Palaeontology*. 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. Queensland Publ. Palaeontol. Pap.* 1980. Vol. 376, N 47. P. 1—25.
- Roselt G.* Untersuchungen zur Gattung Callipteris. 1,2 // *Freiberg. Forsch.-H. C.* 1962. Bd. 131. S. 1—81.
- Roselt G.* Flöznahe Fazies der Callipteris-Arten, ihre Fruktifikation und ihre Bedeutung für die Grenzziehung Karbon/Perm // *Biostratigraphy of the Carboniferous—Permian boundary beds: Proc. IUGS Subcomm. on Carbon. and Perm. stratigr. / Ed. S.V. Meyen. Moscow: Nauka*, 1980. P. 115—124.
- Rothwell G.W.* Evidence of pollen tubes in Paleozoic pteridosperms // *Science*. 1972. Vol. 175, N 4023. P. 772—774.
- Rothwell G.W.* The Callistophytaceae (Pteridospermopsida): 1. Vegetative structure // *Palaeontographica B.* 1975. Bd. 151. S. 171—196.
- Rothwell G.W.* The primary vasculature of Cordaitanthus cinnuncus // *Amer. J. Bot.* 1977. Vol. 64, N 10. P. 1235—1241.
- Rothwell G.W.* The Callistophytaceae (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, N 2. 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, N 3. 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., Eggert D.A.* What is the vascular architecture of complex medullous organs? // *Amer. J. Bot.* 1982. Vol. 69, N 4. 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.* A. 1982. Vol. 31. P. 118—131.
- Satterthwait D.F., Schopf J.M.* Structurally preserved phloem zone tissue in Rhynia // *Amer. J. Bot.* 1972. Vol. 59, N 4. P. 373—376.
- Schaarhmidt F.* Mosellophyton hefteri n.g.n.sp. (? Psilophyta), ein sukkulenter Halophyt aus dem Unterdevon

- von Alken an der Mosel // *Paläontol. Zschr.* 1974. Bd. 48, N 3/4. S. 188—204.
- Scheckler S.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(2). S. 1—30.
- Schnarf K.* Anatomie der Gymnospermen-Samen // *Handbuch der Pflanzenanatomie* / Hrsg. K. Linsbauer et al. B., 1937. 2. Abt. T. 3; 10/1. S. 1—156.
- Schopf J.M.* Pteridosperm male fructifications: American species of *Delorothea*, with notes regarding certain allied forms // *J. Paleontol.* 1948. Vol. 22, N 6. P. 681—724.
- Schopf J.M.* The contrasting plant 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 glossopterids gymnosperms // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1976. Vol. 21. P. 25—64.
- Schopf J.M., Mencher E., Boucot A.J., Andrews H.N.* Erect plants in the Early Silurian of Maine // *US Geol. Surv. Profess. Pap.* 1966. N. 550—D. P. 69—75.
- Schweitzer H.J.* Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Konifere // *Palaeontographica B.* 1963. Bd. 113. S. 1—29.
- Schweitzer H.J.* Die Rätio-Jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 4. Die Rätische Zwitterblüte *Irania hermaphroditica* nov. spec. und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // *Ibid.* 1977. Bd. 161. S. 98—145.
- Scott A.C.* The earliest conifer // *Nature.* 1974. Vol. 251, N 5477. P. 707—708.
- Seward A.C.* Fossil plants. Cambridge: Univ. press, 1917. Vol. 3. 656 p.
- Seward A.C.* Fossil plants. Cambridge: Univ. press, 1919. Vol. 4. 543 p.
- Skog 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, N 3. P. 276—287.
- Skog J.E., Banks H.P.* *Ibykia amphikomia*, gen et sp. n., a new protoarticulate precursor from the late Middle Devonian of New York State // *Amer. J. Bot.* 1973. Vol. 60, N 4. P. 440—451.
- Skog J.E., Gensel P.G.* A fertile species of *Trephyllopteris* from the Early Carboniferous (Mississippian) of Southwestern Virginia // *Ibid.* 1980. Vol. 67, N. 4. P. 440—451.
- Smimov E.* The theory of type and the natural system // *Zschr. Indukt. Abst. Vererbungslehre.* 1925. Bd. 37. S. 28—66.
- Smith D.L.* The evolution of the ovule // *Biol. Rev.* 1964. Vol. 39, N 2. P. 137—159.
- Spoome K.R.* The morphology of gymnosperms: The structure and evolution of primitive seed plants. L.: Hutchinson and Rose, 1965.
- Sprecher A.* *Le Ginkgo biloba L.* Genève: Imprimerie Atar, 1907. 208 p.
- 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, N 4. P. 459—465.
- Stewart W.N.* An upward outlook in plant morphology // *Phytomorphology.* 1964. Vol. 14. P. 120—134.
- Stewart W.N.* Polystely, primary xylem and the *Pteropsida* // 21st Sir Albert Charles Seward Memorial Lecture, 1973. Lucknow: Birbal 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 pteridosperms // *Bot. Rev.* 1956. Vol. 22, N 1. 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, N 6. P. 677—683.
- Stidd B.M.* The neotenous 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. 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, N 4. P. 394—403.
- Stidd B.M., Hall J.W.* The natural affinity of the Carboniferous seed, *Callopermian* // *Ibid.* 1970b. Vol. 57, N 7. P. 827—836.
- Stockey R.A.* Some comments on the origin and evolution of conifers // *Canad. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 1932—1940.
- Stockey R.A.* The Araucariaceae: An evolutionary perspective // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1982. Vol. 37. P. 133—154.
- Surange K.R., Chandra S.* *Denkania indica* gen. et sp. nov. A glossopteridean fructification from the Lower Gondwana of India // *Palaeobotanist.* 1971/1973. Vol. 20. P. 264—268.
- Surange K.R., Chandra S.* Some male fructifications of Glossopteridales // *Ibid.* 1972/1974. Vol. 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.
- Takhtajan A.L.* Flowering plants. Origin and dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969.
- Taylor T.N.* *Lasiostrobus* gen. n., a staminate strobilus of gymnospermous affinity from the Pennsylvanian of the North America // *Amer. J. Bot.* 1970. Vol. 57, N 6. P. 670—690.
- 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. N.Y.: McGraw-Hill, 1981. 589 p.
- Taylor T.N.* Ultrastructural studies of Paleozoic seed fern pollen: Sporoderm development // *Rev. Paleobot. 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 fern // *Ibid.* 1981. Vol. 32. P. 26—62.
- Thomas B.A., Back-Hanes Sh.D.* A new approach to family groupings in the Lycophytes // *Taxon.* 1984. Vol. 33. P. 247—255.
- 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.* The Peltaspermaeae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // *Palaeontology.* 1960. Vol. 3, N 3. P. 333—361.
- Townrow J.A.* On *Rissikia* and *Mataia* podocarpaceous conifers from the Lower Mesozoic of Southern lands // *Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania.* 1967. Vol. 101. P. 103—136.
- Townrow J.A.* Some Lower Mesozoic Podocarpaceae and Araucariaceae // *Gondwana Stratigr. IUGS Symp., Buenos Aires, Oct. 1—15, 1967.* P.: UNESCO, 1969. P. 159—184.
- Tralau H.* Evolutionary trends in the genus *Ginkgo* // *Lethaia.* 1969. Vol. 1, N 1. P. 63—184.
- Trevisan L.* Ultrastructural notes and considerations of Ephedripites, Eucommidites 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. N 10. P. 19—25.
- 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 // *Mem. and Proc. Manchester Lit. Philos. Soc.* 1928. Vol. 73. P. 1—6.
- 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 // *Bull. Geol. Surv.* 1982. N 1517. P. 1—63.
- Webb J.A.* Cuticle morphology of the Triassic species of *Nilssonia* from Eastern Australia // *Abstr. XIII Intern. Bot. Congr., Australia, Aug. 21—28, 1981.* Sydney, 1981. P. 203.
- 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 Saaletrog // *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, N 1873. P. 493—514.
- Zallesky M.D.* Sur les debris nouvelles plants permiennes // *Bull. Acad. Sci U.R.S.S. Cl. Sci. Phys.-Math.* 1929. N 7. P. 677—689.
- Zallesky M.D.* Observations sur végétaux nouveaux du terrain Permien inférieur de l'Oural. I // *Izv. Rossijsk. Akad. Nauk, Ser. 7.* 1933. Vol. 2. P. 283—292.
- Zallesky M.D.* Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // *Problems of paleontology. Moscow: Univ. press, 1937.* Vol. 2/3. P. 37—101.
- Zdebska D.* *Sawdonia omata* (= *Psilophyton princeps* var *omatum*) from Poland // *Acta palaeobot.* 1972. Vol. 13, N 2. P. 77—98.
- Zhao Xiuhu, Mo Zhuangguan, Zhang Sanzhen, Yao Zhaoqi.* Late Permian flora in Western Guizhou and Eastern Yunnan // *Stratigraphy and palaeontology of the Upper Permian coal-bearing formations in Western Guizhou and Western Yunnan.* Beijing: Nanjing Inst. Geol. Palaeontol. Acad. Sin.: Sci. press, 1980. P. 70—122.
- Zimmermann W.* *Die Phylogenie der Pflanzen.* Stuttgart: Fischer, 1959. 777 S.
- Zuckerkindl E.* Programs of gene action and progressive evolution // *Molecular anthropology. N.Y.; L., 1978.* P. 387—447.

# УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Aequistomia* 73, 129, 132  
*Aethophyllum* 143  
*Agathis* 36, 63  
*Aldanophyton* 25  
*Alethopteris* 55, 81, 82  
*A. sullivanii* 66  
*Alisporites* 33, 36, 37, 73  
*Ambiguaspora parvula* 27  
*Androstrobos* 95  
*Aneurophytales* 111  
*Angaridium* 65, 123, 124, 139  
*Angarocarpus* 70, 95, 118, 123, 124  
*A. ungensis* 71, 123, 124  
*Angaropteridium* 62, 65, 146, 147  
*Antevsia* 31, 36, 55, 73, 75, 76, 95, 104, 108  
*A. extans* 33  
*A. vettsteinii* 75  
*Antholithus* 75  
*A. vettsteinii* 33, 73 \*  
*Anthrophyopsis crassinervis* 63  
*Araucariaceae* 94, 97, 99  
*Araucariodendron* 36, 63  
*Arberia* 44, 52, 77—79, 117, 118  
*A. minasica* 53, 78  
*Arberiaceae* 44, 95  
*Arberiales* 31, 39, 42, 44, 53, 54, 56, 58, 59, 63, 77—79, 95, 98, 99, 117, 118, 146  
*Archaeocycas* 82, 83  
*Archaeopteridales* 60, 62, 81, 106, 111  
*Archaeopteridium* 123  
*Archaeopteris* 22, 46, 55—57, 61, 106, 111  
*A. halliana* 46  
*A. hibernica* 22  
*Archaeosperma* 45, 47  
*A. arnoldii* 22, 46  
*Asteroxylon* 16, 18, 25, 97  
*Aulacotheca* 81  
*Australoglossa* 79  
*Austrotaxus* 93  
*A. walkomii* 78  
*Autunia* 70, 74, 75, 95, 104, 126  
*A. milleryensis* 68, 71—73
- Baierafurcata* 73  
*Baieridium* 133  
*Balanophoraceae* 110  
*Balanophorales* 42  
*Baragwanathia* 25  
*Bardocarpus* 30, 88, 89, 97, 109, 137, 138  
*B. aliger* 138  
*B. depressus* 87  
*Barragwanathia* 16, 25  
*Bathurstia* 25, 29  
*Beania* 82, 95  
*Belemnopteris* 77  
*Bennettitaceae* 95  
*Bennettitales* 52, 56—58, 60, 61, 63—67, 75, 77, 80, 83, 95, 99, 100, 114  
*Bennettites* 22  
*Bernetia* 39, 76, 113  
*B. phialophora* 73  
*Biarmopteris* 30, 37, 66, 70, 73, 91, 95, 108, 125  
*B. pulchra* 34, 36, 69, 125  
*Boiophyton* 25  
*Boroviczia* 81  
*Bosea* 31  
*Bostonia* 82  
*Botryopteris* 17, 22  
*Bowmaniales* 97  
*Brachyphyllum* 143  
*Buriadia* 52, 93, 142  
*Buriadiaceae* 93, 97, 99, 146  
*Buteoxylaceae* 81, 95, 102  
*Buteoxylon* 80  
*Calamopityaceae* 82, 94, 113  
*Calamopityales* 38, 39, 51, 57, 60—62, 66—69, 74, 80—82, 94, 97, 100, 102, 111, 113, 117, 118, 136, 146  
*Calamopitys* 38, 62, 68, 94  
*Calamostachyales* 97  
*Calatiops* 55  
*Calathospermum* 47, 80  
*C. scoticum* 50, 53  
*Calandrium* 95  
*C. callistophytoides* 55  
*Callipterianthus* 37, 74, 75, 95, 104  
*C. arnhardtii* 33, 55, 72  
*Callipteridium* 82  
*C. pteridium* 82  
*Callipteris* 31, 32, 34, 37, 66, 70, 71, 73—75, 83, 104, 108, 122, 126  
*C. conferta* 37, 67, 70, 74  
*C. flabellifera* 67, 70, 72  
*C. lyratifolia* 67  
*C. moorei* 70  
*C. naumannii* 37, 67, 70, 72  
*C. nicklesei* 37  
*C. subauriculata* 37  
*Callistophytaceae* 43, 57, 69, 70, 77, 95  
*Callistophytales* 37—39, 42, 43, 52, 54—56, 58—60,

- 64—70, 74—76, 80, 82, 95, 97, 98, 106, 112—114, 116, 117, 123, 146
- Callistophyton 61, 65, 70, 95, 125
- Callixylon 111
- Callospermation 48, 50, 51, 66, 69, 70, 76, 77, 95, 128
- C. pusillum* 50
- Canipa quadrifida* 55
- Cardiocrarpus* 51, 117
- C. sclerotesta* 112
- Cardiolepidaceae 30, 33, 36, 37, 58, 64—66, 73, 75, 76, 84, 95, 102, 131, 132, 146
- Cardiolepis* 33, 36, 44, 66, 73, 75, 77, 95, 108, 131, 132, 140
- C. piniformis* 34, 53, 73, 132
- Cerdiopteridium* 62, 146
- Caytonia* 44, 53, 77, 110, 129
- Caytoniaceae 95
- Caytoniales 39, 42, 77, 95, 98, 102, 112—114
- Cephalotaxaceae 57, 89, 93, 97
- Cephalotaxus* 61
- Cheirolepidiaceae 42, 53, 57, 59, 89, 94, 97, 99
- Cladaitina* 88, 109, 139
- Cladophlebis* 8
- Cladostrobus* 45, 59, 88, 109, 120, 134, 139, 144
- C. lutuginii* 87
- Cladoxylales 97
- Classopollis 59
- Coenopteridales 25
- Comia* 31, 32, 126
- Compsopteris* 31, 32, 34, 73, 75, 107, 108, 122, 126
- Compsostrobus* 94
- Concholepis* 141—144
- Coniferalis* 89, 97
- Coniferopsida* 84, 95
- Cooksonia* 17—21, 24—27, 29, 30
- C. caledonica* 18
- C. crassiparietilis* 18, 19
- C. hemisphaerica* 25
- C. parietilis* 20, 21
- C. pertonii* 18, 20, 25
- Cooksoniaceae 21, 24, 26
- Cordaianthus* 84, 85
- Cordaicladius* 61
- Cordaitaceae 44, 134
- Cordaitales 42, 44, 85
- Cordaitanthaceae 44, 58, 86, 88, 97, 99, 103, 134, 136, 146
- Cordaitanthales 44, 47, 49, 51, 59, 61, 65, 67, 78, 84—86, 90, 91, 93, 97, 100, 105, 112, 114, 116—118, 134, 136, 142, 146, 147
- Cordaitanthus* 44, 45, 77, 84—87, 97, 99, 135
- C. diversiflorus* 142
- C. duquesnensis* 85, 86, 88, 142
- C. pseudofluitans* 142
- C. zeilleri* 142
- Cordaites* 22, 44, 64, 78, 85—87, 89, 97, 99, 106, 107, 109, 115, 134—139
- Cordaitina* 88, 109, 134, 136
- Corisaccites* 59
- Comucarpus* 70, 123
- C. acutus* 68, 70, 73
- Corystospermaceae 30, 36—39, 44, 95
- Corystospermum* 44
- Crassinervia* 64, 109
- Crenaticaulis* 11, 16—19, 21, 23, 25, 29
- C. verruculosus* 15, 18
- Crossotheca* 56, 57
- C. crepinii* 56
- Cupressaceae 97
- Cycadaceae 95
- Cycadales 56—61, 63, 65, 67, 80, 82, 83, 95, 99, 100, 114
- Cycadeoideaceae 95
- Cycadocarpiaceae 94, 97
- Cycadopites* 31, 33, 40, 73, 104, 108, 128
- Cycadopsida* 41, 42, 47—50, 53—56, 60—65, 80, 95, 106, 111, 114, 133
- Cycadopteris* 37
- Cycas* 31, 42, 48, 51, 53, 82, 100
- Czekanowskia* 44, 73, 113
- C. microphylla* 73, 76
- Czekanowskiaceae 44
- Czekanowskiiales 39, 44, 95, 114, 119, 128
- Czekanowskiopsida 77
- Dameya* 93, 144
- Dawsonites* 23
- Deltasperma* 49, 94
- Denkania* 79
- D. indica* 78
- Desmiophyllum* 77
- Diceratosperma* 70, 73, 95
- D. carpenteriana* 68
- Dichophyllum* 61, 66, 70, 95
- D. moorei* 67, 68, 70
- Dicksonites* 43, 82, 91, 95, 112, 125
- D. pluckenatii* 66, 69, 70
- Dicranophyllales* 134, 139, 141, 146
- Dicranophyllum* 36, 139, 140, 142
- D. bardense* 36
- D. effusum* 140
- D. sylvense* 36
- D. tchernovii* 36
- Dicroidium* 9, 37, 74, 95
- D. odontopteroides* 37, 73
- D. zuberi* 73
- Dicranopteridium* 78, 79
- Dictyoxylon* 80
- Diichnia* 68
- D. k tukkiensis* 60
- Dirhopalostachyaceae* 83, 95, 101
- Dirhopalostachys* 83, 95
- Dolerotheca* 24, 55, 56, 81
- Dolianitia* 79
- Doliostomia* 131
- D. pechorica* 132
- Drepanophycus* 25, 97
- Dunedoonia* 77
- Dutoitia* 24
- Dvinostrobus* 144
- Eddyia* 64
- Emplectopteris* 38, 75
- E. triangularis* 53, 69, 70
- Entsovia* 64, 65, 139, 140
- E. lorata* 140
- E. rara* 139
- E. rarinervis* 140
- Eogaspesia* 24, 29
- Eoginkgoites* 63

- Eohostimella* 15  
*Eosperma* 49, 94  
*Ephedra* 59, 101  
 Ephedraceae 95  
 Ephedrales 39, 79, 95, 97, 117, 118  
 Equisetales 97  
*Eremopteris* 52, 68—70, 74, 82, 95, 112, 113, 117, 123, 124  
*E. artemisiaefolia* 67, 68  
*E. zamiioides* 68, 69  
*Eretmophyllum* 73, 131  
*Ernestiodeneron* 90. 91—94, 141  
*E. fasciculatus* 92  
*Eucommidites* 58, 59  
*Euryphyllum* 77  
*Eurystoma* 51
- Falcisporites* 36, 37  
*Felixipollenites* 136  
*Feonia* 107, 108, 122, 126  
*Feraxotheca* 56, 80  
*F. culciatus* 55  
*Florinites* 136  
*Fryopsis* 62  
*Furcula* 75
- Gangamopteris* 77, 78, 98, 133  
*Gaussia* 88, 91, 97, 109, 118, 135  
*G. cristata* 53, 85, 87, 88, 137, 138, 142  
*G. scutellata* 87, 88, 142  
*Genomosperma* 45, 47  
*G. kidstonii* 50  
 Gigantonomiales 146  
*Ginkgo* 38, 39, 42, 43, 47, 48, 51, 59, 61, 62, 70, 76, 100, 101, 103, 113, 117  
*G. biloba* 34, 50, 68, 73  
*G. huttonii* 33, 73  
 Ginkgoaceae 95  
*Ginkgoales* 33, 39, 52, 54, 56—58, 61, 66—68, 70, 72, 73, 75, 76, 84, 95, 98, 100, 102, 104, 110, 112—114, 119, 131  
*Ginkgoecadophytus* 139  
*Ginkgoopsida* 39, 41—43, 48, 50—54, 56, 59—69, 74, 75, 78—85, 89, 93, 94, 100—103, 106, 111, 113—115, 117, 123, 147  
*Ginkgophyllum* 126  
 Glossophyllaceae 75, 131  
*Glossophyllum* 32, 36, 40, 51, 53, 60, 64, 66, 73, 75, 76, 95, 108, 128, 130, 131, 133  
*G. angustifolium* 73  
*G. claviforme* 33  
*G. florinii* 33, 73, 131  
*G. permianse* 130, 131  
 Glossopteridaceae 44  
 Glossopteridales 31, 39, 43, 44, 77, 79, 95, 117  
*Glossopteris* 42, 44, 63, 77, 98, 133  
*G. indica* 63  
 Gnetales 95  
*Gnetaceae* 95  
*Gnetales* 80, 95, 97, 100, 101, 114  
*Gnetopsis* 47  
*Gnetum* 84  
*Gomphostrobus* 139  
*Gondwanotheca* 52, 70, 95, 98, 108, 112, 117, 123  
*G. sibirica* 71, 123, 124  
*Gosslingia* 11, 16—21, 23, 25, 29
- G. breconensis* 15  
 Gosslingiaceae 23  
*Gothania* 45, 84, 85, 97  
 Gymnospermae 94
- Harrisiothecium* 74, 75, 95  
*H. marsiloides* 73  
*Hedeia* 19, 24, 29  
*Heterangium* 80, 123  
*Hexapterospermum* 47  
*Hicklingia* 19, 24, 25, 29  
 Homeophytaceae 24  
 Homeophytales 24, 29  
*Homeophyton* 17, 19, 20, 23, 24, 29  
*H. lignieri* 18, 19  
*Homeophytopsida* 23, 24  
*Hostinella* 22, 25  
*Hydrasperma* 45—48, 50—52, 116  
*H. tenuis* 50  
*Hyenia* 22
- Ibykales 97  
 Idanothekion 38, 55, 70, 95  
 Illinites 74  
*Iniopteris* 131  
*Irania* 76, 77  
 Iramiaceae 95, 102  
 Iramiales 77
- Jambadostrobos pretiosus* 78  
*Jatropha* 100  
*Johnstonia* 37  
*J. coriaceae* 73
- Kalymma* 66, 68, 94  
*Karkenienia* 30, 52  
 Karkeniaceae 95  
*Kaulangiophyton* 16, 25, 29  
*Kirjamkenia* 32, 38, 51, 60, 75, 76, 95, 108, 113, 130, 131  
*K. lobata* 33, 40, 73, 130, 131  
 Krithodeophyton 23  
*Krylovia* 77, 88, 93, 97, 99, 109, 135, 137, 140  
*K. sibirica* 87  
*Kungurodendroides* 141  
*Kungurodendron* 135, 141—144  
*K. sharovii* 143  
*Kuznetskia* 86—89, 97, 99, 109, 112, 136  
*K. planiuscula* 86
- Lagenopteridales 113  
 Lagenospermum 53  
*Lagenostoma* 47, 48, 50, 51  
*L. lomaxii* 53  
 Lagenostomaceae 95  
 Lagenostomales 38, 47, 54—58, 60—62, 65, 67, 72, 80—82, 85, 86, 95, 100, 102, 103, 111—115, 136  
*Lasiostrobus* 42, 59, 141, 143  
*Laxostrobus* 138  
*Lebachia* 51, 89—94, 140, 141  
*L. lockardii* 141, 142  
*L. piniformis* 141  
 Lebachiaceae 89, 93, 97, 99, 103  
*Lebachiella* 141, 144  
*L. florinii* 141

- Lebachnellaceae 141, 146  
 Lebachnellioideae 144  
 Leclercqia 97  
 Lepeophyllum 88, 109, 137  
 Lepidopteris 8, 9, 31, 32, 36, 73, 75, 95, 104, 107, 113, 122  
 L. martinii 9  
 L. otonis 32  
 Leptocycas 82  
 Leptostrobaceae 44, 95  
 Leptostrobales 33, 39, 44, 65, 67, 73, 77, 84, 95, 98, 102, 112—114, 128, 131  
 Leptostrobos 39, 44, 53, 61, 76, 77, 85, 113, 128  
 L. laxiflora 73  
 Lesleya 139  
 L. delafondii 139, 140  
 Lethardtia 40, 53, 75, 76, 95, 108, 131  
 L. ovalis 40  
 L. ovata 73  
 Linguifolium 8  
 Loganophyton 25  
 Lopadiangium 128  
 Lycopodium 18  
 Lycopsida 97  
 Lyginopteridales 80, 95  
 Lyginopteris 22, 65  
 Lyginorachis 62  
 Lyrasperma 38, 48—52, 66—59, 94, 112, 113, 115—117  
 L. scotica 50  
 Lystrosaurus 9  
  
**Maheshwariella 77**  
 Marattiales 54  
 Margaritopteris 82  
 Maria 31, 32, 36  
 Mariopteris 80  
 Maurites 30, 36, 37, 66, 67, 69, 70, 73—76, 95, 108, 125, 131, 133  
 M. gracilis 32, 34  
 Medullopteris 31, 34  
 Medullosa 60, 61, 79, 82, 134  
 Medulosaceae 82  
 Medulosales 81, 95  
 Metasequoia milleri 94  
 Metridiostrobos 93  
 Mexiglossa 42  
 Microspermopteris 65, 80  
 Mitrospermum 48, 50, 51, 97  
 M. vinculum 50  
 Monoletes 58, 81  
 Moresnetzia 133  
 Mosellophyton 25  
 Mostotchkia 139, 140  
 M. gomankovii 139, 140  
 M. longifolia 140  
 Myeloxylon 62, 82  
  
 Nageia 36  
 Nematothallus 28  
 Nephropsis 64, 71, 86, 97, 109, 135, 136  
 Neuropteris 62, 81, 82, 134, 146, 147  
 Niazonaria 109  
 Nidia 74, 95  
 Nidistrobus 74, 95  
 Nilssonia 83, 95  
 Nilssonaceae 83  
 Nilssoniales 83  
 Nilssoniopteris 64  
 Noeggerathia 22  
 Noeggerathiales 97  
 Noeggerathiopsidales 78  
 Noeggerathionsis 78  
 Norinia cucullata 71  
 Nothia 25  
 Nucellangium 48—51, 97, 112, 116, 117, 119  
 N. glabrum 50  
 Nucicarpus 95, 108  
 N. piniformis 73, 132  
  
**Odontopteris rossica 131, 132**  
 O. tartarica 131  
 Ortiseia 144  
 Ottokaria 53, 79  
  
**Pachypteris 37, 73, 74, 95**  
 P. lanceolata 73  
 Pachytesta 47, 48, 50, 51, 81, 116, 117  
 Pachythea 30  
 Padgettia 38, 81  
 Pagiophyllum 143  
 Palyssyaceae 89, 93, 97  
 Paracalathiops 55  
 P. rastorguevii 132  
 P. stachei 55  
 P. tatarina 132  
 Paragondwanidium 65, 70, 95, 98, 108, 112, 113, 123, 139  
 P. sibiricum 71, 123, 124  
 Pararaucaria 94  
 Parasporotheca 42, 81  
 Paripteris 82  
 Parika 28  
 Pechorostrobos 45, 88, 109, 134, 137  
 P. bogovii 87, 137  
 Pecopteris woongii 70  
 Peltaspermeaceae 30—33, 36—39, 55, 57, 59, 60, 64, 66, 73, 75, 76, 82, 95, 100, 104, 126, 127, 131, 132, 146, 147  
 Peltaspermals 31—34, 37—39, 42, 48, 54, 56, 58, 59, 61—65, 67, 72—74, 76, 77, 79, 84, 95, 97, 98, 102—104, 106, 108, 112—115, 117, 124, 131, 140  
 Peltaspermopsis 127—129  
 P. buevichae 126, 127  
 Peltaspermostrobus 123  
 Peltaspermum 8, 31, 32, 34, 36, 37, 43, 53, 68, 73, 76, 85, 91, 95, 107, 108, 113, 122, 126  
 P. buevichae 31, 32, 34, 73  
 P. incisum 31, 73  
 P. rotula 31, 32, 73, 128  
 P. thomasi 31, 34, 36, 37, 73, 74  
 Pentoxylaceae 95  
 Pentoxylales 39, 52, 79, 95, 97, 99, 117, 118  
 Pentoxylon 79  
 Perezlaria 42  
 Permotheca 31—33, 36, 37, 73, 95, 104, 108, 126, 128, 129, 131  
 Pertica 11, 15, 16, 19, 24, 29  
 P. quadrifida 15, 16  
 Phasmatocycas 82, 83  
 Phoenicopsis 73

- Phylladoderma* 8, 32, 33, 36, 63—65, 73, 76, 95, 98, 102, 108, 129, 131, 133  
*P. annulata* 132  
*Pilophorosperma* 34, 37, 73, 74, 76, 95  
 Pinaceae 67, 58, 94, 97  
 Pinales 54, 58, 59, 64, 84, 89, 94, 114, 118, 134, 140, 142, 146  
 Pinophyta 94  
*Pinopsida* 41, 42, 47—50, 54, 59—61, 64, 65, 79, 81, 84, 85, 95, 100, 114—116, 134, 146  
*Pinus* 48, 50, 51, 53  
*Pitus* 60, 65, 86, 112, 115  
 Pityales 93  
*Pityosperma* 89  
*Platyzosterophyllum* 17, 25  
*Pleuromeia* 10  
 Podocarpaceae 51, 57, 93, 94, 97, 99  
*Podocarpus* 36  
*Podozamites* 36, 63, 131  
*Polygonum* 49  
 Poroxylaceae 42  
*Potoniea* 58, 81, 82  
*Potonieisporites* 99  
 Priscaceae 101  
 Procormophyta 20  
*Progamospermopsida* 44  
 Propteridophyta 21, 23, 25  
*Protohaploxypinus* 31—33, 73, 75, 98, 108, 128, 129, 131  
*Protopytales* 47, 85, 111  
*Protopytis* 111  
 Protopteridiales 111  
*Protopteridium* 22  
*Protosphagnum* 8  
*Pseudocentis heriesii* 63  
*P. niddridgensis* 9  
*Pseudosporochnales* 25  
*Pseudotorelliaceae* 95  
*Pseudovoltzia* 9, 85, 89—94, 119, 140—142  
*P. cornuta* 144  
*P. liebeana* 90, 144  
*Psilodendron* 25  
*Psilohymena psiloptera* 123  
 Psilophyta 21  
 Psilophytales 21  
 Psilophytinae 21  
*Psilophyton* 14, 17, 19—22, 24, 29  
*P. dawsonii* 11, 15—19  
*P. forbesii* 16, 19  
*P. goldschmidtii* 16  
*P. microspinatum* 16  
*P. princeps* 16  
 Psilotaes 13  
*Psilotum* 13  
*Psygmonphyllum* 61, 131  
*P. cuneifolium* 131  
*P. expansum* 131  
*Pteridozamites* 68  
*Perispermotrobus* 37, 58, 68, 72, 95, 104  
*P. gimmanus* 72, 74  
*Pteroma* 37, 74, 95  
*P. thomasi* 73  
*Pteronilssonia* 42, 63  
*P. gopalii* 63  
 Pterophyta 23, 25  
 Pterophytina 23  
*Pteruchus* 37, 39, 55, 74, 76, 95  
*P. africanus* 33  
*P. johnstonii* 73  
*Ptilozamites* 74, 95  
*P. nilssonii* 73  
*Pusongia* 8, 126  
*Quadrocladus* 8, 9, 64, 119, 144  
*Q. diviensis* 90  
*Quaestora* 82  
*Quasistrobus ramiflorus* 131  
*Quercus* 110, 117  
*Rebuchia* 17, 20, 25  
*Remysporites* 123  
*Renalia* 17, 19, 20, 24, 26, 29  
*Rhabdotaenia* 63  
*R. danaeoides* 63  
*Rhacophyton* 47  
*R. ceratangium* 46  
*Rhaphidopteris* 37, 66, 70, 73, 74, 95, 133  
*R. dinosaurensis* 73  
*R. nana* 73  
*R. praecursoria* 36, 37, 73, 76  
*R. williamsonis* 73  
*Rhexoxylon* 38, 79, 95, 113  
*Rhipidopsis* 108, 129, 130, 133  
*R. ginkgoides* 129, 130  
*Rhodea yavorskyi* 123  
*Rhodeopteridium* 123  
*Rhynchogonium* 81  
*Rhynchosperma* 47, 81  
*Rhynia* 11, 14, 16, 17, 19—22, 24, 29  
*R. gwynne-vaughanii* 13—15, 22  
*R. major* 13, 14, 18  
 Rhyniaceae 23, 24  
 Rhyniales 23, 24, 29  
 Rhyniophyta 20, 23  
 Rhyniophytina 20, 21, 23  
 Rhyniopsis 23  
*Ricinus* 100  
*Rissika* 94, 129  
*Rubidgea* 77  
*Rufioria* 87, 88, 97, 99, 109, 135, 136, 138  
*R. brevifolia* 88, 138, 139  
*R. synensis* 87, 88, 137  
 Rufforiaceae 47, 52, 58, 59, 65, 77, 78, 86—88, 93, 97, 99, 134, 137, 146  
*Sagenopteris* 129  
*Sahnia* 19  
*Salopelia* 17  
*Salopiella* 24, 29  
*Salpingocarpus* 108, 128  
*S. bicomutus* 128  
*S. variabilis* 126  
*Samaropsis* 87—89, 97, 109  
*S. bicaudata* 68, 123  
*S. irregularis* 86, 87  
*S. scotica* 68  
*Sandrewia* 71, 73, 75  
*Sashinia* 64, 65, 89—93, 103, 119, 142, 144  
*Sawdonia* 14, 16, 17, 19, 20, 23, 25, 29  
*S. acanthotheca* 16, 18—20, 23  
*S. omata* 16, 18, 19

- Schopfiastrum 80  
 Sciadophytaceae 25  
 Sciadophyton 25  
 Sclerophyllina 126  
 Scutasporites 90, 144  
 Scytophyllum 8, 31, 36, 75, 95  
 Selaginella 16, 19  
 Senotheca 54, 79  
 Sertostrobos 93, 144  
 Simplothea 55  
 Slivkovia 65, 139—141  
 Sparganium 80  
 Spermatophyta 23  
 Spermolithus 45  
 S. devonicus 46  
 Spermopteris 38, 52, 70, 82, 83  
 Sphenarion 133  
 Sphenobaiera 8, 9, 32, 73, 75, 95, 104, 126, 130, 131  
 S. crassus 32, 33  
 S. digitata 67  
 S. furcata 32, 33, 40, 73, 75, 104  
 S. longifolia 104  
 S. porrecta 33  
 S. spectabilis 39, 73, 76, 104  
 S. vittaeifolia 33  
 Sphenophyllales 97  
 Sphenophyllum 22  
 Sphenopteridium 62, 68, 78  
 Sphenopteris 80  
 S. tenuis 70  
 Sporogonitaceae 24  
 Sporogonites 24  
 Sporophyllites 108, 113, 128—131  
 S. petschorensis 129, 130  
 Stachyopitys 73  
 Stannostoma huttonense 50  
 Steganotheca 11, 17, 24, 28, 29  
 S. striata 18  
 Stenomyelon 66, 68, 94  
 Stephanosperma 47  
 Stephanospermum elongatum 50  
 Stiphorus 31, 34—37, 39, 40, 53, 75, 76, 82, 95, 108, 113, 128, 130, 131  
 S. biseriatus 32, 35, 36, 39, 40, 73, 130, 131  
 S. crassus 34, 35, 39, 40, 73, 130, 131  
 Stolbergia 25  
 Suchoviella 109, 137, 138, 142  
 S. sinensis 137  
 Sulcinephropsis 109  
 Sullisaccites 136  
 Supaia 34, 37, 70, 73  
 Svalbardia 111  
 Swedenborgia 142  
 Sylvella 86, 89, 97, 106, 109, 137  
 S. breviaolata 137  
 Syniopteris 131  
 Taeniocrada 19, 24, 28, 29  
 T. langii 21  
 Taeniopteris 9, 63, 70  
 Tantalosperma 81  
 Tatarina 8, 10, 31—33, 36, 61, 68, 73, 75, 76, 95, 98, 108, 126, 129, 131  
 T. conspicua 32, 127  
 Taxaceae 51, 54, 93, 97, 103  
 Taxodiaceae 94, 97  
 Taxodium 94  
 Telangiopsis 31, 38, 112  
 Telangium 55  
 Tersella 8  
 Tetrastichia 80  
 Tetraxylopteris 80  
 Thuringia 37, 74  
 Thursophyton 22, 25  
 Timanostrobos 139, 141—144  
 T. muravievii 143  
 Tingales 97  
 Tinsleya 37, 70, 82  
 T. texana 34, 69  
 Triadispora 59  
 Trichopityaceae 95, 112, 124, 125, 146  
 Trichopitys 70, 74—76, 89, 93, 95, 124, 125  
 T. heteromorpha 53, 69, 70, 124, 125  
 Trigonocarpaceae 95  
 Trigonocarpales 38, 42, 47, 49, 54—58, 60, 62, 66, 67, 77, 80, 81—83, 95, 100, 102, 112, 114, 115, 146  
 Trigonocarpus 81  
 Triloboxylon 80  
 Trimerophytaceae 24  
 Trimerophytales 23, 24, 29  
 Trimerophytina 20, 21, 23  
 Trimerophyton 11, 16, 24, 29  
 Triphylopteris 68, 78  
 Tristichia 80  
 Tungussocarpus 109  
 Tyliosperma 47  
 T. orbiculatum 50  
 Ullmannia 8, 9, 89, 94, 141, 144  
 U. frumentaria 144  
 Umkomasia 37, 44, 73, 74, 95  
 Umkomasiaceae 44, 55, 73, 74, 76, 79, 95, 98, 103, 104  
 Uralobaiera 133  
 Vendotaenides 27  
 Vesicaspora 36, 70, 72—75, 108, 129, 131  
 Vitreisporites 108, 129, 130  
 Vitaeophyllum 31, 73, 75, 95  
 Vittatina 31, 32, 59, 73, 75, 98, 108, 128, 129  
 Vojnovskya 71, 86—89, 97, 99, 109, 135, 138, 142, 143  
 V. paradoxa 86, 135, 136  
 Vojnovskyaceae 58, 64, 78, 86—89, 97, 99, 134—137, 146  
 Vojnovskyaales 86  
 Voltzia 141, 142  
 Voltziaceae 9, 89, 90, 94, 97, 146  
 Walchia 141  
 Walchiaceae 141  
 Walchianthus 56  
 Walchiostrobos 91—93, 119, 141, 142  
 W. gothanii 91  
 W. falciculatus 91  
 Wardia 70  
 Welwitschia 59  
 Welwitschiaceae 95  
 Welwitschiales 80, 95, 97, 101, 114  
 Weylandites 31  
 Whittleseya 81  
 Williamsoniaceae 95

**Xylopteris** 37  
*X. elongata* 73

**Yarravia** 24, 29

**Zamia** 53

*Zamiopteris* 139, 140, 146

*Zimmermannitheca* 55, 58

*Z. cupulaeformis* 55

**Zosterophyllaceae** 23—25

*Zosterophyllales* 25, 29

*Zosterophyllophytina* 20, 21, 23, 25

*Zosterophyllopsida* 18, 20, 23—25

*Zosterophyllum* 11, 15—20, 23, 25, 26, 28—30

*Z. fertile* 18, 20, 23

*Z. llannoveranum* 15, 18

*Z. myretonianum* 15, 19, 23

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	5
Граница перми и триаса и ее соотношение с границей палеофита и мезофита .....	7
Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений .....	11
Морфология проптеридофитов ("псилофитов") .....	13
Систематика, филогения и экология проптеридофитов .....	21
Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных .....	30
Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным .....	40
Систематика голосеменных и их филогения: ответ на комментарии Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла .....	105
Голосеменные ангарской флоры .....	120
Объяснения к таблицам .....	153
Примечания .....	155
Литература .....	157
Указатель латинских названий .....	167

Научное издание

Мейен Сергей Викторович

**ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА  
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ  
ПО ДАННЫМ ПАЛЕОБОТАНИКИ**

*Утверждено к печати  
Отделением геологии, геофизики,  
геохимии и горных наук  
Академии наук РАН*

Редактор издательства

*В.С. Ванин*

Художник

*А.Г. Кобрин*

Художественный редактор

*Н.Н. Михайлова*

Технический редактор

*Г.И. Астахова*

Корректор

*Н.Л. Голубцова*

**Набор выполнен в издательстве  
на компьютерной технике**

**ИБ № 48727**

**Подписано к печати 25.06.91. Формат 70 × 100 1/16  
Бумага офсетная № 2. Гарнитура Сов. Кириллица  
Печать офсетная. Усл.печл. 14,3. Усл.кр.отг. 14,3  
Уч.-издл. 15,8. Тираж 500 экз. Тип. зак. 2205.**

**Цена договорная**

**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, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12**