

# Каменноугольные членистостебельные Ангариды (обзор)

Ю.В. Мосейчик

*Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер. 7  
mosseichik@mail.ru*

Статья представляет собой первую часть исследования ангарских членистостебельных, в которой дан аналитический обзор видов и родов этой группы, определявшихся различными авторами в карбоне Ангарского материка. Проанализированы также предлагавшиеся варианты надродовой систематики этих растений.

## Введение

Изучение позднепалеозойских членистостебельных Ангариды началось с коллекций из пермских отложений, которые распространены на Ангарском материке шире, чем породы карбона (подробнее см. [Нейбург, 1948; Мейен, 1990а; Меуен, 1982]). В связи с этим каменноугольные членистостебельные этого древнего континента на сегодняшний день оказались изучены слабее пермских, и потому в вопросе происхождения ангарских групп членистостебельных остается много неясностей.

Первые фотографии и рисунки членистостебельных из угленосного карбона Кузнецкого и Минусинского бассейнов можно найти в работах М.Д. Залесского [1918, 1933а, б; Zalesky, 1932]. При этом изображения во многих случаях не сопровождаются адекватными описаниями.

Некоторые формы были описаны В.А. Хахловым [1931, 1933, 1939, 1948] также из угленосного карбона Кузбасса. Однако, как писал впоследствии С.В. Мейен [1990а, с. 133], «работы Хахлова выполнены небрежно и с таким количеством морфологических и таксономических ошибок, что пользоваться ими без обращения к образцам совершенно невозможно».

М.Ф. Нейбург в монографии «Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна» [1948] попыталась систематизировать разрозненные данные М.Д. Залесского и В.А. Хахлова. При этом своих материалов по каменноугольным членистостебельным Кузбасса у нее было мало.

Позднее В.А. Хахлов [1964] выпустил целый том с описанием позднепалеозойских членистостебельных Норильского района, но по вышеизложенным причинам эта работа игнорируется палеоботаниками.

Благодаря исследованиям ученика В.А. Хахлова – А.Р. Ананьева [1955, 1959, 1960; Ананьев А. и др., 1962] и его сына В.А. Ананьева [1979] были получены первые сведения о членистостебельных из самой нижней части каменноугольных отложений Сибири.

Первыми систематическими исследованиями обсуждаемой группы растений следует считать работы Г.П. Радченко и его последователей [1955б, 1957, 1968а, б; Андреева и др., 1956; Материалы..., 1956; Радченко и др., 1963; Вербицкая, Радченко, 1968; Горелова и др., 1973; и др.]. В них было продемонстрировано высокое морфологическое разнообразие каменноугольных членистостебельных Ангариды. Г.П. Радченко [1957] был первым, кто попытался нарисовать картину эволюции ангарских членистостебельных в позднем палеозое. Его результаты вошли в филогенетическую схему известного французского специалиста по членистостебельным Э. Буро [Boureau, 1964].

В те же годы описания нескольких новых видов членистостебельных из карбона Ангариды опубликовали и другие исследователи [Сухов, 1960; Рассказова, 1961а, б; Атлас..., 1969].

Следующий этап в изучении этой группы растений связан с именем ученика М.Ф. Нейбурга –

С.В. Мейена [1987, 1990а, в; Мейен, Меньшикова, 1983; Meyen, 1969, 1971, 1982]. Он провел ревизию *Phyllothesca*-подобных растений из позднего палеозоя Ангариды, которая позволила исправить ошибки прежних авторов в интерпретации морфологии вегетативных побегов и фруктификаций этой группы и выявить эндемичное ангарское семейство членистостебельных Tchernoviaceae. В результате, работы С.В. Мейена поставили под сомнение упомянутые выше филогенетические реконструкции Г.П. Радченко и Э. Буро.

За последние 30 лет каких-либо заметных исследований в области изучения каменноугольных членистостебельных Ангариды не появилось. При этом остаются слабоизученными формы из раннего карбона; нуждаются в пересмотре наиболее древние представители *Phyllothesca*-

подобных растений, не охваченные ревизией С.В. Мейена; требуется переизучение на современном уровне растений с листвой типа *Sphenophyllum* и *Annularia*.

Настоящая статья содержит аналитический обзор имеющихся данных о строении и разнообразии членистостебельных карбона Ангариды, который должен послужить основой для дальнейшей ревизии соответствующих таксонов.

На табл. 1 показаны интервалы стратиграфического распространения выделявшихся в карбоне Ангариды видов членистостебельных и их принадлежность к региональным макрофлористическим зонам. Возраст макрофлористических зон дан в соответствии с корреляциями, предложенными в работах [Мосейчик, 2016; Мосейчик, Филимонов, 2020].

## Обзор видов и родов членистостебельных из карбона Ангариды

### Род *Sphenophyllum* Ad. Brongniart, 1828

***Sphenophyllum subtenerrimum* Nathorst, 1902;**  
***Sphenophyllum arcticum* Nathorst, 1920;**  
***Sphenophyllum geigense* Lutz, 1933**

Под названием *S. subtenerrimum* Nathorst А.Р. Ананьев [1955, 1959, 1960] описал остатки из быстрянской и камыштинской свит нижнего карбона Минусинского бассейна. Причем экземпляры из камыштинской свиты (Игрышинское местонахождение) у него фигурируют в разных изданиях то как *S. geigense* Lutz [Ананьев А., 1959], то как *S. arcticum* Nathorst [Ананьев А. и др., 1962]. Кроме того, *S. arcticum* указывался А.Р. Ананьевым из более молодой соломенской свиты Минусинского бассейна [там же].

Позднее В.А. Ананьев [1979], переизучив флору Игрышинского местонахождения, дал более осторожное определение остаткам членистостебельных из камыштинской свиты – *Sphenophyllum* sp.

Типовой материал видов *S. subtenerrimum*, *S. arcticum* и *S. geigense* происходит из верхнедевонско-нижнекаменноугольных отложений Северной Европы [Nathorst, 1902, 1920; Lutz, 1933]. Для всех этих видов, как и для членистостебельных из нижнего карбона Минусинского бассейна, характерны тонкие ребристые оси, на которых в узлах сидят мутовки многочисленных листьев, многократно дихотомически рассеченных. Учитывая палеогеографическую разобщенность Европы и Ангариды в каменноугольное время,

можно предположить, что такое сходство возникло независимо и на территории Минусинского бассейна обитали какие-то эндемичные формы, требующие детального изучения. Пока же мы предлагаем условно называть их *Sphenophyllum* typ. *subtenerrimum* (табл. 1).

Кроме того, остатки с названием *Sphenophyllum subtenerrimum* упоминались (без описания) из джаргинской свиты фаменского яруса Тувинской впадины [Андреева и др., 1962], из нижнетурнейских отложений тарханской свиты Рудного Алтая [Ананьев А., 1960] и хараайракской толщи Центральной Монголии [Дуранте, 1976].

### ***Sphenophyllum denticulatum* Zalesky, 1933**

Этот вид известен из мазуровского и алыкаевского горизонтов Кузбасса [Залесский, 1933а, б; Нейбург, 1948; Радченко, 1955б; Андреева и др., 1956; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Гоманьков, Мосейчик, 2001], а также отмечался в алыкаевском горизонте Горловского бассейна [Решения..., 1982]. Для него характерен значительный гетероморфизм листьев: они варьируют от клиновидных с зубчатым дистальным краем до в разной степени рассеченных на 2–4 лопасти, причем число зубчиков на один лист меняется в широких пределах – от 2 до 12.

М.Ф. Нейбург [1948] сближала этот вид со *Sphenophyllum majus* Ad. Brongniart, который известен из среднего карбона Европы. Однако у последнего вида число зубчиков довольно постоянно – 14–16 на лист [Bouveau, 1964].



***Sphenophyllum elongatum* Rasskazova, 1961;  
*Sphenophyllum primitivum* Gor, 1969;  
*Sphenophyllum prokopievskiense* Gorelova, 1973**

*S. elongatum* указывался из средней подсвиты анакитской свиты Тунгусского бассейна (верхняя часть катского горизонта) и кыгылтасской свиты Западного Верхоянья [Толстых, 1969, 1974], то есть из отложений верхов карбона – низов перми.

Типовой материал *S. elongatum* происходит из нижней части бургуклинской свиты (нижняя пермь) Тунгусского бассейна [Рассказова, 1961б]. Голотип представлен фрагментом мутовки из 4 ланцетовидных листьев. Листья расположены парами напротив друг друга. Е.С. Рассказова предполагала, что всего в мутовке должно быть 6 листьев. Д. Шторх [Storch, 1983], исследовав заново голотип *S. elongatum*, обратил внимание на то, что листья в каждой паре в нижней части срослись между собой. На этом основании он сделал вывод о том, что этот остаток нельзя относить к роду *Sphenophyllum*. Кроме того, Д. Шторх отметил, что название «*elongatum*» преокупировано, поскольку оно было ранее установлено для другого вида – *Sphenophyllum elongatum* Sterzel из перми Германии [Sterzel, 1902].

В то же время, обсуждаемые остатки напоминают мутовки *Sphenophyllum prokopievskiense* Gorelova из пермских отложений Кузбасса [Горелова и др., 1973]. У этого вида мутовка состоит из двух пар ланцетовидных листьев, между которыми находится по одному клиновидному листу, то есть всего из 6 листьев. И хотя С.Г. Горелова не отметила этого при первоописании вида, на представленных ею фотографиях видно, что пары ланцетовидных листьев срослись в нижней части между собой. Единственное отличие вида Е.С. Рассказовой от *S. prokopievskiense* состоит в том, что листья последнего вдвое мельче.

В связи с вышеизложенным растительные остатки, описывавшиеся в составе *Sphenophyllum elongatum* Rasskazova non Sterzel, мы предлагаем условно обозначать как *Sphenophyllum* cf. *prokopievskiense* (табл. 1).

Следует обратить внимание на то, что симметрия мутовок, присущая *S. prokopievskiense*, уникальна для Ангариды и неизвестна у сфенофиллов из других фитохорий.

Ю.Г. Гор [Атлас..., 1969] описал вид *Sphenophyllum* (?) *primitivum* Gor из верхней части руднинской свиты и из талнахской свиты Норильского района (верхи карбона – нижняя пермь). Как заметил Д. Шторх [Storch, 1983], типовой

материал этого вида гетерогенен: судя по фотографиям, экземпляры из талнахской свиты очень напоминают мутовки *S. prokopievskiense*, тогда как голотип *S. primitivum*, происходящий из руднинской свиты, представлен изолированной мутовкой из 5 листьев разной величины и формы – 3 крупных ланцетовидных и 2 более мелких обратнотупоугольных. Такое необычное строение мутовки наводит на мысль о том, что в последнем случае мы имеем дело или с дефектами сохранности, и поэтому очертание и число листьев искажены, или эта мутовка терратная. Таким образом, самостоятельность *S. primitivum* может быть поставлена под сомнение.

***Sphenophyllum kemerovoense* Gorelova, 1973**

Вид известен только из верхней части алыкаевского горизонта Кузбасса и Горловского бассейна и характеризуется так называемым «трицигиальным» (см. [Щёголев, 1991]) типом строения мутовки, когда в мутовке из 6 листьев наблюдается билатеральная симметрия: на отпечатках две симметричные пары листьев расположены супротивно, по разные стороны от оси, а третья пара находится между ними книзу и, как правило, состоит из одинаковых листьев меньшего размера. У *S. kemerovoense* листья субтреугольные с зубчатым дистальным краем, неглубоко рассечены на две лопасти [Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Горелова, Батяева, 1988].

Д. Шторх [Storch, 1983] обнаружил большое сходство остатков из Кузбасса с видом *Sphenophyllum oblongifolium* (Germar et Kaulfuss) Unger, который описывался из позднепалеозойских отложений Европы, Северной Америки, Китая и Кореи [Bougeau, 1964], и посчитал, что в данном случае мы имеем дело с космополитным видом. Но то, каким образом мог возникнуть подобный космополитический ареал, остается открытым.

**Под *Barakaria* Seward et Sahni, 1920**

***Barakaria obrutschevii* Neuburg, 1954**

Вид известен из верхней части алыкаевского горизонта и из вышележащих промежуточного и ишановского горизонтов Кузбасса [Нейбург, 1954; Горелова и др., 1973; Гоманьков, Мосейчик, 2001], а также из пачки IV малоульбинской свиты Рудного Алтая [Баженова, 2012].

*B. obrutschevii* представляют собой розетки многократно дихотомически делящихся листьев.

Однако, в отличие от столь же рассеченных листьев таких членистостебельных, как *Sphenophyllum subtenerimum* и *Asterocalamites Zeiller* (= *Archaeocalamites Stur*), сегменты листьев *B. obrutschewii* довольно широкие.

М.Ф. Нейбург [1954, 1957] затруднялась решить вопрос о систематическом положении этих растений, хотя и отнесла их к гондванскому роду *Barakaria*, который, по мнению его авторов [Seward, Sahni, 1920], близок к членистостебельным. Г.П. Радченко, напротив, посчитал остатки из Кузбасса талломами печеночников и ввел для них новое родовое название *Ricciopsis Radczenko*. При этом в качестве типового вида этого рода он указывал то *Ricciopsis obrutschewii* (Neuburg) Radczenko [Материалы..., 1956], то *Ricciopsis koraiensis* Radczenko [Андреева и др. 1956], хотя оба вида основаны на одном и том же материале М.Ф. Нейбург. Неправомочность номенклатурных решений Г.П. Радченко была показана в работах М.Ф. Нейбург [1957] и С.В. Мейена [Meyen, 1969], поэтому мы не будем на этом подробно останавливаться.

### ***Barakaria neuburgiana* S. Meyen, 1969**

Вид известен только из верхней части катского горизонта Тунгусской синеклизы и отличается от *B. obrutschewii* более узкими листьями и менее глубоким рассечением на сегменты [Meyen, 1969]. С.В. Мейену удалось показать, что листья *B. neuburgiana* сидели на тонких ребристых осях, что доказывало их принадлежность к членистостебельным. На этом основании он пришел к выводу о том, что *B. obrutschewii* также относится к членистостебельным.

Не так давно аргентинские палеоботаники [Escapa, Cúneo, 2005] нашли в перми Патагонии остатки несомненного членистостебельного с листьями типа *Barakaria*. Таким образом, сейчас уже не остается сомнений, что членистостебельные могли обладать мутовками листьев с морфологией *Barakaria*.

### **Род *Dichophyllites* Borsuk, 1960**

#### ***Dichophyllites karagandensis* Borsuk, 1960**

Вид и род были установлены М.О. Борсук на материале из карагандинской и надкарагандинской свит (верхи нижнего – низы среднего карбона) Карагандинского бассейна [Борсук, Радченко, 1960].

К этому монотипному роду она отнесла небольшие оси членистостебельных диаметром до 7 мм, несущие листья длиной 40–50 мм, максимальное число которых в мутовке достигает 22. Листья незначительно сращены между собой в основании мутовки, их ширина 1,5–2 мм. Некоторые листья дважды делятся дихотомически. Помимо средней жилки, которая также дихотомизирует и входит в каждую долю листа, на листьях наблюдаются валики (или желобки?) неизвестной природы, тянущиеся вдоль краев листьев. Позднее М.О. Борсук добавила к диагнозу рода такой признак, как образование сердцевинной полости [Радченко и др., 1963].

М.О. Борсук предполагала, что все листья этого растения дважды дихотомически делятся, а те листья, которые не демонстрируют такого деления, сохранились не полностью. На самом деле на иллюстрациях М.О. Борсук видно, что при одной и той же длине листьев первая дихотомия может происходить на разном расстоянии от стебля или не происходит вовсе. Скорее всего, это объясняется не оборванностью листьев, а тем, что даже в одной мутовке они могли дихотомизировать один или два раза, или оставаться простыми.

Представители *D. karagandensis* были также описаны из долинской свиты (средний карбон) Карагандинского бассейна [Ошуркова, 1967], карабидаикской свиты (средний карбон) Экибастузского бассейна [Гоганова и др., 2002] и из пачки I малоульбинской свиты (верхняя часть нижнего карбона) Рудного Алтая [Баженова, 2012]. Среди этих остатков присутствуют как простые, так и единожды и дважды дихотомизирующие листья.

Возможно, синонимом этого вида является *Autophyllites sassyk-kulensis* Suchov, описанный С.В. Суховым [1960] из верхней части карагандинской свиты Карагандинского бассейна и из отложений Рудного Алтая, возраст которых приблизительно оценивается как ранний – средний карбон, то есть фактически из тех же отложений, откуда известен *D. karagandensis*. Поскольку С.В. Сухов наблюдал мутовки, состоящие только из простых или единожды дихотомически разделенных листьев, он отнес эти остатки к роду *Autophyllites* Grand'Eury. Листовые мутовки рода *Autophyllites*, установленного Ф.С. Гранд'Эри [Grand'Eury, 1890] на материале из верхнего карбона Франции, морфологически близки к *Dichophyllites*, однако листья у первого рода могут дихотомизировать лишь один раз.

**Род *Autophyllites* Grand'Eury, 1890*****Autophyllites* (?) *polystachyus* Rasskazova, 1961**

Е.С. Рассказова [1961б] описала этот вид из верхней части катского горизонта Тунгусской синеклизы. В то же время типовой материал нельзя назвать однородным.

Голотип и еще несколько экземпляров представлены фрагментами членистых ребристых осей, которые несут мутовки многочисленных длинных линейных образований (более 90 мм длиной и шириной около 1,5 мм), которые она описывает как «колоски». С.В. Мейен [1990а; Meuen, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983], который пересматривал образцы Е.С. Рассказовой, отметил, что на самом деле эти образования являются листьями, а за спорофиллы она приняла густые длинные волоски, покрывающие листья. А то, что она называет осью фруктификации, представляет собой только среднюю жилку простого однонервного листа. При этом, судя по фотографиям, листья не срastaются между собой в основании мутовки.

Ко второму типу можно отнести отпечаток развернутой мутовки из 22 листьев, сросшихся между собой на незначительное расстояние. Листья значительно короче, чем у представителей первого типа (до 40 мм), линейные, с единственной средней жилкой, которая выглядит как пучок из 7–8 тяжей. Кроме того, в коллекции Е.С. Рассказовой встречаются похожие отдельные листья, вильчато разделенные на концах. У листьев второго типа нет признаков опушения.

Третий тип остатков – это изолированные или собранные в пучки листья без явной средней жилки, но с четкими тяжами неизвестной природы по бокам листовой пластинки. Некоторые из этих пластинок дихотомически делятся. Они также не несут волосков.

По нашему мнению, отнесение всех трех типов остатков к одному виду сомнительно, как и их принадлежность к роду *Autophyllites*. Некоторое сходство с этим родом имеют только остатки второго типа. У остатков первого типа не продемонстрирована характерная для *Autophyllites* дихотомия листьев. Принадлежность остатков третьего типа к членистостебельным не показана, и, возможно, у них листья располагались на оси спирально, а не мутовчато. Кроме того, у *Autophyllites* неизвестны тяжи по краям листовых пластинок.

Таким образом, к обсуждаемому виду могут быть отнесены только остатки первого типа. Их

видовая самостоятельность не вызывает сомнений, поскольку в карбоне Ангарида другие членистостебельные с опушенными листьями неизвестны. Однако родовая принадлежность вида Е.С. Рассказовой остается под вопросом.

**Род *Asterocalamites* Zeiller, 1879  
(= *Archaeocalamites* Stur, 1875)**

Следует коснуться некоторых аспектов номенклатурной истории рода *Asterocalamites* Zeiller [1879], которая крайне запутана. Его номенклатурным синонимом является род *Archaeocalamites* Stur [1875], поскольку оба рода основаны на одном и том же виде – *Calamites radiatus* Ad. Brongniart [1828]. При этом старшим таксономическим синонимом последнего, как считал Ш.-Р. Зейлер [Zeiller, 1879] (а это мнение до сих пор общепринято), является *Calamites scrobiculatus* Schlotheim [1820] (= *Bornia scrobiculata* (Schlotheim) Sternberg [1825]). В результате в литературе появились две комбинации для обозначения одного и того же вида: *Archaeocalamites radiatus* (Ad. Brongniart) Stur и *Asterocalamites scrobiculatus* (Schlotheim) Zeiller.

В те далекие времена, когда Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН) только начинал разрабатываться, позиция Ш.-Р. Зейлера казалась более весомой, поскольку он упирал на то, что название *Asterocalamites* имеет приоритет, поскольку впервые было предложено в качестве подродового В.Ф. Шимпером [Koehlin-Schlumberger, Schimper, 1862] раньше Штуровского родового названия *Archaeocalamites*. В современном МКБН подроды не обладают таким преимуществом.

Долгое время как в зарубежной, так и в отечественной литературе, благодаря авторитету Ш.-Р. Зейлера и его учеников (в частности, М.Д. Залесского), преимущественно использовалась комбинация *Asterocalamites scrobiculatus*, а на основе рода *Asterocalamites* были введены ряд надродовых таксонов. Однако в 1959 году К. Лейстиком [Leistikow, 1959] в журнале «Таксон», печатном органе Международной ассоциации по таксономии растений, опубликовал статью, где обратил внимание на некорректность родового названия *Asterocalamites* и преимущество *Archaeocalamites* перед ним.

Эта публикация не прошла незамеченной, и вскоре в западной литературе место *Asterocalamites* занял *Archaeocalamites* и введенные на основе последнего надродовые таксоны. В отечест-

венной литературе это произошло только в 1980-е годы, в основном благодаря выходу «Оснoв палеоботаники» С.В. Мейена [1987].

Ниже виды из карбона Ангариды, отнесенные к обсуждаемому роду, цитируются так, как они были даны при первоописании, то есть под родовым названием *Asterocalamites*.

***Asterocalamites scrobiculatus* (Schlotheim ex Sternberg, 1825) Zeiller, 1879**

Вид указывался А.Р. Ананьевым из камыштинской, подсиньской и черноморской свит Минусинского бассейна, а также из поздневизейско-серпуховской басандайской толщи окрестностей Томска [Ананьев А., 1955; Ананьев А. и др., 1962]. При этом опубликованные им изображения остатков этого вида с различных стратиграфических уровней демонстрируют разную морфологию.

Так, на фотографиях образцов из камыштинской свиты (Игрышинское местонахождение) [Ананьев А., 1955, табл. LXXVI, фиг. 3–5] присутствуют остатки небольших осей с тонкой продольной штриховкой и без отчетливых узловых линий. А.Р. Ананьев утверждал, что эти остатки представляют собой ядра сердцевинной полости, а продольная штриховка, очевидно, является отпечатком первичных проводящих пучков. Однако обычно у эвстелических членистостебельных отпечатки проводящих пучков на ядрах выражены более грубо и расположены на большем расстоянии друг от друга. Поэтому, скорее всего, это остатки осей не членистостебельных, а голосеменных или папоротников. Показательно, что В.А. Ананьев [1979], переизучавший флору Игрышинского местонахождения, в своих списках *A. scrobiculatus* уже не указывал.

В более поздней работе А.Р. Ананьев приводит фотографию несомненного сердцевинного отлива базальной части оси членистостебельного с короткими междоузлиями и первичными проводящими пучками, прямо проходящими через узел [Ананьев А. и др., 1962, табл. С-40, фиг. 1]. Этот образец происходит из подсиньской свиты Минусинского бассейна. Поскольку у представителей рода *Paracalamites* Zalessky проводящие пучки также проходят прямо через узел, может оказаться, что этот остаток принадлежит именно этому роду. Это предположение подтверждается тем, что первые представители *Paracalamites* как раз появляются на уровне подсиньской свиты.

В той же работе на табл. С-36, фиг. 5 приведена фотография образца из черноморской свиты.

На нем виден отпечаток тонкой, по всей видимости, членистой оси, рядом с которой находятся обрывки листьев, которые дихотомически рассечены на тонкие доли не менее 5 раз. А.Р. Ананьев предполагал, что эти листья принадлежали упомянутой оси. Однако по морфологии эти листья наиболее близки к вайям птеридоспермов *Belonopteris ivanovii* Zalessky, которые в обилии встречаются в нижней части черноморской свиты [Сивчиков, Донова, 2016]. Что же касается самой оси, то можно отметить, что она, скорее всего, принадлежит членистостебельным, но ее родовую принадлежность по фотографии определить невозможно.

Таким образом, достоверных остатков *A. scrobiculatus* в Ангариде нет.

***Asterocalamites chaetophylloides* Radczenko, 1968**

Вид описан Г.П. Радченко [1968a] на материале из верхней части верхотомского, из евсеевского и каёзовского горизонтов Кузбасса и одновозрастных отложений Минусинского бассейна. Как отмечает сам автор, ранее этот вид упоминался (без описания) в одной из его прежних работ под названием *Asterocalamites charaephylloides* Radczenko [Радченко, 1955a].

Типовой материал представлен отпечатками наружной поверхности тонких стеблей, некоторые из которых облиственные, а также слепками сердцевинной полости. Обе формы сохранности не найдены в органической связи и их принадлежность к одному виду устанавливается по соотношению и сходству в морфологии. Причем Г.П. Радченко сообщает, что такие сердцевинные отливы обычно относят к *Paracalamites askysensis* Kovbasina – виду, описанному В.М. Ковбасиной в рукописи и неопубликованному.

Как и у всех видов *Asterocalamites*, первичные проводящие пучки у обсуждаемого вида проходят через узел, не чередуясь, а листья свободны у основания и дихотомически разделены до четырех раз на тонкие лопасти. Основное отличие *A. chaetophylloides* от других представителей рода – существенно более мелкие размеры стеблей и листьев.

Вероятно, этот же вид упомянут в более ранней статье Г.П. Радченко [1957] как *Asterocalamites charaephylloides* sp. nov., что следует из краткого описания остатков последнего. Хотя в статье 1957 года комбинация *A. charaephylloides* не была формально валидизирована, французский палеоботаник Э. Буро [Boureau, 1964] соз-

дал на ее основе новую комбинацию – *Dichophyllites charaeophylloides* (Radczenko) Boureau. Вероятно, из-за ошибочного перевода описания этого растения с русского языка на французский Э. Буро решил, что его листья дихотомизируют всего два раза, и на этом основании перенес его в род *Dichophyllites* Borsuk. На самом деле, как отмечено выше, листья обсуждаемого вида могут дихотомизировать до четырех раз.

Позднее, в работах других исследователей, работавших в Кузнецком и Минусинском бассейнах, *A. chaetophylloides* не упоминался. Только в урмгтейульской свите Северной Монголии раннекаменноугольного возраста указывался *A. cf. chataephyloides* Radczenko [Палеонтология..., 2009]. Вероятно, речь идет все о том же виде, а в написании его названия допущена очевидная ошибка.

#### ***Asterocalamites mrassiensis* Radczenko, 1968**

Вид известен из евсеевского, каёзовского и нижней части мазуровского горизонтов Кузбасса и одновозрастных отложений Минусинского бассейна [Радченко, 1968a]. Согласно Г.П. Радченко, от встречающегося в тех же отложениях *A. chaetophylloides* он отличается более редким расположением первичных проводящих пучков, более короткими междоузлиями и листьями вдвое большей ширины, но меньшей длины.

Этот вид, так же как и предыдущий, нигде, кроме публикаций Г.П. Радченко, не упоминается. Весьма вероятно, что в определениях других исследователей такие остатки фигурируют в качестве представителей рода *Paracalamites*.

#### **Род *Asterocalamitopsis* Gothan, 1949**

##### ***Asterocalamitopsis sphenophylloides* Gothan, 1949**

Г.П. Радченко в сводке «Основы палеонтологии» [Радченко и др., 1963] привел рисунок (без описания) фрагмента ветвящейся оси с дихотомически разделенными листьями, названный им *Asterocalamitopsis* aff. *sphenophylloides* и происходящий из средней части нижнего карбона Минусинского бассейна.

*A. sphenophylloides* является типовым для рода *Asterocalamitopsis*, который был выделен В. Готаном [Gothan, 1949] для членистостебельных из нижнего карбона Германии. В этот таксон он включил остатки тонких ветвящихся осей с му-

товками клиновидных, многократно дихотомически расчлененных листьев, традиционно относимые к *Sphenophyllum*, а также ассоциирующие с ними в одном захоронении сердцевинные отливы эвстелических осей типа *Asterocalamites*, предполагая их прижизненную связь. Соответственно он отнес новый род к семейству *Asterocalamitaceae*.

Позднее В. Готан [Friese, Gothan, 1952] отказался от такой интерпретации изученных им остатков, полагая, что это все же части разных растений. Род *Asterocalamitopsis* был упразднен, а облиственные веточки получили новое название *Sphenophyllum pachycaule* Daber, сердцевинные отливы же отнесли к *Asterocalamites scrobiculatus* (см. [Daber, 1959]).

Однако Г.П. Радченко попытался вернуть в научный оборот род *Asterocalamitopsis* [Радченко и др., 1963]. В его интерпретации, к этому роду следовало относить настоящие сфенофиллы (с протостелическими осями), листья которых сильно рассечены на узкие доли. Соответственно, род был отнесен им к семейству *Sphenophyllaceae*. В связи с этим он ввел новые комбинации для видов сфенофиллов, определенных А.Р. Ананьевым (см. выше) из нижнего карбона Минусинского бассейна: *A. subtenerimum* (Nathorst) Radczenko и *A. arcticum* (Nathorst) Radczenko.

На сегодняшний день можно констатировать, что эта интерпретация не прижилась, и в других публикациях об ангарских флорах упоминания *Asterocalamitopsis* отсутствуют.

#### **Род *Mesocalamites* Hirmer, 1927**

##### ***Mesocalamites mrassiensis* Radczenko, 1968**

Вид известен из интервала от евсеевского до алыкаевского горизонтов Кузбасса, из отложений от солёноозёрской до низов черногорской свит Минусинского бассейна, из верхов тушамского горизонта, янготойского горизонта и нижнекатского подгоризонта Тунгусской синеклизы, а также из верхов нижнего или низов среднего карбона Западной Гоби [Радченко, 1968б; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Палеонтология..., 2009].

К виду относят оси до 42 мм шириной, которые представлены как отпечатками наружной поверхности, так и слепками сердцевинной полости. При этом первичные проводящие пучки большей частью проходят через узел прямо и лишь изредка чередуются в смежных междоуз-

лиях. Известны листья: они удлинённо-ланцетные, свободные до основания, с единственной жилкой [Радченко, 1968б].

### Род *Paracalamites* Zalesky, 1932

*Paracalamites mrossiensis* Radczenko ex Gorelova, 1973;

*Paracalamites prokopievskiensis* Gorelova, 1973;

*Paracalamites primaevus* Radczenko, 1968;

*Paracalamites askysensis* Kovbasina, nom. nud.

Эта группа видов объединяет слепки сердцевинных полостей членистостебельных Ангариды с прямым прохождением первичных проводящих пучков через узел и диаметром не более 15 мм.

*P. mrossiensis* известен из евсеевского, каёзовского и мазуровского горизонтов Кузбасса, в интервале от солёноозёрской до белоярской свит Минусинского бассейна, из янготойского горизонта и нижнекатского подгоризонта Тунгусской синеклизы, а также из таубинской свиты (начало среднего карбона) Калбинской зоны, керегетаской и коскызыльской свит и их аналогов в Северном Прибалхашье (средний карбон – низы перми) и из мурукцикского горизонта (серпуховский ярус – средний карбон) Южной Монголии [Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Навозов и др., 2009; Палеонтология..., 2009; Сейтмуратова, 2011; Сивчиков, Донова, 2016].

Изображения этого вида были впервые опубликованы в работе Г.П. Радченко [1957], однако при этом никакого описания дано не было. Хотя этот вид часто фигурирует в определениях различных авторов, Г.П. Радченко так и не валидизировал название *P. mrossiensis*, поэтому местом действительного и эффективного его обнародования следует считать определитель С.Г. Гореловой и др. [1973], где был выбран типовой экземпляр и приведены диагностические признаки вида. Согласно этому определителю, к *P. mrossiensis* относят тонкие (до 15 мм в диаметре) сердцевинные отливы осей с короткими междуузлиями длиной 12–14 мм.

В той же работе С.Г. Гореловой был описан новый вид *P. prokopievskiensis*, который, по ее данным, встречается в верхах алыкаевского горизонта и во всей нижней перми Кузбасса. Этот вид очень близок к *P. mrossiensis* и отличается от него только более длинными междуузлиями – 15–40 мм.

Г.П. Радченко [Вербицкая, Радченко, 1968] описан еще один вид паракаламитов с тонкими осями (до 15 мм) и длинными (до 42 мм) междуузлиями – *P. primaevus*, который, по его данным, распространен в интервале от верхов верхотомского до мазуровского горизонтов Кузбасса, в подсиньской – черногорской свитах Минусинского бассейна, а также в верхней части тушамского горизонта Тунгусской синеклизы. При сравнении нового вида Г.П. Радченко отметил, что относимые к нему остатки очень близки к сердцевинным отливкам *Asterocalamites chaetophylloides*, которые относят к невалидному виду *Paracalamites askysensis* Kovbasina (см. выше).

*P. askysensis* (или в других написаниях – *P. askyzensis*, *P. askizensis*) отмечался в евсеевском и каёзовском горизонтах Кузбасса, в интервале от солёноозёрской до нижней части черногорской свиты Минусинского бассейна, в нижнекатском подгоризонте Тунгусской синеклизы, в нижней части кыгылтаской свиты Западного Верхоянья [Радченко, 1968а; Толстых, 1974; Решения..., 1982; Сивчиков, Донова, 2016].

Таким образом, из анализа описаний видов *P. mrossiensis*, *P. prokopievskiensis*, *P. primaevus* и *P. askysensis* следует, что эти виды очень близки друг к другу, и на практике их трудно различать. Поэтому эта группа видов нуждается в ревизии и уточнении диагностики.

*Paracalamites vicinalis* Radczenko ex Schwedov, 1950;

*Paracalamites costatus* Gorelova, 1973;

*Paracalamites crassus* Gorelova, 1973;

*Paracalamites pseudovicinalis* Radczenko, 1968

Эта группа видов объединяет сердцевинные отливы крупных членистостебельных Ангариды с прямым прохождением первичных проводящих пучков через узел и диаметром до 80 мм.

*P. vicinalis* указывался из верхней части алыкаевской свиты Кузбасса, из средне-верхнекаменноугольных отложений Северо-Западной Монголии, а также из перми Кузбасса, Минусинского бассейна, Западного Таймыра, Тунгусской синеклизы и Приморья [Радченко, Шведов, 1940; Шведов, 1950, 1961; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Meyen, 1982; Мейен, 1990а; Палеонтология..., 2009; Сивчиков, Донова, 2016].

Изображения *P. vicinalis* были впервые опубликованы Г.П. Радченко и Н.А. Шведовым [1940] без какого-либо описания. Валидизировано название вида было только через десять лет в

монографии Н.А. Шведова [1950], где был дан его диагноз и выделен типовой экземпляр. Н.А. Шведов отмечает, что для вида характерны ядра диаметром 15–43 мм с междуузлиями длиной 26–43 мм. Выше (или ниже?) узловой линии на некоторых крупных экземплярах отмечаются округлые вмятины неизвестной природы. Практически тот же диагноз приведен и в другой монографии Н.А. Шведова [1961].

Позднее Г.П. Радченко сам опубликовал описание своего вида [Вербицкая, Радченко, 1968], где указал, что диаметр ядер изменяется в более широком диапазоне: от 6 до 80 мм, а присутствие округлых вмятин не отметил. При этом в качестве типового он указал экземпляр из промежуточной свиты Кузбасса, тогда как Н.А. Шведовым [1950] при валидизации вида был выбран экземпляр из бургуклинской свиты Тунгусской синеклизы.

Пять лет спустя С.Г. Горелова, не упоминая работы Н.А. Шведова и опираясь на диагноз *P. vicinalis*, данный Г.П. Радченко, выделила формы с округлыми вдавлениями в новый вид – *P. costatus* Gorelova [Горелова и др., 1973]. По ее данным, этот вид распространен в верхней части алыкаевского горизонта и пермских отложениях Кузбасса, кроме того он известен в береговой свите и перми Минусинского бассейна [Сивчиков, Донова, 2016].

В то же время С.Г. Горелова исключила из состава *P. vicinalis* формы с междуузлиями, длина которых меньше их ширины [Горелова и др., 1973], тогда как Г.П. Радченко допускал, чтобы междуузлия этого вида были почти в 2 раза короче их диаметра [Вербицкая, Радченко, 1968]. Для таких форм С.Г. Горелова ввела новый вид – *P. crassus* [Горелова и др., 1973].

*P. crassus* определялся из мазуровского и алыкаевского горизонтов Кузнецкого и Горловского бассейнов, из верхней части черногорской свиты и из береговой свиты Минусинского бассейна, из нижнекатского подгоризонта Тунгусской синеклизы, из майтубинской свиты (верхи карбона – низы перми) и ее аналогов в Восточном Казахстане, а также из пермских отложений Кузбасса, Минусинского бассейна и Приморья [Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Meyen, 1982; Мейен, 1990а; Навозов и др., 2009; Сейтмуратова, 2011; Сивчиков, Донова, 2016].

Г.П. Радченко выделил еще один вид паракаламитов – *P. pseudovicinalis* [Вербицкая, Радченко, 1968], который, по его мнению, отличается от

*P. vicinalis* закругленной формой окончаний «ребер». В то же время, согласно С.Г. Гореловой, такой же признак присущ *P. crassus* [Горелова и др., 1973].

*P. pseudovicinalis* определялся из мазуровского и алыкаевского горизонтов и нижней перми Кузбасса, а также из разновозрастных отложений Восточного Казахстана, Минусинского бассейна, Тунгусской синеклизы, Верхоянья [Вербицкая, Радченко, 1968; Толстых, 1974; Навозов и др., 2009; Сейтмуратова, 2011] и из перми Приморья [Meyen, 1982; Мейен, 1990а].

Таким образом, можно заключить, что виды *P. vicinalis*, *P. costatus*, *P. crassus* и *P. pseudovicinalis* очень близки друг к другу и нет отчетливых критериев для их различения. Интервалы их стратиграфического и географического распространения тоже перекрываются. Все это требует ревизии обсуждаемых таксонов.

#### ***Paracalamites sibiricus* Zalesky, 1932**

Вид известен только в Минусинском бассейне. По данным В.Е. Сивчикова и Н.Б. Доновой [2016] он распространен в верхней части береговой и нижней части белоярской свит. Согласно описанию М.Д. Залесского [Zalesky, 1932], к виду отнесены сердцевинные отливы диаметром 13–16 мм с междуузлиями, длина которых приблизительно в 3 раза больше ширины. При этом непосредственно над междуузлиями могут присутствовать единичные округлые рубцы, как предполагалось, от боковых веток.

#### ***Paracalamites obsoletus* Verbitskaja, 1968**

Н.Г. Вербицкая отнесла к этому виду сердцевинные отливы диаметром 5–30 мм с междуузлиями длиной 20–55 мм [Вербицкая, Радченко, 1968]. Главными отличительными особенностями вида являются неотчетливая узловая линия и слабовыраженная поперечная вдавленность на междуузлиях. Согласно Н.Г. Вербицкой, вид известен в верхах карбона и нижней перми Кузбасса, а также в нижнепермских отложениях Тунгусской синеклизы. Однако в работах других исследователей упоминания этого вида найти не удалось.

#### ***Paracalamites planicostatus* Verbitskaja, 1968**

В этот вид Н.Г. Вербицкая включила паракаламиты с короткими междуузлиями, чей коэф-

фициент соотношения длины к ширине равен 0,3–1, и довольно широкими «ребрами» – до 2 мм в ширину [Вербицкая, Радченко, 1968]. Кроме того, Н.Г. Вербицкая отметила, что, в отличие от других каменноугольных видов, у *P. planicostatus* внутри борозды, соответствующей отпечатку первичного проводящего пучка, проходит «тонкое невысокое ребрышко» неизвестной природы.

*P. planicostatus* известен из верхнекатского подгоризонта и нижней перми Тунгусской синеклизы, а также из нижней перми Кузбасса [Вербицкая, Радченко, 1968; Решения..., 1982]. Кроме того, *P. cf. planicostatus* определялся из позднекаменноугольных и раннепермских отложений Верхоянья [Толстых, 1974].

#### ***Paracalamites evenkensis Verbitskaja, 1968***

Без какого-либо описания *P. cf. evenkensis* указывался из нижней части кыгылтасской свиты (верхи карбона – низы перми) Верхоянья [Толстых, 1974], хотя типовой материал вида происходит из бургу克林ской свиты нижней перми Тунгусской синеклизы [Вербицкая, Радченко, 1968].

Судя по изображениям, приведенным Н.Г. Вербицкой, типовой материал неоднороден: часть экземпляров [там же, табл. 12, фиг. 1а, 1б, 3, 4], скорее всего, представляют собой фитолеймы и отпечатки, сохранившие строение наружной поверхности осей, которые обычно относят к роду *Paracalamitina* Zalesky; и только два экземпляра [там же, табл. 12, фиг. 2, 5] могут быть признаны за слепки сердцевинной полости типа *Paracalamites*. Вдобавок ко всему, автор вида не указала голотип. Таким образом, родовая принадлежность и диагностические признаки этого вида нуждаются в ревизии.

#### ***Paracalamites brevis Gorelova, 1973;***

#### ***Paracalamites planiusculus Goganova, 2002***

В протологе *P. brevis* [Горелова и др., 1973, с. 88] указано, что его остатки распространены только в нижней перми Кузбасса, однако в таблице распространения видов растений по разрезу Кемеровского района бассейна [там же, рис. 2] показано, что первое появление вида происходит еще в мазуровском горизонте. Помимо Кузбасса, этот вид указывался также из отложений коскызыльской, таскоринской и колдарской свит (верхи карбона – низы перми) Северного Прибалха-

нья [Сейтмуратова, 2011] и нижней перми Приморья [Meуen, 1982; Мейен, 1990а].

Основными отличительными признаками *P. brevis* являются: короткие междоузлия длиной 4–15 мм при диаметре ядер 15–40 мм; присутствие невысоких бугорков под узлом между отпечатками первичных проводящих пучков; спорадические небольшие смещения проводящих пучков по отношению к проводящим пучкам соседнего междоузлия [Горелова и др., 1973, с. 88]. Последний признак, скорее, свойственен роду *Mesocalamites*.

Практически идентичное строение слепков сердцевинной полости в районе узла, согласно описанию Л.А. Гогановой, имеет *Paracalamites planiusculus* из карабдаикской и акбидайкской свит (средний карбон) Экибастузского бассейна [Гоганова и др., 2002]. Вид Л.А. Гогановой отличается от *P. brevis* только большими размерами: диаметр слепков *P. planiusculus* 4–5 см при длине междоузлий 3 см и у него более широкие расстояния между первичными проводящими пучками.

\* \* \*

Еще несколько видов *Paracalamites* определялись (без изображений и описаний) из верхов карбона – низов перми Восточного Казахстана (майтюбинская, колдарская, нижнекызылжинская свиты и их аналоги) [Сальменова, 1982; Навозов и др., 2009; Сейтмуратова, 2011]: *P. frigidus* Neuburg, *P. decoratus* (Eichwald) Zalesky, *P. similis* Zalesky, *P. striatus* (Schmalhausen) Zalesky. Все они характерны для отложений второй половины ранней перми западного склона Урала и Печорского бассейна (см. [Нейбург, 1964]). Эти определения требуют тщательной проверки, поскольку на их основе делаются выводы о возможном происхождении пермских флор Приуралья от позднекаменноугольных флор Восточного Казахстана [Игнатъев, 2004].

#### **Род *Phyllothea* Ad. Brongniart, 1828**

#### ***Phyllothea deliquescens* (Goepfert in Tchihatcheff, 1845) Schmalhausen, 1879**

*P. deliquescens* указывался в интервале от ессеевского до алыкаевского горизонтов Кузбасса, из солёноозёрской – черногорской свит Минусинского бассейна, из катского горизонта Тунгусской синеклизы, а также из пермо-карбонных отложений Восточного Казахстана, перми

Кузбасса и Тунгусской синеклизы [Нейбург, 1948; Рассказова, 1962; Сейтмуратова, 2011].

Остатки этого вида, которые происходили из нижней перми Кузнецкого бассейна, были первоначально описаны Г.Р. Гёппертом под новым родовым названием *Anarthrocanna* Goepfert [Tchihatcheff, 1845]. Однако типовой материал вида утрачен, а по опубликованному описанию и изображениям составить о нем представление трудно. В связи с этим большинство исследователей опираются на интерпретацию, предложенную И.Ф. Шмальгаузенем [Schmalhausen, 1879].

И.Ф. Шмальгаузен, изучая коллекцию нижнепермской флоры Тунгусской синеклизы, решил, что часть присутствующих в ней членистостебельных может быть отнесена к виду Г.Р. Гёпперта, однако посчитал, что введение нового рода излишне, и этот вид следует относить к уже известному роду *Phyllothea*.

Коллекция И.Ф. Шмальгаузена сохранилась и в настоящее время находится в Геологическом институте РАН (Москва). Экземпляры, отнесенные им к *P. deliquescens*, неоднократно переизучались и изображались (см. [Залесский, 1918; Нейбург, 1948; Meyen, 1971; Мейен, 1990в]). В то же время, однозначно утверждать, что тунгусские экземпляры И.Ф. Шмальгаузена относятся к тому же виду, что и типовой материал Г.Р. Гёпперта из Кузбасса, оснований нет.

С.В. Мейен [1990в; Meyen, 1971] проанализировал литературный и доступный ему коллекционный материал из позднего палеозоя Ангариды, относимый к *P. deliquescens*, и пришел к выводу о том, что в него включаются разнообразные стерильные и фертильные побеги, принадлежность которых к роду *Phyllothea* сомнительна. Еще более сомнительными представляются находки этого вида в верхнепалеозойских отложениях Гондваны (см. [Bouveau, 1964]).

В связи с этим С.В. Мейен [Meyen, 1971] рекомендовал воздерживаться от использования видового названия *deliquescens* (и, следовательно, родового *Anarthrocanna*) к каким-либо остаткам, кроме типового материала. Однако позднее он изменил свою точку зрения и стал считать [Meyen, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983], что поскольку некоторые экземпляры *P. deliquescens* из коллекции И.Ф. Шмальгаузена демонстрируют признаки свойственные роду *Phyllopitys*, то и весь этот вид следует перенести в последний род

(подробнее об этом см. ниже при описании *Phyllopitys*).

Следует сказать еще несколько слов о взгляде Г.П. Радченко на материал И.Ф. Шмальгаузена. Он относил одни и те же экземпляры из его коллекции, то к *Sorocaulus schmalhausenii* Radczenko, то к *Koretrophyllites setosus* Radczenko, то к *Phyllothea deliquescens* [Радченко, Шведов, 1940; Андреева и др., 1956; Материалы..., 1956; Радченко и др., 1963]. О неприемлемости таких номенклатурных решений подробно написано в статье С.В. Мейена [1990в; Meyen, 1971], поэтому мы не будем на этом останавливаться.

### *Phyllothea tomiensis* Chachlov, 1931

Как неоднократно отмечалось [Нейбург, 1948; Андреева и др., 1956; Meyen, 1971; Мейен, 1990в], описания *P. tomiensis*, приводимые в различных работах В.А. Хахлова [1931, 1933, 1939], и сопровождающие их иллюстрации крайне неудовлетворительны и не дают представления о диагностических признаках вида.

Свою интерпретацию *P. tomiensis*, принятую впоследствии и некоторыми другими палеоботаниками [Толстых, 1969; Горелова и др., 1973; Баженова, 2012], предложил Г.П. Радченко [1955б; Андреева и др., 1956] и даже выделил неотип. Согласно его представлениям, к виду относятся тонкие оси диаметром не более 6 мм с междоузлиями, длина которых в 3,5–4 раза больше ширины. От узлов могут отходить единичные боковые ветви. Листья на основной оси и боковых ветвях в своей нижней части сращены в почти цилиндрическое влагалище длиной 2–7 мм. Листья по 8–16 штук в мутовке, лентовидные, их длина в свободной части 10–35 мм, ширина 0,5–1,5 мм.

*P. tomiensis* sensu Radczenko описан из мазуровского и алыкаевского горизонтов Кузбасса, из катского горизонта Тунгусской синеклизы и пачки IV малоульбинской свиты (конец карбона – начало перми) Рудного Алтая [Радченко, 1955б; Андреева и др., 1956; Толстых, 1969; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Баженова, 2012]. Без описания и изображения *P. tomiensis* указывался из алыкаевского горизонта Горловского бассейна, из бережной и белоярской свит Минусинского бассейна, из коскызыльской свиты и ее аналогов (верхи карбона – низы перми) в Северном Прибалхашье [Решения..., 1982; Сейтмуратова, 2011; Сивчиков, Донова, 2016].

**Род *Phyllopytis* Zalessky, 1935*****Phyllopytis heeri* (Schmalhausen, 1879)  
Zalessky, 1935**

Вид известен из нижнепермских отложений Кузбасса, Тунгусской синеклизы, Норильского района, Западного Верхоянья, Приморья [Schmalhausen, 1879; Нейбург, 1948; Хахлов, 1964; Meyen, 1971, 1982; Мейен, 1990а, в], также указывался из верхов алыкаевского горизонта Кузбасса [Горелова и др., 1973, рис. 10].

Первоначально вид был описан в составе рода *Cyclopitys* Schmalhausen [1879]. Типовой вид этого рода, *Cyclopitys nordenskiöldii* (Heer) Schmalhausen, принадлежит к хвойным и происходит из юрских отложений Шпицбергена. И.Ф. Шмальгаузен считал, что и *C. heeri*, обнаруженный на р. Нижняя Тунгуска, тоже принадлежит к этой группе голосеменных, и делал ошибочный вывод о юрском возрасте вмещающих отложений.

Позднее М.Д. Залесский [1918], который уже понимал, что отложения, обнажающиеся на Нижней Тунгуске, имеют позднепалеозойский возраст, предложил выделить вид *heeri* в самостоятельный род *Phyllopytis*. При этом он соглашался с И.Ф. Шмальгаузеном, что эти остатки принадлежали хвойным. Однако комбинация *P. heeri* появилась в упомянутой публикации М.Д. Залесского без какого-либо описания. Поэтому местом действительного обнаружения рода *Phyllopytis* должна считаться более поздняя статья М.Д. Залесского и Е.Ф. Чирковой [Zallesskij, Ćirkova, 1935], где был дан диагноз рода.

Согласно этому диагнозу [Ibid., p. 1114], к *Phyllopytis* (и соответственно к его единственному виду) относятся тонкие, гибкие побеги, которые несут листья, расположенные на отпечатке супротивно, но на самом деле не менее чем по три в мутовке, длинные, узколинейные, иногда дугообразные, низбегающие, однонервные. При описании вида добавлено, что его листья поперечно морщинистые. Практически идентичные диагнозы рода и вида даны в работе М.Ф. Нейбург [1948].

Постепенно мнения исследователей стали склоняться в пользу отнесения *P. heeri* к членистостебельным [Нейбург, 1948; Рассказова, 1961б; Хахлов, 1964], хотя убедительных данных, свидетельствующих об этом, не было.

С.В. Мейен [1990в; Meyen, 1971], переизучив оригиналы к работам И.Ф. Шмальгаузена [Schmalhausen, 1879] и М.Ф. Нейбург [1948], а также исследовав новый материал из Западного Верхоянья и Тунгусского бассейна, дал следующую интерпретацию этих растений. Во-первых, он показал, что так называемая «низбегающая» часть листьев представляет собой влагалище, как у представителей *Phyllothea*. Во-вторых, верхоянские образцы несли в верхней части междуузлий четыре или более мутовки пельтатных спорангиофоров типа *Tchernovia* Zalessky. В-третьих, облиственные веточки прикреплялись к безлистным стеблям типа *Paracalamites*.

Таким образом, С.В. Мейен дал новое понимание рода *Phyllopytis*. К нему он предложил относить ветвистые побеги ангарских членистостебельных с безлистным продольно-ребристым стеблем и боковыми ветками, листья которых образуют конические влагалища, более или менее прижатые к оси.

Правда, позднее С.В. Мейен [Meyen, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983; Мейен, 1990а] внес некоторую смуту в номенклатурное положение рода *Phyllopytis*. Поскольку, как отмечалось выше, некоторые членистостебельные из Тунгусского бассейна, отнесенные И.Ф. Шмальгаузеном к *Phyllothea deliquescens* [Schmalhausen, 1879], демонстрируют признаки свойственные роду *Phyllopytis*, то, по мнению С.В. Мейена, и весь этот вид следует перенести в последний род. Однако для вида *deliquescens* Г.Р. Гёппертом [Tchihatcheff, 1845] уже введен самостоятельный род *Anarthrocanna*, который старше *Phyllopytis*. В таком случае, следовало бы упразднить последний род и заменить его на *Anarthrocanna*. Чтобы этого не делать, С.В. Мейен предложил включить *Phyllopytis* в число консервируемых названий, поскольку оно широко вошло в палеоботаническую и стратиграфическую литературу.

На наш взгляд, на самом деле никакой проблемы здесь нет. Как писал сам С.В. Мейен [1990в; Meyen, 1971], доказать, что образцы И.Ф. Шмальгаузена и Г.Р. Гёпперта принадлежат одному виду практически невозможно. Поэтому названием *Anarthrocanna deliquescens* можно именовать только оригиналы Г.Р. Гёпперта. Тогда вышеупомянутые экземпляры из коллекции И.Ф. Шмальгаузена, определенные им как *Phyllothea deliquescens*, следует выделить в новый вид в составе *Phyllopytis*.

**Род *Koretrophyllites* Radczenko, 1955*****Koretrophyllites mungaticus* Radczenko, 1955**

Вид определялся из мазуровского и алыкаевского горизонтов Кузнецкого и Горловского бассейнов, одновозрастных отложений Минусинского бассейна, а также из янготойского и катского горизонтов Тунгусской синеклизы и пачки IV малоульбинской свиты Рудного Алтая [Радченко, 1955; Андреева и др., 1956; Материалы..., 1956; Радченко и др., 1963; Толстых, 1969; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Горелова, Батяева, 1988; Баженова, 2012].

Согласно описанию Г.П. Радченко [1955б], к виду относятся небольшие обильно ветвящиеся побеги, несущие мутовки из 12–20 линейно-ланцетных листьев, незначительно сросшихся между собой в своем основании. Длина листьев 5–20 мм, ширина 0,5–1 мм. Ширина осей 1,5–3,5 мм при длине междоузлий 3–12 мм. К этому же виду отнесены фертильные побеги, несущие на междоузлиях 2–3 ряда спорангиофоров.

Вид *K. mungaticus* является типовым для рода *Koretrophyllites*, который в понимании Г.П. Радченко [1955б] включает формы очень близкие к *Phyllothea*, но отличающиеся отсутствием выраженного листового влагалища.

С.В. Мейен [1990в; Meyen, 1971], который провел ревизию многих видов, включаемых в *Koretrophyllites*, показал, что на самом деле влагалище у них есть и, скорее всего, эти формы являются боковыми ветками или молодыми побегами различных филлотек. Однако С.В. Мейену не удалось переизучить типовой материал *K. mungaticus*, поскольку он утрачен. Соответственно, по его мнению, диагностические признаки рода *Koretrophyllites* остаются под вопросом. В то же время С.В. Мейен отмечал, что в верхнем палеозое Ангариды все-таки присутствуют членистостебельные без влагалищ, которые удовлетворяют диагнозу *Koretrophyllites*, предложенному Г.П. Радченко.

В связи с этим целесообразно сохранить название *Koretrophyllites* (и соответственно *K. mungaticus*) для форм без листовых влагалищ. МКБН в этом случае рекомендует выбрать неотип из форм, соответствующих описанию, данному в протологе [Радченко, 1955б]<sup>1</sup>. Возможно, на эту

роль наиболее подходят оригиналы *K. mungaticus* к монографии [Горелова и др., 1973], хранящиеся в Центральном Сибирском геологическом музее (Новосибирск), которые, как и голотип, происходят из среднего – верхнего карбона Кузбасса.

***Koretrophyllites vulgaris* Radczenko, 1955**

Вид указывался из интервала от верхней части верхотомского до мазуровского горизонта Кузбасса, из солёноозёрской, сарской и нижней части черногорской свит Минусинского бассейна, из нижней части катского горизонта Тунгусской синеклизы, из пачек II и III малоульбинской свиты (средний – верхний карбон) Рудного Алтая [Радченко, 1955б, 1957; Радченко и др., 1963; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Баженова, 2012].

К этому виду Г.П. Радченко [1955б] отнес не крупные неветвящиеся побеги с мутовками из 10–16 листьев, параллельнокрайних и суживающихся только у верхушки, незначительно сросшихся у своего основания. Длина листьев 20–38 мм, ширина 0,6–1,5 мм. Ширина осей 1,5–3 мм при длине междоузлий 5–10 мм. Позднее С.Г. Горелова [Горелова и др., 1973] уточнила, что стебли могут достигать в ширину 7 мм, а междоузлия – 20 мм. Кроме того, в одной из своих работ Г.П. Радченко [1957] добавил к диагнозу вида описание фертильных побегов, на междоузлиях которых расположены 2–3 ряда спорангиофоров.

**Под *Neokoretrophyllites* (Radczenko, 1956) Gorelova, 1973**

Первоначально *Neokoretrophyllites* был выделен Г.П. Радченко в качестве подрода в рамках *Koretrophyllites* [Материалы..., 1956]. Позднее С.Г. Горелова подняла его ранг до рода [Горелова и др., 1973].

По интерпретации Г.П. Радченко [Материалы..., 1956; Радченко и др., 1963], *Neokoretrophyllites* отличается от типичных *Koretrophyllites* более крупными размерами и суживающимися к основанию листьями. В этом он близок к роду *Annularia* Sternberg, но в отличие от последнего все его листья направлены вверх, поэтому их му-

го «низбегание листьев», что, как уже отмечалось, во многих случаях свидетельствует о присутствии листового влагалища. Поэтому при ревизии рода лучше опираться на протолог.

<sup>1</sup> В 1962 году Г.П. Радченко расширил первоначальный диагноз *Koretrophyllites* [Горелова, Радченко, 1962; Радченко и др., 1963], в частности добавив в не-

товки образуют подобие чаши, тогда как у *Annularia* листья в мутовке распростерты в одной плоскости.

Однако, как хорошо известно для современных растений, у многих видов листья даже в течение суток могут менять свое положение относительно оси растения. Такие движения называются *настическими* [Биологический энциклопедический словарь, 1989]. При увядании листья тоже часто складываются вдоль оси растения. Поэтому систематическое значение признака, используемого для разграничения родов *Neokoretrophyllites* и *Annularia*, может быть подвергнуто сомнению. В частности, М.Ф. Нейбург [1948] относил такие формы к *Annularia* (см. ниже).

### *Neokoretrophyllites elegans* (Chachlov, 1933) Gorelova, 1973

Вид известен из верхов алыкаевского горизонта и во всей нижней перми Кузбасса [Хахлов, 1933; Нейбург, 1948; Горелова и др., 1973].

Первоначально он был отнесен В.А. Хахловым [1933] к роду *Phyllothea*. Однако, как отметила М.Ф. Нейбург [1948], у этого вида отсутствуют листовые влагалища, поэтому он не может быть включен в упомянутый род. А поскольку у вида В.А. Хахлова листья суживаются к своему основанию, М.Ф. Нейбург предположила, что он может относиться к *Annularia*.

Г.П. Радченко [1955б; Материалы..., 1956; Радченко и др., 1963], обратив внимание, что у голотипа этого вида листья направлены вверх, предложил относить его к роду *Koretrophyllites*, а именно – к подроду *Neokoretrophyllites*, хотя формально новую комбинацию не ввел.

Позднее С.Г. Горелова описала этот вид уже в составе рода *Neokoretrophyllites* [Горелова и др., 1973]. При этом она включила в синонимику *N. elegans* вид *Lobatannularia abaeana* Zalesky<sup>2</sup>, установленный М.Д. Залесским [Zalesky, 1937] в перми Кузбасса. Мнение о синонимии этих видов высказывал еще ранее Г.П. Радченко [1955б, с. 91].

<sup>2</sup> М.Ф. Нейбург [1948] включала в состав этого вида еще и побеги с распростертыми мутовками листьев и потому перенесла его в род *Annularia*. Однако Г.П. Радченко [1955б] посчитал, что она смешала остатки двух разных видов. Формы, описанные М.Д. Залесским, он отнес к роду *Koretrophyllites*, тогда как аналогичные побеги с листьями, распростертыми в одной плоскости, выделил в новый вид *Annularia rarifolia* Radczenko.

В интерпретации С.Г. Гореловой [Горелова и др., 1973], к *N. elegans* следует относить мелкие побеги с мутовками по 8–12 листьев, ширина которых 0,7–2 мм. По описанию В.А. Хахлова [1933], длина этих листьев достигает 25 мм.

### *Neokoretrophyllites crassifolius* Gorelova, 1973

Вид известен из верхней части алыкаевского горизонта и нижней части нижней перми Кузбасса [Горелова и др., 1973].

По описанию С.Г. Гореловой [там же], к виду относятся относительно крупные ветвистые побеги с мутовками из 6–8 листьев, ширина которых 2–3 мм, а длина достигает 50 мм. Также она отмечает присутствие фертильных побегов, но подробно их не описывает.

Отнесение этих остатков к *Neokoretrophyllites* вызывает сомнение, поскольку, как пишет сама С.Г. Горелова [там же, с. 81], у вида отмечается «низбегание листьев», что хорошо видно на приводимых ею фотографиях. А как показал С.В. Мейен [1990в; Meyen, 1971], на самом деле часто упоминаемая во многих публикациях по ангарским членистостебельным «низбегающая» часть листьев во многих случаях представляет собой не что иное, как листовое влагалище. Поэтому обсуждаемый вид ближе к таким таксонам, как *Phyllothea* и *Phyllopitys*.

### Под *Annularia* Sternberg, 1821

#### *Annularia asteriscus* Zalesky, 1933

Вид известен из алыкаевского горизонта Кузнецкого и Горловского бассейнов, катского горизонта Тунгусской синеклизы и с эпитетом *cf.* из пачки IV малоульбинской свиты Рудного Алтая [Залесский, 1933а, б; Нейбург, 1948; Радченко, 1955б; Андреева и др., 1956; Рассказова, 1961б; Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Решения..., 1982; Горелова, Батяева, 1988; Гоманьков, Мосейчик, 2001; Баженова, 2012]. Есть указания на присутствие остатков вида в более молодых отложениях Кузбасса (промежуточный горизонт) [Ананьев А. и др., 1962; Горелова и др., 1973].

К виду относят ветвящиеся побеги членистостебельных с мутовками мелких ланцетовидных листьев. Число листьев в мутовке от 6 до 15. Они срашены в основании на незначительное расстояние. Длина листьев от 2 до 11 мм.

М.Ф. Нейбург [1948] считала, что остатки, выделенные М.Д. Залесским в *A. asteriscus*, сле-

дует относить к европейскому виду *A. microphylla* Sauv. Однако, как отмечал Г.П. Радченко [1955б; Андреева и др., 1956], у ангарских аннулярий отсутствует чередование ребер на поверхности осей в соседних междуузлиях, что может свидетельствовать о том, что ангарские формы представляют самостоятельную группу членистостебельных.

### *Annularia planifolia* Radczenko, 1955

Вид известен в отложениях от верхов алыкаевского горизонта до середины перми Кузбасса, а также в нижнепермских отложениях Горловского бассейна, Тунгусской синеклизы и Приморья [Радченко, Шведов, 1940; Радченко, 1955б; Андреева и др., 1956; Ананьев А. и др., 1962; Бетехтина, Сухов, 1968; Горелова и др., 1973; Мейен, 1982; Мейен, 1990а]. Кроме того, он указывался с эпитетом cf. из белоярской свиты Минусинского бассейна [Сивчиков, Донов, 2016].

Впервые видовое название *A. planifolia* было предложено Г.П. Радченко в 1940 году [Радченко, Шведов, 1940]. Однако датой действительного обнародования вида должен считаться 1955 год, когда было дано описание вида и выделен его голотип [Радченко, 1955б]. Ранее включаемые в него формы выделялись Г.П. Радченко [1934] в качестве варьета введенного им же другого вида – *Annularia lanceolata* Radczenko var. *tenuinervis* Radczenko.

К *A. planifolia* относят побеги членистостебельных с мутовками крупных ланцетовидных листьев. В каждой мутовке от 14 до 20 листьев. Листья достигают в длину 18–55 мм. Г.П. Радченко [1955б; Андреева и др., 1956] утверждал, что листья в мутовках свободны до основания, однако, по данным М.Ф. Нейбург [1948] и О.А. Бетехтиной и С.В. Сухова [1968], они могут срастаться на незначительном расстоянии без образования влагалища.

### Род *Annulina* Neuburg ex Rasskazova, 1961

#### *Annulina longifolia* (Gorelova, 1973) Gorelova, 1988

Вид характерен для низов перми Кузбасса (промежуточный горизонт), однако первое его появление отмечается в верхней части алыкаевского горизонта Кемеровского района Кузбасса [Горелова и др., 1973, рис. 2].

Согласно описанию С.Г. Гореловой [Горелова и др., 1973], к *A. longifolia* относят ветвистые узкие побеги шириной 3–6 мм с междуузлиями длиной 40–80 мм. Их листья лентовидные, могут достигать в длину 90 мм, на большем своем протяжении параллельнокрайние, постепенно сужаются к основанию и к заостренной верхушке. Базальные части сращены между собой на расстоянии 10 мм в цилиндрическое влагалище.

Первоначально этот вид был отнесен С.Г. Гореловой [там же] к роду *Gamophyllites* Radczenko, выделенному Г.П. Радченко [Горелова, Радченко, 1962]. Этот таксон очень близок к родам *Annularia*, *Annulina* и *Phyllothea*. Согласно интерпретации С.Г. Гореловой [Горелова и др., 1973], различия между этими родами следующие. *Gamophyllites* отличается от *Annularia* образованием листового влагалища, а от *Annulina* – формой влагалища: у последнего рода листья в мутовке срастаются на различную длину, поэтому верхний край влагалища скошен, а плоскость, в которой распростерты свободные части листьев, расположена под острым углом к оси. От *Phyllothea*, к которому *Gamophyllites* близок образованием симметричного влагалища, род Г.П. Радченко отличается формой листьев: у последнего листья параллельнокрайние или сужаются к основанию, тогда как у первого они немного расширяются книзу.

В то же время, С.В. Мейен [Meyen, 1971] показал, что типовые виды родов *Gamophyllites* и *Annulina* (*G. iljinskiensis* Radczenko и *A. neuburgiana* (Radczenko) Neuburg соответственно) несут скошенные влагалища и являются таксономическими синонимами. Поэтому и эти оба родовых названия – синонимы, старшим из которых является *Annulina*<sup>3</sup>.

Позднее под влиянием С.В. Мейена С.Г. Горелова перенесла *Gamophyllites longifolius* Gore-

<sup>3</sup> Хотя впервые название *Annulina* было предложено в работе М.Ф. Нейбург [1954], местом его действительного обнародования должна считаться работа Е.С. Рассказовой [1961б], где впервые был опубликован его диагноз. *Gamophyllites* же был обнародован позднее [Горелова, Радченко, 1962].

Кроме того, С.В. Мейен [1990а, в; Meyen, 1971, 1982] предполагал, что таксономическим синонимом *Annulina* является род *Umbellaphyllites* Rasskazova [Рассказова, 1961а], который был обнародован на несколько месяцев раньше, чем *Annulina*. В то же время требуются дополнительные исследования, чтобы подтвердить или опровергнуть это утверждение.

lova в род *Annulina* [Горелова, Батяева, 1988]<sup>4</sup>. Однако такое решение кажется нам несколько поспешным. Согласно описанию самой С.Г. Гореловой, изложенному выше, листовое влагалище у обсуждаемого вида симметричное. Из приводимых ею фотографий также складывается впечатление, что свободные части листьев распростерты в плоскости, перпендикулярной оси. Если все это верно, этот вид не может быть отнесен к *Annulina*.

Возможно, С.Г. Горелова была права, выделяя такие формы (с правильным влагалищем и суживающимися к основанию листьями) в особый род, однако он не может называться *Gamophyllites* по вышеизложенным основаниям. Для уточнения систематического положения обсуждаемого вида необходим пересмотр его типового материала.

К сожалению, С.Г. Горелова не описала характер ветвления представителей своего вида и особенности ветвей разного порядка. Как продемонстрировал С.В. Мейен [Meуen, 1971, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983; Мейен, 1990а, в], для систематики *Phyllothea*-подобных растений имеет значение не только строение мутовок листьев, но и особенности расположения боковых веток, присутствие или отсутствие листьев на главной оси, а также расположение фертильных зон. Можно предполагать, что аналогичные особенности важны для разграничения родов *Annularia*-подобных растений.

### Под *Asterophyllites* Ad. Brongniart, 1828

#### *Asterophyllites coniferiformis* Gomankov et Mosseichik

Вид известен только из верхней части мазуровского горизонта Кузбасса [Гоманьков, Мосейчик, 2001].

Авторы вида относят к нему мелкие побеги, представленные двумя порядками ветвления. Оси предпоследнего порядка имеют ширину 1,2–1,6 мм, длина их междуузлий 5–7 мм, они несут мутовки из приблизительно 15 листьев, которые направлены вверх под острым углом к оси и,

возможно, слиты при основании. Ширина этих листьев 0,5 мм, длина 4–6 мм, а верхушка заостренная. От каждого узла отходят 1–2 ветви последнего порядка, которые, очевидно, выходят из пазух листьев. Боковые ветви несут листья шириной 0,3–0,4 мм, длиной 2 мм, с закругленной верхушкой. Мутовки на боковых ветвях расположены так часто, что листья нижележащей мутовки перекрывают вышележащую узловую линию.

Эти остатки очень напоминают описание и рисунки *Koretrophyllites mungaticus*, типовой материал которого, как отмечалось выше, утерян. Только у *A. coniferiformis* более мелкие размеры. Нельзя исключать, что обсуждаемый вид является лишь молодыми побегами *K. mungaticus*.

Действительно, строение стерильных побегов родов *Asterophyllites* и *Koretrophyllites* (как его описал Г.П. Радченко [1955б] в протологе) очень схоже. Возможно, это сходство является всего лишь параллелизмом. Большинство известных еврамерийских видов *Asterophyllites* представляют собой боковые побеги членистостебельных с главными осями типа *Calamites* Sternberg [Boureau, 1964; Taylor et al., 2009]. В карбоне Ангариды оси такого типа неизвестны.

### Под *Angarotheca* Chachlov, 1948

#### *Angarotheca originalis* Chachlov, 1948

В качестве нового вида и рода В.А. Хахлов [1948] описал, по его мнению, фертильные побеги членистостебельных из алыкаевского горизонта Кузбасса. Из описания В.А. Хахлова следует, что растение представлено ребристыми осями диаметром 15–25 мм с междуузлиями длиной 20 мм; в узлах находятся 2–3 боковых «колоса яйцевидной формы» длиной 25 мм, которые «состоят из округлых мелких чешуек, черепицеобразно налегающих друг на друга» [там же, с. 171]. Выше по тексту он называет эти фертильные структуры то «оригинальными плодами», то «органами плодоношения». Иными словами, это описание недостаточно внятно и содержит очевидную терминологическую бессмыслицу. Плохо изданные фотографии оригиналов никак не способствуют прояснению ситуации.

Однако, основываясь только на этом тексте, Г.П. Радченко [1957, с. 42], силой фантазии, уже описывает фруктификации *Angarotheca* как «простые одиночные обратнойцевидной формы

<sup>4</sup> Одно из ранних упоминаний комбинации *Annulina longifolia* (Gorelova) Gorelova встречается в статье С.В. Мейена [Meуen, 1982]. Однако местом действительного обнародования этой комбинации, вероятно, следует считать работу [Горелова, Батяева, 1988, с. 172], где была дана ссылка на базионом.

плотные шишки, сидевшие по 2–3 в узлах и состоявшие из многочисленных “спорангиефоров” с плотно прилежавшими друг к другу щитовидными верхушками, как у шишки *Equisetum*». Более того, он утверждает, что такие фруктификации, вероятнее всего, были свойственны вегетативным осям с листвой типа *Annularia* и сердцевинными отливами типа *Paracalamites*. Далее он делает заключение о том, что эти членистостебельные «заслуживают выделения в самостоятельную группу» и «должны получить особое наименование, так как применявшиеся для отдельных частей этих растений родовые названия *Annularia*, *Paracalamites* и *Angarotheca* имеют характер палеоботанических терминов и не могут быть использованы для обозначения систематических категорий» [там же]. Он и вводит такое наименование – *Arocalamites* Radczenko, а на его основе выделяет новое семейство *Arocalamitaceae* Radczenko (в другом месте он называет это семейство *Arocalamagiaceae* [Андреева и др., 1956]).

Хотя, с чисто формальной точки зрения, выделение двух последних таксонов нарушает правила МКБН, они попали в весьма авторитетную сводку Э. Буро по ископаемым членистостебельным [Boureau, 1964], причем французский исследователь отнес к *Arocalamitaceae* еще и роды *Neocalamites* Halle и *Neocalamostachys* Kon'no.

Справедливости ради следует отметить, что в вышедшей почти одновременно советской сводке на ту же тему [Радченко и др., 1963] *Arocalamitaceae* и *Angarotheca* не упоминаются. В этой работе Г.П. Радченко относит *Paracalamites* к другому своему семейству – *Sorocaulaceae* Radczenko<sup>5</sup>, а насчет сибирских *Annularia* предполагает, что они могли принадлежать еще неизвестной группе членистостебельных.

Двадцать лет спустя С.В. Мейен [Meуen, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983] переизучил типовой материал *Angarotheca originalis* и пришел к выводу о том, что «у этого членистостебельного в узлах есть агрегаты непонятных вздутий. Считать их стробилами нет оснований» [Мейен, 1990а, с. 145]. Таким образом, и фактически самостоятельность «*Arocalamitaceae*» не подтвердилась.

<sup>5</sup> Семейство основано Г.П. Радченко [19556] на его же роде *Sorocaulus* Radczenko, который установлен для облиственных побегов из перми Кузнецкого и Тунгусского бассейнов. С.В. Мейен [1990б; Meуen, 1971] показал, что этот род является младшим синонимом *Phyllothea*.

И хотя результаты этих своих исследований С.В. Мейен потрудился опубликовать как на русском, так и на английском языках, миф об «апокаламитах» продолжает гулять по отечественной и зарубежной палеоботанической литературе [Тахтаджян, 1986; Brea, Artabe, 1999; и др.]<sup>6</sup>.

## Род *Tchernovia* Zalessky, 1929

### *Tchernovia ungensis* Gorelova, 1973

Вид определялся из верхней части алыкаевского горизонта и вышележащего промежуточного горизонта Кузбасса, из катского горизонта Тунгусской синеклизы [Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978; Meуen, 1982; Мейен, 1990а], а также из верхней части береговой и белоярской свиты Минусинского бассейна [Сивчиков, Донов, 2016]<sup>7</sup>.

С.Г. Горелова [Горелова и др., 1973] отнесла к этому виду фрагменты фертильных побегов длиной до 7 см и шириной 1,5–2 см, сплошь покрытые плотно расположенными спорангиофорами, формирующими горизонтальные и вертикальные ряды. Щитки спорангиофоров имеют форму, приближающуюся к квадрату со стороной 1–3 мм. Детальное строение спорангиофоров неизвестно.

Соотношение этих остатков со стерильными побегами также неясно.

<sup>6</sup> С сожалением приходится отметить, что этот миф вошел и в «Большую российскую энциклопедию». В ней за авторством С.А. Афонина размещена следующая статья (<https://bigenc.ru/biology/text/1824422#>):

«АПОКАЛАМИТЫ (*Arocalamitaceae*), вымершее семейство хвощевидных. Ок. 20 видов, 2 рода: *Arocalamites* из ср. карбона – нижнего триаса Зап. Сибири, *Neocalamites* из верхней перми – ср. юры Евразии, Гренландии и Юж. Африки. Внешне напоминали хвощи, но имели большие размеры (выс. 2–3 м при диаметре ствола 10–12 см). Узкие листья (длиной до 20 см) размещались мутовчато (иногда до 80–100 в одном узле), не срастаясь основаниями. На выходящих из узла длинных ножках располагались одиночные спороносные колоски – стробилы. А. предположительно занимают промежуточное положение между каламитами и хвощами».

<sup>7</sup> В работе В.Е. Сивчикова и Н.Б. Доновой этот вид упоминается как *Equisetinostachys ungensis* (Gorelova) Sivtchikov. Однако эта комбинация не была валидно опубликована, и почему В.Е. Сивчиков отнес этот вид к роду *Equisetinostachys* Rasskazova остается неясным.

\* \* \*

Кроме того, остатки типа *Tchernovia* определялись в отложениях верхней части карбона и низов перми в Восточном Казахстане [Навозов и др., 2009; Сейтмуратова, 2011].

Определение *Tchernovia kuznetskiana* Neuburg в таубинской свите Северо-Восточного Казахстана и долинской свите Карагандинского бассейна (средний карбон) [Навозов и др., 2009; Ошуркова, 1967] вызывает сомнения, поскольку этот вид известен только в нижней перми Кузбасса [Нейбург, 1948; Горелова и др., 1973].

## Род *Eirene* Gorelova, 1973

### *Eirene asteriscus* Gorelova, 1973

Род *Eirene* с единственным видом известны только из верхней части алыкаевского горизонта Кузбасса [Горелова и др., 1973; Gorelova, 1978].

К этому монотипному роду С.Г. Горелова отнесла побеги с тремя порядками ветвления, ребра в междоузлиях которых не чередуются. Основная ось безлистная, шириной 4–7 мм при длине междоузлий 30–35 мм. Листья присутствуют только на ветвях предпоследнего и последнего порядков. В мутовках до 20 листьев, которые достигают в длину 5 мм при ширине 0,2 мм и могут быть незначительно сращены в основании. Листья направлены вверх.

Побеги несут фертильные образования, которые С.Г. Горелова описывает следующим образом [Горелова и др., 1973, с. 95]: «Спороносные колосья собраны в компактные стробилы или представлены более рыхлыми образованиями на верхушках вегетативных побегов с укороченными междоузлиями. Компактные стробилы сидят на ветвях почти под прямым углом, имеют длину 20–25 мм, ширину 5 мм. Состоят из плотно расположенных, чередующихся 8–10 мутовок стерильных листьев и спорангиофор. <...> Спорангиофоры расположены в пазухе неплодущих листьев под острым углом к оси колоска и несут (как будто) по 4 яйцевидных спорангия». Брактеи при этом аналогичны листьям на стерильной части побега.

## Род *Calamostachys* Schimper, 1869

### *Calamostachys* sp.

Стробилы с таким определением были изображены С.В. Мейеном в двух его статьях

[Meyen, 1982; Мейен, Меньшикова, 1983] (см. также [Мейен, 1990a]). Материал происходил из алыкаевского горизонта Кузбасса.

Хотя детальное описание стробил в этих работах отсутствует, по очень хорошо сделанному С.В. Мейеном рисунку можно судить о строении этих фруктификаций. На верхушке ребристой оси располагаются три стробила. Стробилы состоят из чередования рядов брактеей и рядов пельтатных спорангиофоров. Брактеи вытянуто-треугольной формы с заостренной верхушкой, изгибаются вверх. На верхушке стробила находится пучок из аналогичных листьев. Ножка спорангиофоров прикрепляется перпендикулярно к оси стробила между рядами брактеей. Снизу к щитку спорангиофора прикрепляются яйцевидные спорангии, число которых неясно.

С.В. Мейен отмечает, что эти стробилы в захоронении ассоциируют с листвой *Annularia asteriscus* и осями, сходными с *Paracalamites* и *Paracalamitina*.

Фрагменты верхушек очень похожих стробил из верхней части мазуровского горизонта Кузбасса были изображены А.В. Гоманьковым и Ю.В. Мосейчик [2001] и определены тоже как *Calamostachys* sp., но детально не описаны. В одном захоронении с этими остатками встречаются вегетативные оси *Asterophyllites coniferiformis*, *Phyllothea* ex gr. *turnaensis*, *Paracalamites* sp. А.В. Гоманьков склонен связывать эти фруктификации с первым видом.

## Род *Bowmanites* Binney, 1871

### *Bowmanites zavialovensis* Gomankov et Mosseichik, 2001

Единственный экземпляр этого вида описан из верхней части алыкаевского горизонта Кузбасса [Гоманьков, Мосейчик, 2001]. Он представлен отпечатком небольшого фрагмента стробила, который состоит из чередования мутовок брактеей и спорангиофоров. Брактеи вытянуто-треугольной формы с заостренной верхушкой. Спорангиофоры прикрепляются непосредственно к оси стробила. Спорангиофор состоит из ножки и крестообразного терминального щитка. По углам каждой лопасти щитка находятся по два шаровидных спорангия.

А.В. Гоманьков предположил возможную связь этих фруктификаций с вегетативными побегами *Sphenophyllum denticulatum*, ассоции-

рующими с ними в одном захоронении. Кроме того, в этом фитоориктоценозе встречаются ос-

татки *Phyllothea* sp., *Paracalamites* sp., *Annularia asteriscus* и *Barakaria obrutschewii*.

### Развитие взглядов на надродовую систематику каменноугольных членистостебельных Ангариды

До середины XX столетия позднепалеозойские членистостебельные Ангариды включали в надродовые группы, которые были ранее установлены на еврамерийском материале. Так, в монографии М.Ф. Нейбург [1948], где дано первое систематическое описание каменноугольных ангарских членистостебельных, по всей видимости, использована система надродовых таксонов из учебника А.Н. Криштофовича [1933], которая, в свою очередь, основана на классификации А. Энглера [Engler, 1898] (табл. 2).

Позднее в отечественной литературе на смену устаревшей системе А. Энглера пришла классификация, разработанная А.Л. Тахтаджяном [1950]. В то же время, она мало отражала данные об ископаемых флорах Ангариды, поэтому Г.П. Радченко [Радченко и др., 1963] на основе своих исследований ангарских флор предложил модифицированный вариант системы А.Л. Тахтаджяна (табл. 2). Представления Г.П. Радченко во многом повлияли на предложенную в те же годы классификацию Э. Буро [Bougeau, 1964] (табл. 2). Семейства, предложенные Э. Буро, затем вошли в последнюю версию системы А.Л. Тахтаджяна [1986], которая популярна и донныне.

Работы С.В. Мейена [1990а, б, в; Мейен, Меньшикова, 1983; Meyen, 1971, 1982] показали два существенных недостатка систем Г.П. Радченко и Э. Буро. Во-первых, как уже отмечалось, семейства *Sogocaulaceae* и *Arocalamitaceae* основаны на материале, строение которого было ошибочно интерпретировано, что подрывает таксономический базис обоих семейств. Во-вторых, эти классификации преимущественно опирались на морфологию дисперсных вегетативных частей. Однако, как было показано неоднократно, строение вегетативных органов растений разных систематических групп могут демонстрировать параллелизмы и множественные сходства. Поэтому такие классификации будут неизбежно искусственными.

Для того чтобы добиться большей естественности, С.В. Мейен предлагал использовать следующий подход: «В единую с ныне живущими растениями естественную классификацию должны включаться только хорошо изученные роды, у которых известно соотношение генеративных и

вегетативных частей. На таких родах, названия которых введены для генеративных частей (их большее значение для систематики доказано многолетней практикой), и должны основываться ископаемые надродовые таксоны естественной классификации» [Мейен, 1990б, с. 69–70]. Эта идея была реализована в составленном им руководстве по палеоботанике [Мейен, 1987; Meyen, 1987] (табл. 2).

Согласно С.В. Мейену [Мейен, Меньшикова, 1983], среди ангарских членистостебельных четко выделяется эндемичная группа с фруктификациями типа *Tchernovia*, облиственными осями типа *Phyllothea* и *Phyllopitys*, сердцевинными отливами *Paracalamites* – семейство *Tchernoviaceae*.

С.В. Мейен [1990а; Meyen, 1982] наметил также еще одну группу, в которой сочетаются облиственные побеги *Annularia asteriscus*, стволы типа *Paracalamites* и стробилы типа *Calamostachys*. Последнее обстоятельство позволяло эти остатки включать в выделенное им семейство *Calamostachyaceae* [Мейен, 1990б; Meyen, 1978], основу которого составляют представители еврамерийской флоры. Однако, как отмечалось выше, эти стробилы детально не описаны, а потому существование каламостахиевых в Ангариде требует подтверждения.

Кроме того, С.В. Мейен [Мейен, Меньшикова, 1983] отмечал, что другие *Annularia*-подобные побеги из Ангариды могли обладать иным типом стробилов, поэтому их систематическое положение неясно.

Широко распространенные в ангарском карбоне побеги *Sphenophyllum* С.В. Мейен [1990а; Meyen, 1982] был склонен сблизить с еврамерийскими сфенофиллами. В то же время, у еврамерийских сфенофиллов известны фруктификации различного строения, что говорит в пользу того, что они принадлежали различным естественным группам (см. [Мейен, 1987; Meyen, 1987]). Из них наиболее хорошо изученным является семейство *Bowmanitaceae*, к которому С.В. Мейен [1990б; Meyen, 1978] относил растения со стробилами типа *Bowmanites*.

Долгое время фруктификации, находимые в карбоне Ангариды совместно с побегами

Таблица 2

Надродовая систематика каменноугольных членистостебельных Ангариды по разным авторам

Нейбург, 1948	Радченко и др., 1963	Boureau, 1964	Мейен, 1987, 1990б
<p>Класс <i>Sphenophyllales</i>                      Род <i>Sphenophyllum</i>                      Класс Equisetales                      Род <i>Phyllothea</i>                      Класс Calamariales                      Род <i>Paracalamites</i>                      Род <i>Annularia</i></p>	<p>Тип Arthropsidea (<i>Sphenopsida</i>)                      Класс Equisetinae                      Порядок Sphenophyllales                      Семейство Sphenophyllaceae                      Род <i>Asterocalamitopsis</i>                      Род <i>Sphenophyllum</i>                      Род <i>Wovmanites</i>                      Порядок Astero-calamitales                      Семейство Astero-calamitaceae                      Род <i>Asterocalamites</i>                      Семейство Sorocaulaceae                      Род <i>Sorocaulus</i>                      Род <i>Koretrophyllites</i>                      Подрод <i>Neokoretrophyllites</i>                      Род <i>Phyllothea</i>                      Род <i>Paracalamites</i>                      Порядок Equisetales                      Семейство Calamitaceae                      ? Род <i>Annularia</i>                      Род <i>Mesocalamites</i>                      Род <i>Asterophyllites</i>                      Род <i>Calamostachys</i>                      Семейство Autophyllaceae                      Род <i>Autophyllites</i>                      Род <i>Dichophyllites</i></p>	<p>Отдел Sphenophyta                      Класс Sphenopsida                      Порядок Sphenophyllales                      Семейство Sphenophyllaceae                      Род <i>Sphenophyllum</i>                      Род <i>Sphenophyllostachys</i> (= <i>Wovmanites</i>)                      Порядок Equisetales                      Семейство Archaeo-calamitaceae                      Род <i>Archaeocalamites</i> (= <i>Asterocalamites</i>)                      Семейство Autophyllitaceae                      Род <i>Asterocalamitopsis</i>                      Род <i>Autophyllites</i>                      Род <i>Dichophyllites</i>                      Семейство Aro-calamitaceae                      Род <i>Aro-calamites</i>                      Род <i>Angarotheca</i>                      Семейство Calamitaceae                      Род <i>Calamites</i>                      Подрод <i>Mesocalamites</i>                      Род <i>Calamostachys</i>                      Семейство Sorocaulaceae                      Род <i>Sorocaulus</i>                      Род <i>Koretrophyllites</i>                      Подрод <i>Neokoretrophyllites</i>                      Семейство Phyllothesaceae                      Род <i>Phyllothea</i>                      Род <i>Annularia</i>                      Род <i>Gatophyllites</i>                      Орган-роды, которые могут принадлежать нескольким семействам                      Род <i>Paracalamites</i>                      Род <i>Annularia</i>                      Род <i>Asterophyllites</i></p>	<p>Отдел Pteridophyta                      Класс Equisetopsida (<i>Articulatae</i>)                      Подкласс Wovmanitidae                      Род <i>Sphenophyllum</i>                      Порядок Wovmanitales                      Семейство Wovmanitaceae                      Род <i>Wovmanites</i>                      Подкласс Equisetidae                      Порядок ?                      Семейство Archaeo-calamitaceae                      Род <i>Archaeocalamites</i> (= <i>Asterocalamites</i>)                      Порядок Calamostachyales                      Семейство Calamostachyaceae                      Род <i>Mesocalamites</i>                      Род <i>Calamostachys</i>                      Порядок Equisetales                      Семейство Tchernoviaceae                      Род <i>Tchernovia</i>                      Род <i>Phylloptys</i>                      Сателлитные роды класса Equisetopsida                      Род <i>Annularia</i>                      Род <i>Paracalamites</i>                      Род <i>Phyllothea</i>                      Род <i>Asterophyllites</i></p>

*Sphenophyllum*, не изучались. Существует единственное описание, сделанное уже после смерти С.В. Мейена, фрагмента стробила, найденного в Кузбассе в ассоциации со *Sphenophyllum denticulatum* и отнесенного к роду *Bowmanites* [Гоманьков, Мосейчик, 2001] (см. выше). Фрагментарная

сохранность этого стробила и отсутствие данных о содержащихся в нем спорах не дает полной уверенности в правильности его отнесения к *Bowmanites*. Поэтому присутствие семейства *Bowmanitaceae* в Ангариде требует дополнительных подтверждений.

### Заключительные замечания

К сожалению, в обозримом будущем многие проблемы, обозначенные в настоящей статье, по всей видимости, не найдут решения. Как писал С.В. Мейен [2009, с. 55], палеоботаника – типично «малая» наука, в ней число активно работающих специалистов невелико (а сейчас их осталось совсем мало. – Ю.М.). В связи с этим в таких науках «происходит четкое деление поля деятельности на “сферы влияния”, которые на долгое время отдаются “на откуп” узкому кругу лиц. Поэтому полученные результаты не подвергаются разносторонней проверке независимыми наблюдателями».

В то же время, для решения очерченных проблем не обойтись без кропотливой работы по переизучению типовых материалов, разбросанных по разным городам и весям нашей необъятной страны, а во многих случаях необходимы новые сборы, причем в труднодоступных районах. Кое-что из собранных ранее материалов уже утрачено безвозвратно, а сколько еще будет утрачено пока до их изучения у кого-то дойдут руки!

Стоит особо подчеркнуть и непреходящую важность тщательной подготовки палеоботанических материалов к публикации, с уделением особого внимания детальности описаний, качеству рисунков и фотографий. И как показывает представленный обзор, тщательные прорисовки остатков ископаемых растений не менее значимы, чем их фотографии. С.В. Мейен недаром учил, что растительный остаток не изучен, пока он не отрисован!

À propos, хочется обратить внимание на еще одно явление, получившее распространение уже в XXI веке – публикацию палеоботанических описаний в «электронных» изданиях. Причем даже Международный кодекс ботанической номенклатуры позволяет обнародовать новые таксоны в подобных публикациях. Думается, это опасная практика: экземпляры бумажных изданий где-нибудь в частных или общественных библиотеках, переходя от одного владельца к другому, при всех мировых катаклизмах сохраняются столетиями, а переживут ли электронные архивы эпохи экономических кризисов, смену

политических режимов или очередную мировую войну?! Сомневаюсь.

В то же время, говоря о качестве палеоботанических публикаций, мы не должны слишком строго судить тех, кто, быть может, в силу своего скромного служебного положения, недостатка научной подготовки и, наконец, чисто технически не смог соблюсти все требования к представлению своих материалов – из-за отсутствия необходимых условий для работы, ограничений, накладываемых издательствами, высокими управленческими инстанциями и другими препонами. Приходится работать и с такими невысокого качества публикациями, поскольку других свидетельств о флорах тех или иных районов и стратиграфических интервалов просто нет.

\* \* \*

Конечно, многие достоинства и недостатки палеоботанических публикаций связаны с личностными особенностями их авторов и взаимоотношениями в научной среде, что также подчеркивал С.В. Мейен [2009]. Например, дефекты работ Г.П. Радченко были бы еще долго скрыты от научной общественности, если бы тяжелые межличностные отношения между ним и М.Ф. Нейбург, унаследованные от нее С.В. Мейеном, не побудили учителя и ученика с особой придирчивостью читать работы Г.П. Радченко. Хотя надо отдать должное Г.П. Радченко – он отчасти прислушался к этой критике, что видно по его позднейшим публикациям. В то же время, это не помешало ему «отомстить», написав разгромный отзыв на докторскую диссертацию С.В. Мейена, в котором он, в свою очередь, тщательнейшим образом вскрыл недостатки в методах работы самого С.В. Мейена (см. [Игнатъев, Мосейчик, 2018]). Однако, на мой взгляд, у таких высоко одаренных людей, как С.В. Мейен, подобные противостояния только стимулируют научное творчество. Как отмечал в свое время известный философ и методолог Г.П. Щедровицкий, чтобы сделать что-то серьезное в науке, надо чему-то противопоставиться.

С другой стороны, конфликт Нейбург – Радченко был связан также с тем, что нередко ученые не отделяют себя от своих идей и результатов. Это их жизнь, их кровь, их самое дорогое достояние – то, что должно остаться после их ухода из жизни. Поэтому каждый выпад в сторону идейной составляющей воспринимается как нападение на ее создателя или адепта лично. Однако мы знаем примеры исследователей, которые относились к этому проще, без «звериной серьезности» и даже с юмором. Например, В.А. Хахлов, по рассказам очевидцев, на критику своих палеоботанических работ с улыбкой отвечал: «И не такие ошибки делали!» [120 лет..., 2013]. Подобное легковесное отношение, увы, не способствовало улучшению качества работ Хахлова, работы которого, как уже говорилось, принято игнорировать.

Многие воззрения сохраняются долгие годы, вне зависимости от их справедливости, но благодаря авторитету их харизматичного автора. Так иногда обстояло и обстоит дело среди непосред-

ственных учеников и последователей Г.П. Радченко, М.Ф. Нейбург, С.В. Мейена и других видных палеоботаников.

Не последнюю роль в признании идей могут играть высокие ученые степени и звания, в том числе, не соответствующие реальным научным заслугам их номинального обладателя. Например, думается, что именно по этой причине система членистостебельных французского академика Э. Буро [Bougeau, 1964] вошла в систему высших растений отечественного академика А.Л. Тахтаджяна [1986].

\* \* \*

Нередко у вполне серьезных ученых и философов можно прочитать, что история, и история науки здесь не исключение, ничему не учит. Во многих случаях, безусловно, так, но бывают и исключения. Резюмируя сказанное, хочется надеяться: история изучения членистостебельных карбона Ангариды все же послужит полезным подспорьем для будущих исследований.

*Работа выполнена в рамках темы госзадания Геологического института РАН.*

## Литература

- 120 лет со дня рождения В.А. Хахлова // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2013. – Т. 8. – С. 85–92.
- Акулов Н.И. Осадочные бассейны Ангариды. – Новосибирск: ГЕО, 2010. – 222 с.
- Ананьев А.Р. Девонская система: Растения // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. I. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 279–296.
- Ананьев А.Р. Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959. – 99 с.
- Ананьев А.Р. Девонская система. Описание руководящих форм: Thelomorphyta. Высшие растения // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. II. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1960. – С. 578–600 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 20).
- Ананьев А.Р., Кордэ К.Б., Михайлова Ю.В., Парфенова М.Д., Сухов С.В. Каменноугольная система. Описание руководящих форм: Plantae. Растения // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. III. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1962. – С. 220–247 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 21).
- Ананьев В.А. Основные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. – 85 с.
- Андреева Е.М., Мандельштам М.О., Радченко Г.П., Ротай А.П., Халфин Л.Л., Яворский В.И. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна. – М.: Госгеолтехиздат, 1956. – 411 с.
- Андреева Е.М., Петросян Н.М., Радченко Г.П. Новые данные по фитостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области // Материалы по фитостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области – Л.: ВСЕГЕИ, 1962. – С. 23–59 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 70).
- Атлас позднепалеозойской флоры Норильского района. – Л., 1969. – 110 с.
- Баженова Я.А. Каменноугольная флора Рудного Алтая: состав, стратиграфическое и палеогеографическое значение. – Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012. – 237 с.
- Бетехтина О.А., Сухов С.В. Фауна и флора верхнепалеозойских отложений Горловского бассейна. – М.: Наука, 1968. – 140 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики. Вып. 23).
- Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. – М.: Сов. энциклопедия, 1989. – 864 с.
- Борсук М.О., Радченко Г.П. Новый карагандинский представитель аутофиллитаций // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. I. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 34–37.
- Вербицкая Н.Г., Радченко Г.П. Новые паракалалиты Сибири и Дальнего Востока // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. II. Ч. I. – М.: Недра, 1968. – С. 26–37.

- Гоганова Л.А., Лопатина А.И., Мамутова С.Б. Атлас каменноугольной флоры и фауны Экибастузского угольного бассейна. – Караганда, 2002. – 151 с.
- Гоманьков А.В., Мосейчик Ю.В. О еврамерийских членистостебельных в каменноугольной флоре Кузбасса (местонахождение Завьялово) // Палеонтол. журн. – 2001. – № 6. – С. 84–90.
- Горелова С.Г., Батяева С.К. Описание органических остатков: Растения // Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 118–132, 168–182.
- Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л. Фитостратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна. – Кемерово: Кемеровское книжное изд-во, 1973. – Ч. I, 170 с.; Ч. II, 120 с. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 140).
- Горелова С.Г., Радченко Г.П. Важнейшие позднепермские растения Алтае-Саянской горной области // Материалы к фитостратиграфии верхнепермских отложений Алтае-Саянской горной области. – Л.: Госгеолтехиздат, 1962. – С. 39–242 (Тр. ВСЕГЕИ. Т. 79).
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. – М.: Наука, 1976. – 279 с. (Тр. Совм. сов.-монг. геол. эксп. Вып. 19).
- Залесский М.Д. Палеозойская флора ангарской серии // Тр. Геол. ком. Нов. сер. – 1918. – Вып. 174. – С. 1–76.
- Залесский М.Д. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I // Изв. АН СССР. Отд. матем. и ест. наук. – 1933а. – № 8. – С. 1213–1258.
- Залесский М.Д. О подразделении и возрасте антраколитовой системы Кузнецкого бассейна на основании ископаемой флоры // Изв. АН СССР. Отд. матем. и ест. наук. – 1933б. – № 4. – С. 597–630.
- Игнатьев И.А. Эволюция фитохорий и флор перми Западной Ангариды // Растительный мир в пространстве и времени. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 85–127.
- Игнатьев И.А., Мосейчик Ю.В. Георгий Павлович Радченко: геолог-палеоботаник // Палеобот. временник. – 2018. – Вып. 3. – С. 87–90.
- Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. – Л.: ОНТИ НКТП, 1933. – 326 с.
- Материалы по палеонтологии: Новые семейства и роды. – М.: Госгеолтехиздат, 1956. – 356 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Вып. 12).
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справ. пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (Обзор) // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 131–223.
- Мейен С.В. Палеоботаническая таксономия и номенклатура: необходимость нового подхода // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 49–76.
- Мейен С.В. *Phyllothesca*-подобные растения из верхнепалеозойской флоры Ангариды // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990в. – С. 17–49.
- Мейен С.В. М.Ф. Нейбург – 40 лет служения «малой» науке // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2009. – Т. 1. – С. 55–71.
- Мейен С.В., Меньшикова Л.В. Систематика верхнепалеозойских членистостебельных семейства *Tschnopniaceae* // Бот. журн. – 1983. – Т. 68. – № 6. – С. 721–729.
- Мосейчик Ю.В. Этапы развития флоры и система макрофлористических зон карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2016. – Т. 12. – С. 1–28.
- Мосейчик Ю.В., Филимонов А.Н. Новая интерпретация *Cyclostigma*-подобных лепидофитов из нижнего турне Минусинского бассейна (Южная Сибирь) // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2020. – Т. 20. – С. 1–18.
- Навозов О.В., Гоганова Л.А., Глухов А.М. Новые данные о стратиграфии верхнепалеозойских отложений Юго-Западной Ангариды (Восточный Казахстан) // Ископаемые растения и стратиграфия позднего палеозоя Ангариды и сопредельных территорий. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 51–55.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2).
- Нейбург М.Ф. Опыт фитостратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангариды и Гондваны (Индия) // Вопросы геологии Азии. Т. I. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 765–797.
- Нейбург М.Ф. О «новом» роде *Riccipsis Radczenko* и некоторых методах в палеоботанической работе // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1957. – № 2. – С. 105–108.
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. II. Членистостебельные (*Sphenopsida*). – М.: Наука, 1964. – 139 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 3).
- Ошуркова М.В. Палеофитологическое обоснование стратиграфии верхних свит каменноугольных отложений Карагандинского бассейна. – Л.: Наука, 1967. – 152 с.
- Палеонтология Монголии: Флора фанерозоя / Г.М. Братцева, Л. Гэрэлцэцэг, И.А. Добрускина, М.В. Дуранте, Е.А. Жегалло, Н. Ичинноров, В.А. Лучинина, Н.М. Макулбеков, А.Л. Рагозина, У. Лувсанцэдэн, Ж. Содов. – М.: ГЕОС, 2009. – 356 с.
- Радченко Г.П. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна // Матер. по геологии Западно-Сибирского края. – 1934. – Вып. 13. – С. 3–55.
- Радченко Г.П. Новые данные по стратиграфии угленосных отложений Минусинского бассейна // Сов. геология. – 1955а. – Сб. 46. – С. 27–43.
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. II. – М.: Госгеолтехиздат, 1955б. – С. 42–153.
- Радченко Г.П. Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растений

- ных типов Кузнецкой провинции // Сборник памяти Африкана Николаевича Криштофовича. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 33–54.
- Радченко Г.П.* Новые астерокаламиды Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. II. Ч. I. – М.: Недра, 1968а. – С. 8–13.
- Радченко Г.П.* Новый сибирский мезокаламид // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. II. Ч. I. – М.: Недра, 1968б. – С. 21–23.
- Радченко Г.П., Новик Е.О., Ананьев А.Р., Любер А.А., Сенкевич М.А.* Тип *Arthropsida*. Членистостебельные // *В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджян* (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 473–525.
- Радченко Г.П., Шведов Н.А.* Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна реки Нижней Тунгуски. – Л.: Изд-во Главсевморпути, 1940. – 140 с. (Тр. НИИГА. Т. 157).
- Рассказова Е.С.* Членистостебельные верхнего палеозоя из Тунгусского бассейна // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. – 1961а. – Вып. 23. – С. 35–76.
- Рассказова Е.С.* Членистостебельные верхнего палеозоя из Тунгусского бассейна (окончание) // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. – 1961б. – Вып. 24. – С. 46–73.
- Рассказова Е.С.* Ископаемая флора катской свиты Тунгусского бассейна. – М.: Наука, 1962. – 56 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 67).
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири. – Новосибирск, 1982. – 129 с.
- Сальменова К.З.* О флористических связях южной и восточной частей Ангариды в ранней перми // Палеонт. журн. – 1982. – № 1. – С. 3–9.
- Сейтмуратова Э.Ю.* Поздний палеозой Жонгаро-Балхашской складчатой области (Казахстан): Стратиграфия, магматизм, история становления окраины континента в позднем палеозое. – Алматы: ТОО «Эверо», 2011. – 279 с.
- Сивчиков В.Е., Доновна Н.Б.* Стратиграфическое расчленение верхнепалеозойских отложений Южно-Минусинской впадины // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2016. – Т. 13. – С. 1–46.
- Сухов С.В.* Новый представитель рода *Autophyllites* Grand-Eury в верхнепалеозойских отложениях Рудного Алтая и Карагандинского бассейна // Материалы по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири. – Л.: Гостоптехиздат, 1960. – С. 127–129 (Тр. СНИИГГИМС. Сер. Нефтяная геология. Вып. 8).
- Тахтаджян А.Л.* Филогенетические основы системы высших растений // Бот. журн. – 1950. – Т. 35. – № 2. – С. 113–139.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. – Л.: Наука, 1986. – С. 135–142.
- Толстых А.Н.* Позднепалеозойская флора восточной части Тунгусской синеклизы. – М.: Наука, 1969. – 124 с.
- Толстых А.Н.* Позднепалеозойская флора Западного Верхоянья. – Новосибирск: Наука, 1974. – 102 с.
- Хахлов В.А.* Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна // Тр. Науч.-иссл. угольного ин-та Востугля. Сер. Г. – 1931. – Вып. 4. – С. 5–34.
- Хахлов В.А.* Палеоботаническое обоснование новой стратиграфической схемы Кузбасса // Тр. Науч.-иссл. угольного ин-та «Кузбассугля». – 1933. – С. 1–28.
- Хахлов В.А.* Ископаемые растения балахонской свиты Кемеровского района Кузбасса // Тр. Томского ун-та. – 1939. – Т. 96. – С. 1–20.
- Хахлов В.А.* Материалы к познанию ископаемой флоры Кемеровского района Кузбасса // Тр. Томского ун-та. – 1948. – Т. 99. – С. 167–182.
- Хахлов В.А.* Верхнепалеозойская флора севера Сибири. Вып. 1. Хвощевые. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1964. – 112 с.
- Шведов Н.А.* Пермская флора Западного Таймыра. – Л.: Изд-во Главсевморпути, 1950. – 110 с. (Тр. НИИГА. Т. 7).
- Шведов Н.А.* Пермская флора севера Енисейско-Ленского края. – М.: Госгеолтехиздат, 1961. – 242 с. (Тр. НИИГА. Т. 103).
- Щёголев А.К.* Плауновидные и клинолисты позднего карбона. – Киев: Наукова думка, 1991. – 128 с.
- Boureau Éd.* Sphenophyta // *Éd. Boureau* (ed.). *Traité de paléobotanique*. Т. 3. – Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1964. – P. 9–477.
- Brea M., Artabe, A.* Apocalamitaceae (Sphenophyta) triásicas de la Formación Paramillo, Agua de la Zorra, provincia de Mendoza, Argentina // *Ameghiniana*. – 1999. – Т. 36. – P. 389–400.
- Brongniart Ad.* Histoire des végétaux fossiles ou recherches botanique et géologique sur les végétaux renfermes dans les diverses couches du globe. Т. 1. – Paris: G. Dufour et Ed. d'Ocagne, 1828. – P. 1–136.
- Daber R.* Die Mittel-Visé-Flora der Tiefbohrungen von Doberlug-Kirchhain // *Geologie*. – 1959. – J. 8. – H. 26. – S. 1–83.
- Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. – Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1898. – 214 S.
- Escapa I., Cúneo R.* A new equisetalean plant from the early Permian of Patagonia, Argentina // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2005. – Vol. 137. – P. 1–14.
- Friese H., Gothan W.* Neue Beobachtungen über die Kohlenflora von Dobrilugk-Kirchhain // *Geologie*. – 1952. – J. 1. – H. 1. – S. 6–27.
- Gorelova S.G.* The flora and stratigraphy of the coal-bearing Carboniferous of Middle Siberia // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1978. – Bd. 165. – S. 53–77.
- Gothan W.* Die Unterkarbon-Flora der Dobrilugker Tiefbohrungen // *Abh. Geol. Landesanst. Berlin*. N.F. – 1949. – H. 217. – S. 1–43.

- Grand'Eury F.C.* Géologie et paléontologie du bassin houiller du Gard. – Saint-Etienne: Théolier et C<sup>ie</sup>, 1890. – 354 p.
- Koechlin-Schlumberger J., Schimper W.P.* Mémoire sur le terrain de transition des Vosges. – Strasbourg: Impr. de veuve Berger-Levrault, 1862. – 348 p. (Mém. Soc. Sci. Natur. Strasbourg. Vol. 5).
- Leistikow K.U.* *Archaeocalamites* und *Archaeocalamitaceae* // Taxon. – 1959. – No. 8. – P. 48–52.
- Lutz J.* Zur Kulmflora von Geigen bei Hof // Palaeontographica. Abt. B. – 1933. – Bd. 78. – S. 114–157.
- Meyen S.V.* The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // Argumenta Palaeobotanica. – 1969. – H. 3. – S. 1–14.
- Meyen S.V.* *Phyllothea*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. – 1971. – Bd. 133. – Lief. 1/3. – S. 1–33.
- Meyen S.V.* An attempt of a radical improvement of suprageneric taxonomy of fossil plants // Phyt. – 1978. – Vol. 1. – P. 76–86.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – No. 1. – P. 1–109.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Nathorst A.G.* Zur Oberdevonischen Flora der Bäreninsel // Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. – 1902. – Bd. 36. – No. 3. – S. 1–60.
- Nathorst A.G.* Zur Kulmflora Spitzbergens. – Stockholm: P.A. Norstedt & Soener, 1920. – 45 S.
- Schlotheim E.F.* Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzig Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlungsversteinerter und fossiler Überreste des Their und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. – Gotha: Becker'schen Buchhandlung, 1820. – 437 S.
- Schmalhausen J.* Beiträge zur Jura-Flora Russlands // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. VII Sér. – 1879. – T. XXVII. – No. 4. – P. 1–96.
- Seward A.C., Sahni B.* Indian Gondwana plants: A revision // Memoirs of the Geological Survey of India. N. S. – 1920. – Vol. 7. – No. 1. – P. 1–54.
- Sternberg K.M.* Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd 1. H. 4. – Regensburg: Verlag von Christof Ernst Brenk's Wittwe, 1825. – 48+XLII S.
- Sterzel T.* Die pflanzlichen Reste des Rothliegenden von Section Hohenstein-Limbach // Erläuterungen zur geologischen Specialkarte des Königreichs Sachsen. Section Hohenstein-Limbach. Blatt 95. – Leipzig: W. Engelmann, 1902. – S. 51–55.
- Storch D.* Ergebnisse der Neubearbeitung der *Sphenophyllum*-Arten aus dem Angara-Florengebiet // Z. geol. Wiss. Berlin. – 1983. – Bd. 11 (7). – S. 927–935.
- Stur D.R.J.* Beiträge zur Kenntniss der Flora der Vorwelt. Bd. 1: Die Culm-Flora. H. 1: Die Culm-Flora des mährisch-schlesischen Dachschiefers // Kgl.-k. geol. Reichanst. Abh. – 1875. – Bd. 8. – H. 1. – S. 1–106.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: Acad. Press, 2009. – XXII+1230 pp.
- Tchihatcheff P.A.* Voyage scientifique dans l'Altaï oriental et les parties adjacentes de la frontière de Chine. – Paris: Gide, 1845. – 466 p.
- Zalesskij M.D., Čirkova H.Th.* Observations sur quelques végétaux fossiles du terrain permien du Bassin de Kouznetsk // Изв. АН СССР. Отд. матем. и ест. наук. – 1935. – No. 8–9. – С. 1091–1116.
- Zalessky M.D.* Observations sur les végétaux nouveaux paléozoïques de Sibérie // Ann. Soc. Géol. Nord. – 1932. – T. LVII. – P. 111–134.
- Zalessky M.D.* Contribution à la flore permienne du bassin de Kouznetsk // Проблемы палеонтологии. Т. II–III. – М.: Палеонтол. лаб. МГУ, 1937. – С. 125–142.
- Zeiller Ch.R.* Explication de la carte géologique de la France. T. 4. Pt. 2. Végétaux fossiles du terrain houiller. – Paris, 1879. – 185 p.

## Carboniferous sphenophytes of Angaraland (a review)

*Yu.V. Mosseichik*

*Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7, 119017 Moscow, Russia*

The article is the first part of the study of Angara sphenophytes, in which all the species and genera of this group determined by various authors in the Carboniferous of the Angaraland are analytically reviewed. In addition, the proposed variants of the suprageneric systematics of these plants are analyzed.