

Томиодендроидные лепидофиты из карбона Ангариды

Ю.В. Мосейчик

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

Обсуждаются морфологические особенности и систематика томиодендроидных плауновидных, существовавших в каменноугольное время на территории Ангарского материка. Эта группа включает род по стробилам *Mirastrobis* Mosseichik et Shcherbakov и 6 родов по осям – *Angarophloios* S. Meyen, *Lophiodendron* Zalessky, *Pseudolepidodendron* V. Ananiev, *Tomiodendron* Radczenko, *Ursodendron* Radczenko, *Angarodendron* Zalessky. Эти роды (за исключением *Angarodendron*) предлагается выделять в качестве самостоятельного семейства *Mirastrobaceae* fam. nov., которое включается в монотипный порядок *Mirastrobales* ord. nov. При этом род *Angarodendron* рассматривается как сателлитный к порядку *Mirastrobales*.

Введение

В каменноугольных отложениях Ангариды известна своеобразная группа лепидофитов, которые характеризуются следующими признаками: их листовые подушки от овальных до субромбических в очертании, часто с крыльями и пяткой; листовые пластинки, в большинстве случаев неоппадающие, располагаются у верхнего края листовой подушки; у многих форм показано присутствие лигульной ямки в пазухе листовой пластинки и подлистового пузыря в центральной части листовой подушки.

Хотя эти растения известны со второй половины XIX века [Schmalhausen, 1877, 1878], почти сто лет интерпретация морфологии их листовых подушек была ошибочной, родовая систематика – весьма запутанной, а надродовая – оставалась практически неразработанной. Только благодаря работам С.В. Мейена [1974, 1990а; Meyen, 1972, 1976; Thomas, Meyen, 1984а] был расшифрован общий план строения их листовых подушек, существенно отличающийся от такового еврамерийских лепидофитов, с которыми обычно сравнивался ангарский материал. В частности, Мейену удалось показать, что для большинства ангарских лепидофитов карбона характерно присутствие внутрилистовой аэренхимы, которая на отпечатках листовых подушек сохраняется в ви-

де небольшого вздутия – подлистового пузыря. Он же провел первую ревизию многих родов и видов, к которым до его работ относились плауновидные Ангариды.

Ревизия Мейена показала, что эти лепидофиты могут быть распределены по 6 родам: *Angarodendron* Zalessky, *Angarophloios* S. Meyen, *Eskdalia* Kidston, *Lophiodendron* Zalessky, *Tomiodendron* Radczenko, *Ursodendron* Radczenko. По характерному роду *Tomiodendron* эту группу можно условно называть *томиодендроидными лепидофитами*.

Г.П. Радченко [1955] вводил для томиодендроидных лепидофитов еще два рода – *Abacodendron* Radczenko и *Siberiodendron* Radczenko. Однако вслед за С.В. Мейеном [1990а; Meyen, 1976] мы считаем, что диагностические признаки этих таксонов недостаточно ясны и отнесенные к ним остатки могут принадлежать родам *Angarophloios*, *Lophiodendron* и *Tomiodendron*.

Высказывавшиеся до сих пор таксономические гипотезы о положении томиодендроидных лепидофитов в системе высших растений во многом противоречивы, поэтому в настоящей работе мы предлагаем новый подход к надродовой классификации этой группы.

Обзор взглядов на надродовую систематику томиодендроидных лепидофитов

Вероятно, первым, кто всерьез задумался о систематическом положении ангарских плауновидных, был Г.П. Радченко. Он впервые разместил палеозойские лепидофиты Ангариды по уже

известным надродовым таксонам и, более того, с учетом ангарского материала предложил ряд новых семейств и подсемейств. Целиком с его системой можно познакомиться в разделе об иско-

паемых плауновидных СССР справочника «Основы палеонтологии» [Борсук и др., 1963]. Томиодендроидные лепидофиты Радченко поместил в следующие таксоны:

Пор. Lycopodiales

Сем. Lepidodendropsidaceae Radczenko

Подсем. Lepidodendropsidae Danzé-Corsin

1. Род *Lepidodendropsis* Lutz

Подсем. Sublepidodendroideae Radczenko

2. Род *Lophiodendron* Zalessky

Род, условно сближаемый

с Sublepidodendroideae

3. Род *Angarodendron* Zalessky

Подсем. Tomiodendroideae Radczenko

4. Род *Tomiodendron* Radczenko

5. Род *Demetria* Zalessky

Род, условно сближаемый с Lycopodiales

6. Род *Abacodendron* Radczenko

Пор. Lepidodendrales

Сем. Prelepidodendraceae Danzé-Corsin

7. Род *Prelepidodendron* Danzé-Corsin

8. Род *Siberiodendron* Radczenko

Роды плауновидных неустановленного систематического положения

9. Род *Ursodendron* Radczenko

10. Род *Protasalanus* Hörich

Как видно из этого списка, Радченко разнес томиодендроидные лепидофиты по разным надродовым таксонам, а некоторые из них включил в роды, характерные для карбона Евразии (*Lepidodendropsis*, *Demetria*, *Prelepidodendron*, *Protasalanus*). Однако еще раньше [Радченко, 1957] он высказывал, на наш взгляд, более правильную мысль, что ангарские растения, относимые им к родам *Angarodendron*, *Tomiodendron*, *Lophiodendron* и *Siberiodendron*, отличаются от типичных евразийских лепидофитов, обладают морфологически близкими листовыми подушками и потому могут иметь общее происхождение.

С.В. Мейен, выступивший в начале 1970-х годов с резкой критикой построений Радченко и вскрывший многие его ошибки в интерпретации морфологии листовых подушек, не решился, однако, предложить собственную систему надродовых таксонов для ангарских плауновидных. Он полагал, что из-за отсутствия знаний об органах размножения и анатомическом строении этих растений такая система не может быть адекватной [Мейен, 1987; Мейен, 1987].

В своем предсмертном монументальном труде «Основы палеоботаники» Мейен лишь рассматривал такие таксоны, как *Angarodendron*, *Tomiodendron* и *Ursodendron*, в качестве сателлитных родов порядка Isoëtales (= порядки Lepidoden-

drales и Isoëtales по Радченко). Более того, он был склонен считать *Angarodendron*, *Angarophloios*, *Eskdalia*, *Lophiodendron*, *Tomiodendron*, *Ursodendron* форм-родами для изолированных лепидофитовых осей, которые должны рассматриваться вне естественной системы растений [Thomas, Meyen, 1984b]. Одно время он даже предлагал создать искусственную систему надродовых таксонов для вегетативных осей лепидофитов и провизорно выделил для нее пять турм [Мейен, 1990a; Мейен, 1976]. Однако эта формальная классификация не получила дальнейшего развития.

Британский палеоботаник Б.А. Томас, в соавторстве с которым в 1984 году С.В. Мейен опубликовал несколько работ, посвященных ангарским лепидофитам [Thomas, Meyen, 1984a, b, c], выступил в том же году со своим взглядом на систематическое положение этих растений [Thomas, Brack-Hanes, 1984], существенно отличающимся от представлений Мейена. Роды *Angarodendron*, *Angarophloios*, *Eskdalia*, *Lophiodendron*, *Tomiodendron*, *Ursodendron* Томас рассматривал в качестве сателлитных по отношению к порядку Protolipidodendrales, не приведя, однако, никаких обоснований этого таксономического решения. Неясно, почему Томас отнес эти роды к протолепидодендроновым – группе, считающейся более примитивной, чем изеетовые и лепидодендроновые, с которыми сближал ангарские лепидофиты Мейен.

Недавно С.В. Наугольных [2016] предложил ввести новое семейство Tomiodendraceae, к которому, помимо типичных каменноугольных ангарских родов *Angarodendron*, *Angarophloios*, *Lophiodendron*, *Tomiodendron*, отнес также *Meyenodendron* Thomas et Spicer из визейских отложений Аляски [Thomas, Spicer, 1986] и *Ufadendron* Naugolnykh из кунгурского яруса Приуралья [Наугольных, 2014]. Он привел следующий диагноз нового семейства (в переводе с английского): «Плауновидные с листовыми подушками, образующими отчетливые парастихи. Каждая листовая подушка имеет центральный подлистовый воздушный пузырь» [Наугольных, 2016, с. 31].

Следует отметить, что этот диагноз является довольно бессодержательным, во всяком случае вырожденным: в нем указаны всего два признака, которые при этом не являются уникальными для перечисленных им растений. Во-первых, листовые подушки подавляющего большинства плауновидных, в силу спиральности своего расположения на несущей оси, демонстрируют отчетливые парастихи. Во-вторых, подлистовый пузырь отмечен и у многих других родов лепидо-

дофитов. В частности, он известен у *Leptophloeum* Dawson (см. [Мейен, 1990а; Meyen, 1976]), *Bumbudendron* Archangelsky, Azcuu et Wagner и *Lycopodiopsis* Renault (см. [Thomas, Meyen, 1984b]), у одного из видов *Sublepidophloios* Sterzel [Мосейчик, 2009], а также у некоторых позднедевонских лепидофитов Донбасса [Мейен, 1990б; Meyen, 1982], родовая принадлежность которых требует уточнения. Иными словами, есть основания полагать, что формирование структур типа подлиствого пузыря, свидетельствующих о присутствии аэренхимы внутри листовой подушки, могло происходить независимо в различных группах палеозойских плауновидных.

Свое новое семейство С.В. Наугольных поместил в порядок Isoëtales, согласно, как он сам пишет, системе надродовых таксонов высших растений А.Л. Тахтаджяна [1986], который, на самом деле, понимал этот порядок очень узко и включал в него только семейство Isoëtaceae (полушниковые). Это известные с триаса небольшие травянистые растения с укороченным стеблем и таким же коротким ризофором. Интересной особенностью этих растений является то, что их спорангии прикрыты особым выростом споро-

филла – велумом. Что общего имеют полушниковые с томиодендроновыми, из объяснений Наугольных неясно.

Впрочем, если вчитаться в текст его работы, становится понятным, что профессор РАН С.В. Наугольных недостаточно разбирается в систематике плауновидных и путает порядок Isoëtales Тахтаджяна с одноименным порядком системы Мейена [1987; Meyen, 1987], в который, кроме собственно полушниковых, включались и другие семейства (Lepidocarpaceae, Sigillariaceae, Chaloneriaceae, Pleurogomeiaceae).

В состав своего семейства Tomiodendraceae Наугольных включил предложенное Радченко [1957] подсемейство Tomiodendroideae. При этом он сокращается, что Радченко не привел диагноза своего подсемейства, что показывает незнание Наугольных с таким широко известным справочником, как «Основы палеонтологии» [Борсук и др., 1963], где как раз приведен этот самый диагноз. Причем, как отмечено нами выше, Радченко в это подсемейство включил только два рода *Tomiodendron* и *Demetria*. Какие роды сам Наугольных относит к этому подсемейству и какие еще подсемейства могут быть выделены в рамках Tomiodendraceae, в его монографии не указано.

О роде *Eskdalia* Kidston в карбоне Ангариды

В своих работах С.В. Мейен [1974, 1990а; Meyen, 1972, 1976] убедительно показал, что в ангарском карбоне отсутствуют еврамерийские роды *Lepidodendropsis*, *Demetria*, *Prelepidodendron*, *Protasalanus* – таксоны, к которым относил часть томиодендронидных лепидофитов Г.П. Радченко. Казалось бы, таким образом вопрос о близости ангарских и еврамерийских плауновидных был решен и решен отрицательно. Однако общение и возникшая на его почве дружба с Б.А. Томасом привели к поиску общих интересов и объектов для совместного исследования. В результате С.В. Мейен стал относить некоторые из древнейших томиодендронидных лепидофитов к британскому роду *Eskdalia*.

На самом деле, сходство британских и сибирских растений, относимых Б.А. Томасом и С.В. Мейеном [Thomas, Meyen, 1984а] к *Eskdalia*, не доказано. Пятки и крылья, установленные у листовых подушек сибирских видов, не показаны у типового вида *Eskdalia minuta* Kidston и, более того, сама интерпретация округлых образований на поверхности осей *E. minuta* как листовых подушек, а не листовых рубцов, вызывает сомнения (см. [Thomas, 1968]). К тому же, у сибирского вида *E. varia* (Radczenko) Thomas et S. Meyen Мейен отмечал наличие подлиствого

пузыря [Meyen, 1976], отсутствующего у типового вида. Правда, позднее он от этого наблюдения отказался [Thomas, Meyen, 1984а].

Таким образом, *Eskdalia*-подобные лепидофиты нуждаются в новой ревизии. Пока же представляется более правильным виды плауновидных из нижнего карбона Ангариды, которые Мейен и Томас [Thomas, Meyen, 1984а] относили к роду *Eskdalia*, выделять в самостоятельный род, для которого В.А. Ананьевым [1974б] уже было предложено название *Pseudolepidodendron* V. Ananiev. Диагностические признаки этого рода показаны на рис. 1 и табл. 1.

Перечислим виды, включаемые нами в *Pseudolepidodendron*:

- P. igrischense* (A. Ananiev) V. Ananiev;
- P. kidstonii* (Thomas et S. Meyen) comb. nov. (базионим: *Eskdalia kidstonii* Thomas et S. Meyen [1984, p. 716, pl. 62, figs 1–7]);
- P. sibericum* (Thomas et S. Meyen) comb. nov. (базионим: *Eskdalia siberica* Thomas et S. Meyen [1984, p. 716, pl. 63, figs 1–6]);
- P. varium* (Radczenko) comb. nov. (базионим: *Prelepidodendron varium* Radczenko [Радченко, 1960, с. 18–20, табл. 4, фиг. 1–4]).

Очень близки к *Pseudolepidodendron* представители монотипного рода *Pseudocyclostigma* Durante из среднекаменноугольных отложений Южной Монголии [Дуранте, 2009]. Но поскольку

этот род установлен на материале неудовлетворительной сохранности, требуется его доизучение на лучше сохранившемся материале, чтобы убедиться в самостоятельности этого таксона.

Томиодендроидные лепидофиты за пределами карбона Ангариды

Как указывалось выше, С.В. Наугольных [2014, 2016] обнаружил в отложениях кунгурского яруса Приуралья единственный отпечаток растения, описанный им в качестве нового рода и вида *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh. Эти таксоны он отнес к плауновидным и вместе с томиодендроидными лепидофитами из карбона Сибири, поместил в свое семейство Tomiodendraceae. Для этого растения характерны продольно вытянутые веретеновидные листовые подушки с круглым листовым рубцом в верхней части, несущим единственный рубчик проводящей ткани. Лигульной ямки нет. В центральной части подушек присутствует удлиненное веретеновидное образование, которое Наугольных без достаточных оснований интерпретировал как подлистовой пузырь.

На наш взгляд, причин относить это растение к плауновидным, а тем более сближать с томиодендроидными лепидофитами – нет. Скорее, описанный Наугольных остаток напоминает побеги пермских дикранофилловых голосеменных, для листьев которых характерны субромбические подушкообразные основания (см. [Taylor et al., 2009]).

* * *

Б.А. Томас и Р.А. Спайсер [Thomas, Spicer, 1986] описали по одному образцу из нижнекаменноугольных отложений хребта Брукса на Аляске новый вид и род *Meyenodendron borealis* Thomas et Spicer, у которого обнаружили подлистовой пузырь. Это дало им повод сравнивать описанный ими монотипный род с раннекаменноугольными лепидофитами Сибири и даже отнести к нему один из описанных С.В. Мейеном [1990а; Meyen, 1976] остатков из хаямской свиты Омолонского массива.

Кроме того, в слоях, подстилающих отложения с *M. borealis*, ими были обнаружены остатки, определенные как *Tomiodendron varium* (Radczenko) S. Meyen, *Ursodendron chacassicum* Radczenko, *Angarophloios* cf. *leclercqianus* S. Meyen (их описание и изображение не приведено). Однако эти данные противоречат определениям С. Мамай, который из того же стратиграфического интервала хребта Брукса привел (тоже без изображения и описания) список лепидофитов типично евразийского типа: *Lepidodendropsis* sp., *Lepidodendron* cf. *veltheimii* Sternberg,

Stigmara cf. *ficoides* (Sternberg) Ad. Brongniart, *Lepidostrobus* sp. [Dutro, 1979].

Таким образом, остаются сомнения в правильности определений Томаса и Спайсера, которые, к тому же, плохо разбираются в ангарских лепидофитах. В частности, они почему-то считают, что у *Tomiodendron* нет подлистового пузыря, и при сравнении лепидофитов игнорируют такие важные диагностические признаки, как наличие крыльев и пяток у листовых подушек.

В другой работе Б.А. Томас в соавторстве с Ч.М. Пёрди [Thomas, Purdy, 1982] описал как *Tomiodendron variabilis* (Lele et Walton) Thomas et Purdy остатки лепидофитов из нижнего карбона Глостершира (Англия). Однако позднее Н.П. Роу [Rowe, 1988] показал, что у этих форм нет подлистового пузыря, как полагали Томас и Пёрди, и на этом основании перенес их в род *Eskdalia* sensu Thomas et S. Meyen. В то же время есть сомнения в том, что типовой вид *Eskdalia minuta* и глостерширские остатки можно объединять в один род, так как у первого не показано присутствие пяток и крыльев, а лигульная ямка имеет пазушное положение, тогда как у вторых она смещена на адаксиальную сторону листовой пластинки.

* * *

Перечислим еще ряд указаний на находки томиодендроидных лепидофитов вне Ангариды.

М.А. Сенкевич [1984] описала из живетского и франского ярусов Центрального Казахстана три вида плауновидных, которые отнесла к роду *Tomiodendron*.

С.В. Мейен [1990б; Meyen, 1982] обнаружил сходство между позднедевонскими лепидофитами Донбасса, таксономическая принадлежность которых не определена, и ангарскими *Tomiodendron* и *Ursodendron*.

Оси плауновидных с листовыми подушками, устроенными, как у типичных *Tomiodendron*, были найдены в раннекаменноугольных отложениях Гондваны [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002].

* * *

Все эти данные дали повод некоторым авторам (см., например, [Pfefferkorn et al., 2014]) искать миграционные пути между Ангаридой, Гондваной, Казахстанией, Евразией – палеоконтинентами, разделенными по меньшей мере до середины карбона океаническими бассейнами.

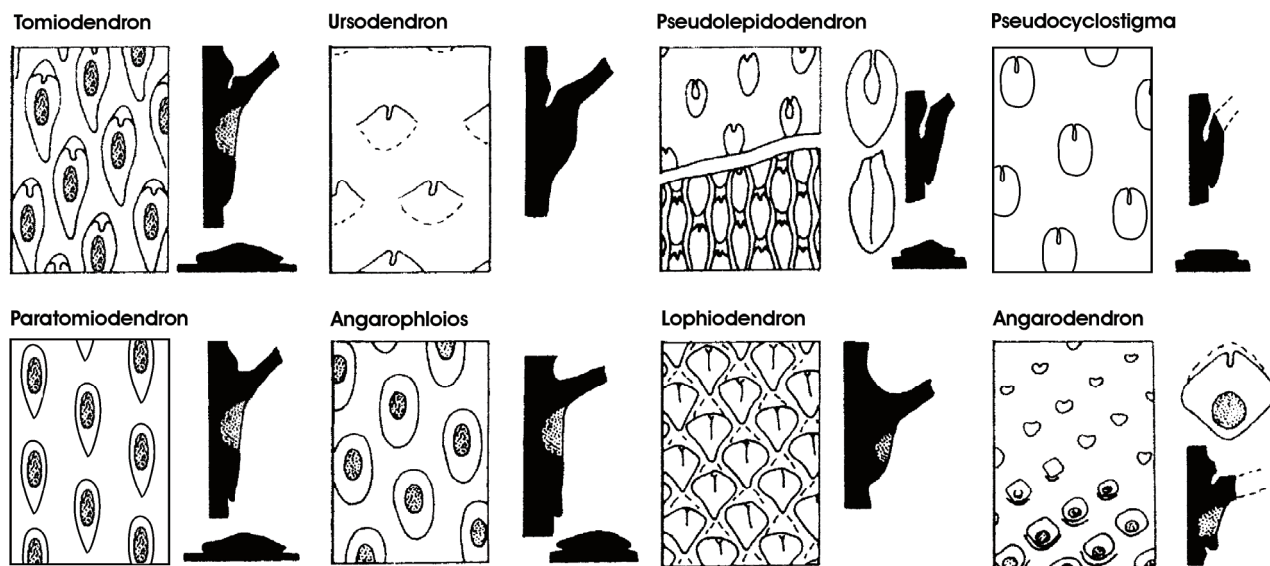


Рис. 1. Схемы, иллюстрирующие основные признаки родов томиодендроидных лепидофитов Ангариды (по [Thomas, Meyen, 1984b] с дополнениями): слева показан общий вид поверхности оси (у родов *Pseudolepidodendron* и *Angarodendron* дополнительно более крупно показаны отдельные листовые подушки); справа – продольный разрез через листовую подушку, под которым в случае присутствия крыльев показан поперечный разрез подушки; подлистовой пузырь показан пунктиром

На наш взгляд, сходство этих географически и стратиграфически разобщенных видов, скорее всего, возникло параллельно и независимо. При-

чины же этого параллелизма лежат во внутренних свойствах организации растений [Мейен, 2013; Meyen, 1971].

Морфолого-таксономический анализ томиодендроидных лепидофитов Ангариды

Еще в начале 1970-х годов С.В. Мейен [2013; Meyen, 1971] предложил таксономический подход, которым целесообразно пользоваться при разработке систематики ископаемых растений в условиях разрозненности их частей и органов и проявления у этих частей множественных параллелизмов. Мы уже использовали его для построения системы надродовых таксонов каменноугольных птеридоспермов Ангариды [Игнатьев, Мосейчик, 2015].

Подробное описание этого подхода изложено в перечисленных выше работах. Суть его заключается в том, что выделяемые формальные таксоны разного ранга должны обладать выраженным пространственно-временным единством. В частности, для выделения семейств и более высоких таксонов строятся *серии* (ряды) формальных родов, которые позволяют выявить их морфологически «сплошные» и, в то же время, отделенные друг от друга, локализованные в пространстве и времени совокупности.

В дальнейшем для придания такой иерархии формальных таксонов все большей *естественности* (ее *эвтаксономизации*) удобно пользоваться критерием, являющимся модификацией

известного *критерия естественности системы*, предложенного еще в середине XIX столетия английским логиком, историком науки и религиозным деятелем У. Уэвеллом (W. Whewell; см. [Чайковский, 2008, с. 570]). Система формальных таксонов тем более естественна, чем большую стабильность она сохраняет при введении новых признаков (в нашем случае, например, при установлении ранее неизвестных дисперсных частей и органов растений, получении данных об их кутикулярно-эпидермальном строении и др.).

Надземные побеги

В отношении осей томиодендроидных лепидофитов можно построить серию из 6 родов: *Angarophloios*, *Lophiodendron*, *Pseudolepidodendron*, *Tomiodendron* [*T. ostrogianum* Zalesky (Radczenko), *T. kemeroviense* (Chachlov) Radczenko, *T. asiaticum* (Zalesky) S. Meyen, *T. regulare* S. Meyen], *Ursodendron* и *Paratomiodendron* Durante (рис. 1). Последний род был установлен сравнительно недавно [Дуранте, 2009] для остатков из нижнекаменноугольных отложений Южной Монголии, которые близки к типичным *Tomiodendron*, но не демонстрируют слепка

лигульной ямки. Эту группу из 6 родов мы предлагаем называть *serpuei Angarophloios*. Скорее всего, к этой же группе надо отнести род *Pseudocyclostigma*, однако, как отмечалось выше, самостоятельность этого таксона вызывает сомнения, поскольку основные диагностические признаки этого рода совпадают с таковыми *Pseudolepidodendron*.

Остатки этих растений появляются в низах ангарского карбона. Они обильно представлены с позднего турне до конца серпуховского века (более 20 видов). Со значительно меньшим разнообразием [известны только 3 вида – *Angarophloios planus* (Neuburg) S. Meyen, *Ursodendron meyenii* Mosseichik, *Pseudocyclostigma mongolica* Durante] присутствуют в средне-позднекаменноугольных отложениях и, возможно, в низах асельского яруса Ангариды [Мосейчик, 2016]. Палеогеографически находки этих растений локализованы в пределах Ангарского материка и близлежащих островов. Таким образом, эта группа обладает пространственно-временным единством.

Роды *serpui Angarophloios* демонстрируют различные комбинации из таких признаков, как присутствие/отсутствие *подлиствого пузыря*, *слепка лигульной ямки*, *крыльев* и *пятки*. Распределение этих признаков у родов серии показано в табл. 1. Характер филлотаксиса также варьирует даже в пределах одного рода: листорасположение может быть как сигиллариоидное, так и лепидодендроидное: в последнем случае есть виды как с отчетливыми, так и с неотчетливыми ортостихами. Объединяет эти роды наличие непадающей листовой пластинки, то есть у них отсутствует настоящий листовой рубец.

Таким образом, роды *serpui Angarophloios* связаны между собой морфологическими переходами и нет оснований относить их к различным надродовым таксонам, как это делал Г.П. Радченко.

* * *

Особняком стоит род *Angarodendron*, у которого при наличии подлиствого пузыря, слепка лигульной ямки и пятки, по предположению С.В. Мейена [1990а; Meyen, 1976], мог быть истинный листовой рубец. Достоверные остатки этого рода известны только из средневерхнекаменноугольных отложений Ангариды, то есть он появляется позже, чем другие томиодендроидные лепидофиты. Те остатки из нижнего карбона Ангариды, которые М.Д. Залесский [Zalassky, 1932], а за ним М.Ф. Нейбург [1948] и Г.П. Радченко [1955, 1957] и более поздние исследователи (см., например, [Горелова и др., 1973]) относили к *Angarodendron*, как справедли-

во указывал Мейен [1990а; Meyen, 1976], скорее всего, принадлежат роду *Lophiodendron*. Судя по изображениям, приводимым в перечисленных работах, эти нижнекаменноугольные «ангародендроны» напоминают оси *Lophiodendron tyrganense* Zalessky с поперечно вытянутыми и изометричными листовыми подушками (см. [Мейен, 1990а, табл. XVII, фиг. 4, 5, табл. XX, фиг. 1; Meyen, 1976, pl. 1, figs 2–4]).

Органы размножения

В каменноугольных отложениях Ангариды пока сделана только одна находка несомненной фруктификации плауновидного, которая была выделена в новый род и вид – *Miraastrobus sivtchikovii* Mosseichik et Shcherbakov [Мосейчик, Щербаков, 2013]. Все другие указания на находки дисперсных стробилос лепидофитов носят дискуссионный характер. Возможно, отсутствие массовых находок фруктификаций ангарских плауновидных связано, с одной стороны, с дефектностью сборов (как правило, коллекторы игнорируют тонкозернистые породы, в которых больше шансов сохраниться таким нежным органам растений, как фруктификации), с другой же – с тем, что лепидофиты внетропического Ангарского царства, возможно, были *k-стратегами*, то есть вкладывали все свои ресурсы в поддержание взрослого организма за счет сокращения репродуктивных усилий. В связи с этим они вообще могли производить малое число фруктификаций.

Стробил *Miraastrobus sivtchikovii* был обнаружен в Изыхском береговом разрезе Минусинского бассейна в отложениях средней части байновской свиты визейского яруса. Согласно определениям В.Т. Зорина и В.Е. Сивчикова [Сивчиков, Донова, 2016], этот разрез в данном стратиграфическом интервале из лепидофитов содержит остатки осей *Angarophloios alternans* (Schmalhausen) S. Meyen, *Eskdalia* sp. *, *Tomiodendron* aff. *asiaticum* (Zalassky) S. Meyen, *Ursodendron* aff. *distans* (Chachlov) V. Ananiev. Таким образом, с высокой долей вероятности можно утверждать, что стробилы типа *Miraastrobus* Mosseichik et Shcherbakov принадлежали плауновидным *serpui Angarophloios*.

Эти фруктификации микроспорангиатные и характеризуются следующими признаками [Мосейчик, Щербаков, 2013]: спорофиллы расположены спирально на неразветвленной оси, состоят из ножки, несущей спорангий, и отогнутого кверху терминального щитка; спорангий оди-

* Скорее всего, этот остаток следует относить к роду *Pseudolepidodendron*.

Распределение морфологических признаков листовых подушек у лепидофитов *sepii Angarophloios*

Признаки	Подлистной пузырь	Слепок лигульной ямки	Крылья	Пятка
<i>Angarophloios</i>	+	–	+	+
<i>Lophiodendron</i>	+	–	–	–
<i>Paratomioidendron</i>	+	–	+	+
<i>Pseudolepidodendron</i> + <i>Pseudocyclostigma</i>	–	+	+	+
<i>Tomiodendron</i>	+	+	+	+/-
<i>Ursodendron</i>	–	+	–	–

ночный, прикрепленный вдоль средней части ножки спорофилла на ее адаксиальной стороне; ножка имеет небольшие латеральные разрастания, не облекающие спорангий; микроспоры трилетные, каватные, типа *Endoculeospora* (Staplin) Turnau.

Женские фруктификации неизвестны, однако в ассоциации с остатками *Tomiodendron* были обнаружены шиповатые мегаспоры [Мейен, 1990б; Meyen, 1982]. К сожалению, детальные описания этих спор отсутствуют.

* * *

Есть некоторые данные о спорах, ассоциирующихся с осями *Angarodendron*. В частности, С.В. Мейен [1987; Meyen, 1987] указывает, что в ассоциации с этим типом осей были найдены линейные спорофиллы, несущие гультатные шиповатые мегаспоры типа *Setosporites pastillus* Oshurkova и акаватные микроспоры типа *Cyclobaculisporites trichacanthus* (Luber) Luber.

Различия в строении микроспор, соотносимых с лепидофитами из *sepii Angarophloios* и родом *Angarodendron*, говорят в пользу того, что последний принадлежит иной группе растений.

Корневые органы

В каменноугольных отложениях Ангариды, содержащих остатки томиодендронидных лепидофитов, отсутствуют стигмариевые горизонты, столь характерные для разрезов тропического пояса того времени. Это говорит о том, что томиодендронидные лепидофиты не имели длинных, ветвящихся ризофоров типа *Stigmaria* Ad. Brongniart. В то же время, положительных свидетельств о характере подземной сферы этих растений крайне мало.

До сих пор описаны только корневые образования лепидофитов из рода *Ursodendron* [Зорин, 1998; Мосейчик, 2015]. Эти растения имели клубневидный ризофор, от которого отходило несколько осей. Ризофоры несли изредка дихотомизирующие аппендиксы.

Надродовая классификация

Из проведенного анализа можно заключить, что лепидофиты с осями *sepii Angarophloios*, по всей вероятности, составляют самостоятельную естественную группу, которая по «масштабу» может быть сопоставлена с евразийскими семействами плауновидных. В частности, с такими известными семействами как *Lepidocarpaceae* и *Flemingitaceae* (см. [Мосейчик, Игнатъев, 2017]). Поэтому мы считаем, что ее также можно рассматривать в ранге семейства, которое предлагаем назвать *Mirastrobaceae* fam. nov. по наименованию фруктификаций *Mirastrobis*.

Мы не используем для наименования семейства какой-либо из форм-родов стерильных осей, поскольку именно во внешней морфологии этих органов в разных группах часто наблюдаются параллелизмы, как в описанном выше примере с осями типа *Tomiodendron*.

Что же касается форм-родов для дисперсных стробиллов плауновидных, то, как правило, при их выделении учитываются не только морфология листьев (спорофиллов) и несущей их оси, но строение и распределение спор. Совпадение устройства фруктификаций из разных систематических групп по всем этим параметрам крайне редки, поэтому системы надродовых таксонов, основанные на органах размножения, представляются более устойчивыми, и соответственно, более естественными [Мейен, 1990в].

Новое семейство, вероятно, входило в состав эндемичного ангарского порядка, аналогичного порядку *Lepidocarpaceae* Евразии (см. [Мосейчик, Игнатъев, 2017]). Возможно, помимо *Mirastrobaceae* в него входили другие, еще не расшифрованные семейства, к одному из которых могли принадлежать лепидофиты рода *Angarodendron*. Этот порядок мы предлагаем назвать *Mirastrobales* ord. nov. Однако, поскольку данные о строении фруктификаций *Angarodendron* скудные, провизорно мы будем рассматривать *Mirastrobales* как монотипный порядок, а род *Angarodendron* – как сателлитный по отношению к нему.

Новые семейство и порядок помещены в класс *Lycopodiopsida* отдела *Pteridophyta* в трактовке С.В. Мейена [1987; Meyen, 1987]. При этом, в отличие от Мейена, мы рассматриваем таксоны ранга выше порядка как полифилетические, поскольку, по всей вероятности, *Mirastrobales* имеют независимое происхождение по отношению к таким существовавшим в карбоне порядкам лепидофитовой организации, как *Lepidocarpaceae*, *Lycopodiales*, *Selaginellales*, *Isoëtales*. Мейен рассматривал эти четыре группы в рамках единого порядка *Isoëtales*, однако в настоящее время все большее число палеоботаников склоняются к выделению их в самостоятельные порядки (см. [Taylor et al., 2009]).

Ниже приведена краткая характеристика новых таксонов ангарских лепидофитов.

Отдел *Pteridophyta*. Птеридофиты Класс *Lycopodiopsida*. Плауновидные

Порядок *Mirastrobales* ord. nov.

Мирастробовые

Характеристика как у сем. *Mirastrobaceae*.

Сателлитный род: *Angarodendron*.

Семейство *Mirastrobaceae* fam. nov.

Мирастробовые

Номенклатурный тип (nomenclature type) – *Mirastrobus* Mosseichik et Shcherbakov [Мосейчик, Щербаков, 2013, с. 42].

Диагноз. Плауновидные с осями, несущими листовые подушки от овальной до субромбической формы, часто с крыльями и пяткой. Листовые пластинки неоппадающие, располагающиеся у верхнего края листовой подушки. У многих форм показано присутствие лигульной ямки в пазухе листовой пластинки и подлистового пузыря в центральной части листовой подушки. Ризофоры клубневидные, несут многочисленные, изредка дихотомирующие аппендиксы. От одного ризофора могут отходить несколько осей. Мужские органы размножения представлены стробилами, спорофиллы которых состоят из ножки и отогнутого кверху терминального щитка. Ножка несет на своей адаксиальной стороне единственный спорангий и имеет небольшие ла-

теральные разрастания, не облекающие спорангий. Микроспоры трилетные, каватные, типа *Endoculeospora*. Строение женских фруктификаций неизвестно, но, вероятно, они несли тетрады одинаково развитых мегаспор, без деления на фертильные (мегаспоры-семена) и абортивные.

Diagnosis. Lycopods with stems bearing oval to subrhombic leaf cushions, often with wings and heel. Leaf laminae persistent, disposed at upper edge of leaf cushion. Many forms with ligule pit in axil of leaf lamina and infrafoliar bladder in central part of leaf cushion. Rhizophores cormose, with numerous rarely dichotomized appendices. Several stems can grow from one rhizophore. Male fructifications are strobili with sporophylls bearing single sporangium on adaxial surface. Sporophyll differentiated into distal lamina and pedicel having small lateral extensions not enveloped sporangium. Microspores of *Endoculeospora* type, trilete, cavate. Structure of female fructifications unknown, but they evidently bore tetrads of equally developed megaspores, without division into fertile (seed-megaspores) and abortive.

Родовой состав: *Angarophloios*, *Lophiodendron*, *Paratomiodendron*, *Pseudocyclostigma* *Pseudolepidodendron*, *Tomiodendron* (pars) и *Ursodendron* (оси); *Mirastrobus* (мужские фруктификации).

Распространение: турнейский – серпуховский ярусы Минусинского бассейна; турнейский – башкирский (?) ярусы Южной Монголии; верхний турне – нижний визе северо-восточной окраины Сибирской платформы, Тувинского прогиба, Северо-Западной и Центральной Монголии; верхний турне – нижняя часть гжельского яруса юго-западной окраины Сибирской платформы; визейский ярус – низы ассельского яруса (?) Кузбасса; верхний визе – серпуховский ярус Горловского бассейна, Верхоянья, Омолонского массива, Восточного Казахстана; верхняя часть гжельского яруса – низы ассельского яруса (?) Тунгусского бассейна, Охотского массива (датировки даны по [Мосейчик, 2016]).

Фитогеографическая приуроченность: Ангарское палеофлористическое царство (область); отдельные представители встречаются в восточных, пограничных с Ангаридой, районах Казахстанского царства.

Заключение

Помимо проанализированных выше форм в карбоне Ангариды указывались и другие роды осей плауновидных.

В пограничных девонско-каменноугольных отложениях Минусинского бассейна известны

остатки плауновидных, которые неформально можно назвать *циклостигмоидными*. Они определялись как *Cyclostigma kiltorkense* Haughton и *Pseudolepidodendropsis carneggianum* (Heer) Schweitzer [= *Cyclostigma carneggianum* (Heer)

Nathorst]. По имеющимся описаниям [Ананьев А., 1960; Ананьев В., 1974а; Зорин, 1998], эти растения несли расположенные по спирали слабо развитые листовые подушки с настоящим листовым рубцом, на котором наблюдается рубчик проводящей ткани, а у *C. kiltorkense* – и два рубчика парихн. Лигульная ямка неизвестна. В ассоциации с осями *C. kiltorkense* обнаружены остатки их предполагаемых ризофоров, которые В.Т. Зорин [1998] определил как *Stigmara* (?) sp. Возможно, к этой же группе относятся фрагменты осей из низов карбона Южной Монголии, определенные М.В. Дуранте [1976] как *Stigmara* sp.

Отнесение минусинских остатков к видам *Cyclostigma kiltorkense* и *Pseudolepidodendropsis carneggianum*, описанным из одновозрастных отложений Северной Европы, вызывает сомнения, для разрешения которых необходимы новые сборы и переизучение на современном уровне уже имеющихся коллекционных материалов. В связи с этим, вопрос о систематическом положении циклостигмоидных ангарских лепидофитов остается открытым.

С.В. Мейен и Б.А. Томас [Thomas, Meyen, 1984с] из отложений верхнего карбона Тунгус-

ского бассейна описали еще один монотипный род ангарских лепидофитов с настоящим листовым рубцом – *Tunguskadendron* Thomas et S. Meyen. У этих растений не было листовых подушек, а листовой рубец располагался прямо на оси и нес единственный рубчик проводящей ткани. Лигульная ямка неизвестна.

По всей видимости, все эти растения не принадлежали к семейству Mirastrobaceae.

* * *

Существует еще ряд своеобразных нижнекаменноугольных форм, которые нельзя сблизить ни с одним из хорошо изученных родов и чьи диагностические признаки нуждаются в уточнении, – это *Gobiodendron tsochituinicum* Durante [Дуранте, 2009], *Caenodendron neuburgianum* Radczenko [Радченко, 1955], *Stigmara* (?) *ostrogiana* Gorelova [Горелова и др., 1973]. Последний вид, как отмечал С.В. Мейен [1990а; Meyen, 1976], скорее всего, представляет собой остатки осей, а не ризофоров, как предполагала С.Г. Горелова.

Систематическое положение этих растений также требует дальнейших исследований.

Благодарности

Глубокая признательность должна быть выражена покойной М.В. Дуранте, в свое время обратившей внимание автора на многие проблемы в систематике ангарских плауновидных, а также И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва) за обсуждение вопросов, изложенных в статье.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2016-0001 Геологического института РАН.

Литература

- Ананьев А.Р. Thelomorphyta. Высшие растения // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. II. Средний палеозой. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1960. – С. 578–600 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 20).
- Ананьев В.А. Материалы к изучению плауновых растений пограничных слоев девона и карбона Новосёловского района (Красноярский край) // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Западной Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 1974а. – С. 16–31.
- Ананьев В.А. Специфика изучения нижнекаменноугольных плауновидных Ангарской области // Материалы по стратиграфии и палеогеографии Тунгусского угленосного бассейна. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1974б. – С. 194–202.
- Борсук М.О., Новик Е.О., Радченко Г.П., Ананьев А.Р., Владимирович В.П., Любер А.А., Сенкевич М.А., Шведов Н.А. Плауновидные // В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко, А.Л. Тахтаджан (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 415–472.
- Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л. Флористратиграфия 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).
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. – М.: Наука, 1976. – 279 с. (Тр. Совместной сов.-монг. геол. эксп. Вып. 19).
- Дуранте М.В. Валидизация некоторых таксонов плауновидных из раннего карбона Монголии // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2009. – Т. 1. – С. 51–54.
- Зорин В.Т. Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). – СПб., 1998. – 144 с.
- Игнатьев И.А., Мосейчик Ю.В. К надродовой систематике птеридоспермов карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2015. – Вып. 2. – С. 191–201.

- Мейен С.В.* Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов // Палеонт. журн. – 1974. – № 3. – С. 97–110.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 76–124.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (Обзор) // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 131–223.
- Мейен С.В.* Палеоботаническая таксономия и номенклатура: необходимость нового подхода // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990в. – С. 49–76.
- Мейен С.В.* Параллелизм и его значение для систематики ископаемых растений // *Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал. – 2013. – Т. 8. – С. 17–27.
- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. I. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 186 с.
- Мосейчик Ю.В.* Травянистые лепидофиты из карбона Ангариды // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «*Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал». – 2015. – Вып. 2. – С. 186–190.
- Мосейчик Ю.В.* Этапы развития флоры и система макрофлористических зон карбона Ангариды // *Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал. – 2016. – Т. 12. – С. 1–28.
- Мосейчик Ю.В., Игнатъев И.А.* Визейские плауновидные Подмосковского бассейна: новые виды и надродовая принадлежность // *Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал. – 2017. – Т. 15. – С. 1–19.
- Мосейчик Ю.В., Щербаков Д.Е.* Стробил плауновидного из нижнего карбона Минусинского бассейна // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «*Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал». – 2013. – Вып. 1. – С. 41–45.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора местонахождения Александровское (нижняя пермь, кунгурский ярус; Красноуфимский район Свердловской области): таксономический состав, тафономия и новый представитель плауновидных // Палеонт. журн. – 2014. – № 2. – С. 105–112.
- Наугольных С.В.* Flora Permica: Растительный мир пермского периода: Приуралье. – М.: ГЕОС, 2016. – 336 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 612).
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2).
- Радченко Г.П.* Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. II. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 42–153.
- Радченко Г.П.* Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции // Сборник памяти А.Н. Криштофовича. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 33–54.
- Радченко Г.П.* Новые раннекаменноугольные плауновидные Южной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 15–28.
- Сенкевич М.А.* Девонские лигульные лепидофиты // Палеонт. журн. – 1984. – № 3. – С. 112–119.
- Сивчиков В.Е., Донова Н.Б.* Стратиграфическое расчленение верхнепалеозойских отложений Южно-Минусинской впадины // *Lethaea rossica.* Российский палеоботанический журнал. – 2016. – Т. 13. – С. 1–46.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. – Л.: Наука, 1986. – С. 135–142.
- Чайковский Ю.В.* Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. – 726 с.
- Dutro J.T., Jr.* The Mississippian and Pennsylvanian (Carboniferous) Systems in the United States – Alaska // *U.S. Geol. Surv.* – 1979. – Prof. Paper 1110–DD. – P. 1–16.
- Iannuzzi R., Pfefferkorn H.W.* A Pre-Glacial, Warm-Temperate Floral Belt in Gondwana (Late Viséan, Early Carboniferous) // *Palaios.* – 2002. – Vol. 17. – P. 571–590.
- Meyen S.V.* Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // *Geophytology.* – 1971. – Vol. 1. – № 1. – P. 34–47.
- Meyen S.V.* Are there ligula and parichnos in Angara Carboniferous lepidophytes? // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1972. – Vol. 14. – № 1/2. – P. 149–157.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // *Palaeontographica. Abt. B.* – 1976. – Bd 157. – S. 112–157.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // *Biol. Memoirs.* – 1982. – Vol. 7. – № 1. – P. 1–109.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Pfefferkorn H.W., Allemann V., Iannuzzi R.* A greenhouse interval between icehouse times: Climate change, long-distance plant dispersal, and plate motion in the Mississippian (late Viséan – earliest Serpukhovian) of Gondwana // *Gondwana Research.* – 2014. – Vol. 25. – P. 1338–1347.
- Rowe N.P.* Two species of the lycophyte genus *Eskdalia* Kidston from the Drybrook sandstone (Viséan) of Great Britain // *Palaeontographica. Abt. B.* – 1988. – Bd 208. – S. 81–103.
- Schmalhausen J.* Die Pflanzenreste aus der Ursa-Stufe im Flussgeschiebe des Ogur in Ost-Sibirien // *Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb.* – 1877. – Т. XXII. – P. 278–303.

Schmalhausen J. Ein fernerer Beitrag zur Kenntniss der Ursa-Stufe Ostsibiriens // Bull. Acad. Sci. St.-Pétersb. – 1878. – T. XXV. – № 1. – P. 1–17.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. 2 ed. – N.Y.: Acad. Press, 2009. – XXII+1230 pp.

Thomas B.A. A revision of the Carboniferous lycopod genus *Eskdalia* Kidston // Palaeontology. – 1968. – Vol. 11. – Pt. 3. – P. 439–444.

Thomas B.A., Brack-Hanes S.D. A new approach to family groupings in the lycophytes // Taxon. – 1984. – Vol. 33 (2). – P. 247–255.

Thomas B.A., Meyen S.V. A reappraisal of the Lower Carboniferous lepidophyte *Eskdalia* Kidston // Palaeontology. – 1984a. – Vol. 27. – Pt. 4. – P. 707–718.

Thomas B.A., Meyen S.V. A system of form-genera for the Upper Palaeozoic lepidophyte stems represented by

compression–impression material // Rev. Palaeobot. Paly-nol. – 1984b. – Vol. 41. – P. 273–281.

Thomas B.A., Meyen S.V. *Tunguskadendron borkii* gen. et sp. nov. a new Angaran lepidophyte // Palaeontographica. Abt. B. – 1984c. – Bd 193. – Lief. 5/6. – S. 121–126.

Thomas B.A., Purdy H.M. Additional fossil plants from the Drybrook Sandstone, Forest of Dean, Gloucestershire // Bull. Nat. Hist. Mus. Geol. – 1982. – Vol. 36 (2). – P. 131–142.

Thomas B.A., Spicer R.A. *Meyenodendron borealis* gen. et sp. nov., a new lepidodendrid of angaran affinity from northern Alaska // Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.). – 1986. – Vol. 40 (5). – P. 293–297.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux paléozoïques de Sibérie // Ann. Soc. Géol. Nord. – 1932. – T. LVII. – P. 111–134.

Tomiodendroid lepidophytes from the Carboniferous of Angaraland

Yu.V. Mosseichik

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

Morphology and systematics of tomiodendroid lepidophytes inhabited Angaraland in the Carboniferous are discussed. This group includes a genus of strobili *Mirastrobus* Mosseichik et Shcherbakov and 6 stem-genera *Angarophloios* S. Meyen, *Lophiodendron* Zalessky, *Pseudolepidodendron* V. Ananiev, *Tomiodendron* Radczenko, *Ursodendron* Radczenko, *Angarodendron* Zalessky. These forms (except *Angarodendron*) are offered to be established as a separate family Mirastrobaceae fam. nov., that enters into a monotype order Mirastrobales ord. nov. At the same time the genus *Angarodendron* is considered to be satellite to the order Mirastrobales.