

От редакции

Монография «Пермские хвойные Западной Ангариды» – последняя крупная палеоботаническая работа С.В. Мейена, которая, однако, только теперь, через два с лишним десятилетия после его кончины, приходит к российскому читателю. Работу над ней Сергей Викторович начал в 1983 году с изучения казанских хвойных Русской платформы. И сразу получил несколько важных результатов. Например, выяснилось, что часть этих растений хвойными не являются, а относятся к близкой к ним группе голосеменных – дикранофилловым. «Изучение казанских хвойных, – отмечал С.В. Мейен в научном отчете за 1983 год, – и ревизия данных по более древним хвойным позволили существенно уточнить филогению этих растений в позднем палеозое»¹.

В 1984 году Сергей Викторович распространил свои исследования на кунгурские хвойные Приуралья, установил два новых рода и переописал с ревизией все прежде установленные виды. По его оценке, «наиболее интересный результат – установление нового рода *Kungurodendron*, у которого удалось изучить не только вегетативные побеги, но также женские и мужские фруктификации и пыльцу. Этот род принадлежит к числу наиболее примитивных представителей семейства лебахиевых. Пазушный комплекс еще представлен укороченным, правда уже уплощенным, побегом с многочисленными адаксиально расположенными семяножками. Открытие этих хвойных окончательно доказало ошибочность общепринятых представлений Р.Флорина о направлении эволюции ранних хвойных»².

Сначала С.В. Мейен предполагал опубликовать описание *Kungurodendron* в журнале «*American Journal of Botany*», остальные же хвойные описать в плановой монографии 1985 года.³ Однако затем решил объединить все данные в одной англоязычной работе, добавив к ним описания татарских хвойных, помещенные в монографии, сданной в печать в 1981 году.⁴

Итоговую монографию, получившую название «Пермские хвойные Западной Ангариды», С.В. Мейен завершил в 1985 году. В ней он описал 11 родов и 18 видов, большей частью новых, а также проанализировал все имеющиеся данные по ранним (верхнепалеозойским и нижнемезозойским) хвойным. Это позволило ему не только обрисовать эволюцию этих растений, их главных органов, наметить филогенетические соотношения таксонов, но и предложить новую систему семейств. В частности, Сергей Викторович выделил новое подсемейство, составленное наиболее примитивными родами.

«В монографии, – писал С.В. Мейен, – учтены новейшие данные по хвойным Средней Азии и Казахстана. Показано, что в неугленосных районах доминирование хвойных началось еще в московском веке. До сих пор комплексы растительных остатков с доминирующими хвойными рассматривались как более молодые, что порой приводило к серьезным стратиграфическим ошибкам. Эти данные важны для понимания основных черт позднепалеозойского флорогенеза во второй половине карбона – начале перми в Экваториальном поясе и прилегающих областях»⁵.

В марте 1986 года монография в сокращенном виде⁶ была депонирована в ВИНТИИ⁷, а ее английская версия послана в редакцию журнала «*Palaeontographica*», членом которой состоял Сергей Викторович. Главным редактором и владельцем этого издания был ныне покойный Г.-И. Швайцер, приятель Сергея Викторовича со времен Международного ботанического конгресса в Ленинграде (1975).

Казалось, препятствий для публикации английской версии не будет. В этом был твердо уверен и Сергей Викторович. Из редакции рукопись была направлена двум анонимным рецензентам, которые сделали замечания. Но ознакомиться с ними С.В. Мейен не успел – 30 марта 1987 года после тяжелой болезни его не стало.

Спустя время ближайшие ученики С.В. Мейена – И.А. Игнатъев и А.В. Гоманьков – получили письмо от Г.-И. Швайцера, в котором он предлагал им либо по своему усмотрению учесть замечания рецензентов, либо издать монографию С.В. Мейена в авторской редакции. Г.-И. Швайцер подчеркивал, что работа его «друга Сергея» носит фундаментальный характер, а замечания рецензентов, в общем-то, частные. К тому же, как владелец издания, он может печатать в нем все, что считает нужным, а рецензенты ему не указ. После обсуждения предпочтение было отдано изданию в авторской редакции, о чем И.А. Игнатъев письменно уведомил Г.-И. Швайцера.

Казалось, вопрос был решен. Однако монография С.В. Мейена в свет все не выходила, а письменные обращения к Г.-И. Швайцеру оставались гласом вопиющего в пустыне.

¹ Копия отчета хранится в научном архиве С.В. Мейена.

² Мейен С.В. Отчет за 1984 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

³ Там же.

⁴ Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с.

⁵ Мейен С.В. Отчет за 1985 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

⁶ В депонированную рукопись не были включены описания татарских хвойных, опубликованные в «Татаринской флоре» (см. выше).

⁷ Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. – М., 1986. – 141 с. (Деп. ВИНТИИ. №3405-B86).

Возможность поговорить лично с «другом Сергея» представилась ученикам С.В. Мейена лишь в 1992 году в Париже, на Европейской палеоботанической конференции. На прием в честь открытия форума Г.-Й. Швайцер, страдавший алкогольной зависимостью, явился уже изрядно подшофе. Не без труда вспомнив монографию С.В. Мейена, он неожиданно заявил, что опубликовать ее не собирается, поскольку это «может нанести ущерб репутации друга Сергея». Добиться от него более содержательных объяснений не удалось ни в тот день, ни в оставшееся время конференции.

Спору нет, пристрастие к алкоголю ослабляет ум и подавляет волю. Но остается вопрос: кто воспользовавшись этим обстоятельством, заставил Г.-Й. Швайцера кардинально изменить решение и остановить готовую к печати монографию? Ищи – кому выгодно, – советовали опытные в подобных делах древние римляне. Тем более что палеоботаника – наука маленькая, специалисты все на виду, все их выгоды и интересы, в общем-то, известны.

Что ж, последуем совету древних. По всей вероятности, это были западные европейцы или американцы. Именно их интересы нарушил С.В. Мейен со своими революционными открытиями, взрывающими общепринятую концепцию Р.Флорина. Ведь такие же революционеры с готовыми или почти готовыми проектами радикального переустройства системы и филогении ранних хвойных появлялись в те годы на обоих континентах.

В США это, прежде всего, Г.У. Ротуэлл и Дж.Мэйнс, которые в 1991 году опубликовали систему ранних хвойных, в существенных чертах сходную с предложенной С.В. Мейеном, но отвергли его таксономические и номенклатурные новации, касающиеся еврамерийских хвойных⁸.

Еще большую активность развили тогда еще молодые голландские палеоботаники Г.Керп и Й.Клемент-Вестерхоф, которые при поддержке своего учителя и главного редактора «*Review of Palaeobotany and Palynology*» Г.Висшера в 1986–1990 годах опубликовали собственный вариант обновленной системы родов и семейств еврамерийских ранних хвойных⁹.

Выход в 1988 году монографии С.В. Мейена обесценивал и лишал приоритета многие предложенные в этих работах новации. В результате задержки печати основные таксономические и номенклатурные решения, предложенные С.В. Мейеном, оказались младшими синонимами таксонов, введенных его иностранными коллегами.

Только после появления этих конкурирующих иностранных публикаций выходу в свет монографии С.В. Мейена был дан «зеленый свет». И это неудивительно. Менталитету некоторых западных ученых свойственна не только жесткость в борьбе за доминирование, принимающая подчас выходящие за пределы научных дискуссий атавистические формы, но и циничный прагматизм, ставший едва ли не нормой среди ученого сословия еще на закате Века просвещения. Специалистам, остановившим публикацию С.В. Мейена ради собственного приоритета, понадобилось остальное ее содержание, прежде всего описания палеозойских хвойных Русской платформы и Приуралья. Ведь ссылки на неопубликованные данные, с одной стороны, обнаруживали причастность к судьбе монографии С.В. Мейена, а с другой – не вполне соответствовали лицемерно провозглашаемому стандартам западной «научной этики».

И вот в 1995 году Г.Керп, сменивший Г.Висшера на посту главного редактора «*Review of Palaeobotany and Palynology*», обратился к А.В. Гоманькову и И.А. Игнатьеву с предложением: опубликовать монографию С.В. Мейена в своем журнале в авторской редакции, сопроводив биографическим очерком С.В. Мейена и послесловием, в котором были бы отражены достижения последних лет в изучении ранних хвойных. Откуда Г.Керпу стало известно о содержании рукописи С.В. Мейена можно лишь строить догадки. Однако в отсутствие в то время других возможностей та публикация была осуществлена¹⁰.

Таким образом, настоящая публикация монографии «Пермские хвойные Западной Ангариды» – первая на русском языке – является актом исторической справедливости как в отношении С.В. Мейена, так и отечественного читателя. Подобные крупные отечественные работы, не говоря о трудах менее значимых, должны публиковаться прежде всего на Родине, на русском языке, обогащая отечественную науку и культуру, а не за рубежом ради мелких иностранных выгод.

Текст монографии С.В. Мейена печатается по машинописи с его рукописной правкой, с которой в 1986 году был напечатан текст депонированной рукописи и сделан перевод на английский язык. Исключение составляет самый конец монографии, оставшийся только в английской версии. Он переведен на русский по тексту издания 1997 года. Из настоящего издания, как и самим автором из депонированной рукописи, исключены описания позднепалеозойских хвойных, которые повторяют соответствующие разделы монографии А.В. Гоманькова и С.В. Мейена «Татаринская флора» (см. выше). Даты действительного и эффективного обнародования таксонов указаны в соответствии с требованиями «Международного кодекса ботанической номенклатуры» и соответственно дополнена их синонимика. Восстановлен исходный размер фототаблиц, которые были уменьшены без указания на то при публикации в «*Review of Palaeobotany and Palynology*».

⁸ Mapes J., Rothwell G.W. Structure and relationships of primitive conifers // N.J. Geol. Paläontol. Abh. – 1991. – Bd 183. – S. 269–287.

⁹ Подробнее см.: Goman'kov A.V. Post-Script // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – P. 449–451.

¹⁰ Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – P. 351–447.

Пермские хвойные Западной Ангариды

С.В. Мейен

На материале из кунгурского, уфимского (?), казанского и татарского ярусов Русской платформы и Приуралья описаны те роды и виды хвойных, для которых известны фруктификации и/или эпидермально-кутикулярные признаки вегетативных побегов. К *Kungurodendron* отнесены женские и мужские фруктификации и вегетативные побеги. Пазушный комплекс уплощен, семяножки многочисленные, абаксиально расположенные, загнутые назад, семена апикальные. Пыльца с колумеллятноподобной экзиной. В роде *Timanostrobus* боковые полиспермы с многочисленными семяножками и стерильными чешуями, пыльца безмешковая с перфорированным тектумом. Ассоциирующие вегетативные побеги типа *Brachyphyllum* – *Pagiophyllum*. Род *Concholepis* введен для полиспермов с ложными (?) семенными чешуями, несущими многочисленные абаксиальные и краевые отростки. Род *Dvinostrobus* включает микростробилы с пыльцой типа *Scutasporites*, ассоциирующие с полиспермами *Sashinia* и облиственными побегами *Quadrocladus*. Исправлен диагноз рода *Steirophyllum*, который ошибочно объединялся с *Ullmannia* и, возможно, является старшим синонимом *Quadrocladus*. Предложены комбинации *Cyparissidium appressum* (Zalessky) S.Meyen и *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S.Meyen. Описано несколько видов *Pseudovoltzia* (?), *Cyparissidium* и *Quadrocladus*. С учетом данных об этих новых таксонах и результатов ревизии еврамерийских хвойных *Lebachia*, *Ernestiodendron* и др. рассматриваются вопросы эволюционной морфологии хвойных (женских и мужских фруктификаций, пыльцы, вегетативных побегов), предложена филогения ранних хвойных. В основе системы и названий надродовых таксонов должны лежать роды, типифицируемые женскими фруктификациями. Вместо семейства *Walchiaceae* (= *Lebachiaceae*) предлагается новое семейство *Lebachiellaceae*. К его типовому роду *Lebachia* отнесены полиспермы, ранее включавшиеся в *Lebachia* и *Walchia*. Род *Lebachia* номенклатурно неправомерен. *Walchia* рассматривается сателлитным родом семейства *Lebachiellaceae*. Предложена новая система ранних хвойных. Рассмотрено значение новых данных по древним хвойным для освещения вопросов флорогенеза.

Введение

Для реконструкции ранних этапов филогении хвойных (порядка *Pinales*) и их происхождения от порядка *Cordaitanthales* главную роль до сих пор играли *Cordaitanthus* из среднего–верхнего карбона Западной Европы и США, *Lebachia* и *Ernestiodendron* из низов перми, *Ullmannia* и *Pseudovoltzia* из верхов перми Западной Европы, а также единичные мезозойские хвойные. Анализируя этот материал, Р.Флорин [Florin, 1938–1945, 1951] пришел к выводу, что семенная чешуя хвойных гомологична женскому пазушному комплексу *Cordaitanthus*. Он считал, что в линии от кордаитов к современным хвойным пазушный комплекс стал дорсовентральным, его стерильные чешуи сократились в числе и срослись в семенную чешую, к которой сначала приросли бывшие ранее свободными семяножки, а затем и брактеи. Род *Pseudovoltzia* соединял *Lebachiaceae* и мезозойские хвойные с настоящими семенными чешуями. Однако Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1963] показал, что у *Pseudovoltzia* не было свободных абаксиальных семяножек, а семена прикреплялись к лопастям настоящей семенной чешуи, как считал ранее Дж. Уолтон [Walton, 1928]. Г.-Й. Швайцер «разорвал нить флориновской истории» [Harris, 1976, p. 126] и предложил совершенно иную филогению хвойных. С другой стороны, Д.Д. Пант и Д.Д. Наутиял [Pant, Nauti-

yal, 1967; Pant, 1977] выводили лебахиевых из гондванских хвойных типа *Buriadia*. Особняком стоит вопрос о происхождении тиссовых. Р.Флорин считал, что они эволюционировали независимо от хвойных и составляют независимый от них таксон того же ранга. Однако Т.М. Гаррис [Harris, 1976] считал, что по обычным правилам «филогенетической игры» вполне можно вывести тиссовых из лебахиевых.

Упомянутое лишь кратко очерчивает главные противоречия, касающиеся ранней филогении хвойных. Исследования последних лет [Clement-Westerhof, 1984; Grauvogel-Stamm, 1978; Mapes, Rothwell, 1984; Meyen, 1976–1978, 1981, 1982, 1984; Scott, Chaloner, 1983] расширили круг детально изученных ранних хвойных. Одновременно выявились серьезные ошибки в традиционной интерпретации фруктификаций у родов *Ernestiodendron* и *Lebachia*.

Возникли и номенклатурные вопросы, связанные с незаконностью названий *Lebachia* и *Lebachiaceae* [Clement-Westerhof, 1984].

Ниже описаны пермские хвойные Западной Ангариды (т.е. Русской платформы и Приуралья), существенно расширяющие разнообразие женских фруктификаций, пыльцы и эпидермально-кутикулярных признаков ранних хвойных. Часть описанных хвойных (из кунгурского и казанского ярусов) по возрасту отчасти заполняют hiatus между западноевропейскими хвойными красного лежня и цехштейна (рис. 1). Мно-

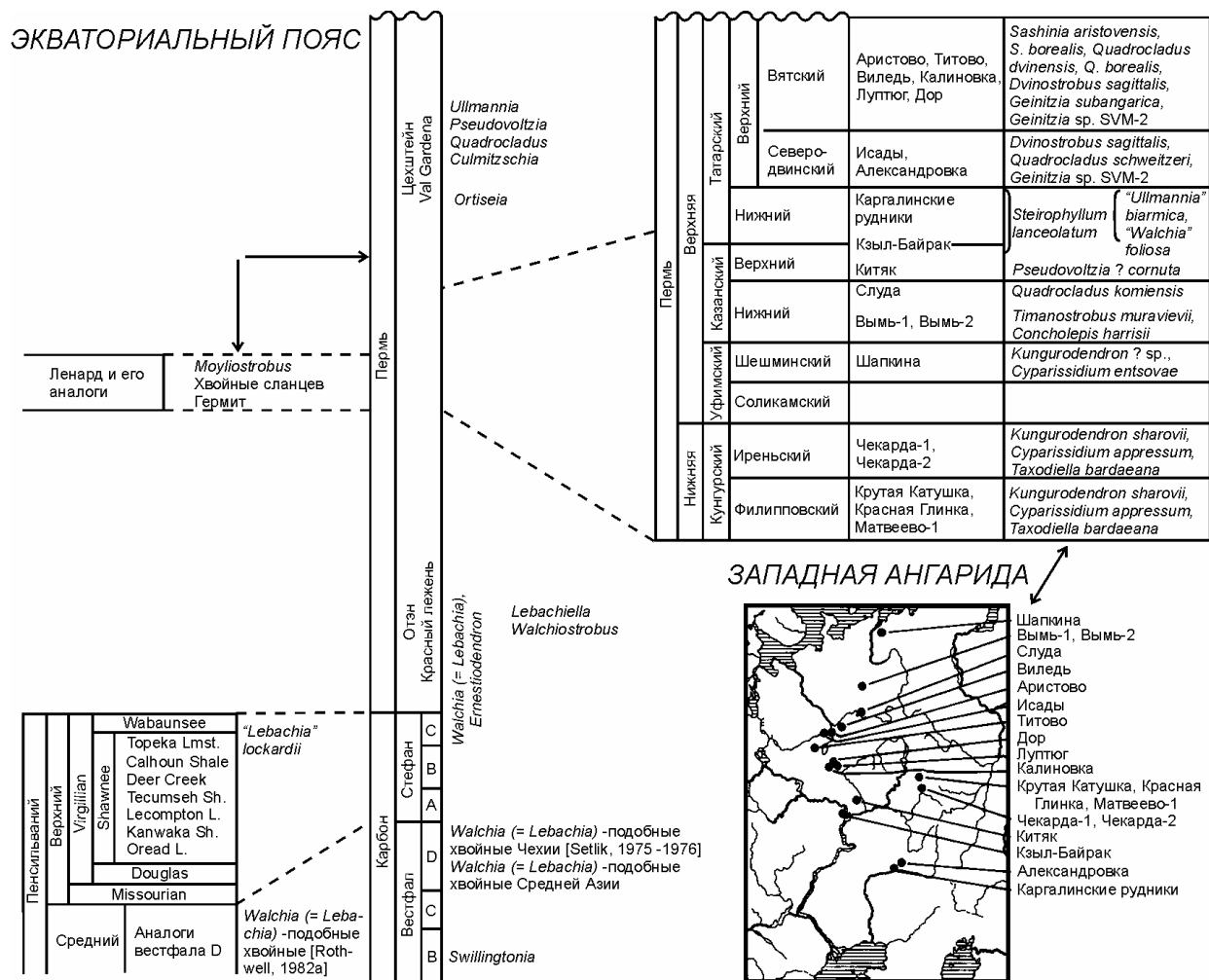


Рис. 1. Стратиграфическое распространение хвойных в верхнем палеозое Экваториального пояса и Западной Ангариды

гие вопросы эволюции хвойных теперь предста-
ют в новом свете. Полученные данные о перм-
ских хвойных Западной Ангариды интересны
также с фитогеографической и стратиграфичес-
кой точек зрения.

Настоящая работа не дает исчерпывающей
реvisions ранее описанных таксонов. Ниже описа-
ны преимущественно те таксоны, по которым
имеются данные о фруктификациях и/или эпи-
дермально-кутикулярных признаках листьев. В
коллекции автора имеется еще множество веге-
тативных побегов, лишенных как кутикулы, так
и броских морфологических признаков. Их сис-
тематизация пока не представляет интереса ни с
таксономической, ни со стратиграфической то-
чки зрения. Эти хвойные кратко упоминаются в
историческом очерке. Настоящая работа публи-
куется параллельно на английском языке в жур-
нале «Palaeontographica». Английский вариант
повторяет русский, но содержит описания верх-

нетатарских хвойных (*Sashinia*, *Dvinostrobus*,
Quadrocladus и *Geinitzia*) и данные об их место-
нахождениях. То и другое опубликовано по-
русски в отдельной монографии [Гоманьков,
Мейен, 1986].

В работе использованы образцы, собранные
автором или переданные ему разными лицами,
упомянутыми при описании местонахождений в
стратиграфической части. Все образцы, кроме
особо отмеченных, хранятся в Геологическом
институте АН СССР [ныне – РАН (Ред.)].

Фитолеймы мацерировались по стандартной
методике в смеси Шульце. Изготавливались транс-
фер-препараты с вегетативных побегов и фрук-
тификаций. Рисунки сделаны по фотографиям, с
помощью рисовального аппарата, а также по
лавсановой кальке, которая накладывалась прямо
на образец и смачивалась спиртом для большей
прозрачности. Для изучения образцов часто ис-
пользовались скрещенные поляризационные

фильтры (один на осветителе, другой на объективе), удаляющие блики и нередко сильно повышающие контраст изображения.

Исторический очерк

Пермские хвойные Западной Ангариды впервые были описаны в работах середины XIX века [Эйхвальд, 1854; Головкинский, 1869; Шмальгаузен, 1887; Eichwald, 1855, 1860; Kutorga, 1844; Ludwig, 1863; Goeppert, 1864–1865] попутно с другими растительными остатками и включались в роды *Araucarites*, *Pinus*, *Steirophyllum*, *Ullmannia*, *Voltzia* и *Walchia*. Большая часть этих хвойных происходила из медистых песчаников верхней перми и была представлена небольшими фрагментами вегетативных побегов. Почти все оригиналы к перечисленным работам утрачены или места их хранения неизвестны. В музее Ленинградского [ныне – Санкт-Петербургского (Ред.)] университета хранятся некоторые экземпляры из коллекции Э.И. Эйхвальда с его определениями, но сопоставить их с изображениями трудно. Некоторые образцы из коллекции Э.И. Эйхвальда изображены М.Д. Залесским [1927], который отмечает, что соответствие образцов и изображений Э.И. Эйхвальда неопределенно.

Судя по сохранившимся образцам и опубликованным изображениям, побеги хвойных, описанные в перечисленных работах, делятся на две группы. Одна группа включает побеги с короткими широкими листьями с тупой верхушкой. Эти побеги описывались преимущественно под названием *Ullmannia bronnii* Goeppert, но Э.И. Эйхвальд называл их *Steirophyllum lanceolatum* Eichwald (см. раздел «Систематическое описание»). Хвойные второй группы имеют более узкие и длинные и более густо расположенные листья. Э.И. Эйхвальд описал их как *Cupressites biarmicus* Eichwald. Г.Р. Гепперт [Goeppert, 1864–1865] предложил комбинацию *Ullmannia biarmica*, которая была принята в литературе. К этой же группе относится *Walchia foliosa* Eichwald.

В 1920–1930-х годах западноангарскими пермскими хвойными занимался М.Д. Залесский [1927; Zalesky, 1929, 1937, 1939]. Он изобразил некоторые образцы, изученные С.Куторгой и Э.И. Эйхвальдом (см. выше), а также несколько дополнительных [Залесский, 1927]. Большей частью они принадлежат к уже упомянутым двум группам хвойных. К ним добавлен экземпляр, определенный как *Walchia hypnoides* Ad.Brongniart, из нижней перми Среднего Приуралья [там же, табл. 33, фиг. 5, 5a]. Позднее Р.Флорин [Florin, 1939, S. 224] выделил этот образец в новый вид *Walchia (Lebachia?) stricta* Flo-

rin, к которому отнес еще один экземпляр из нижней перми Оклахомы. Кроме того, М.Д. Залесский изобразил экземпляры хвойных плохой сохранности, о которых нельзя сказать ничего определенного.

Позднее М.Д. Залесский описал из казанских отложений Прикамья три новых вида [Zalesky, 1929]. К *Ullmannia morkvaschica* Zalesky он отнес побег с неравномерно расположенными придатками. Принадлежность этого экземпляра к хвойным неочевидна. По общему облику он похож на побеги *Phylladoderma* (Cardioidae, Peitaspemales) с неопавшими основаниями листьев или фруктификаций. Сходные побеги описаны В.П. Владимирович [1984] под названием *Quasistrobus ramifloris* Vladimirovich. С другой стороны, *U. morkvaschica* похожа на побег дикранофиллов типа *Mostotchkia* [Meyen, Smoller, 1986]. Другой вид – *Voltzia namadyschensis* Zalesky еще больше похож на *Mostotchkia*. К *Pityophyllum permianensis* Zalesky М.Д. Залесский отнес фрагмент линейного листа со средней жилкой. Систематическое положение этого листа неизвестно, и отнесение его к *Pityophyllum* едва ли оправданно.

Несколько видов, преимущественно новых, М.Д. Залесский [Zalesky, 1937, 1939] описал из кунгура Среднего Приуралья. Это виды *Walchia uralica* Zalesky, *W. appressa* Zalesky, *W. bardaeana* Zalesky, *W. permiana* Zalesky, *Ullmannia bronnii* Goeppert, *U. bardaeana* Zalesky, *Bardella splendida* Zalesky, *Ammatopsis mira* Zalesky [Zalesky, 1937], *W. appressa*, *W. densa* Zalesky, *Brachyphyllum primordiale* Zalesky, *Voltzia principalis* Zalesky, *V. prisca* Zalesky, *Taxodiella recticaulis* Zalesky, *Uralodendron verticillatum* Zalesky, *Biarmodendron foliosum* Zalesky [Zalesky, 1939]. Некоторые из них рассмотрены ниже в разделе «Систематическое описание». *Bardella splendida*, *Ammatopsis mira* и *Biarmodendron foliosum* могут принадлежать дикранофилловым типу *Mostotchkia*. Принадлежность к хвойным видов *Voltzia principalis* и *V. prisca* еще более сомнительна. В коллекции автора есть сходного облика побеги. Внешне они напоминают хвойные с лопатчатыми и линейными листьями, но найдены в органической связи с фруктификациями типа *Peltaspermum*. Возможно это предки кардиолепидиевых. Некоторые из видов М.Д. Залесского кратко рассмотрел Р.Флорин [Florin, 1940], но не высказал определенного мнения об их систематическом положении.

В литературе 1930-х годов и более поздней хвойные упоминаются в числе прочих растительных остатков из разных ярусов перми Русской платформы и Приуралья. Все это уже упо-

минавшие виды *Ullmannia biarmica*, *U. bronni*, *Walchia hypnoides*, *W. foliosa*, *W. appressa*, иногда *W. piniformis* и др. [Зоричева, Седова, 1954; Мейен, 1971; Москалева, 1940; Наливкин, 1949; Радченко, 1966; Тефанова, 1963, 1971; Тихвинская, 1946; Radczenko et al., 1973; и др.].

В 1970-х годах автор предпринял специальное изучение пермских хвойных Западной Ангариды, обращая внимание преимущественно на эпидермально-кутикулярные признаки и фруктификации. Пока опубликованы данные лишь по хвойным татарского яруса – облиственным побегам *Quadrocladus* и ассоциирующим женским (*Sashinia*) и мужским (*Dvinostrobus*) фруктификациям, а также пыльце типа *Scutasporites* [Гоманьков, Мейен, 1986; Meyen, 1976–1978, 1981, 1982]. Первоначально автор [Meyen, 1976–1978] ошибочно отнес к хвойным семейство *Cardioidaceae*, представленное родами *Phyllado-derma* (листья), *Cardioides* (женские капсулы), *Permotheca* (синангии), *Nucicarpus* (семена) и *Vesicaspora* (пыльца). Затем выяснилась принадлежность этого семейства к порядку *Peltaspermales* [Meyen, 1981, 1982, 1984]. С хвойными условно сближался род *Slivkovia* [Meyen, 1976–1978], который затем был переведен в порядок *Dicranophyllales* вместе с некоторыми другими растениями, внешне сходными с хвойными [Meyen, Smoller, 1986].

Изучение фруктификаций и эпидермально-кутикулярных признаков ясно показало, что таксоны, выделенные только по внешним морфологическим признакам вегетативных побегов хвойных, могут рассматриваться лишь как сборные формальные группировки. А потому ревизия прежде установленных родов и видов большей частью невозможна.

Стратиграфическое положение материала

Описываемые ниже хвойные происходят из кунгурского, уфимского (?), казанского и татарского ярусов Русской платформы и Приуралья. Хотя стратотипические разрезы этих ярусов расположены в этом же регионе, местонахождения хвойных не принадлежат к этим разрезам. Тем не менее стратиграфическая изученность региона достаточна для уверенного отнесения большинства местонахождений к перечисленным ярусам и их подъярусам. Менее уверенно датируется местонахождение Шапкина, расположенное в Тимано-Печорском регионе (на северо-востоке Печорского Приуралья).

Вопрос о сопоставлении перечисленных стандартных ярусов с западноевропейскими подразделениями перми остается открытым (см. под-

робнее [Kozur, 1980a, b]). В любом случае очевидно, что кунгурский ярус моложе тех частей западноевропейского отэна и красного лежа, к которым приурочены местонахождения хвойных с *Lebachia*, *Ernestiodendron* и *Walchiostrobus*. О том, с каким из стандартных ярусов перми сопоставляется западноевропейский цехштейн с *Pseudovoltzia*, *Ullmannia* и *Quadrocladus*, существует множество мнений. Разные стратиграфы сопоставляли цехштейн с кунгурским, уфимским, казанским или татарским ярусами. По конodontам наиболее вероятно соответствие цехштейна верхам казанского – татарскому ярусам [Kozur, 1980b]. Однако палеомагнитные данные указывают на то, что татарскому ярусу могут соответствовать более низкие части западноевропейского разреза начиная с верхов красного лежа [Menning, 1981]. Не исключено, что значительная часть цехштейна соответствует крупному региональному перерыву между татарским и вышележащими триасовыми отложениями (о диапазоне этого перерыва см. [Гоманьков, 1983; Гоманьков, Мейен, 1986]).

Немного яснее положение в шкале стандартных ярусов формации Val Gardena (Альпы, Италия), из которой происходит *Ortiseia* [Clement-Westerhof, 1984; Florin, 1964]. В шкале ярусов Тетиса Val Gardena примерно сопоставляется с джульфинским и абадехским (индским) ярусами [Clement-Westerhof, 1984].

По палеомагнитным и палинологическим данным, татарский ярус сопоставляется примерно с теми же ярусами шкалы Тетиса [Гоманьков, 1983]. С другой стороны, по палинологическим данным, слои с *Ortiseia* сопоставляются с цехштейном Западной Европы [Clement-Westerhof, 1984]. Таким образом, несомненно принадлежность Val Gardena к верхней перми, вероятно, к верхней ее части.

Наиболее древние фруктификации хвойных – *Lebachia lockardii* Mapes et Rothwell – описаны из формации Topeka Limestone Канзаса [Mapes, Rothwell, 1984]. Эта формация относится к группе Shawnee, т.е. к средней части Virgillian [Ebanks et al., 1979]. Дж.Мэйпс и Г.У. Ротвелл принимают возраст данных флороносных слоев в более широком диапазоне, включая низы перми, поскольку вместе с хвойными встречаются растения, считающиеся пермскими, в том числе *Dichophyllum moorei* Elias, сближаемый с *Callipteris flabellifera* Weiss. Однако сейчас показано, что типично пермские по облику комплексы мио-спор и макрофоссилий растений появляются в отдельных прослоях в середине стефана [Doubinger, Langiaux, 1982]. Такие комплексы в стефане Франции характерны для неугленосных пачек.

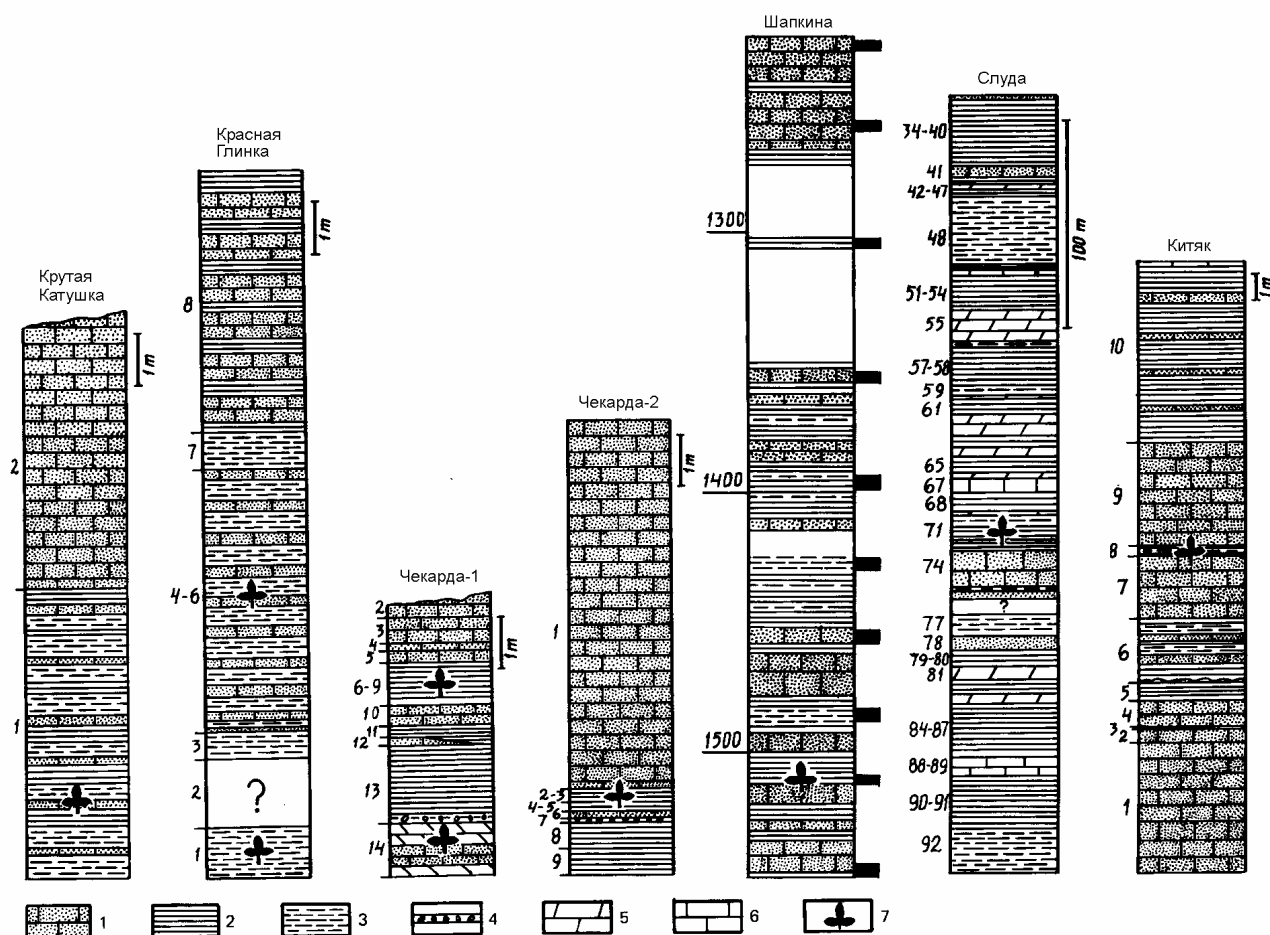


Рис. 2. Стратиграфическое положение слоев с хвойными в местонахождениях: 1 – песчаники; 2 – аргиллиты; 3 – алевролиты; 4 – галька; 5 – мергели; 6 – известняки; 7 – места находок хвойных

В неугленосных районах пермского типа комплексы миоспор могут быть распространены по всему верхнему карбону и спускаться в верхи среднего карбона. Это мы видим на восточном склоне Урала [Чувашов и др., 1984] и в Джунгарии. К таким толщам принадлежит группа Shawnee Канзаса. Поэтому пермского облика растения в этой группе не противоречат поздне-карбонному возрасту вмещающих отложений.

Местонахождения кунгурского яруса

Остатки кунгурских хвойных происходят из центральной и южной частей Сылвинской впадины. По принимаемой унифицированной стратиграфической схеме кунгур подразделяется здесь на лекскую (внизу) и кошелевскую свиты, принадлежащие соответственно к филипповскому и иреньскому горизонтам [Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала, 1980]. Это преимущественно терригенные отложения с прослоями известняков, соли и ангидритов. Хвойные собраны в местонахождениях по р. Барда (Крутая Катущка, Красная Глинка,

Матвеево-1 у д. Матвеево) и р. Сылва (Чекарда-1 и Чекарда-2).

Бардинские местонахождения расположены в центре Сылвинской впадины и приурочены к верхней части лекской свиты. Б.И. Чувашов и Г.В. Дюпина [1973] приводят описание разреза по р. Барда. Отложения, выделяемые в унифицированной схеме в лекскую свиту, они относят к крыловской свите, которую делят на три пачки. В нижней пачке (220–250 м) преобладают желтовато-серые песчаники с прослоями песчаных известняков. Средняя пачка (50–60 м) сложена темными аргиллитами и мергелями. Верхняя пачка (50 м) сложена светло-серыми и желтовато-серыми микрослоистыми мергелями. Хвойные происходят из верхней части верхней пачки, т.е. из самых верхов лекской (крыловской) свиты. Выше залегает толща чередующихся зеленовато- и желтовато-серых песчаников, алевролитов и аргиллитов кошелевской свиты.

В миоспоровом комплексе крыловской свиты резко преобладает пыльца голосеменных (стриатная квазидисаккатная пыльца – 27,3%, *Vittatina*

– 19,8%, квазимоносаккатная пыльца – 10,6%, *Azonaletes* – 9,1%, *Ginkgocycadophytus* – 8,1%; данные Г.В. Дюпиной). Параллелизация бардинского разреза с расположенными западнее типовыми разрезами филипповского горизонта проводится путем прослеживания пачек по литологическим признакам, а также по комплексам миоспор (см. подробнее [Дюпина, 1984; Золотова и др., 1973; Оборин, Хурсик, 1973; Порфирьев, 1963; Чувашов, Дюпина, 1973]).

КРУТАЯ КАТУШКА. Левый берег р. Барда, в 2 км выше моста в д. Матвеево. Хвойные собраны в нижней части обнажения (рис. 2). Вместе с хвойными встречаются *Equisetina magnivaginata* Zalesky, *Sphenophyllum*, *Paracalamites*, *Phyllothea*, *Callipteris*, *Mauerites*, *Biarmopteris pulchra* Zalesky, *Sylvia striata* Zalesky, *Psygmpophyllum*, *Cordaitea*, *Rufloria* с узкими дорсальными желобками, *Entsovia kungurica* S.Meyen, семена.

КРАСНАЯ ГЛИНКА. Правый берег р. Барда, в 1,3 км выше моста в д. Матвеево. Хвойные собраны в двух интервалах разреза (рис. 2) вместе с *Psygmpophyllum*, *Mauerites*, *Callipteris*, *Asterodiscus*, *Cordaitea*, *Rufloria* с узкими дорсальными желобками, *Entsovia*, семенами. К слою 1 приурочены образцы №3773/473–494, к слою 6 – образцы №3773/498–519.

МАТВЕЕВО-1. Левый берег р. Барда, в 1,3 км ниже по течению от моста в д. Матвеево.

Сылвинские местонахождения расположены вблизи устья р. Чекарда, т.е. на юге Сылвинской впадины. Они приурочены к кошелевской свите [Наливкин, 1949; Порфирьев, 1963; Залесский, Чиркова, 1940]. Отложения, соответствующие кошелевской свите, выделялись М.Б. Кругловым [1933] в тисовскую (ее большая верхняя часть) и суксунскую свиты. При этом флороносные слои Чекарды помещались в тисовскую свиту [Залесский Ю.М., 1956, 1957]. Кошелевская свита по объему совпадает с иреньским горизонтом, в типовых разрезах которого на Уфимском плато выделяются несколько пачек (снизу вверх: ледяно-пещерская, неволинская, шалашнинская, елкинская, демидковская, тюйская, лунежская). Часть разреза кошелевской свиты с многочисленными растительными остатками (чекардинская пачка Б.И. Чувашова) примерно сопоставляется с елкинской пачкой иреньского горизонта [Дюпина, 1984]. В.П. Горский [1970] сопоставлял флороносные отложения кошелевской свиты с нижней частью уфимского яруса. Палинологические исследования показали [Чувашов, Дюпина, 1973, с.

190], что предположение В.П. Горского, вероятно, справедливо лишь для разреза по р. Уфа. Что касается разрезов кошелевской свиты по р. Сылта, то даже частичная их параллелизация с соликамским горизонтом не принимается [Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала, 1980].

ЧЕКАРДА-1. Левый берег р. Сылта, непосредственно ниже устья р. Чекарда. Описание обнажения, в котором собраны растения, опубликовано В.В. Пермяковым [1938, с. 70, 71]. В колонку (рис. 2) по сравнению с этим описанием внесены следующие поправки: объединены слои 6–9 (общей мощностью 0,85 м), поскольку они плохо выдерживаются в обнажении; уточнены мощности слоев; показаны песчаники в основании слоя 14, который во время описания в 1938 году был менее обнажен; показана брекчиевидная порода в основании слоя 13. Из слоев 6–9 происходят образцы №3773/626–648 и вся коллекция №3737 (собрана А.Г. Шаровым); из слоя 14 – образцы №3773/554–625; из осыпи – образцы №5773/649–660.

ЧЕКАРДА-2. Левый берег р. Сылта, непосредственно выше устья р. Чекарда. Описание этого обнажения опубликовано также В.В. Пермяковым [1938, с. 70]. Во время посещения обнажения в 1965 году оно оказалось почти полностью закрыто осыпью и воспроизводится на колонке (рис. 2) по описанию В.В. Пермякова. Из слоев 2–3 собраны образцы №3773/661–694 и из осыпи образец №3773/695.

В обоих местонахождениях встречена богатая флора, включающая (помимо хвойных) *Sphenophyllum*, *Phyllothea*, *Paracalamites*, *Annularia*, *Pecopteris*, *Callipteris*, *Peltaspermum*, *Asterodiscus*, *Psygmpophyllum*, *Mauerites*, *Biarmopteris pulchra*, *Cordaitea*, *Rufloria* с узкими дорсальными желобками, *Entsovia*, *Samaropsis triquetra* Zalesky, *Pholidophyllum ornatum* Zalesky и др.

Местонахождения уфимского (?) яруса

К уфимскому ярусу условно отнесено единственное местонахождение Шапкина. Скважина Шапкина-1 пробурена на левом берегу р. Печора, в 120 км от устья (70 км на ВЮВ от г. Нарьян-Мар) в осевой зоне Денисовского прогиба Печорской синеклизы. Выход керна в скважине был небольшим (рис. 2), и потому сплошное описание разреза невозможно. Хвойные встречены на глубине 1508,2–1511,2 м в темно-серых алевролитах, относящихся к средней части екушанской свиты. Вопрос о возрасте екушанской свиты ос-

тается дискуссионным [Енцова, 1970; Енцова и др., 1969, 1972; Тельнова, 1974; Варюхина и др., 1981]. Она была впервые выделена на скважинном материале в бассейне нижнего течения р. Печора. Ее стратотип расположен в скважине Нарьян-Мар-1. Здесь и в других скважинах, пробуренных в низовьях р. Печора, екушанская свита представлена серыми известковистыми песчаниками с прослоями гравелитов в нижней части. Мощность свиты в скважине Нарьян-Мар-1 ~70 м. Найденная в свите морская фауна (*Komiella rotundata* Toulou, *K. sulaensis* V.Barchat., *Svalbardia capitolina* Toulou, *Cancrinella* ex gr. *cancrini* Vern., *Anidanthus kuliki* Fred., *Muirwoodia mammata* Keys., *Healdia ivanovi* Mart.) считается разными исследователями кунгурской, уфимской или казанской.

В нескольких скважинах в екушанской свите найдены растительные остатки. Это *Phylladoderma*, *Rufloria* ex gr. *recta* (Neuburg) S.Meyen, *Mostotchkia gomankovii* S.Meyen et Smoller, *Psygtophyllum* sp. и др. В стратотипических разрезах пермских ярусов род *Phylladoderma* появляется примерно на границе соликамского и шешминского горизонтов уфимского яруса. Поэтому отнесение флороносной части екушанской свиты к кунгурскому ярусу и соликамскому горизонту маловероятно. Вид *Mostotchkia gomankovii* известен в нижеказанских отложениях (см. ниже). Однако хвойные екушанской свиты иные, чем нижеказанские и, как мы увидим позже, более примитивные. Поэтому наиболее вероятно отнесение флоры екушанской свиты к шешминскому горизонту. Такая датировка хорошо согласуется с составом макроостатков растений. Сочетание *Phylladoderma* с *Rufloria* ex gr. *recta* характерно для той нижней части печорской серии, шешминский возраст которой наиболее вероятен.

В верхней подсвите тельвисской свиты, лежащей выше екушанской, обнаружен казанский комплекс остракод с примесью уфимских форм [Кашеварова, 1973]. Этот комплекс хорошо сопоставляется с тиманскими. Присутствие уфимских видов рассматривается как свидетельство принадлежности верхнетельвисской подсвиты к нижней части казанского яруса.

Комплекс миоспор екушанской свиты хорошо отличается от выше- и нижележащих. По палинологическим данным, основание екушанской свиты сопоставляется примерно с границей воркутской и печорской серий [Тельнова, 1974]. Комплекс миоспор екушанской свиты делится на два подкомплекса, причем хвойные скважины Шапкина-1 оказываются приуроченными к нижней части слоев с верхним подкомплексом. В.Д. Тельнова [1974] считает, что этот интервал раз-

реза по миоспорам сопоставляется с шешминским горизонтом района Соликамска.

Местонахождения казанского яруса

Западное Притиманье

ВЫМЬ-1. Правый берег р. Вымь, в 4 км ниже устья р. Коин; нижеказанский подъярус; сборы В.И. Розанова (1968 г.), И.С. Муравьева и Г.А. Иоффе (1969 г.), М.Г. Миниха (1971 г.), А.В. Гоманькова (1979 г.).

ВЫМЬ-2. Тот же берег, в 1,7 км ниже устья р. Коин. Сборы М.Г. Миниха (1971 г.).

Стратиграфическое положение этих местонахождений рассмотрено в ([Муравьев и др., 1975]; см. также [Плотников, Молин, 1969; Молин, Колода, 1972; Варюхина и др., 1981]). Казанские отложения разделяются на чевьюскую и веслянскую свиты (слои), которые отвечают примерно ниже- и вышеказанскому подъярусам. В нижеказанских отложениях выделены три ритма, хвойные приурочены к нижнему из них. И.С. Муравьев с соавторами дают следующую характеристику нижнему ритму (его мощность 30–35 м): в его основании лежит известняк (до 0,4 м), местами переходящий в конгломерат, выше располагается 20 м желтовато-серых песчаников с 1–2 пропластками глины. Много брахиопод, пелеципод и фораминифер. Среди последних определены *Nodosaria suchonensis* К.М.-Macclay и *N. cf. pseudoconcinna* К.М.-Macclay. Выше залегает сероцветная глинисто-карбонатная пачка (до 15 м). Ее нижняя часть представлена аргиллитами и алевролитами с тонкими прослоями песчаника и линзами мергеля. Выше следует чередование аргиллитов (с пресноводными остракодами *Darwinula* aff. *persimplex* Kotsch. и *Placidea* sp.), алевролитов и песчаников. Завершается эта пачка коричневатого-серыми алевролитами с 3 пропластками глинистых известняков. В нижнем пропластке много морских пелеципод, реже гастропод и остракод. Средний пропласток соответствует захоронению местонахождения Вымь-1. Вероятно, местонахождение Вымь-2 занимает то же стратиграфическое положение.

Средний ритм (25–30 м) терригенно-карбонатный с морской фауной (*Nodosaria suchonensis* К.М.-Macclay, *Geinitzina* cf. *spandeli* Tscherd., *Monoceratina* cf. *parvula* Kotsch., *Cavellina grandis* Schn., *Actuaria secunda* Kotsch., брахиоподы, двустворки, мшанки). Верхний ритм (20–25 м) в нижней части преимущественно терригенный (песчаники, аргиллиты), выше – кар-

бонатный, еще выше сложен глинами и мергелями. Верхнеказанские отложения (до 100 м), главным образом, карбонатные.

Флора в местонахождениях Вымь-1 и Вымь-2, а также в других местонахождениях этой части разреза представлена *Timanostrobis muravievii* S.Meyen, *Concholepis harrisii* S.Meyen, *Mostotchkia gomankovii*, *Rhaphidopteris* sp., «*Odontopteris*» *rossica* Zalesky, *Wattia* sp., *Samaropsis* sp., *Signacularia* sp. и др. Примерно такой же возраст имеет типовой материал *Rhaphidopteris praecursoria* S.Meyen [1979].

СЛУДА. Окрестности г. Сыктывкар, д. Слуда, скв. СС-104, гл. 438–441 м. Сборы Ф.И. Енцовой (1960 г.). Флороносные слои принадлежат чевьюской свите, которая кратко охарактеризована выше. Интервал на глубине 438–441 м (рис. 2) помещен в работе В.А. Молина и Н.А. Колоды в верхнечевьюскую подсвиту, которой в приведенном выше описании разреза по р. Вымь соответствуют 2 верхних ритма. В интервале слоев с флорой в скв. СС-104 встречена морская фауна (предварительные определения К.Ф. Седых, 1960 г.): глубина 415,1 м – *Aulosteges* sp., *Camarophoria* sp., *Rhynchopora geinitziana* Vern.; глубина 415,2 м – *Aulosteges horrescens* Vern., *Productidae*; глубина 415,5 м – *Athyris pectinifera* Sow., *Spirifer* sp.; глубина 419,1 м – *Productus hemisphaericum* Kut. Растительные остатки принадлежат *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Meyen, *Paracalamites*, *Phylladoderma*, *Entsovia rarisulcata* S.Meyen, *Rhaphidopteris praecursoria*, *Cordaites*, семена.

КИТЯК (Акбатыровский или Преображенский рудник). Левый берег р. Китяк (=Китячка; левый приток р. Бурец, впадающей в р. Вятка справа), против д. Большой Китяк (Акбатырово), Малмыжский р-н, Кировская обл. Сборы А.Г. Шарова (1937 г.). Местонахождение Китяк известно благодаря находкам позвоночных и описано в каталоге И.А. Ефремова и Б.П. Вьюшкова [1955]. Местонахождение приурочено к белебеевской свите, т.е. к верхнепермским отложениям, фациально замещающим в восточном направлении морские отложения казанского яруса. Положение границ нижне- и верхнеказанского подъярусов, а также казанского и татарского ярусов в этих отложениях не вполне определено. Поэтому положение местонахождения Китяк в общем разрезе верхней перми дискуссионно. Это местонахождение расположено как раз в зоне фациального перехода морских казанских отложений в континентальные, где нижнеказанский подъярус представлен еще морскими отложениями,

относящимися к подзоне б₂ по Н.Н. Форшу [1955, фиг. 4]: «переслаиванию серых глин, песчаников, мергелей и известняков со значительным содержанием серых глин». Местонахождение Китяк расположено в вышележащих континентальных отложениях, в подзоне в₁ по Н.Н. Форшу [1955, фиг. 5]. Е.И. Тихвинская [1946, с. 256], проводившая исследования в этом районе, относит рудоносный горизонт с остатками позвоночных к нижней половине белебеевской свиты. Среди позвоночных, встреченных в медистых песчаниках местонахождения, определены амфибии *Platyops stuckenbergi* Traut. и *Melosaurus* и рептилии (*Deinocephalia*) *Syodon* и *Molybdopygus arcanus* Tchud. Этот комплекс позвоночных относится к II дейноцефаловой зоне (комплексу), которую П.К. Чудинов [1983] считает уже нижнетатарской. Соответственно он относит местонахождение Китяк (Акбатыровский рудник) к нижнетатарскому подъярусу вместе с другими местонахождениями той же зоны. При этом он ссылается на работы, в которых показан татарский возраст местонахождений II комплекса, в том числе на статьи Е.И. Тихвинской, К.Р. Чепикова и др. Однако в этих работах не упоминается об отнесении всех местонахождений II комплекса к татарскому ярусу. К.Р. Чепиков [1946] указывает, что местонахождения Акбатырово и Камские Поляны относятся к белебеевской свите. В.И. Рачитский [1969] считает, что медистые песчаники с татарскими позвоночными в некоторых случаях врезаются в белебеевскую свиту и могут быть ошибочно включены в верхнеказанский подъярус. Вопрос о стратиграфическом положении позвоночных Акбатыровского рудника он оставляет открытым.

По составу растительных остатков, найденных в местонахождении Китяк, можно уточнить его стратиграфическое положение. Здесь найдено множество *Sphenophyllum stouckenbergii* Schmalhausen и *Pseudovoltzia* (?) *cornuta* S.Meyen, встречены также *Pecopteris helenaeana* Zalesky, *Danaeites*, *Lobatannularia*, *Paracalamites*, «*Odontopteris*» *rossica*, *Rhaphidopteris*, *Phylladoderma*, *Permotheca*, *Nucicarpus*, *Psygmodiphyllum*, семена. Сходные комплексы флоры известны в казанских отложениях на востоке Русской платформы [Есаулова, 1984; Мейен, 1971; Тефанова, 1963, 1971; Варюхина и др., 1981; Владимирович, 1984]. Ассоциация с большим количеством *Sphenophyllum stouckenbergii* и *Phylladoderma* встречена в местонахождении Кзыл-Байрак (правый берег Волги южнее г. Казань) в так называемой «переходной пачке», т.е. в самых верхах казанского яруса. Однако до сих пор сфенофиллы на востоке Русской платформы в заведомо

татарских отложениях не встречались. Кроме того, хвойные в местонахождении Кзыл-Байрак принадлежат *Steirophyllum lanceolatum* – виду, характерному для нижнетатарских отложений Каргалинских рудников (см. ниже). В местонахождении Китяк хвойные иные, более древнего облика. Поэтому, учитывая сходство флоры Китяка с другими верхнеказанскими флорами, мы оставляем данное местонахождение в верхнеказанском подъярусе ниже уровня переходной пачки. Соответственно надо признать захождение II комплекса тетрапод в верхнеказанский подъярус.

Местонахождения татарского яруса

Хвойные собраны в 8 местонахождениях, из которых одно приурочено к нижнетатарскому подъярусу (Каргалинские рудники), одно (Исиды) к северодвинскому горизонту верхнетатарского подъяруса, а остальные (Аристово, Виледь, Титово, Дор, Луптюг, Калиновка) – к середине вятского горизонта верхнетатарского подъяруса. Стратиграфическое положение и комплексы фауны верхнетатарских местонахождений рассмотрены в [Гоманьков, Мейен, 1986].

КАРГАЛИНСКИЕ РУДНИКИ. Имеющиеся немногочисленные образцы из Каргалинских рудников имеют плохую географическую и стратиграфическую привязку. На этикетках написано: «Каргалинские медные рудники, Кузьминовские отвалы. Оренбургская область, Белозерский район. Колл. Бочаров, 1948». По данным И.А. Ефремова и Б.П. Вьюшкова [1955, с. 56], Кузьминовский рудник расположен «на высоком сырту, в 9 км к С от пос. Горный, на р. Верхняя Каргалка, в 4 км к СВ от хут. Мясниковский (Вшивый) и в 7 км к ЮВ от Власьевского рудника. На костеносную нижнюю мергельную пачку пробиты три большие шахты, находящиеся в центре рудника, около сыртовой дороги. Разрез не описан. Остатки наземных позвоночных встречаются в линзе рудного серого плотного мергеля мощностью 0,6 м и в кроющих рудный слой медистых сланцеватых серых слегка песчаных мергелях вместе с обильными остатками растений, рыб, эстерий, антракозий и насекомых». В той же работе приведен список публикаций, касающихся Каргалинских рудников. Стратиграфическое положение флороносных слоев неоднократно рассматривалось в литературе. Его подробно рассмотрела Е.И. Тихвинская [1952], сопоставившая отложения с флорой с низами татарского яруса. К такому же сопоставлению приходили и другие исследователи [Чепиков, 1946, 1948; Рачитский, 1969; Чудинов, 1983; и др.]. Имеющиеся в коллекции экземпляры *Stei-*

rophyllum lanceolatum внешне неотличимы от хвойных, найденных в местонахождении Кзыл-Байрак и относящихся к переходной пачке (самые верхи казанского яруса). Из-за отсутствия точной стратиграфической привязки имеющихся образцов более детально вопрос их возраста рассмотреть невозможно.

* * *

Таким образом, распределение пермских хвойных Западной Ангариды, а также наиболее полно изученных карбоновых и пермских хвойных Экваториального пояса приобретает вид, показанный на рис. 1.

Терминология

Для женских фруктификаций ниже применяются термины, поясненные ранее [Мейен, 1982; Meyen, 1984] и уже входящие в литературу [Долуденко, Костина, 1985; Anderson J., Anderson H., 1985]. Семеносные органы обозначаются термином «полисперм». У хвойных и кордаитантовых пазушные полиспермы собраны в кистевидные сложные полиспермы, называемые обычно шишками или мегастробилами. Семя с семяножкой обозначено термином *моносперм* (=Samenschuppen по [Florin, 1938–1945] или «мегаспорофилл» по [Florin, 1951]). Стерильные чешуи, сопровождающие полисперм, образуют *циркасперм*. Эта терминология позволяет четко сформулировать вопросы, касающиеся морфологии хвойных. Так, Р.Флорин считал семенную чешую преобразованным циркуаспермом, к которому вторично приросли моноспермы. Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1963] и М.Геде и П.Дюпюи [Guédès, Dupuy, 1974] считают семенные чешуи преобразованными листьями, несущими моноспермы с редуцированной ножкой. К рассмотрению этих точек зрения вернемся в разделе «Эволюционная морфология верхнепалеозойских и раннемезозойских хвойных».

У *Kungurodendron* и, вероятно, других палеозойских хвойных в женский пазушный комплекс входят, помимо стерильных чешуй, унаследованных от кордаитантовых, и семяножек также стерильные придатки, напоминающие семяножки по общему облику и некоторым эпидермальным признакам, но имеющие недоразвитый семенной рубец или лишенные такого рубца вовсе. Такие придатки могут быть названы стерилизованными семяножками или *фуникулодиями* (по аналогии со стаминодиями цветковых растений).

Пыльца, принадлежащая некоторым палеозойским хвойным, по терминологии Б.В. Шойринга [Scheuring, 1974], может быть названа

протосаккатной. Однако этот термин наводит на мысль, что такой тип пыльцы филогенетически предшествует мешковой, что не всегда так [Meyen, 1984]. Поэтому для такой пыльцы предлагается ввести термин «квазисаккатная». Соответственно предлагается термин *квазисаккус* (вместо «протосаккус»), а также термины *квазимоносаккатная* и *квазидисаккатная* для квазисаккатной пыльцы, имитирующей одно- и двухмешковую.

Характерный признак эпидермы у части палеозойских хвойных, например *Walchia* (al. *Lebachia*), *Ernestiodendron*, *Kungurodendron*, *Swillingtonia*, «*Lebachia*» *lockardii*, *Ortiseia*: присутствие мелких клеток с непропорционально крупными папиллами или одноклеточными волосками. Иногда эти клетки описываются как основания волосков (*трихоподии*), хотя, вероятно, не всегда прикреплялись к ним именно волоски. Для таких специализированных папиллозных клеток предложен новый термин «папиллигер» (лат. – несущий папиллу), который можно применять к внешне сходным клеткам и в тех случаях, когда мы не знаем, несли ли они одноклеточные волоски или папиллы.

Как и в работе [Гоманьков, Мейен, 1986], ниже используется специальная несложная система для обозначения видов, не обозначенных видовым эпитетом и отмеченных сокращением «сп.». Ссылки на описания с таким сокращением обычно громоздки и неудобны, особенно если таких «сп.», относящихся к одному роду, много. В упомянутой выше работе было предложено сопровождать слово «сп.» инициалами и номером, причем номера, принадлежащие конкретному автору, не должны повторяться в его разных работах. В цитированной работе описан вид *Geinitzia* sp. SVM-1. Ниже кратко упоминается еще один тип побегов *Geinitzia*, который обозначается соответственно «сп. SVM-2». Естественно, эти обозначения не должны регулироваться кодексом номенклатуры и охраняться приоритетом. Это лишь небольшое дополнение к практике ссылок и цитирования.

Систематическое описание

Род *Kungurodendron* S.Meyen, 1997

Kungurodendron S.Meyen: Мейен, 1986, с. 21, 23 (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 364.

Название рода от кунгурского яруса и греч. *dendron* – дерево.

Типовой вид – *Kungurodendron sharovii* S.Meyen.

Диагноз. Облиственные вегетативные ветки предпоследнего порядка несут перисто расположенные ветки последнего порядка. Листья ланцетные, с остроконечием, с 2 устьичными полосами на верхней стороне и небольшим числом устьиц в основании листа на нижней стороне, край с микроскопическими кутикулярными зубчиками или одноклеточными волосками. Ось сложного полисперма продолжает облиственную ось и несет спирально расположенные брактей, отличающиеся от вегетативных листьев большей величиной. Пазушный комплекс дорсовентрально уплощенный, со стерильными чешуями, расположенными по разреженной спирали. Верхняя часть комплекса занята адаксиально расположенными сильно избегающими загнутыми назад семяножками, апикальными и абаксиальным фуникулодиями, сходными с семяножками по эпидермальной структуре, иногда несущими абортивные семенные рубцы. Микростробилы эллиптические, с многочисленными спирально и компактно расположенными микроспорофиллами. Пыльца округлая, с тонким квазисаккусом, сложенным колумеллятноподобным слоем и охватывающим зерно экваториально и с дистальной стороны.

Номенклатурные замечания. Новый род введен для всего комплекса органов – вегетативных побегов 2 порядков ветвления, полиспермов, микростробиллов и пыльцы. Однако номенклатурным типом типового вида *K. sharovii* выбран экземпляр полисперма. Изолированные ветки могут быть отнесены к родам *Walchia* (sensu Florin, 1938) или *Cyparissidium* (sensu Harris, 1969, 1979) (см. ниже описание *C. appressum* и *C. entsovae*). Какому из форм-родов (*Masculostrobis*, *Walchianthus* и др.) соответствует строение микростробиллов, неизвестно. Что касается пыльцы, то пока нет рода дисперсных миоспор, к которому ее можно отнести.

Сравнение. От *Walchia* (al. *Lebachia*) и *Ortiseia* новый род отличается прежде всего многочисленными семяножками с апикальными семенами, сильно редуцированными стерильными чешуями в нижней части пазушного комплекса, присутствием фуникулодиев и строением пыльцы. Подробнее соотношение с другими родами и систематическое положение нового рода рассмотрены в последующих разделах.

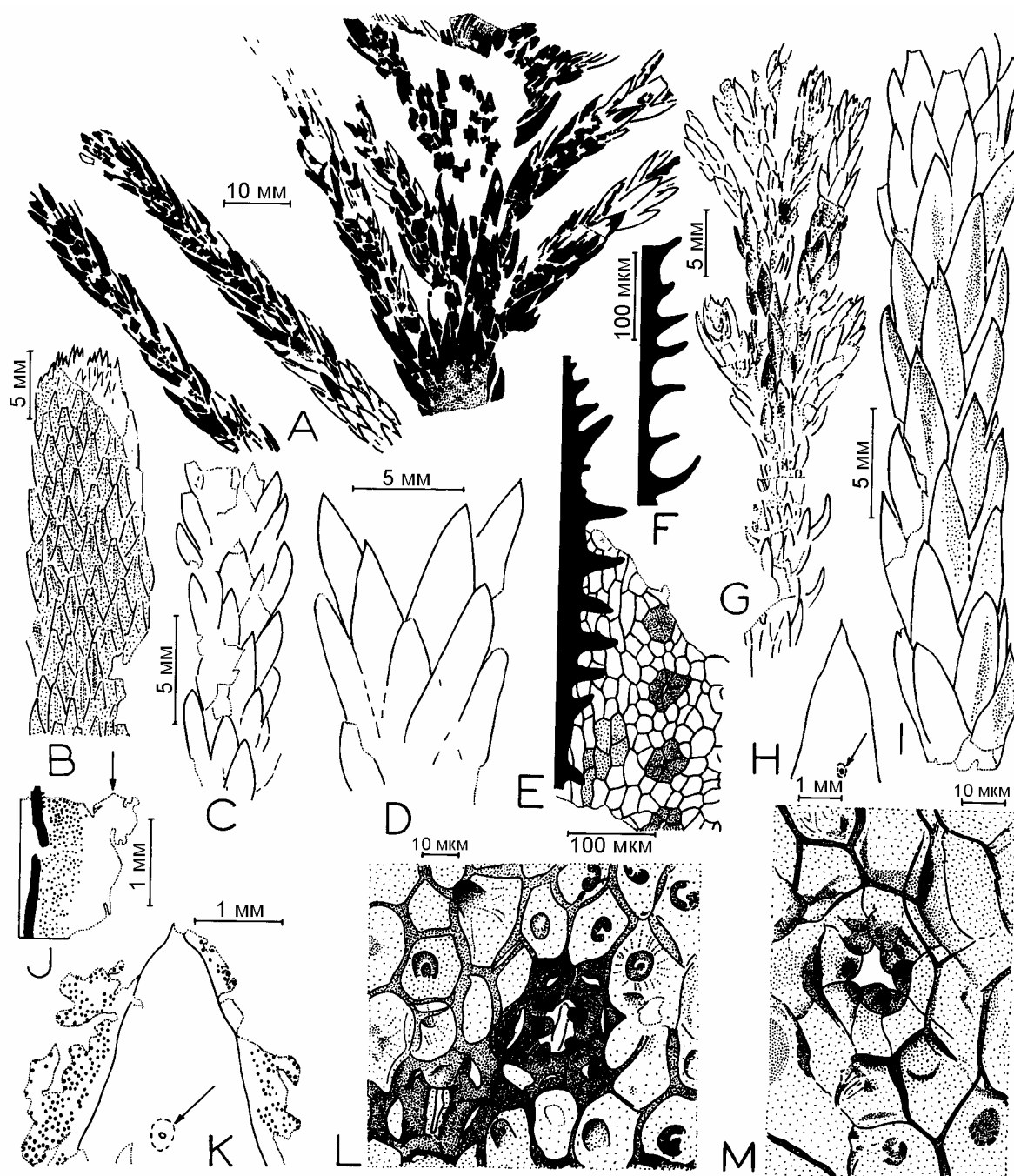


Рис. 3. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen; Чекарда-1; вегетативные побеги и их эпидермальное строение: А – ветка предпоследнего порядка с длинными перисто расположенными ветками последнего порядка, экз. №3737/111; В – верхушка толстой облиственной ветки, экз. №3737/254А; С – экз. №3737/26; D – экз. №3737/15А; Е – край листа с зубчиками и узкой краевой безустыичной полосой, преп. №3737/15А, пункт 4; F – краевые зубчики, преп. №3737/270, пункт 3В; G – ветка предпоследнего порядка с короткими ветками последнего порядка, экз. №3737/270; H – верхушка листа с остроконечием, трихоподием и окружающим трихоподий полем аномальных клеток (стрелка), преп. №3737/240-А; I – экз. №3737/240; J – часть развертки кутикулы листа, черная полоса – складка кутикулы вдоль края, устьица показаны точками, стрелка указывает на ось листа, преп. №3737/270, пункт 3В; K – развертка кутикулы листа, устьица показаны точками, стрелка указывает на трихоподий с окружающим его полем аномальных клеток, преп. №3737/110-а; L – устьица с сильно кутинизированными радиальными стенками побочных клеток, преп. №3737/270, пункт 3; M – устьица с побочными клетками без дополнительной кутинизации, преп. №3737/110-а, пункт 1

***Kungurodendron sharovii* S.Meyen, 1997**

Табл. 1–3; рис. 3–5; 6, А–Г; 22, В

Pseudovoltzia sp.: Meyen, 1982, pl. 16, fig. 134.*Kungurodendron sharovii* S.Meyen: Мейен, 1986, с. 23, 24, 26–30; табл. 1–3; рис. 3–5; 6, А–Г; 22, В (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 364, 365, 367, 369; pl. I–III; figs. 4–6; 7, А–Г; 32, В.

Видовой эпитет в честь покойного А.Г. Шарова, собравшего часть типового материала, включая голотип.

Голотип – экз. №3737/259 (табл. 2, фиг. 1, 2; табл. 3, фиг. 27); Чекарда-1.

Диагноз. Ветки предпоследнего порядка шириной до 8 мм. Их листья шириной до 3,5 мм и длиной до 12 мм. Ветки последнего порядка длиной до 80 мм. Их листья шириной 1–1,25 мм, длиной 4–9 мм. Листья прижаты к оси или слабо отклоняются, ланцетные, с остроконечием (мисго) на верхушке. Устьичные полосы сходятся к верхушке и переходят в осевую папиллозную полосу. Не принадлежащие устьицам клетки устьичной полосы полигональные, по-разному ориентированные, более или менее папиллозные, среди них изредка встречаются папиллигеры и трихоподии. Клетки осевой и краевых безустыичных полос, а также клетки нижней эпидермы продольно вытянутые, расположены неровными рядами. Побочных клеток 6–7 (5–8), они имеют сильно кутинизированные радиальные и/или периклиальные стенки. Устьичная ямка округло-многоугольная, перекрывается папиллами, сидящими на проксимальных стенках побочных клеток. На нижней стороне ниже верхушки наблюдается крупный трихоподий, окруженный полем более коротких клеток.

Сложные полиспермы длиной до 70 мм и шириной до 30 мм. Брактеи длиной до 12 мм и шириной до 3,5 мм. Пазушные полиспермы длиной до 7–8 мм. Уплощенная нижняя часть пазушного полисперма шириной 3–4 мм. Стерильные чешуи в этой части пазушного полисперма с сильно низбегающей нижней стороной и короткой верхней стороной. Край чешуи с такой же зубчатостью, как у стерильных листьев. Верхняя часть пазушного полисперма адаксиально несет 9–11 загнутых назад семяножек с терминальными семенными рубцами, редкими устьицами и единичными короткими одноклеточными волосками. На верхушке и с абаксиальной стороны расположены 15–20 торчащих фуникулодиев, иногда несущих в разной степени абортированные семенные рубцы.

Микростробила длиной ~3 см и шириной ~8 мм. Микроспорофиллы многочисленные, коле-

нообразно изогнуты, с дистальной пластинкой, имеющей такие же устьица, как у вегетативных листьев. Пыльца округлая, часто лодочковидно сложенная. Столбики в колумеллятноподобном слое расположены по полигональной сетке. Проксимальная сторона мелкозернистая, проксимальная щель маленькая, одно-трехлучевая.

Описание. В коллекции имеется 32 экземпляра из двух местонахождений (хорошей сохранности кутикула получена с 8 экземпляров стерильных побегов). Все фруктификации (6 сложных полиспермов и 2 микростробила) происходят из типового местонахождения. Вегетативные побеги представлены большей частью неветвящимися фрагментами веток (рис. 3, В–Д, I). Вероятно, все это или ветки последнего порядка, или концы веток более высокого порядка. Боковые ветки перистоветвящихся побегов (рис. 3, А, Г) разной длины, прикреплены под острым углом и несут более мелкие листья, чем ветки предпоследнего порядка. Верхушки побегов тупые. Листья или плотно прижаты к осям (рис. 3, А, В, I), или несколько отклоняются в стороны (рис. 3, С, D, Г в нижней части). По нижней стороне листа проходит пологий киль. Общий план строения эпидермы, описанный в диагнозе, сохраняется у всех листьев. Изменчивость затрагивает степень папиллозности клеток в устьичных полосах (иногда папиллы хорошо развитые, иногда – нечеткие, и тогда периклиальные стенки могут быть с неправильными гребнями и трещинами, – табл. 1, фиг. 2–4, 7, 11), степень и вид (сплошная или краевая разной толщины) кутинизации побочных клеток (рис. 3, L, М; табл. 1, фиг. 3, 4, 7, 11). У некоторых устьиц 1–2 побочных клеток не имеют усиленной кутинизации (рис. 3, L слева; 4, А). Изредка попадаются устьица (рис. 3, М) без усиленной кутинизации побочных клеток, и тогда можно лучше видеть, что периклиальные стенки побочных клеток наклонены к апертуре и образуют внешнюю устьичную ямку. Остроконечие короткое, сильно кутинизировано (рис. 3, Н). В устьичных полосах встречаются отдельные трихоподии (табл. 1, фиг. 2) и папиллигеры. Клетки безустыичных полос более вытянуты, чем в устьичных полосах, и ориентированы вдоль оси листа или косо по отношению к краю. Осевая безустыичная полоса постепенно исчезает в верхушке, где устьичные полосы сливаются (табл. 1, фиг. 8). Еще дальше к верхушке вместо устьичной полосы остается полоса папиллозных клеток. Зубцы края варьируют от коротких, даже папиллоподобных (рис. 3, Е, F), до длинных волосовидных с внутренней полостью (как на рис. 5, I). Однорядность зубцов иногда нарушается.

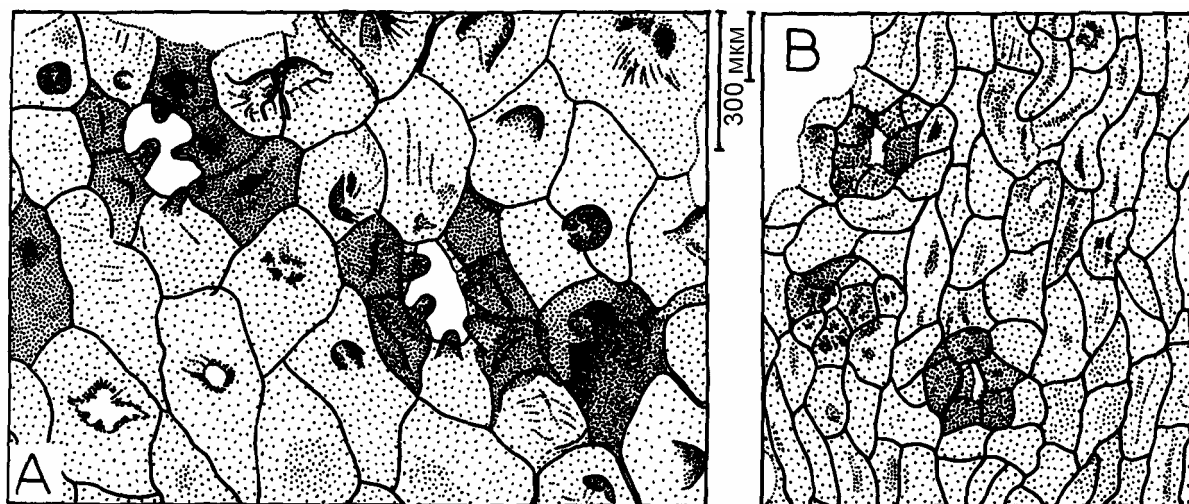


Рис. 4. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen; Чекарда-1; устьица брактей сложного полисперма: А – неодинаковая кутинизация побочных клеток, верхняя эпидерма, преп. №3737/168, пункт 3; В – то же на нижней эпидерме в нижней части брактей, преп. №3737/149-В, пункт 4

Нижняя кутикула несет сильно варьирующие по числу и размеру эллиптические, веретеновидные или щелевидные прорывы, природа которых неясна (табл. 1, фиг. 12). Это явно выражение какого-то органического признака, а не просто проявление сохранности. В нижней части листа и иногда у краев на нижней стороне есть несколько устьиц (рис. 4, В), у которых побочные клетки выделяются хуже, чем на верхней стороне листа. Крупный субапикальный трихоподий (рис. 3, Н, К; табл. 1, фиг. 1, 9) находится в 2,5–3,5 мм от верхушки. Он окружен укороченными клетками, так что образуется аномальное для нижней стороны клеточное поле длиной 250–500 мкм и шириной 200–300 мкм.

Оси, несущие полиспермы, шириной ~5–6 мм, их листья соответствуют по размеру осям предпоследнего порядка и вверх по оси переходят в брактей. Последние отличаются от вегетативных листьев более тонкой кутикулой и несколько более разреженными устьицами в устьичных полосах (табл. 2, фиг. 15, 19, 21–23). Краевые зубцы обычно вытягиваются в длинные волоски (рис. 5, I; табл. 2, фиг. 15). Верхняя кутикула прослеживается до основания брактей, которая поэтому была, несомненно, свободной. Макроморфология сложного полисперма лучше всего видна у голотипа (табл. 2, фиг. 13, 14), несущего не менее 60 пазушных комплексов. У голотипа сохранилась несущая облиственная ось, брактей хорошо видны по бокам и на верхушке, пазушные комплексы обращены к наблюдателю абаксиальной стороной без семяножек. Пазушные комплексы изучены на других экземплярах путем растворения в соляной кислоте фрагментов сложных полиспермов и на опавших изолированных пазушных полиспермах

(рис. 5, А–С; табл. 2, фиг. 16–18, 20; табл. 3, фиг. 26–31). Нижняя часть пазушного комплекса слабо расширяется вверх и покрыта внизу редко расставленными субтреугольными стерильными чешуями (табл. 2, фиг. 18). Их нижняя эпидерма сложена продольными рядами клеток, незаметно переходящими на ось. Из-за сильного прирастания чешуи к оси от верхней эпидермы остается лишь асимметричная узкая полоска. Клетки иногда папиллозные (рис. 5, D), изредка встречаются устьица. Край несет такие же зубчики или короткие волоски, как вегетативные листья, иногда есть и остроконечие (рис. 5, G, H). На изолированных пазушных комплексах эти стерильные чешуи хорошо видны с адаксиальной стороны. Выше чешуй ось покрыта продольными кутикулярными складками, соответствующими низбегающим основаниям семяножек, стерилизованных семяножек и фуникулодиев. Семяножки (табл. 3, фиг. 27–31) длиной ~4 мм в своей свободной части. Их загнутая назад часть длиной 1,5–2 мм цилиндрическая (рис. 5, E) или апикально расширенная. Семенной рубец занимает почти всю верхушку ножки и окаймлен валиком (табл. 3, фиг. 28, 29). Кутикула семяножки плотная, прямоугольные эпидермальные клетки вытянуты продольно и иногда с небольшими оцеллами (табл. 2, фиг. 17, 20). Изредка встречаются устьица и редуцированные волоски (рис. 5, E, стрелка; табл. 2, фиг. 16; табл. 3, фиг. 29). Верхушечные стерильные чешуи прямые, с языковидной или эллиптической верхушкой, на которой иногда наблюдается сильно редуцированный семенной рубец (табл. 3, фиг. 27, 30, 31), окаймленный фрагментом тонкой кутикулы, которая, вероятно, принадлежит abortивному семезачатку.

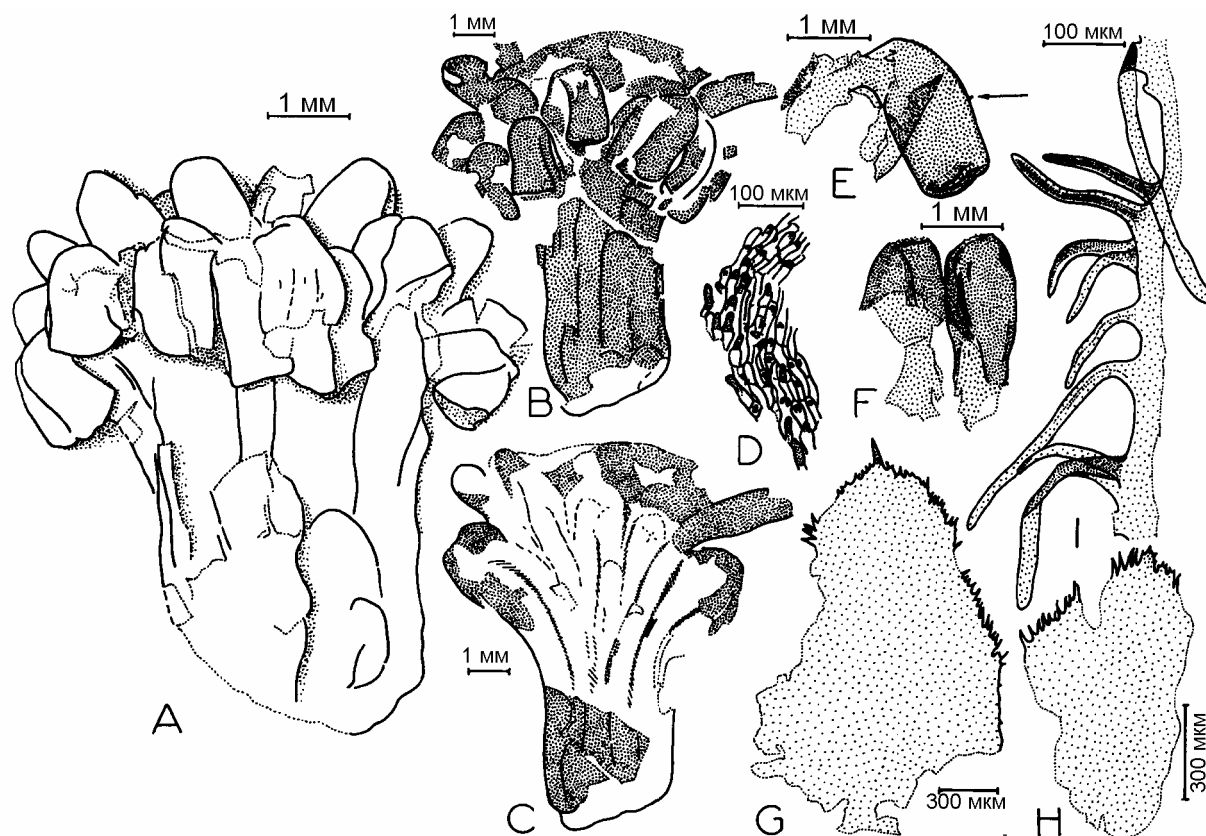


Рис. 5. *Kungurodendron sharovii* S. Meyen; Чекарда-1; женские фруктификации; А – адаксиальный вид пазушного полисперма, экз. №3773/559-2; В – то же, экз. №3773/675-1; С – тот же экземпляр после снятия большей части филолемы, на породе – оттиск абаксиальной стороны полисперма; D – папиллозные эпидермальные клетки на стерильных чешуях нижней части полисперма, преп. №3737/62А-А, пункт 5; Е – часть загнутой семяножки с апикальным семенным рубцом и коротким волоском (стрелка), преп. №3737/149а, пункт 33; F – прямые фуникулодии (стерилизованные семяножки) с abortивными семенными рубцами, преп. №3737/149-В; G – стерильная чешуя из нижней части пазушного комплекса с четким остроконечием, преп. №3737/149аС, пункт 14; H – то же без остроконечия, преп. №3737/149а, пункт 6; I – волоски на краю брактеи, препарат №3757/149аВ, пункт 3С

У наиболее сохранившегося микростробила (табл. 3, фиг. 32) ножка оборвана. На частичном продольном сколе видна тонкая ось и отходящие от нее под прямым углом микроспорофиллы (табл. 3, фиг. 33). Дистальная часть микроспорофилла коленообразно изогнута вверх и похожа на лист. Сохранность микроспорофиллов плохая, так что определить число спорангиев и место их прикрепления нельзя. На фрагментах кутикулы наблюдаются такие же устьица, как на листьях и брактеях. Пыльца (рис. 6, А–G; табл. 3, фиг. 34–43) округлая, диаметром 40–55 (50) мкм, часто складывается в лодочку (табл. 3, фиг. 34) так, что снаружи остается дистальная сторона. Развернутые зерна, у которых можно наблюдать обе стороны, относительно редки. На проксимальной стороне тогда четко видна мелкая (6–10 мкм) однолучевая, двулучевая или асимметричная

щель разверзания (табл. 3, фиг. 36, 42). Вокруг нее экзина тонкозернистая. Вблизи экватора зернистость постепенно переходит в сетчатую структуру. Сетка получается за счет колумеллоподобных элементов, расположенных неправильномногоугольными узорами (табл. 3, фиг. 40, 41, 43). Размер ячеек увеличивается к дистальному полюсу. В некоторых местах колумеллятоподобный слой отходит от тела, образуя пологие вздутия с узкой внутренней полостью (табл. 3, фиг. 35, 40, 42). Приведенная характеристика пыльцы основана на ее изучении со световым микроскопом. По просьбе автора Б.Люгардон (г. Тулуза, Франция) сделал срезы пыльцы и изучил их с трансмиссионным электронным микроскопом. На сделанных им фотографиях видно, что колумеллоподобные элементы сопровождаются остатками альвеолярной

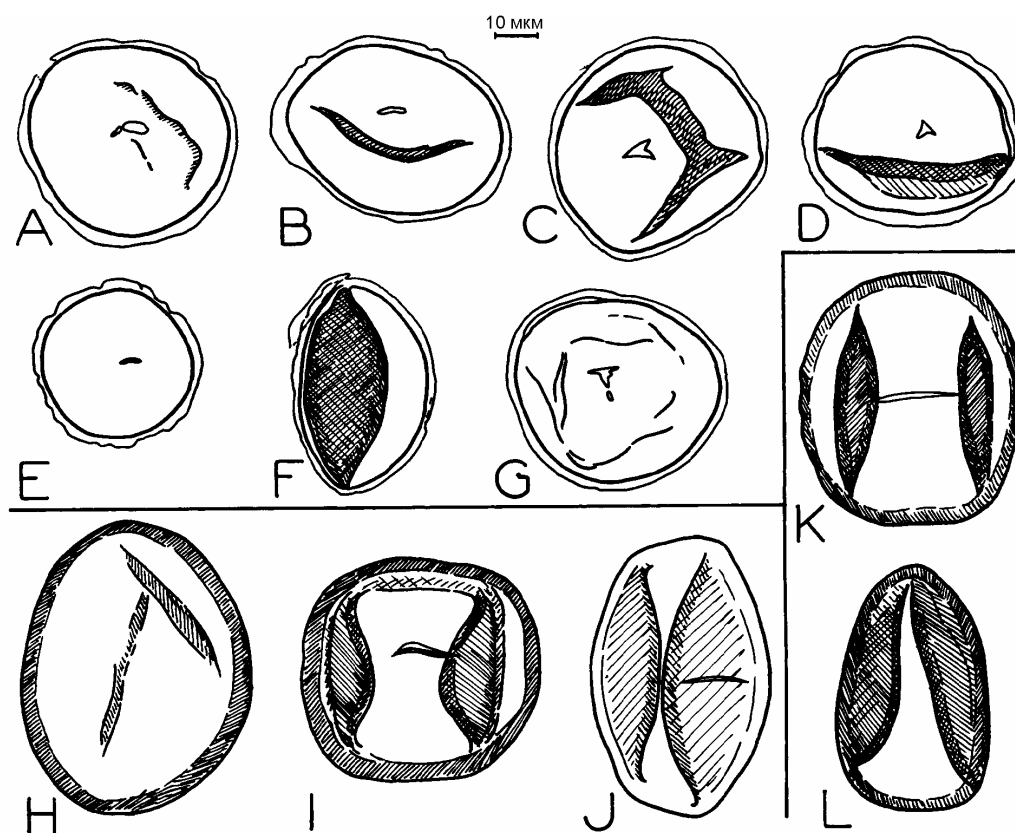


Рис. 6. Схема строения пыльцы *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (A–G), *Timanostrobis muravievii* S.Meyen (K, L) и пыльцы, ассоциирующей с *Kungurodendron* ? sp. SVM-1 и *Cyparissidium entsovae* S.Meyen (H–J): A–G – препарат №3737/176, контур тела показан более толстой линией, пункты 17 (A), 19 (B), 25 (C), 26 (D), 21 (II) (E), 4 (F), 23 (G); H – препарат №3775/117-5 (4, 5, 6), пункт 3; I – препарат №3775/115, пункт 2; J – препарат №3775/117-5 (4, 5, 6), пункт 1; K, L – препарат №4100/193-1, пункты 19 (K) и 4 (L); местонахождения Чекарда-1 (A–G), Шапкина (H–J), Выль-2 (K, L)

структуры. Подробное описание и интерпретация структуры пыльцы будут даны в другом месте. Пока мы будем условно называть пыльцу *K. sharovii* квазисаккатной с колумеллятноподобной экзиной.

Местонахождения. Чекарда-1, Крутая Ка-тушка.

Kungurodendron ? sp. SVM-1

Рис. 6, I, J (?); 7, C

Kungurodendron ? sp. SVM-1: Мейен, 1986, с. 30, рис. 6, I, J (?); 7, C; Meyen, 1997, p. 369, 370, fig. 7, I, J ?; 8, C.

Описание. В местонахождении Шапкина найдены хвойные, возможно, родственные как *Kungurodendron*, так и *Timanostrobis*. Это несколько вегетативных побегов, описанных ниже как *Cyparissidium entsovae*, и скопление семян.

С теми и другими ассоциирует масса одинаковой пыльцы (рис. 6, I, J; табл. 4, фиг. 48–53) примерно того же типа, что у *T. muravievii*. Сохранность и количество материала недостаточны для точной диагностики рода и описания вида. Вегетативные побеги по микроструктуре листьев несколько похожи на *K. sharovii*. Рядом с одним из вегетативных побегов (рис. 7, A) располагается скопление, состоящее из вегетативных листьев или чешуй неясного очертания, органа, напоминающего изогнутую семяножку (рис. 7, C, слева наверху), и нескольких семян (рис. 7, C, справа). Фитолейма семян при мацерации распалась на куски, так что определить соотношение кутикулярных мембран не удалось. Мегаспоровая мембрана толстая. Семена длиной >5 мм и шириной >3,5 мм, овальные, с выпуклой средней частью и уплощенной нечеткой каймой. Внутри семян найдена все та же упоминавшаяся выше пыльца.

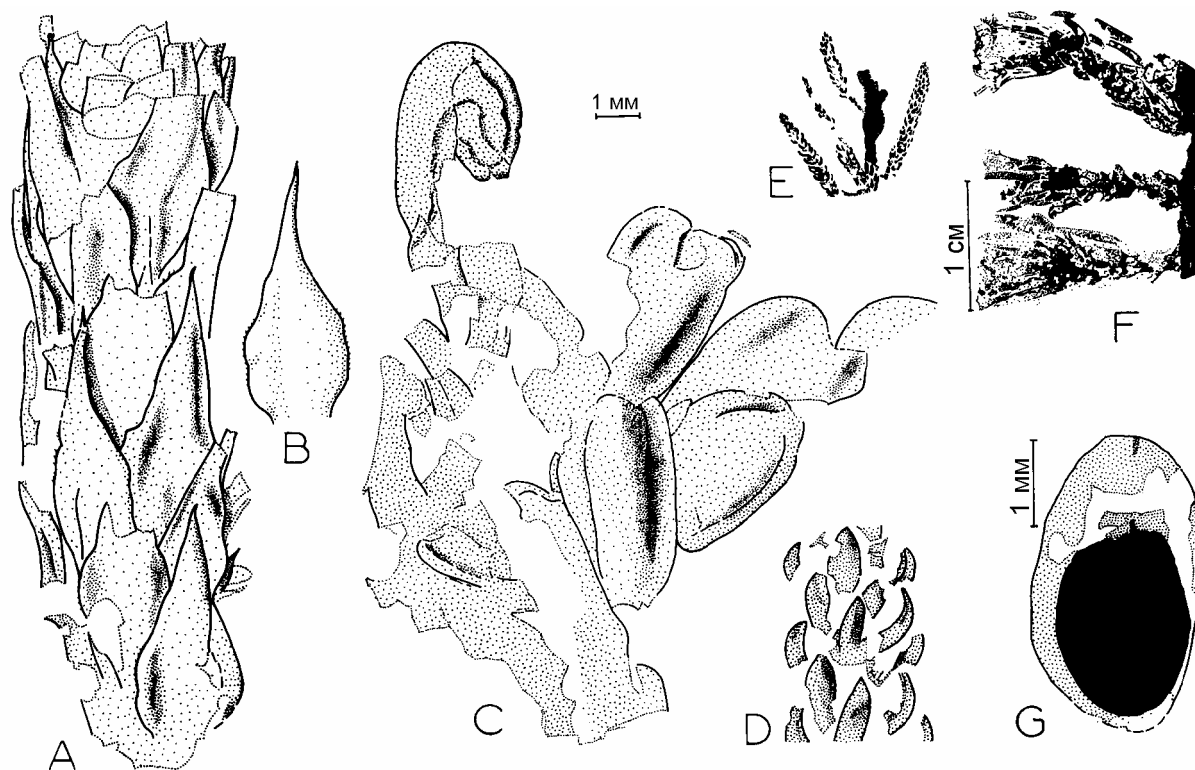


Рис. 7. *Cyparissidium entsovae* S.Meyen (A, B, D, E), *Kungurodendron* ? sp. SVM-1 (C), «*Walchiostrobus*» lodevensis Florin (F), *Timanostrobus muravievii* S.Meyen, дисперсное семя (G): A – стерильный побег, трансфер-препарат №3775/117-2 (эпидермальное строение см. табл. 4, фиг. 44–46); B – реконструкция листа; C – группа семян (справа) и вероятная семяножка (наверху слева), трансфер-препарат №3775/117-5 (1–7); D, E – ветки с более мелкими листьями; F – полиспермы, рисунок по фотографии Р.Флорина [Florin, 1940, табл. 155/156, фиг. 2]; G – экз. №3974/33b-3; местонахождения Шапкина (A–E), Лодев, Франция (F), Вьель-1 (G)

Сравнение. По строению ассоциирующей пыльцы описываемые остатки близки к *T. muravievii*, а по наличию загнутой семяножки (?) и строению ассоциирующих листьев (см. описание *Cyparissidium entsovae*) – к *K. sharovii*. Это сочетание признаков согласуется с промежуточным стратиграфическим положением описываемых остатков. Они моложе *K. sharovii* и старше *T. muravievii*.

Местонахождение. Шапкина.

Род *Cyparissidium* Heer, 1874

Диагноз. Листорасположение спиральное. Свободная часть листа постепенно сужается от листовой подушки (основания листа); листья более или менее уплощенные, прижатые к стеблю, удлинненные, длина листа больше ширины листовой пластинки или листовой подушки.

Замечания. В разделе «Систематика и номенклатура древних хвойных» пояснена система форм-родов для вегетативных побегов, которые

не могут быть изучены с нужной детальностью. Одним из таких родов вслед за Т.М. Гаррисом [Harris, 1969, 1979] принимается *Cyparissidium*. Такой же смысл в этот род вкладывают Дж. и Х.Андерсоны [Anderson J., Anderson H., 1985]. Диагноз *Cyparissidium* дан по Т.М. Гаррису с некоторыми изменениями. Согласно этому диагнозу, к *Cyparissidium* должны относиться побеги с листьями, прижатыми к стеблю. Однако по этому признаку может наблюдаться внутривидовая изменчивость. Принимается, что данный вид отвечает диагнозу рода даже в том случае, если диагностический признак свойствен лишь части экземпляров вида. Очевидно, что в подобных случаях принимаемые таксономические решения неизбежно условны.

Cyparissidium appressum (Zalessky, 1937) S.Meyen, 1997

Рис. 8

Walchia appressa Zalessky: Zalessky, 1937, p. 73; figs. 37, 38 (лектотип).

? *Walchia hypnoides* Brongniart: Залесский, 1927, с. 31, 48; табл. 35, фиг. 5, 5a.

? *Walchia (Lebachia ?) stricta* Florin (pars): Florin, 1939, S. 224; Taf. 135/136, Abb. 11, 12.

Cyparissidium appressum (Zalessky) S.Meyen: Мейен, 1986, с. 32–34; рис. 8 (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 371, 373; фиг. 9.

Описание. В протологе виду дается следующее описание [Zalessky, 1937, с. 73–74]: «Empreinte d'une petite branche feuillée d'une longueur d'environ 8 cm et d'une largeur 4.5 mm portant des feuilles lancéolées étroitement striées à la branche et atteignant une longueur de 7 mm et une largeur de 0.75 mm dans leur partie moyenne (Fig. 37 [= рис. 8, А в настоящей статье]). Je rapporte à *Walchia appressa* Zal. non seulement les fines petites branches finales d'une largeur d'environ 4,5 mm, mais aussi les branches plus grosses atteignant une largeur ou une épaisseur de 10 mm et portant des feuilles serrées à ces branches comme aux premières dont une est reproduite sur la fig. 33 [= рис. 8, В в настоящей статье]». Позднее М.Д. Залесский [Zalessky, 1939, с. 362–363] дополнил описание вида по новым образцам, в том числе по неветвящемуся побегу длиной 20 см и шириной 12 мм с листьями длиной 10–20 мм, а также по ветвящемуся побегу 23 см длиной с перисто расположенными чередующимися ветками. Он отметил на листьях киль, иногда осложненный бороздкой, и множество тонких жилок. Очевидно, за жилки были приняты оттиски гиподермы, поскольку столь густое жилкование у хвойных не бывает.

В образцах из типового местонахождения (Крутая Катушка), как и в других указанных М.Д. Залесским местонахождениях (Красная Глинка, Чекарда), побегов, подобных описанным М.Д. Залесским и вполне соответствующих его рисункам, очень много. Их отнесение к данному виду несомненно. С другой стороны, эти побеги макроморфологически неотличимы от тех, которые ассоциируют с *Kungurodendron sharovii* и описаны выше. Однако в некоторых других местонахождениях подобные побеги не ассоциируют с фруктификациями или с такими вегетативными побегами того же типа, у которых изучено эпидермальное строение. Таков, например, побег, отнесенный М.Д. Залесским к *W. hypnoides*, а Р.Флорином – к *W. (L. ?) stricta* (см. синонимике). Вполне вероятно, что типовые образцы *C. appressum* и *K. sharovii* принадлежат к одному виду. Но если их объединить, к виду *C. appressum* придется отнести как стерильные побеги, так и фруктификации. Окажется, что таксон, для которого известны фруктификации и пыльца, будет иметь номенклатурным типом фрагмент

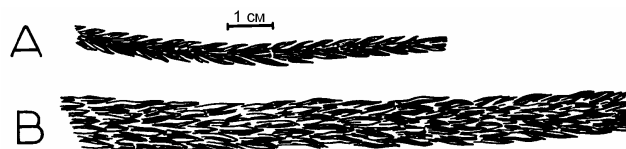


Рис. 8. *Cyparissidium appressum* (Zalessky) S.Meyen: А – синтип; В – лектотип; по М.Д. Залесскому [Zalessky, 1937, фиг. 37, 38 – лектотип]; местонахождения Крутая Катушка (А), Чекарда-1 (В)

вегетативной ветки, который утрачен и не имеет даже эпидермальной характеристики. Поэтому лучше не относить видовой эпитет *appressum* ни к вегетативным побегам с изученным строением кутикулы, ни тем более к фруктификациям. По той же причине для образцов М.Д. Залесского и других подобных им экземпляров без надежной эпидермально-кутикулярной характеристики выбрано родовое название *Cyparissidium*. Соответственно предлагается новая комбинация *Cyparissidium appressum* (Zalessky) S.Meyen (базионим и лектотип указаны в синонимике).

К сожалению, в описании вида *Walchia appressa* М.Д. Залесский не отметил строение края листа. На всех экземплярах, относимых мною к *C. appressum*, хорошо видна краевая микрозубчатость. По этому признаку *C. appressum* отличается от других видов рода, кроме *C. entsovae*, сравнение с которым приводится при его описании. В дальнейшем подобные побеги с микрозубчатым краем листьев стоит выделить, вероятно, в отдельный форм-род.

Местонахождения. Крутая Катушка, Красная Глинка, Матвеево-1, Чекарда-1, Чекарда-2.

Cyparissidium entsovae S.Meyen, 1997

Табл. 4, фиг. 44–47; рис. 7, А, В, D, Е

Cyparissidium entsovae S.Meyen: Мейен, 1986, с. 34, 35; табл. 4, фиг. 44–47; рис. 7, А, В, D, Е (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 373, 375; pl. IV, 44–47; figs. 8, А, В, D, Е.

Видовой эпитет в честь геолога Ф.И. Енцовой, собравшей типовый материал.

Голотип – экз. №3775/117-2 (табл. 4, фиг. 44–47; рис. 7, А).

Описание. Вегетативные побеги двух типов, провизорно обозначаемых как А и В. К типу А (рис. 7, А, В; табл. 4, фиг. 44–47) относится голотип. Это фрагмент ветки последнего (?) порядка, покрытой плотно прижатыми к ней овальными листьями с длинным остроконечием (табл. 4, фиг. 47). Ширина листьев 2,2–2,5 мм, длина 5–6

мм. Кутикула сильно корродирована. Одна сторона листа (табл. 4, фиг. 44 слева, 45) покрыта изгибающимися рядами продольно ориентированных вытянутых клеток. На другой стороне (табл. 4, фиг. 44 справа, 46) такие же клетки располагаются полосой вдоль оси листа. Между осью листа и краем проходит полоса папиллозных клеток. По группам папилл, сидящих на побочных клетках, можно распознать устьица (табл. 4, фиг. 46). Край листа мелкозубчатый, но кутикула зубчиков сильно разрушена. На породе рядом с этим побегом расположено скопление остатков, описанное выше как *Kungurodendron* ? sp. SVM-1.

В том же слое найдены 5 экземпляров облиственных побегов типа В (рис. 7, D, E). На облиственной оси предпоследнего порядка перисто сидят короткие (~3,5 см длиной) ветки последнего порядка, листья серповидно изогнутые, длиной 1,5–2 мм, шириной 0,6–0,7 мм, верхушка приостренная. Кутикула сильно корродирована, так что из диагностических признаков можно рассмотреть только сильно оттянутое остроконечие и микрозубчатость края (как у типа А).

Все описанные выше остатки покрыты большим количеством пыльцы (табл. 4, фиг. 48–53) того же типа, что у *Timanostrobos muravievii* (см. ниже). В некоторых местах пыльца покрывает кутикулу вегетативных побегов сплошным слоем. Большинство зерен в разной степени свернуто (табл. 4, фиг. 48, 49, 53). У несвернутых зерен (табл. 4, фиг. 50–52) хорошо видна поперечная проксимальная щель.

Пока трудно сказать, принадлежат ли типы А и В одному виду. Хотя они различаются морфологически, их объединяют одинаковое строение края и верхушка с остроконечием, а также идентичная пыльца, облепившая кутикулу. Возможно, это облиственные оси разного порядка. Та же пыльца покрывает семена *Kungurodendron* ? sp. SVM-1 и найдена внутри них. Вероятно, все это части одних и тех же растений, близких к *Kungurodendron*. От *K. sharovii* и *Cyparissidium appressum* это растение отличается более узкой верхушкой листьев типа А и более отстоящими, мелкими и серповидно изогнутыми листьями типа В, невыделенностью побочных клеток среди покровных клеток, более высокой кутинизацией. Наличием папиллозных устьичных полос с одной стороны листа тип А, несомненно, ближе к *Walchia* (al. *Lebachia*) и к *K. sharovii*, чем к *T. muravievii*, но по строению ассоциирующей пыльцы типы А и В несомненно ближе к *T. muravievii*, чем к *K. sharovii*. По форме листьев и микрозубчатости края тип В сходен также с *Walchia* (al. *Lebachia*).

Местонахождение. Шапкина.

Род *Timanostrobos* S.Meyen, 1997

Timanostrobos S.Meyen: Мейен, 1986, с. 35, 37 (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 375.

Название рода от Тиманского кряжа и лат. *strobos* – шишка.

Типовой вид – *Timanostrobos muravievii* S.Meyen.

Диагноз. Род установлен для полиспермов, хотя известны и другие органы этих растений. Главная ось сложного полисперма завершает облиственный побег и несет спирально расположенные простые боковые полиспермы. Брактеи не обнаружены. Каждый простой полисперм состоит из толстой оси, большая часть которой покрыта многочисленными спирально расположенными моноспермами, на верхушке ось покрыта стерильными линейными чешуями типа *Brachyphyllum* или *Pagiophyllum*. Мужские стробилы на концах облиственных веток. Пыльца с тонким квазисаккусом, охватывающим тело с экватора к дистальной стороне. Может присутствовать монолетная проксимальная щель.

Сравнение. *Timanostrobos* резко отличается от всех других хвойных большим числом спирально расположенных семяножек в боковых полиспермах и поразительным сходством последних с таковыми у *Vojnovskyaceae*. Подробнее соотношение *Timanostrobos* с другими родами и его систематическое положение рассмотрены в последующих разделах.

Timanostrobos muravievii S.Meyen, 1997

Табл. 4, фиг. 54; табл. 5; 6, фиг. 66–74; рис. 6, К, L; 7, G; 9, А–Н; 10; 11; 26, Р

Timanostrobos muravievii S.Meyen: Мейен, 1986, с. 37–40; табл. 4, фиг. 54; табл. 5; 6, фиг. 66–74; рис. 6, К, L; 7, G; 9, А–Н; 10; 11; 26, Р (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 375–377; pl. IV, 54; V; VI, 66–74; figs 7, К, L; 8, G; 10, А–Н; 11; 12; 36, Р.

Видовой эпитет в честь геолога И.С. Муравьева.

Голотип – экз. №4577/207-2 (табл. 5, фиг. 55, 61, 62; рис. 9, А); Вымь-1.

Диагноз. Сложные полиспермы длиной до 11 см и шириной до 4 см, главная ось 10–18 мм, продолжает облиственную ось типа *Brachyphyllum* или *Pagiophyllum*. Простые боковые полиспермы обратноконические. Семена окрыленные, на коротких низбегающих ножках, прикрепляющихся к оси бокового полисперма под острым углом. Мегаспоровая мембрана толстая, длиной 0,8–2,5 мм, шириной 0,6–1,7 мм. Удли-

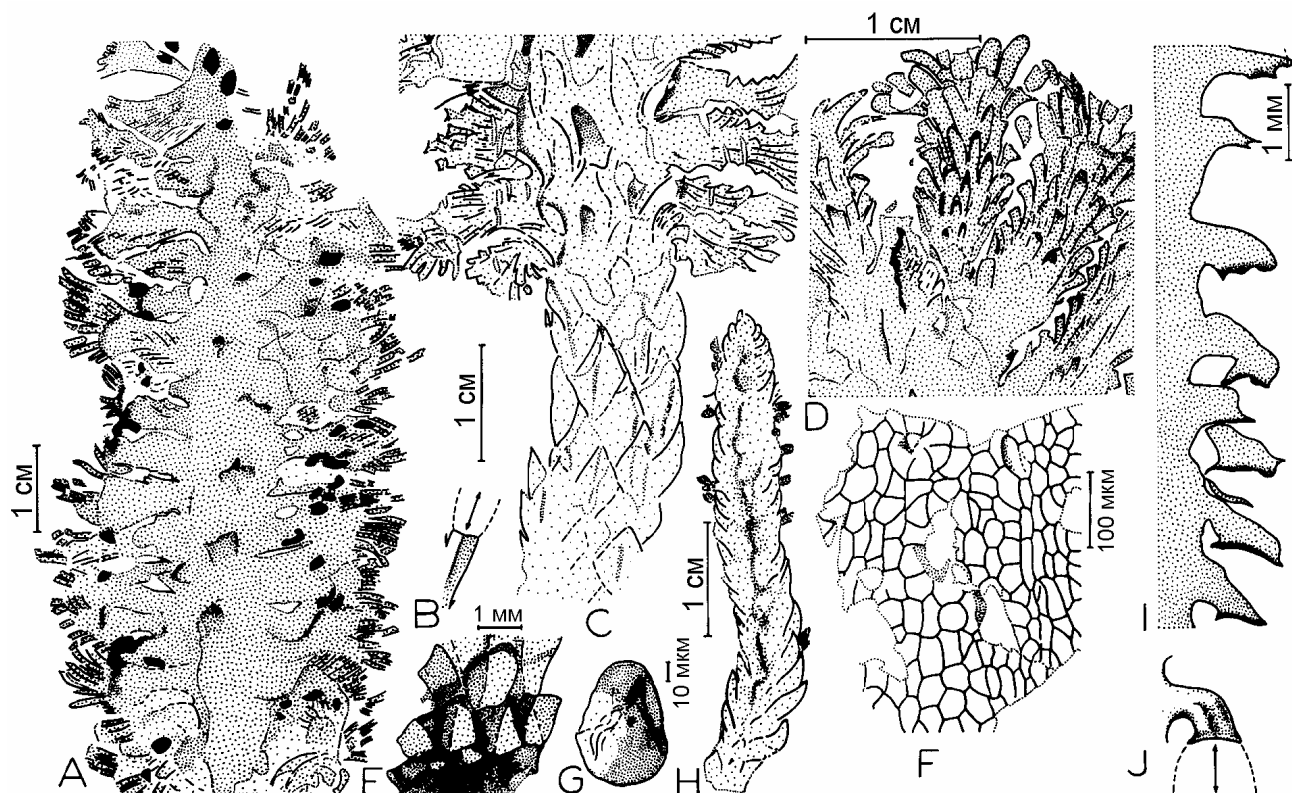


Рис. 9. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen (A–H) и *Vojnovskya paradoxa* Neuburg (I, J): A – голотип №4577/207-2, мегаспоровые мембраны зачернены; B – схема строения семяножки, семя показано пунктирной линией, стрелка соответствует проекции главной плоскости семени на плоскость рисунка; C – нижняя часть сложного полисперма и несущей облиственной ветки, экз. №4577/207-1; D – боковые полиспермы с семяножками в их нижних частях и стерильными чешуями апикально, экз. №4577/223-1; E – нижняя часть бокового полисперма с многочисленными короткими семяножками, рисунок по кутикулярному препарату №4577/223A-1; F – кутикула апикальной стерильной чешуи, препарат №4577/201-3, пункт 1; G – пыльца, прилипшая к боковому полисперму, проксимальная сторона слева, препарат №4577/223-1, пункт 4 (см. табл. 4, фиг. 54); H – микростробил на несущей облиственной ветке, экз. №4577/204A-2; I – сплюснутый край бокового полисперма с загнутыми назад и апикально расширенными семяножками, вид в спирте и скрещенных поляризационных фильтрах, экз. №3039/194e (C); J – схема семяножки, семя показано пунктирной линией, стрелка соответствует проекции главной плоскости семени на плоскость рисунка; местонахождение Вымь-1 (A–H) и отвалы шахты 3 Хальмерьюсского месторождения в Печорском бассейне, породы пласта J₉ (I, J)

ненные микростробилы шириной 6–8 мм и длиной 3–4 см занимают верхушечное положение на повторно дихотомически делящихся облиственных ветках. Пыльца диаметром 50–70 мкм, округлая, часто лодочковидно сложенная. Квазисаккус с густо расположенными мелкими просветами, постепенно исчезающими на проксимальной стороне вблизи экватора и оставляющими гладкую проксимальную арею с однолучевой щелью. Листья от ланцетных до ширококоробчатых, прижатые к оси или слегка отстоящие. Эпидерма одинаковая на обеих поверхностях листа. Устьица разбросаны беспорядочно или в нечетких коротких рядах, по-разному ориентированные. 5–6 побочных клеток образуют пра-

вильное кольцо вокруг погруженных замыкающих клеток. Край листа микрозубчатый.

Описание. В коллекции имеется несколько десятков сложных полиспермов (табл. 4, фиг. 55–60; рис. 9, A–E). У трех из них сложные полиспермы венчают облиственные побеги (табл. 5, фиг. 55, 56, 60; рис. 9, C). Простые боковые полиспермы большей частью с опавшими семенами, но у голотипа (табл. 5, фиг. 55, 61, 62; рис. 9, A) и еще нескольких экземпляров к средней части полиспермов приурочены мегаспоровые мембраны, очевидно, относящиеся к неопавшим семенам. При мацерации фитолемы из средней части полисперма получена кутикула оси и моноспермов (рис. 9, E), расположенных по спира-

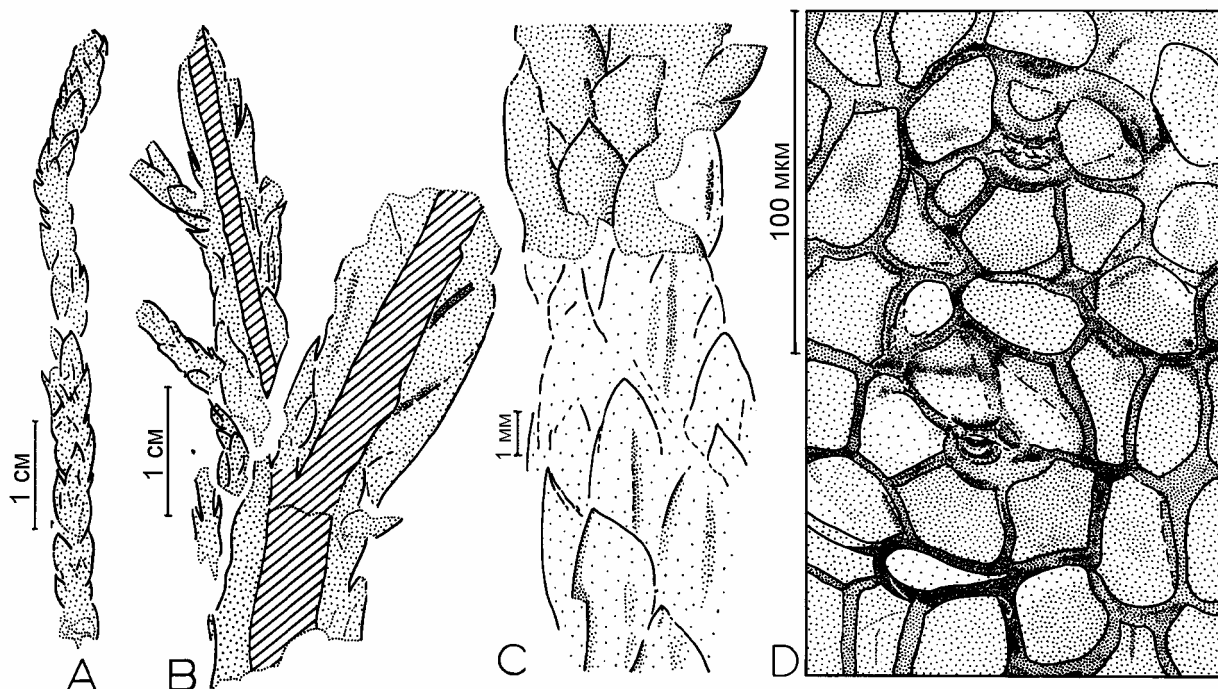


Рис. 10. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen; Вымь-1; облиственные побеги и их эпидермальное строение: А – экз. №3974/27-4; В – экз. №3974/2-2, 2-3, сечение древесины заштриховано; С – экз. №4577/198-1; D – два устьица, препарат №4577/198-1, пункт 1

ли. Судя по кутикуле, семяножки короткие, низбегающие. Клетки их эпидермы продольно вытянутые, устьица не найдены. Такую же эпидерму имеют стерильные чешуи, располагающиеся на верхушке полисперма (табл. 5, фиг. 57; рис. 9, F). В нижней части бокового полисперма, может быть, также были стерильные чешуи. Фитолейма семян сильно повреждена, хорошо сохранились только мегаспоровые мембраны. При мацерации не удалось получить внешнюю кутикулу интегумента. Внутренняя его кутикула тонкая, несет следы продольно вытянутых клеток. Кутикула нуцеллуса также тонкая вдоль краев мегаспоровой мембраны и толще над ней. У верхушки нуцеллуса найдена та же пыльца (табл. 5, фиг. 61, 62), что и в ассоциирующих микростробилах. В том же слое найдены многочисленные семена с толстой мегаспоровой мембраной и пленчатой крылаткой очень изменчивых очертаний. В одном из них (рис. 7, G) найдена та же пыльца. Удлиненные цилиндрические микростробилы (табл. 5, фиг. 63, 65; рис. 9, H) не сохранили деталей строения. Видны приоткрытые верхушки микроспорофиллов, но характер прикрепления и расположения спорангиев неизвестен. Из микростробиллов извлечена пыльца (табл. 6, фиг. 66–71; рис. 6, K, L). Очертания зерен меняются в зависимости от степени их свернутости. У несвернутых зерен видны короткая, иногда приоткрытая щель и граница квазисаккатной структуры (табл.

4, фиг. 54; табл. 6, фиг. 66, 67, 69–71). Многие зерна свернуты лодочковидно (табл. 6, фиг. 68) и их легко принять за монокольчатные типа *Ginkgocycadophytus*, *Coniferites*, *Ginkgaletes* и др. Сходная пыльца была изображена (без описания) под названиями *Acusporidatina reticuloida* Koloda и *Reticulatina heterobrochata* Koloda [Молин и др., 1983, табл. 6, фиг. 1–4, табл. 7, фиг. 1–6].

Листья облиственных побегов ланцетные до широкоромбических, плотно прижаты к оси или несколько отстоящие (табл. 5, фиг. 56, 64; рис. 10). Длина побегов до 10 см, ширина 2–18 мм. Некоторые побеги видны в продольном расколе (рис. 10, В). Побеги ветвятся под острым углом. С большинства побегов получена сильно корродированная кутикула с нечеткими очертаниями клеток и поврежденными краевыми зубчиками. С одного экземпляра получена кутикула хорошей сохранности (табл. 6, фиг. 72–74; рис. 10, С, D). Устьица (табл. 6, фиг. 72, 73; рис. 10, D) с небольшой устьичной ямкой, часто окаймленной кутиновым ребром. Побочные клетки не выделяются очертаниями и степенью кутинизации. Краевые зубчики (табл. 6, фиг. 74) сливаются в сплошную зубчатую кутиновую кайму. Побеги, ассоциирующие с фруктификациями, но не находящиеся с ними в органической связи, могут быть названы *Brachyphyllum* (al. *Pagiophyllum*) sp. SVM-1 до получения более полных сведений об их кутикулярной структуре.

Местонахождения. Вымь-1, Вымь-2.

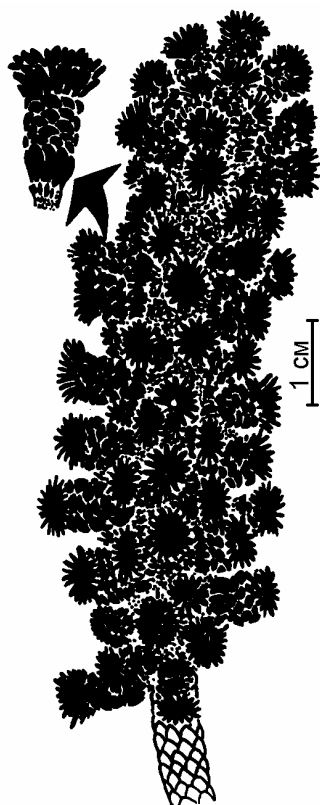


Рис. 11. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen, реконструкция сложного полисперма и отдельного бокового полисперма

Род *Concholepis* S.Meyen, 1997

Concholepis S.Meyen: Мейен, 1986, с. 40 (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 377.

Название рода от греч. koncho – раковина и lepis – чешуя.

Типовой вид – *Concholepis harrisii* S.Meyen.

Диагноз. Ось сложного кистевидного полисперма продолжает облиственную ветку. Семенные чешуи и свободные брактей расположены по разреженной спирали. Брактей простые, хорошо развитые. Семенные чешуи изометричные или удлинённые, с краевыми, абаксиальными и субмаргинальными адаксиальными выростами, несут более одного семени.

Сравнение. *Concholepis* отличается от всех других родов хвойных многочисленными абаксиальными, краевыми и субмаргинальными адаксиальными выростами на семенных чешуях. Возможно, что пазушные семеносные органы *Concholepis* возникли несколько иначе, чем настоящие семенные чешуи. Подробнее этот вопрос, систематическое положение рода и его соотношение с другими родами хвойных рассмотрены в последующих разделах.

Concholepis harrisii S.Meyen, 1997

Табл. 6, фиг. 75–77; табл. 7, фиг. 78, 79; рис. 12; 13; 14, А, В; 26, Q

Concholepis harrisii S.Meyen: Мейен, 1986, с. 40–43; табл. 6, фиг. 75–77; табл. 7, фиг. 78, 79; рис. 12; 13; 14, А, В; 26, Q (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 377, 380; pl. VI, 75–77; VII, 78, 79; figs 13; 14; 15, А, В; 36, Q.

Видовой эпитет в память проф. Т.М. Гарриса.

Голотип – экз. №3974/27-1 и противоотпечаток 27А-1 (табл. 7, фиг. 79; рис. 12, А); Вымы-1.

Диагноз. Сложные полиспермы длиной до 12 см. Брактей ланцетные, шириной ~2 мм и длиной >1 см. Семенные чешуи сидячие, почти округлые или удлинённые, длиной ~10 мм. Краевые, абаксиальные и субмаргинальные адаксиальные выросты тупые, параллельно-крайние, длиной 2 мм и шириной 1–2 мм. Абаксиальные выросты расположены в скрещивающихся косых рядах. Семян по меньшей мере по 2 на чешую. Мегаспоровая мембрана толстая. Вегетативные побеги типа *Geinitzia*.

Описание. Имеется 2 целых (в том числе, голотип) и 3 фрагмента сложных полиспермов (табл. 6, фиг. 75–77; табл. 7, фиг. 79; рис. 12, 13), ассоциирующих со множеством вегетативных побегов (табл. 5, фиг. 76; рис. 14, А, В). Примерно медианная плоскость раскола открыла у голотипа ось с расположенными на ней 8–9 пазушными комплексами с каждой стороны. Они лежат чуть боком, поэтому видны лишь дистальные выросты чешуи. Примерно так же выглядит другой сложный полисперм (рис. 13). Третий полисперм (табл. 6, фиг. 76, 77; рис. 12, В, С), хотя и фрагментарен, демонстрирует общее очертание и обе поверхности семенных чешуй. Уплотненных краевых выступов >12, они разделены узкими синусами. После того, как порошковая фитолейма была удалена, на абаксиальной стороне обнаружилось 12 выступов, расположенных несколькими скрещивающимися рядами. Адаксиальная сторона несет недалеко от края недоразвитые фестоны, чередующиеся с краевыми. В остальном эта сторона гладкая, с едва заметными овальными контурами, возможно соответствующими семенным рубцам. Впрочем, вполне вероятно, что субмаргинальные адаксиальные фестоны – это основания семяножек, а овальные контуры – артефакты сохранности. Брактея (рис. 12, D) копьевидная, с полукруглым перегибом в средней части, продольно исштрихованная. Схема строения пазушного комплекса показана на рис. 12, Е и 26, Q.

Ветвление вегетативных побегов нерегулярное. Листья спирально расположенные, низбе-

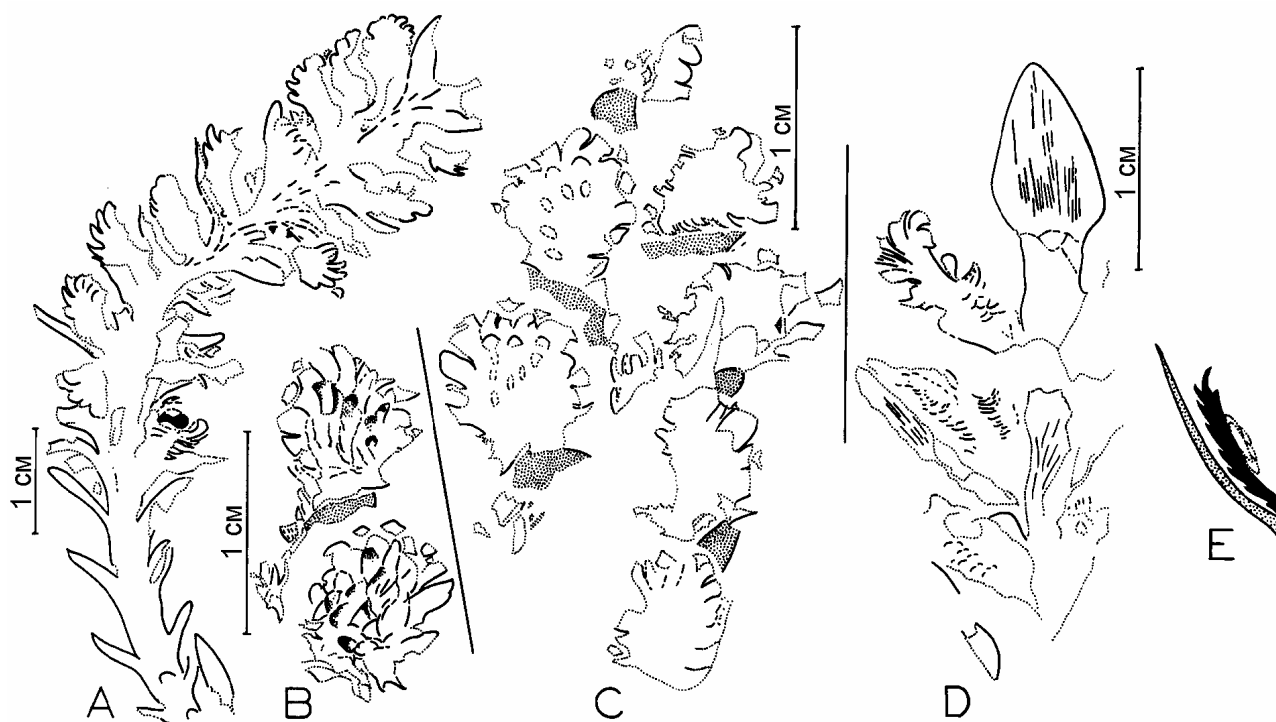


Рис. 12. *Concholepis harrisii* S.Meyen; Вымь-1: А – голотип №3974/27-1, мегаспоровая мембрана одного семени зачернена; В – две семенные чешуи с абаксальными выступами, часть брактей показана крапом, экз. №4577/216В-2; С – противоположный тот же образец с гладкой адаксальной поверхностью, краевыми и субмаргинальными выступами семенной чешуи, части брактей показаны крапом, экз. №4577/216А-2; D – экземпляр с хорошо видной брактеей на верхушке, экз. №4577/204-1; E – схематическое продольное сечение брактей (крап), семенной чешуи (зачернена) и семян (пунктир)

гающие, серповидные или почти прямые, шириной до 2,5 мм и длиной до 12 мм. На некоторых экземплярах (табл. 7, фиг. 78 внизу) наблюдаются странные короткие боковые побеги с короткими листьями. Может быть, это недоразвитые пролиферирующие полиспермы. Кутикула плохой сохранности.

Местонахождения. Вымь-1 (вегетативные ветки и полиспермы), Вымь-2 (вегетативные ветки).

Род *Quadrocladus* Mädlar, 1957

Типовой вид – *Quadrocladus florinii* Mädlar, 1957.

Диагноз. Побеги укороченные и удлиненные или только удлиненные. Листья расположены по спирали, в поперечном сечении округлые (и тогда унифациальные), овальные или ромбические (и тогда бифациальные). В очертании листья линейные, языковидные или субтреугольные, с закругленной или слабо приостренной верхушкой, иногда с небольшим терминальным носиком. Устьица распределены по всему листу, иногда образуют короткие ряды. Побочных клеток от 3

до 7, чаще 4–5. Они сходны с покровными клетками очертанием, иногда сильнее их кутинизированы, несут утолщение или папиллу на стороне, обращенной к устьичной ямке. Замыкающие клетки погружены. Край листа может быть ослонен микроскопическими зубчиками, имеющими вид папилл или одноклеточных волосков.

Видовой состав. *Quadrocladus solmsii* (Gothan et Nagalhard) Schweitzer (*Q. florinii* Mädlar рассматривается синонимом этого вида) и *Q. orobiformis* (Schlotheim) Schweitzer из цехштейна Западной Европы [Schweitzer, 1960; Ullrich, 1964]; *Q. (al. Steirophyllum) komiensis* S.Meyen, *Q. dvinensis* S.Meyen, *Q. borealis* S.Meyen и *Q. schweitzeri* S.Meyen из казанской и верхнетатарской («татаринской») флор Западной Ангариды (см. описание [Гоманьков, Мейен, 1986]); *Q. sibiricus* (Neuburg) S.Meyen из вулканогенного пермтриаса Тунгусского бассейна и мальцевской серии (нижний триас ?) Кузбасса [Meyen, 1981]; к *Quadrocladus* или *Steirophyllum*, вероятно, близки некоторые хвойные из зоны С (верхняя пермь) Наньшаня [Дуранте, 1980].

Сравнение *Quadrocladus* с другими родами приводится при описании *Steirophyllum* и в по-

следующих разделах настоящей статьи (см. также [Гоманьков, Мейен, 1986]).

***Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis*
S.Meyen, 1997**

Табл. 7, фиг. 83–87; рис. 15; 16, А–Е

Quadrocladus (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Meyen: Мейен, 1986, с. 44–47; табл. 8, фиг. 93–97; рис. 15; 16, А–Е (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 393–395; pl. VIII, 93–97; figs. 18; 19, А–Е.

Видовой эпитет от Коми АССР.

Голотип – экз. №3742/21-2 и противоотпечаток 21А-2 (табл. 7, фиг. 83, 85–87; рис. 15, А, В; 19, В–Е); Слуда.

Диагноз. Листья изменчивы по длине и углу прикрепления, длиной до 6 мм и шириной 1,5 мм, с тупой или приостренной верхушкой. Эпидерма однообразная на обеих сторонах листа. Эпидермальные клетки в продольных рядах. Устьица нерегулярно размещены, продольно или косо ориентированы, более разрежены вдоль центральной части листа. Замыкающие клетки погружены. 4–6 побочных клеток с утолщенными проксимальными стенками или с проксимальной папиллой, дистальные стенки образуют округлый или (реже) неправильный контур. Край листа с кутикулярными зубчиками. Кутикула утолщена в верхушке листа.

Описание. Имеются 3 экземпляра облиственных побегов (веточек последнего порядка) и изолированные листья из типового местонахождения. Побеги варьируют по длине листьев и степени их отклонения от оси даже у одного экземпляра. Некоторые листья линейные, другие короче и языковидные. Нижняя (?) кутикула толще, с более редкими устьицами и лучше сохранилась. В остальном обе стороны листа имеют сходное строение кутикулы. Устьица немногочисленные, разрежены вдоль оси листа (табл. 7, фиг. 86). Побочные клетки не выделяются кутинизацией (табл. 7, фиг. 83, 85). Краевые зубчики крупные, без внутренней полости, наклонены то к основанию, то к верхушке листа. Иногда наблюдаются угловые шипы и поры в швах над радиальными стенками (рис. 16, С). На одном экземпляре найдена группа прилипшей пыльцы типа *Platysaccus* (табл. 7, фиг. 87), возможно принадлежащая этим хвойным.

Сравнение. Данный вид может быть отнесен как к *Quadrocladus*, так и к *Steirophyllum* (см. описание ниже). Выбор названия *Quadrocladus* сделан условно и мотивирован лишь следующими соображениями. У *Steirophyllum* пока неизвестны микрозубчатость края, сильные вариации в форме и размерах листьев, встречаются устьи-



Рис. 13. *Concholepis harrisii* S.Meyen; Вымь-1; сложный полисперм (отпечаток и противоотпечаток), стрелка указывает семя, экз. №4577/227-1 (слева) и 227А-1

ца с большим числом побочных клеток. С другими видами *Quadrocladus* новый вид сходен неправильно разбросанными устьицами с небольшим числом побочных клеток, присутствием краевых зубчиков, сходством эпидермального строения обеих сторон листа. Новый вид отличается от *Q. solmsii*, *Q. orobiformis* и *Q. sibiricus* более уплощенными листьями и хорошо развитыми краевыми зубчиками, от *Q. dvinensis* – более уплощенными листьями и более сильно развитыми папиллами на побочных клетках, большим числом устьиц с 6 побочными клетками, от *Q. borealis* – значительно более развитыми зубчиками. Верхнетатарские и пермотриасовые виды *Quadrocladus* в Западной Ангариде и Сибири ассоциируют с пыльцой *Lueckisporites* и *Scutaspores* [Meyen, 1981], которая отсутствует в местонахождении Слуда и вообще в нижнеказанских отложениях. Очевидно, растения с листвой *Q. komiensis* продуцировали иную пыльцу, может быть, типа *Platysaccus*.

Местонахождение. Слуда.

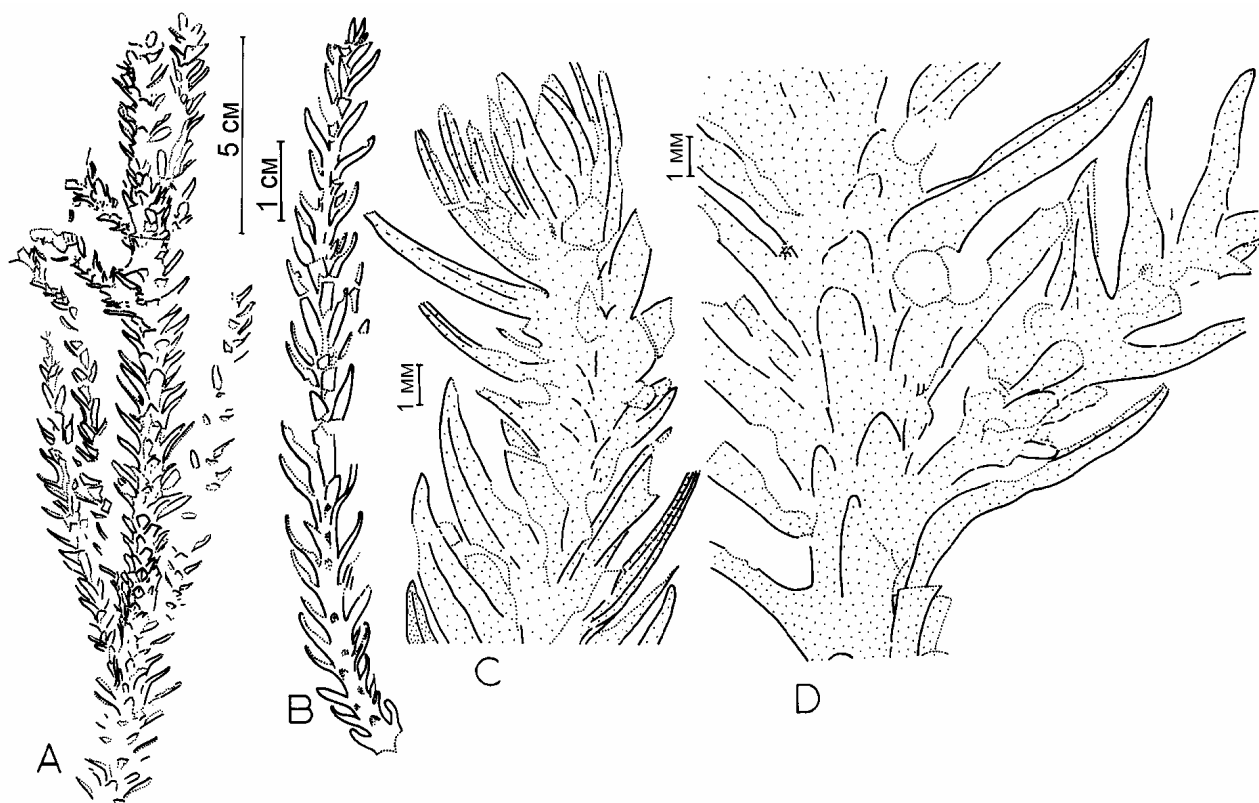


Рис. 14. Облиственные стерильные побеги, ассоциирующие с *Concholepis harrisii* S.Meyen (A, B) и *Pseudovoltzia ? cornuta* S.Meyen (C, D): A – экз. №3784/185; B – экз. №4100/58-1; C – экз. №1438/13; D – экз. №1438/3A; местонахождения Вымь-1 (A, B) и Китяк (C, D)

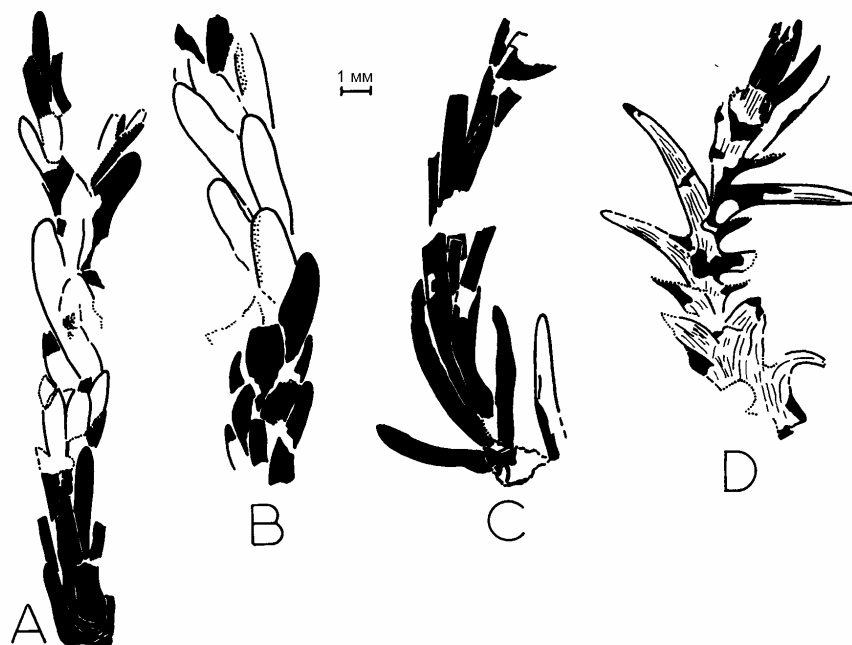


Рис. 15. *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Meyen; Слуда: A – голотип №3742/21A-2; B – противоотпечаток A, №3742/21-2; C – экз. №3742/21-6; D – экз. № 3742/12-1

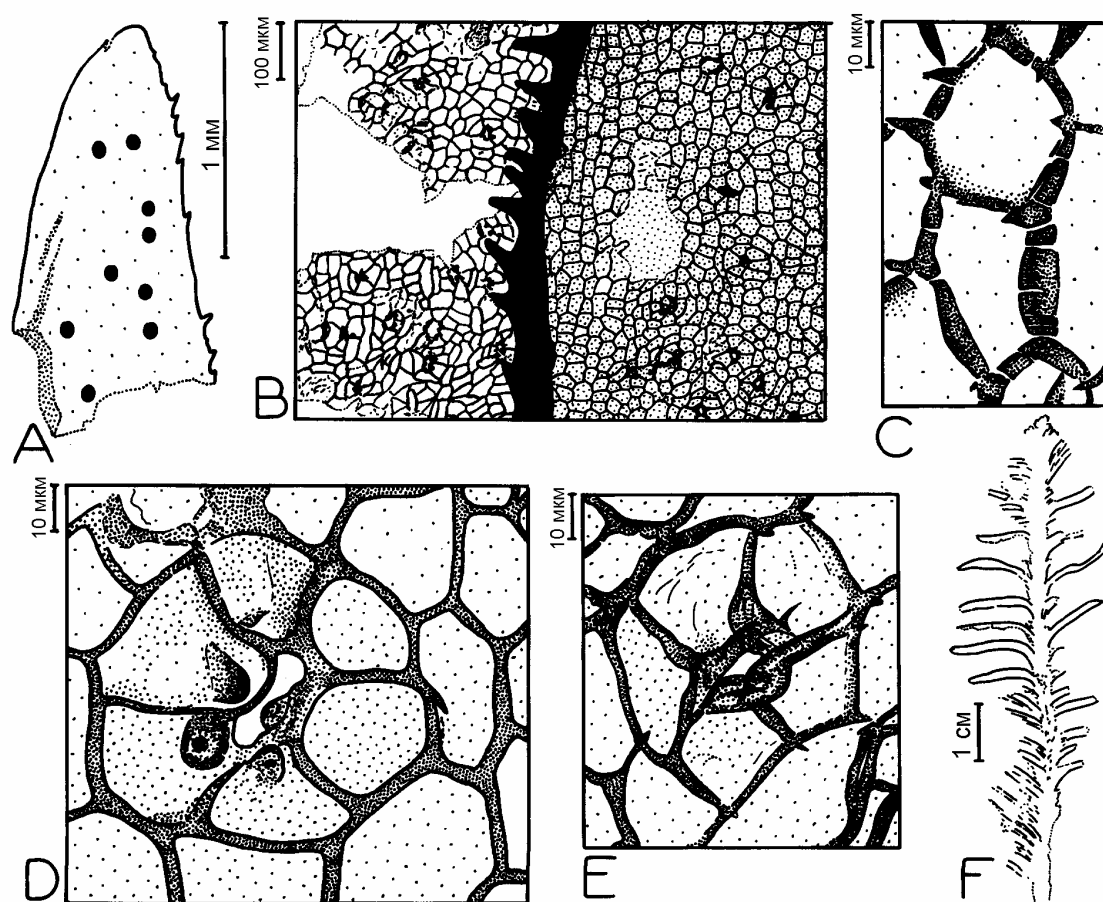


Рис. 16. *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Meyen (A–E) и *Geinitzia* sp. SVM-2 (F): A – распределение устьиц (черные крупные точки) в верхушке листа, преп. №3742/21A-6, пункт 2; B – голотип, развертка кутикулы вдоль края листа с зубчиками, сложенная вдоль края кутикула и зубчики зачернены, преп. №3742/21-2A, пункт 2; C – голотип, угловые шипы и поры в швах над радиальными стенками, преп. №3742/21-2A, пункт 2; D – голотип, устьице с проксимальными папиллами на побочных клетках, преп. №3742/21-2A, пункт 2; E – голотип, устьице без проксимальных папилл, преп. №3742/21-2A, пункт 3; F – экз. №3981/88a-1; местонахождения Слуды (A–E) и Исады (F)

Род *Steirophyllum* Eichwald, 1854, emend. S.Meyen, 1997

Steirophyllum Eichwald: Эйхвальд, 1854, с. 183; Eichwald, 1855, 1860, с. 237.

Ullmania Goepfert: Шмальгаузен, 1887, с. 21; Залесский, 1927, с. 22, 29.

Steirophyllum Eichwald, emend. S.Meyen: Мейен, 1986, с. 47, 48, 50–54 (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 401, 402, 404, 405.

Типовой вид – *Steirophyllum lanceolatum* Eichwald, 1854.

Замечания. Вводя род *Steirophyllum*, Э.И. Эйхвальд (см. синонимику) знал об описании Г.Р. Геппертом [Goepfert, 1850] рода *Ullmannia*, но считал, что у этого рода листья более вздутые и короткие, менее отстоящие, более отчетливо продольно исштрихованные и крупнее. При этом

Э.И. Эйхвальд указал, что к *S. lanceolatum* относятся хвойные, описанные Г.Фишером де Вальдгеймом [Fischer de Waldheim, 1847] как *Annularia ovata* Fischer de Waldheim. Формально, по этой причине следует признать видовой эпитет *lanceolatum* незаконным и ввести комбинацию *Steirophyllum ovatum*. Однако пока лучше воздержаться от этого шага, поскольку местонахождение образцов *A. ovata* неизвестно и убедиться в синонимии обоих видов сейчас нельзя.

При первом описании типового вида *S. lanceolatum* Э.И. Эйхвальд [1854] указал на два «видоизменения», т.е. на два варьетета, и допускал, что это могут быть самостоятельные виды *S. latifolium* и *S. angustifolium*. Однако в заглавии описания стоит эпитет *lanceolatum* и о двух указанных видах упоминается провизорно, а потому с этими названиями можно не считаться. При последующем описании того же вида [Eichwald,

1855, 1860] о выделении двух видов уже ничего не говорится, и их названия даже не упоминаются. Таким образом, пока можно оставить за типовым видом эпитет *lanceolatum*.

Г.Р. Гепперт [Goerpert, 1864–1865] поместил *S. lanceolatum* и, стало быть, род *Steirophyllum* вообще в синонимику рода *Ullmannia* и вида *U. bronnii* Goerpert. Эта точка зрения была принята И.Ф. Шмальгаузен [1887] и М.Д. Залесским [1927]. В дальнейшем название *Steirophyllum* упоминалось лишь как синоним *Ullmannia*. Вид *U. bronnii* считался весьма обычным в верхней перми Западной Ангариды и к нему относили экземпляры того же типа, что и *S. lanceolatum*. Правда, положение с типовыми образцами *S. lanceolatum* неопределенное. Оригиналы к монографии Э.И. Эйхвальда хранятся в музее Ленинградского [ныне – Санкт-Петербургского (Ред.)] университета, а образцы из той же коллекции, изображенные М.Д. Залесским [1927, табл. 9, фиг. 4, 5], хранятся в ЦНИГРМузее им. Ф.Н. Чернышёва [Ленинград; ныне – Санкт-Петербург. (Ред.)]. Среди этих образцов нет таких, которые можно было бы отождествить с изображением, данным самим Э.И. Эйхвальдом [1854; Eichwald, 1855, 1860, табл. 18, фиг. 6, 7]. М.Д. Залесский считал, что те два образца, фотографии которых он привел в своем атласе, послужили Э.И. Эйхвальду для его изображения, но на чем основано это мнение, непонятно. Расположение побегов на имеющихся образцах и на рисунке Э.И. Эйхвальда совершенно разное.

Тем не менее, нет сомнений, что подразумеваются хвойные одного и того же вида. Эти побеги весьма своеобразны и легко узнаются в коллекциях по коротким широким листьям, часто окаймленным, с тупой верхушкой (рис. 17, А–F). Точно такого же типа побеги есть и в моей коллекции. Они происходят из Кузьминовского рудника, входящего в группу Каргалинских рудников, откуда происходят и другие образцы того же вида, в том числе один из оригиналов И.Ф. Шмальгаузена [1887, табл. 6, фиг. 18]. Этот образец, хранящийся в музее Казанского университета, был отнесен к *Ullmannia bronnii* и неотличим от образцов Э.И. Эйхвальда. На трех из имеющихся в моей коллекции экземпляров сохранилась фитолейма, так что удалось изучить кутикулу листьев (рис. 17, D, E, I–N), которая оказалась совершенно иной, чем у *U. bronnii* [Gothan, Nagalhard, 1921–1923; Mädlar, 1957–1958; Schweitzer, 1960; Ullrich, 1964]. У *S. lanceolatum* устьица не образуют рядов, число побочных клеток меньше, кроме того, на листьях не наблюдается характерной штриховки (на что обратил внимание еще Э.И. Эйхвальд). Таким образом,

самостоятельность вида *lanceolatum* полностью подтверждается эпидермальными исследованиями. Более того, сомнительна и принадлежность его к роду *Ullmannia*. По эпидермальным признакам, прежде всего по отсутствию правильных устьичных рядов, и по меньшему числу побочных клеток *S. lanceolatum* гораздо ближе к *Quadrocladus*, чем к *Ullmannia*.

Род *Quadrocladus* первоначально описан по единственному виду *Q. florinii* Mädlar [1957–1958]. Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1960] поместил этот вид в синонимику *Q. solmsii* (Gothan et Nagalhart) Schweitzer и дополнил тот же род видом *Q. orobiformis* (Schlotheim) Schweitzer. Для обоих видов характерно небольшое (чаще всего 4) число побочных клеток у устьиц. В цехштейновой флоре Западной Европы род *Quadrocladus* хорошо отделим по этому признаку от *Ullmannia* и *Pseudovoltzia*, у которых побочных клеток больше (6–9, до 12 у *U. bronnii*, 5–7 у *U. frumentaria*, 6–8 у *Pseudovoltzia liebeana*). Для *U. frumentaria* характерны правильные ряды устьиц, у *U. bronnii* ряды устьиц также есть, но иногда, особенно на верхушке листа, они хуже выражены. У обоих видов *Quadrocladus* устьичных рядов нет (*Q. orobiformis*) или они плохо выражены (*Q. solmsii*).

Если характеристику рода *Quadrocladus* брать только по указанным двум европейским видам, то *Steirophyllum lanceolatum* оказывается как бы промежуточным между *Q. orobiformis* и *U. bronnii* по эпидермальным признакам, а именно, у него нет устьичных рядов (как у *Q. orobiformis*), но число побочных клеток преимущественно 4–6, что ближе к *U. bronnii*. Если же принять во внимание описанные выше виды *Quadrocladus*, то отграничить *Steirophyllum* от этого рода оказывается невозможным. По этой причине пришлось ввести для вида *komiensis* комбинированное родовое обозначение (см. описание этого вида выше). Иными словами, мы приходим к двум выводам: 1) род *Steirophyllum* не может быть объединен с *Ullmannia*; 2) род *Quadrocladus* оказывается младшим гетеротипным (таксономическим) синонимом *Steirophyllum*.

Правда, можно признать признаки различия *Steirophyllum* и *Ullmannia* недостаточными для их родовой самостоятельности. В этом случае, отнеся *Steirophyllum* к *Ullmannia*, мы должны будем сделать то же для *Quadrocladus*. Но на этом же основании можно будет отнести к *Ullmannia* и род *Pseudovoltzia*, который по эпидермальным признакам весьма близок к *U. frumentaria*. С этим решением едва ли кто согласится, а потому целесообразно принять сформулированные выводы.

Итак, по правилам номенклатуры и опираясь на принятый для рассматриваемых хвойных комплекс таксономических признаков, следует восстановить род *Steiophyllum* и отнести к нему все виды, ранее принадлежавшие к *Quadrocladus*. С другой стороны, название *Steiophyllum* практически не вошло в употребление после его обнародования (любопытно, что, в отличие от других родов, установленных Э.И. Эйхвальдом в том же издании, оно даже не попало в индекс родовых названий Г.Н. Эндрюса [Andrews, 1970]), а потому название *Quadrocladus* можно консервировать.

Прежде, чем принимать решение по возникшим таксономическим и номенклатурным вопросам, надо учесть следующие соображения. Утверждение о самостоятельности *Steiophyllum* от *Ullmannia* основывается на следующих предположениях: 1) род *Ullmannia* не является сборным, т.е. виды *U. bronnii* и *U. frumentaria* принадлежат к одному естественному роду; 2) вид *U. bronnii* также не является сборным, так что эпидермально изученные экземпляры относятся к тому же виду, что и все остальные; 3) все виды *Quadrocladus* относятся к единственному естественному роду, т.е. ассоциировали с принципиально однотипными фруктификациями и пыльцой. В действительности для этих трех допущений достаточных оснований нет, на что указывают следующие косвенные данные.

Мужские и женские фруктификации, традиционно считающиеся характерными для рода *Ullmannia*, в действительности известны у *U. frumentaria*, а не у типового вида *U. bronnii*. Вообще, хорошо изучена именно *U. frumentaria*, имеющая довольно характерную и однообразную листву. Пыльца, полученная из микростробиллов *U. frumentaria*, оперкулятная, типа *Jugasporites* [Foster, 1983], широко распространена в отложениях с побегами. Все побеги, с которых получена кутикула, показали одинаковые эпидермальные признаки. Таким образом, этот вид «хороший». Иное дело – *U. bronnii*. К этому виду отнесены все цехштейновые побеги с короткими мясистыми листьями, но внешне он не выглядит однородным. Это бросается в глаза при ознакомлении с изображениями, данными Г.Р. Гёппертом [Goepfert, 1850, табл. 20, фиг. 1–26; 1864–1865, табл. 45, фиг. 1–26]. Есть побеги с крупными листьями с приостренной верхушкой и продольной штриховкой, но есть побеги с совершенно иными листьями – более выпуклыми, с округленной верхушкой. Листья второго типа несравненно больше похожи на *Steiophyllum lanceolatum*, чем листья первого типа. В последующих работах под названием *U. bronnii* также фигурировали

внешне существенно разные типы побегов. Не вполне ясно, выдерживаются ли эпидермальные признаки у образцов, относимых к этому виду. В.Готан и К.Нагальхард [Gothan, Nagalhard, 1921–1923, табл. 5, фиг. 2) изображают правильные устьичные ряды. На фотографиях, приведенных Г.-Й. Швайцером [Schweitzer, 1960, табл. 8, фиг. 1, 2] и Г.Ульрихом [Ullrich, 1964, табл. 13, фиг. 1–3], ряды несравненно менее четкие. О том, насколько выдерживаются другие признаки, судить по имеющимся изображениям и описаниям трудно. Ясному пониманию объема и диагностических признаков вида препятствует еще и то, что типовый материал, описанный Г.Р. Гёппертом, не подвергался эпидермальному изучению. Из имеющихся публикаций нельзя понять, сколь представительным было эпидермальное изучение коллекций. Более того, увеличенные фотографии тех экземпляров, с которых получены препараты кутикулы, не были опубликованы. Важно и то, что для *U. bronnii*, вероятнее всего, так и не был выделен лектотип. Это, однако, совершенно необходимо сделать, так как Г.Р. Гёпперт отнес к *U. bronnii* не только облиственные побеги хвойных, но и фруктификации типа *Peltaspermum* [там же, табл. 45, фиг. 24, 25]. Потом такие фруктификации описывались в литературе как *Strobilites bronnii* [Florin, 1944a; Stoneley, 1958]. Очевидно, они могли принадлежать обычным в цехштейне растениям с листвой *Lepidopteris martinsii*. Наконец, отнюдь не очевидна и номенклатурная правомочность самого эпитета *bronnii*. Г.Р. Гёпперт и последующие авторы включали в *U. bronnii* ранее описанный вид *Cupressites ullmannii* Bronn, эпитет которого имеет приоритет перед эпитетом *bronnii*.

До сих пор изменчивость побегов *U. bronnii*, на которую обращал внимание еще Г.Р. Гёпперт, считалась внутривидовой. Возникает подозрение, что это не так и что под названием *U. bronnii* кроются существенно разные растения. На это, помимо внешнего различия экземпляров, указывают и следующие косвенные соображения. Как упоминалось, с *U. frumentaria* ассоциирует пыльца типа *Jugasporites*. Г.Висшер [Visscher, 1971, с. 34] привел следующие соображения в пользу того, что с *U. bronnii* ассоциирует пыльца *Lueckisporites*: а) относительная частота встречаемости обоих таксонов максимальна в соответствующих отложениях; б) *Lueckisporites* и *Jugasporites* сходны по присутствию «тонкой, лишней сэскины площадки на проксимальной стороне тела. Тератологические формы *Jugasporites* могут даже приближаться к тениатной структуре *Lueckisporites*». Г.Висшер отмечает противоречие его вывода с выводом Р.Флорина

[Florin, 1944a], указывавшего у *U. bronnii* нетипичную пыльцу, но считает, что стробил, из которого Р.Флорин извлек пыльцу, не был найден в прикреплении к побегу. С последним, однако, можно не согласиться, так как на фотографиях, приведенных Р.Флорином [Florin, 1944a, табл. 170, фиг. 10], стробил выглядит прикрепленным к побегу.

Вывод Г.Висшера о пыльце, ассоциирующей с *U. bronnii*, встретил возражение автора [Meyen, 1981], поскольку в пермотриасе Сибири совершенно очевидна ассоциация *Lueckisporites* с *Quadrocladus sibiricus*. Та же пыльца весьма обычна в верхнетатарских отложениях Западной Ангариды, где побеги типа *U. bronnii* отсутствуют. Поэтому было высказано предположение, что *Lueckisporites* в Западной Европе ассоциирует, как и в Сибири, с *Quadrocladus*. Однако это допущение противоречит резкому несовпадению встречаемости тех и других остатков в Европе, где *Lueckisporites* доминирует среди миоспор, а побеги *Quadrocladus* относительно редки. Наблюдения Г.Висшера и данные по Сибири и Западной Ангариде можно согласовать, если допустить сборный характер вида *U. bronnii*. Вполне вероятно, что среди экземпляров, традиционно определяемых как *U. bronnii*, есть (1) хвойные, более близкие к *U. frumentaria* и имеющие почти такую же кутикулу и примерно такую же пыльцу, и (2) хвойные, более близкие к *Quadrocladus*, с менее правильными рядами устьиц, меньшим числом побочных клеток и пылью типа *Lueckisporites*.

В любом случае недостаточная изученность вида *U. bronnii* и его соотношения с *U. frumentaria* и *Quadrocladus* (с учетом всех видов этого рода, а не только двух цехштейновых) препятствуют принятию обоснованного решения в отношении синонимии *Quadrocladus* и *Steirophyllum*. Сейчас *S. lanceolatum* занимает как бы промежуточное положение между *U. bronnii* и *Quadrocladus*. Поэтому пока лучше всего поступить следующим образом: 1) восстановить самостоятельность вида *lanceolatum*, как считал Э.И. Эйхвальд; 2) оставить этот вид в составе рода *Steirophyllum*. Целесообразно стремиться к тому, чтобы роды *Ullmannia*, *Steirophyllum* и *Quadrocladus* по возможности приближались к естественным родам, а не тем форм-родам, которые предлагал Т.М. Гаррис для вегетативных побегов хвойных (см. раздел «Систематика и номенклатура древних хвойных»). А потому отграничение этих трех родов целесообразно делать с учетом ассоциирующих фруктификаций и пыльцы. Сейчас для типовых видов всех трех родов неизвестны ни фруктификации, ни пыльца. Нуждается в

прояснении типификация *U. bronnii* и *Q. solmsii*. Рассмотрение этих вопросов выходит за пределы задач настоящей работы.

***Steirophyllum lanceolatum* Eichwald, 1854, emend. S.Meyen, 1997**

Рис. 17

Steirophyllum lanceolatum Eichwald: Эйхвальд, 1854, с. 183, табл. 18, фиг. 6, 7; Eichwald, 1855, 1860, р. 237, табл. 18, фиг. 6, 7.

Ullmannia bronnii Goeppert: Шмальгаузен, 1887, с. 21, табл. 6, фиг. 18; Залесский, 1927, с. 22, 32, 39, 49, табл. 9, фиг. 4, 5, табл. 36, фиг. 1 (?), 2.

Steirophyllum lanceolatum Eichwald, emend. S.Meyen: Мейен, 1986, с. 54–56; рис. 17; Meyen, 1997, р. 405, 406; fig. 25.

Лектотип – один из экземпляров, изображенных Э.И. Эйхвальдом на табл. 18, фиг. 6; изображен на рис. 17, В в настоящей работе.

Диагноз. Известны ветки последнего порядка длиной до 7 см и шириной до 2 см. Листья расположены по спирали, прикрепляются под острым углом к оси, иногда почти перпендикулярно к ней, длиной до 10 мм, шириной до 3 мм, с тупой верхушкой, края почти параллельные, основание избегающее. На верхушке побега листья серповидно изогнуты внутрь. Эпидерма обеих сторон одинаковая, сложена многоугольными клетками с округленными углами, рядов клеток нет. Устьица расположены и ориентированы без видимого порядка. Побочных клеток 4–8, чаще 4–6. Периклиальные стенки побочных клеток с радиальной струйчатостью. У многих устьиц побочные клетки несут проксимальные папиллы изменчивого размера. Покровные клетки часто с угловыми шипами.

Описание. В коллекции имеются 9 фрагментов облиственных веток и 2 изолированных листа. Автор видел оригиналы М.Д. Залесского (см. синонимику; ЦНИГРмузей), образцы коллекции Э.И. Эйхвальда [музей Ленинградского (ныне – Санкт-Петербургского – *Ред.*) университета] и один оригинал И.Ф. Шмальгаузена (см. синонимику; музей геологического факультета Казанского университета). Дополнительные образцы хранятся в Казанском университете, часть из них собрана Н.К. Есауловой в местонахождении Кызыл-Байрак. Эти образцы внимательно не изучались и не учтены в диагнозе и описании вида.

В целом, макроморфология побегов и листьев очень однообразна. Хотя размер листьев и угол их прикрепления варьируют, общий облик побегов сохраняется. Очень характерны грубые складки на листьях, которые, вероятно, при жизни были почти округлыми в сечении, часто

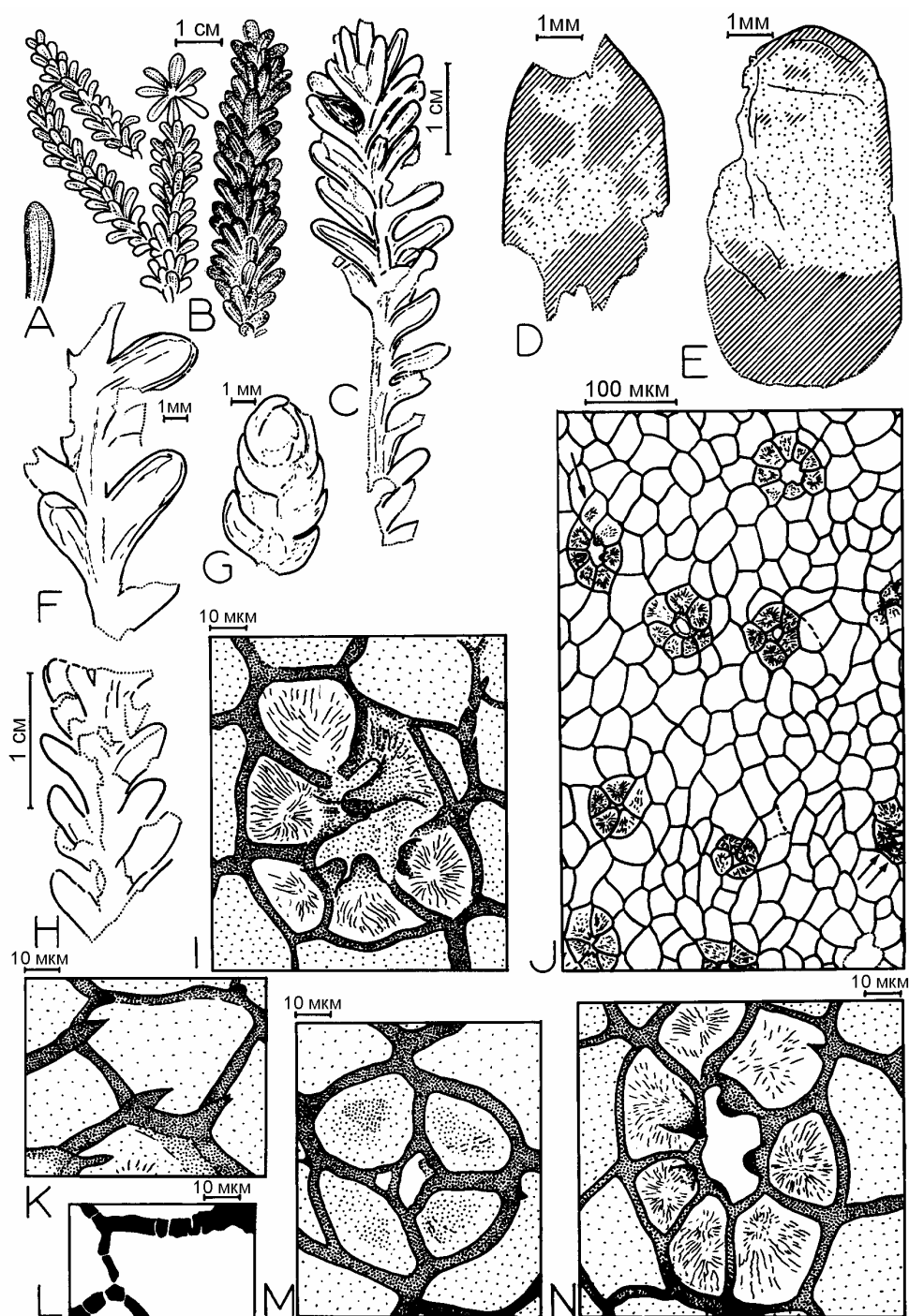


Рис. 17. *Steirophyllum lanceolatum* Eichwald; Кузьминовский рудник: A, B – типовые образцы, отдельный лист (A) [Эйхвальд, 1854, табл. 18, фиг. 7] и облиственные побеги (B) [там же, табл. 18, фиг. 6, справа – лектотип]; C – экз. №1439/4; D, E – изолированные листья с естественно мацерированной фитолеймой, устьища показаны точками, участки с несохранившимся клеточным строением заштрихованы, экз. №№1439/1 (D) и 1439/6 (E); F – экз. №1439/3-2; G – верхушка побега, экз. №1439/3-3; H – побег, с которого получены препараты кутикулы, экз. №1439/2; I – устьища с крупными проксимальными папиллами на побочных клетках, преп. №1439/2-A, пункт 1 (отмечено двумя стрелками на фиг. J); J – кутикула из средней части листа, тот же пункт; K – шипы в углах клеток, преп. №1439/2-A, пункт 3; L – поры в швах, преп. №1439/2-A, пункт 4; M – устьища с 4 побочными клетками и без проксимальных папилл на них, тот же пункт; N – устьища с небольшими проксимальными папиллами (отмечено одной стрелкой на фиг. J)

параллельно краю проходит уплощенная кайма (рис. 17, С, F), показанная и на рисунках Э.И. Эйхвальда (рис. 17, А, В). У одного из побегов (рис. 17, С) между листьями лежит семя, но, вероятно, это случайное совместное захоронение. К тому же виду можно отнести и верхушку побега с более мелкими серповидно изогнутыми листьями (рис. 17, G). Оригинал И.Ф. Шмальгаузен (см. синонимику) сначала производит впечатление фертильного побега, так как складки в верхушках листьев образуют округло-треугольные контуры, имитирующие семенные рубцы. Этот экземпляр выделяется прикреплением листьев к оси под разными углами, что отражено и на рисунке И.Ф. Шмальгаузена.

Фитолейма, пригодная для мацерации, сохранилась лишь на одном экземпляре (рис. 17, H) с более мелкими и узкими листьями. Такое же эпидермальное строение видно в отраженном свете на изолированных листьях обычного для вида облика (рис. 17, D, E). Поэтому экземпляр, из фитолеймы которого получены препараты кутикулы, без колебаний отнесен к описываемому виду. Фитолейма сильно раздроблена, и видеть топографию больших участков эпидермы в препаратах нельзя. Однако все фрагменты кутикулы устроены одинаково, а потому нет оснований считать, что эпидермальное строение разных сторон отличалось. Устьица моноциклические, реже с 1–2 венечными клетками, не отличающимися от покровных. Бросается в глаза изменчивость устьиц в числе побочных клеток и степени развития проксимальных папилл (рис. 17, I, J, N), которые на некоторых устьицах вообще отсутствуют (рис. 17, M). Побочные клетки выделяются среди покровных тонкой струйчатостью, чаще всего направленной к центру клетки. Из-за коррозии кутикулы число побочных клеток (А) можно было подсчитать лишь у 20 устьиц, из них у 5 устьиц – 4А (25%), у 8 устьиц – 5А (40%), у 5 устьиц – 6А (25%), с 7А и 8А найдено по одному устьицу (по 5%). Степень развития угловых шипов сильно варьирует. Иногда они крупные и сидят в каждом углу клетки (рис. 17, K). В некоторых местах швы над радиальными стенками пронизаны неравномерно расположенными порами (рис. 17, L). Краевые зубчики не обнаружены.

Сравнение. Выше уже отмечалось сходство *S. lanceolatum* и *Quadrocladus*. *S. lanceolatum* отличается от субангарских видов *Quadrocladus* гораздо меньшим полиморфизмом листьев. Очень велико внешнее сходство побегов *S. lanceolatum* и экземпляров, описанных К.Медлером [Mädler, 1957, табл. 9, фиг. 6, 7] как *Q. florinii*, но у последнего преобладают устьица

с 4 побочными клетками, на которых нет струйчатости и которые сильнее кутиinizированы, чем покровные клетки. Форма листа и топография эпидермы у обоих видов одинакова.

Местонахождение. Каргалинские рудники (в том числе отвалы Кузьминовского рудника).

Род *Taxodiella* Zalesky, 1939

Базионим – *Taxodiella recticaulis* Zalesky [Zalesky, 1939, с. 367].

Замечания. И родовое название *Taxodiella*, и предлагаемая ниже комбинация *Taxodiella bardaeana* (Zalesky) S.Meyen используются в настоящей работе без полной уверенности в правильности принятых таксономических и номенклатурных решений. В кунгурских местонахождениях Чекарда-1, Крутая Катушка и Красная Глинка встречается немало побегов хвойных с мелкими листьями. Внешне они довольно однообразны и, как показано ниже (см. описание вида *T. bardaeana*), вполне могут быть отнесены к одному виду. Сходные побеги были описаны М.Д. Залесским как новые виды *Walchia bardaeana*, *W. peremiana*, *W. uralica* [Zalesky, 1937], *W. densa* и новый род и вид *Taxodiella recticaulis* [Zalesky, 1939]. Как обычно у этого автора, новым таксонам даны лишь очень краткие описания без обоснования различий между ними, а также отличий от ранее известных родов и видов хвойных. Очевидно, что родовое название *Walchia*, независимо от того, считать ли типовым видом *W. piniformis* или *W. filiciformis* (см. раздел «Систематика и номенклатура древних хвойных»), для этих хвойных не подходит. Можно отнести их к одному из форм-родов в системе вегетативных побегов хвойных, предложенной Т.М. Гаррисом (см. раздел «Систематика и номенклатура древних хвойных»). Это означало бы упразднение уже выделенного рода *Taxodiella*. Между тем сохранение этого рода полезно, поскольку описываемые хвойные, скорее всего, действительно принадлежат особому естественному роду.

Как у *Kungurodendron*, *Concholepis*, *Ernestiodendron* и некоторых других палеозойских хвойных, у *Taxodiella* существенно меняется размер листьев при переходе от одного порядка ветвления к другому. У *Taxodiella* известны ветки трех порядков и соответственно три размерных класса листьев на одном ветвящемся побеге. Поэтому выделение особых видов только по размерам листьев у этих хвойных невозможно. В пределах одного побега может варьировать и степень отклонения листа от оси. Учитывая изменчивость этих и других признаков на имеющемся материале (рис. 18, G–Q), невозможно принять в

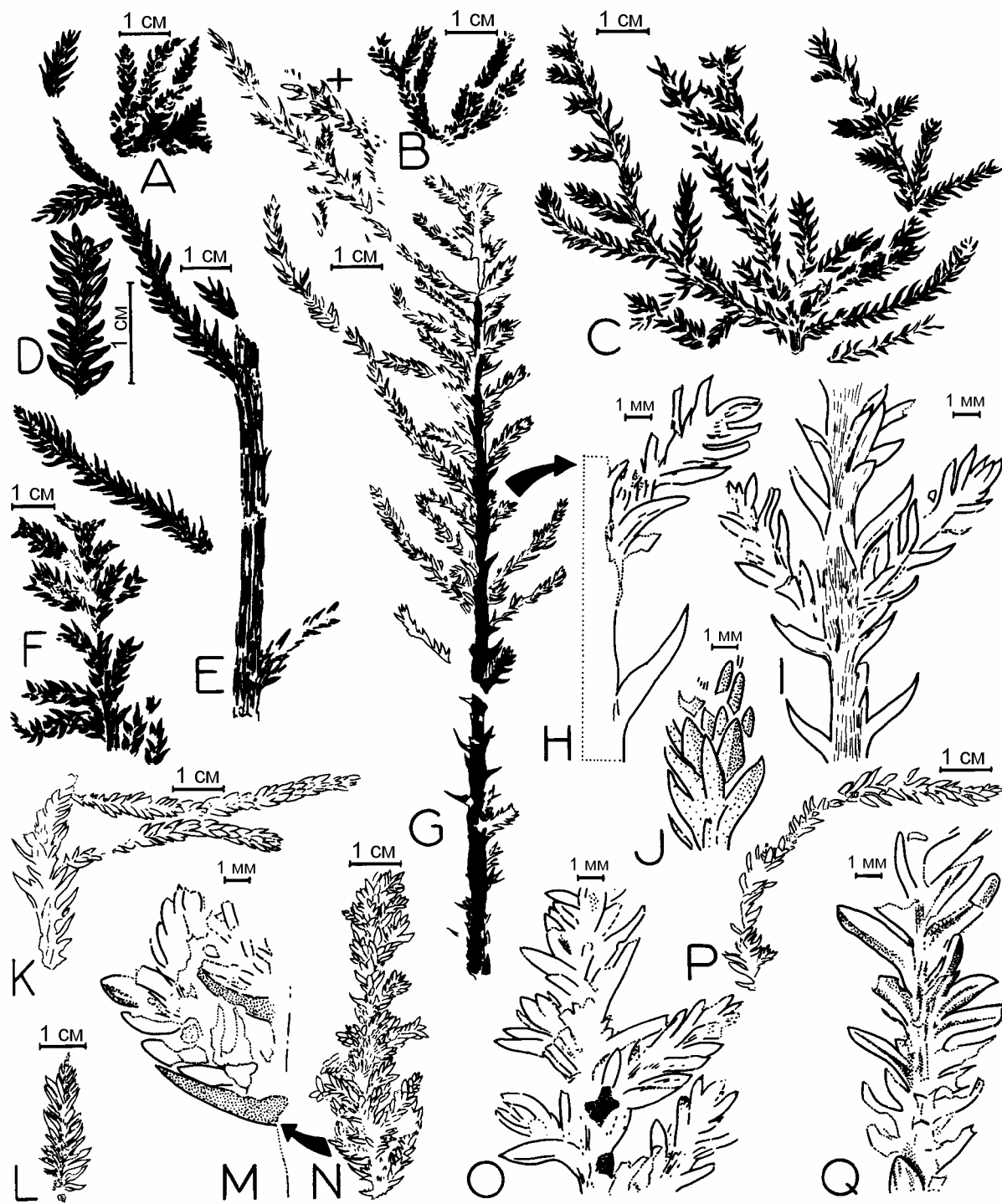


Рис. 18. *Taxodiella bardeana* (Zalessky) S.Meyen: A–F – экземпляры, описанные М.Д. Залесским под названиями *Walchia densa* Zalessky (A, B) [Zalessky, 1939, фиг. 42, 43], *W. bardeana* Zalessky (C) [Zalessky, 1937, фиг. 39, голотип], *Taxodiella recticaulis* Zalessky (D, E) [Zalessky, 1939, фиг. 49, 48], *W. peremiana* Zalessky (F) [Zalessky, 1937, фиг. 40]; G – экз. №2009/44 (сборы Г.Т. Майэра); H – то же, деталь места, от которого отходит стрелка; I – то же, деталь места, отмеченного крестиком; J – то же, деталь ветки предпоследнего порядка; K – экз. №3737/281, определенный М.Д. Залесским как *W. densa* Zalessky; L – экз. №3737/56; M – экз. №3737/59, два паушных побега последнего порядка, подстилающие листья показаны крапом; N – то же, общий вид экземпляра; O – экз. №3737/70; P – экз. №4560/2 (сборы Ю.М. Залесского); Q – экз. №3737/64; местонахождения Чекарда-1 (A, B, L–O, Q), Красная Глинка (C, K), Крутая Катушка (D–J, P)

качестве видовых те признаки, которые отличают перечисленные таксоны М.Д. Залесского. Если их объединить, возникнет вопрос о выборе видового эпитета. Очевидно, это могут быть *bardaeana*, *uralica* или *peremiana* как обнародованные раньше [Zalessky, 1937]. Ситуация с *W. uralica* неясная, так как непонятно, с каким увеличением изображен голотип (единственный изображенный экземпляр). В подписях к своему рис. 36 М.Д. Залесский указал увеличение 1:1, что соответствует указанным в описании размерам экземпляра в целом. Однако тогда листья на рисунке получаются вдвое большими, чем указано в описании. Возможно, рисунок увеличен в 2 раза, а размеры экземпляра указаны М.Д. Залесским ошибочно (взяты не с образца, а с увеличенного рисунка). Из-за этой неясности лучше не использовать эпитет *uralica*. Из голотипов *T. bardaeana* и *W. peremiana* полнее первый, и его отождествление с имеющимися образцами более определено. Таким образом, лучше остановиться на эпитете *bardaeana*. Поскольку опубликованный в 1939 году вид *Taxodiella recticaulis* рассматривается как синоним, предлагается комбинация *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S.Meyen (см. базиним в синонимике вида).

Taxodiella отличается от *Walchia* (al. *Lebachia*) простыми, а не вильчатыми (типа *Gomphostrobus*) листьями на побегах предпоследнего порядка, от *Ernestiodendron* – менее упорядоченным ветвлением и эпидермальными признаками (меньшим числом побочных клеток, частью их поперечной ориентировкой по отношению к оси листа, отсутствием мелких папиллигеро-в).

***Taxodiella bardaeana* (Zalessky, 1937) S.Meyen, 1997**

Табл. 7, фиг. 80–82; рис. 18

Walchia bardaeana Zalessky: Zalessky, 1937, с. 75, фиг. 39 (голотип, единственный изображенный экземпляр).

Walchia peremiana Zalessky: Zalessky, 1937, с. 74, фиг. 40.

Walchia uralica Zalessky: Zalessky, 1937, с. 71, фиг. 36.

Walchia densa Zalessky: Zalessky, 1939, с. 363, фиг. 42, 43.

Taxodiella recticaulis Zalessky: Zalessky, 1939, с. 367, фиг. 48, 49.

Taxodiella bardaeana (Zalessky) S.Meyen: Мейен, 1986, с. 59–61; табл. 8, фиг. 90–92; рис. 18 (nom. nud.); Meyen, 1997, р. 409, 410, 412; pl. VIII, 90–92; fig. 28.

Исправленный диагноз. Облиственные ветки по крайней мере трех порядков ветвления, которым соответствуют три размерных класса листьев (самые мелкие листья на конечных ветках). Ветвление пазушное, от отчетливо перисто-

го до плохо упорядоченного, плагиотропное (?). Листья игловидные, уплощенные, со слабо выпуклыми краями, длиной до 6 мм, шириной до 2 мм, в разной степени отогнутые от оси, иногда прижаты к ней, верхушка приостренная, с остроконечием. Край с микроскопическими кутикулярными зубчиками. В мезофилле обычны палочковидные тельца со смолopodobным содержанием. Устьица в полосах (?), побочные клетки с проксимальными папиллами, часто ориентированы перпендикулярно к оси листа.

Описание. В коллекции имеется 14 побегов разной величины и разной степени разветвленности (рис. 18, G–Q.). Наиболее полный экземпляр изображен на рис. 18, G–J. Сохранившаяся часть главной оси длиной ~16 см. В нижней части оси сохранились отдельные листья и небольшие веточки. Отсутствие более крупных веток следующего порядка едва ли связано лишь с сохранностью образца. Сохранившиеся ветки предпоследнего порядка явно укорачиваются книзу. Примечательно неправильное чередование веток разного размера по левой стороне оси, по правой стороне все ветки короткие, но тоже разного размера и без определенного порядка. Наверху слева прикреплены самые длинные ветки, несущие нерегулярно расположенные мелкие веточки последнего порядка (рис. 18, I). На других экземплярах (рис. 18, N, P, Q) также видны неупорядоченность ветвления и мелкие веточки последнего порядка. Хорошо видно пазушное ветвление (рис. 18, M, O). Поверхность стеблей струйчатая (рис. 18, I). О форме листьев судить трудно из-за их сплющивания в разных плоскостях. Если листья распростерты в плоскости скола, видно, что они ланцетные, с выпуклыми или почти параллельными краями (рис. 18, J, O). Верхушка приостренная, завершается коротким остроконечием (табл. 7, фиг. 80). Зависимость размера листьев от порядка ветвления выражена очень четко (рис. 18, G–I, K, M–P). Чем крупнее листья, тем сильнее они отклоняются от оси. При естественной мацерации в фитолейме листьев на нескольких экземплярах видны темные палочковидные или округлые тельца длиной до 500 мкм и шириной до 100 мкм. При мацерации их содержимое растворяется, но контуры телец отпечатываются на кутикуле.

Фитолейма на большинстве экземпляров в разной степени прошла естественную мацерацию. Поэтому кутикула противоположных сторон листьев слиплась, разделить ее не удастся. Довольно сильна коррозия фитолеймы. При сохранении мезофилла отделить его от кутикулы большей частью нельзя. Поэтому об эпидермальном строении можно судить лишь по не-

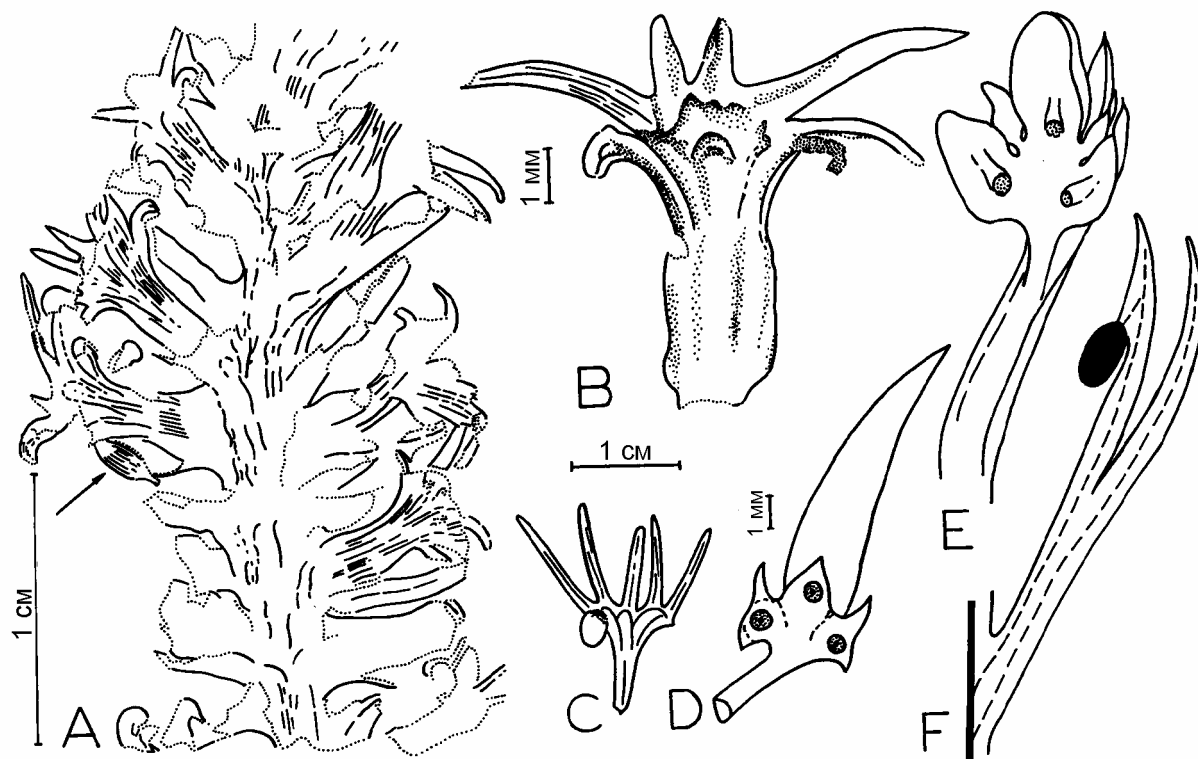


Рис. 19. А – *Pseudovoltzia* ? *cornuta* S.Meyen, голотип №1438/15, сложный полисперм, стрелка показывает семя в прикреплении (?), местонахождение Кутяк; В – *P. ? cornuta*, изолированная семенная чешуя, экз. №1438/6, местонахождение Кутяк; С – *Swedenborgia longifolia* Stanislavsky, семенная чешуя, верхний триас Донбасса (по [Станиславский, 1971]); D – *Cycadocarpidium pilosum* Grauvogel-Stamm, семенная чешуя и брактя, семенные рубцы показаны крапом, средний триас Вогез (по [Grauvogel-Stamm, 1978]); E, F – *Pseudovoltzia liebeana* (Geinitz) Florin, семенная чешуя и брактя (E – внешний вид; F – продольное сечение), семена зачернены, семенные рубцы показаны крапом, проводящие пучки – пунктирной линией, верхняя пермь Западной Европы (по [Schweitzer, 1963])

большим фрагментам кутикулы. На одних фрагментах (табл. 7, фиг. 81) видны лишь прямоугольные клетки в нарушенных или довольно правильных рядах, устьиц нет. На других фрагментах контуры клеток проследить не удастся из-за коррозии, совмещения кутикулы противоположных сторон листа или прилипшего мезофилла, но по группам папилл можно различить устьица (табл. 7, фиг. 82). Видно, что они хотя бы частично собраны в ряды. Иногда отчетливо видна поперечная ориентировка устьичных щелей. Число побочных клеток небольшое (5–6). Местами виден край листа с сильно корродированными кутикулярными зубчиками.

Сравнение. Хотя описанные выше экземпляры, как и помещенные в синонимику виды и экземпляры М.Д. Залесского, различаются довольно сильно, можно эти различия считать проявлением внутривидовой изменчивости, поскольку те же признаки могут варьировать в пределах одного побега. Например, М.Д. Залесский отнес к

Walchia densa побеги с более мелкими листьями, чем у *W. bardaeana*. Однако у одного из его оригиналов (рис. 18, А) листья двух размеров, и более крупные – такие же, как у *W. bardaeana*. У *W. densa*, *W. bardaeana*, *W. uralica* и *Taxodiella recticaulis* М.Д. Залесский изображает своеобразные мелкие веточки последнего порядка. Такие же веточки есть на образцах в коллекции автора. Своеобразие этого признака позволяет считать его видовым маркером. Может быть, это структура, предшествующая укороченным побегам более поздних хвойных. Наиболее отклоняется от всех видов, помещенных в синонимику описываемого вида, побег *Taxodiella recticaulis*, показанный на рис. 21, Е. У него значительная часть оси не облиствена и не несет веток. Однако экземпляр на рис. 18, G в нижней части также несет лишь очень редкие листья и ветки.

Поэтому *T. recticaulis* можно рассматривать лишь как крайний вариант изменчивости по этому признаку.

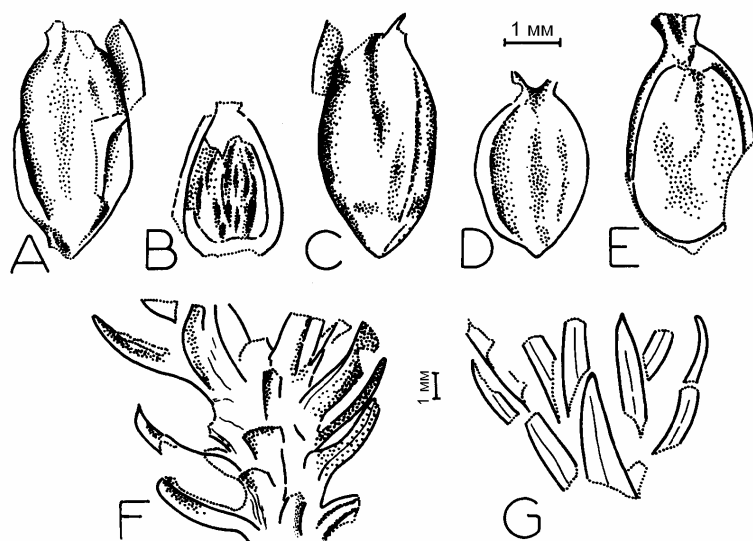


Рис. 20. Семена (А–Е) и облиственные ветки (F, G), ассоциирующие с *Pseudovoltzia* ? *cornuta* S.Meyen; Китяк: А – экз. №3773/80А; В – экз. №3773/91; С – экз. №3773/80 (противопечаток к фиг. А); D – экз. №3773/96-1; Е – экз. №3773/93; F – экз. №3773/81; G – экз. №3773/97

Местонахождения. Красная Глинка (экземпляр, определенный М.Д. Залесским как *Walchia densa* – рис. 18, К; голотип *W. bardaeana*), Крутая Катущка (7 экз.; голотипы видов *Taxodiella recticaulis* и *W. peremiana*), Чекарда-1 (6 экз.; голотип вида *W. uralica*, синтипы вида *W. densa*). Все оригиналы перечисленных видов М.Д. Залесского утрачены.

Род *Pseudovoltzia* Florin, 1927

Pseudovoltzia ? *cornuta* S.Meyen, 1997

Табл. 7, фиг. 88–92; рис. 14, С, D; 19, А, В; 20, F, G

?*Ullmannia* sp.: Шмальгаузен, 1887, табл. 6, фиг. 20, 21; табл. 7, фиг. 11–13 (стерильные побеги).

Pseudovoltzia ? *cornuta* S.Meyen: Мейен, 1986, с. 62, 64; табл. 8, фиг. 98–102; рис. 14, С, D; 19, А, В; 20, F, G (nom. nud.); Meyen, 1997, p. 412, 413; pl. VIII, 98–102; figs 15, C, D; 29, А, В; 30, F, G.

Видовой эпитет от лат. *cornuta* – рогатая.

Голотип – экз. №1438/15 (табл. 8, фиг. 99; рис. 19, А); Китяк.

Диагноз. Ось сложного полисперма продолжает облиственную ось. Брактеи расположены по спирали, свободные, линейные, длиной >6 мм и шириной 1 мм. Семенная чешуя состоит из проксимальной части с параллельными краями и дистальной пластинки, разделенной на острые лопасти. Боковые лопасти длинные и изогнуты наружу, центральные – короткие и прямые. Стерильные побеги типа *Geinitzia*. Листья серповидные, длиной до 6 мм и шириной 1,5 мм.

Описание. В типовом местонахождении найдены 4 сложных полисперма (табл. 7, фиг. 89–91; рис. 19, А), одна изолированная семенная чешуя

(табл. 7, фиг. 88; рис. 19, В) и многочисленные вегетативные побеги (табл. 7, фиг. 92; рис. 14, С, D; 20, F, G). Строение семенной чешуи лучше видно на изолированном экземпляре. В ее средней части есть выступ, к которому, возможно, прикреплялось семя. Одно семя (в прикреплении) видно у голотипа. Дисперсные семена, найденные в том же слое, показаны на рис. 20, А–Е. Они овальные или яйцевидные, длиной 2,5–4,5 мм и шириной 2–2,5 мм, с краевой каймой и пологими продольными складками. Верхушка семени оттянута, двурогая или воронковидная. Двурогая структура могла возникнуть в результате продольного раскола воронковидной верхушки. Какие из ассоциирующих семян принадлежат *P. ? cornuta*, неизвестно. Сопровождающие вегетативные побеги сходны с таковыми *Concholepis harrisii*, но листья мельче.

Сравнение. Отнесение описанных экземпляров к роду *Pseudovoltzia* условно, так как у типового вида *P. liebeana* (Geinitz) Florin брактеевая часть срастается с семенной чешуей (рис. 19, Е, F) и лопасти чешуи ясно разделены на стерильные и семеносные. Рогатые семенные чешуи известны у триасовых *Aethophyllum*, *Swedenborgia*, *Cycadocarpidium* и *Tricranolepis* (рис. 19, С, D; [Grauvogel-Stamm, 1978; Станиславский, 1976]), но у этих родов брактеевая часть сильно срастается с семенной чешуей. Кроме того, первые три рода имеют иную вегетативную листву. Стерильные побеги, подобные тем, которые ассоциируют с полиспермами *P. ? cornuta*, ранее описывались из того же местонахождения как *Ullmannia* sp. (см. синонимику). Вопрос о присутствии *Ullmannia* в Западной Ангариде обсуждается при описании рода *Steirophyllum* и в разделе «Флорогенетические выводы».

Местонахождение. Китяк.

Эволюционная морфология верхнепалеозойских и раннемезозойских хвойных

Предложенный ниже сравнительный анализ касается лишь тех признаков, которые были изучены у пермских хвойных Западной Ангариды, и лишь тех палеозойских и мезозойских родов, соотношение с которыми западноангарских хвойных более понятно.

Женские фруктификации

Женские фруктификации позднепалеозойских хвойных делятся на два главных типа. К первому относятся *Buriadiaceae* с одиночными, не собранными в полиспермы семенами, сидящими на неспециализированных побегах, не отличающихся от вегетативных (*Buriadia*, *Walkomiella* [Pant, Nautiyal, 1967; Pant, 1977; Surange, Singh, 1952])¹¹. Фруктификации второго типа представлены сложными полиспермами; на оси в спиральном порядке сидят фертильные комплексы (простые боковые полиспермы), обычно подстилаемые брактеей. Среди позднепалеозойских боковых полиспермов можно выделить не менее 10 их типов, отвечающих разным родам.

LEBACHIA (рис. 21). Р.Флорин [Florin, 1938, 1944a] предложил следующую интерпретацию пазушного комплекса *Lebachia piniformis* (Schlotheim) Florin. В пазухе вильчатой брактее (типа *Gomphostrobus*) располагается фертильный укороченный побег со множеством спирально расположенных стерильных чешуй и единственным ортотропным булабовидным семезачатком с апикальной выемкой. Семезачаток располагается в апикальной части пазушного комплекса на его адаксиальной стороне. Эта интерпретация стала общепризнанной. Тем не менее внимательное изучение фотографий [Florin, 1938], сравнение с другими позднепалеозойскими хвойными, а также с ассоциирующими семенами (*Samaropsis*

delafondii Zeiller) убеждает в том, что интерпретация булабовидного органа как семезачатка ошибочна [Clement-Westerhof, 1984]. Против интерпретации Р.Флорина свидетельствуют следующие соображения:

1. Для всех известных позднепалеозойских фруктификаций *Pinopsida* необычна булабовидность семезачатка (семени) с постепенно суживающимся основанием. Семезачатки *Pinopsida*, если они прикрепляются к семяножке апикально, всегда имеют более или менее расширенное основание, резко сужающееся в месте прикрепления. При этом на конце семяножки после опадения семени образуется отчетливый рубец. Р.Флорин считал, что с *Lebachia* ассоциируют семена типа *Samaropsis delafondii*, которые имеют резко суживающееся основание и не могут быть онтогенетически выведены из булабовидных придатков.

2. Принадлежность булабовидного придатка к семезачатку не подкреплена анализом кутикулизованных мембран, в частности, не продемонстрирована кутикула интегумента на верхушке семезачатка, не показана кутикула микропиле. Мембрана, интерпретированная как внешняя кутикула интегумента [Florin, 1938, табл. 21/22, фиг. 7–12], гораздо больше напоминает кутикулу вегетативных чешуй пазушного комплекса.

3. У булабовидного придатка тотчас под апикальной вырезкой ясно намечается контур [Florin, 1938, табл. 19/20, фиг. 10, 11], очень похожий на семенной рубец.

Несомненно, сходство булабовидного придатка *Lebachia* и уплощенной листоподобной семяножки *Ortiseia* (рис. 22, С, Е; 23, А [Clement-Westerhof, 1984]).

Таким образом, есть все основания принять интерпретацию пазушного полисперма *L. piniformis*, данную на рис. 21, и отклонить интерпретацию Р.Флорина.

«*LEBACHIA*» *LOCKARDII* (рис. 22, А). Этот вид описан Дж.Мэйпс и Г.У. Ротуэллом [Mapes, Rothwell, 1984; Rothwell, 1982b] из верхнего карбона Канзаса по петрифицированным остаткам сложных полиспермов, микростробилов и вегетативных побегов. Дж.Мэйпс и Г.У. Ротуэлл считают, что изучение этих анатомически сохранившихся остатков подтверждает интерпретацию *Lebachia*, данную Р.Флорином. Между тем у «*L.*» *lockardii* семяножки тонкие и загнуты назад, семезачаток прикреплен к верхушке семяножки и имеет основание, резко суживающееся к месту прикрепления. По строению семяножки «*L.*» *lockardii* ближе не к *Lebachia*, а к *Kungurodendron* (рис. 22, В) и *Cordaitanthales* (см. ниже).

¹¹ Как показал Г.У. Ротуэлл с соавторами, вошедшее в литературу представление об одиночных семенах, располагавшихся на неспециализированных побегах у типового вида *Buriadia* – *B. heterophylla*, является ошибочным. Неверная интерпретация связана с наложением остатков дисперсных семян и фрагментов вегетативных побегов. Остается также неясным, были ли собраны семена *B. heterophylla* в какие-либо стробилы. Подробнее см.: Singh K.J., Rothwell G.W., Mapes G., Chandra S. Reinvestigation of the coniferophyte morphospecies *Buriadia heterophylla* Seward et Sahni, with reinvestigation of vegetative diversity and putative seed attachments // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2003. – Vol. 127. – P. 25–43 (Ped.).

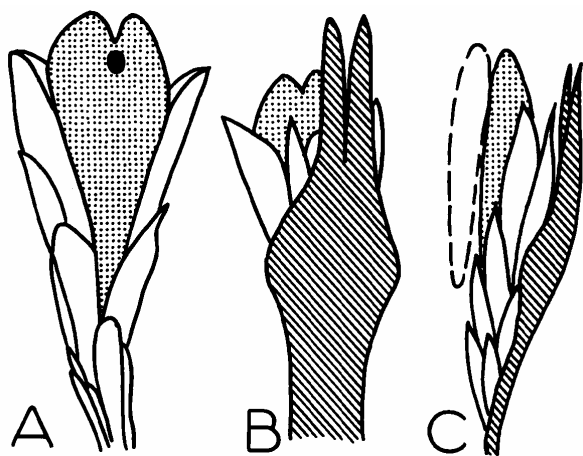


Рис. 21. *Lebachia florinii* S.Meyen; интерпретация частей бокового полисперма, семяножка показана крапом, брактя – штриховкой, семезачаток – пунктиром, семенной рубец зачернен: А – вид с адаксиальной стороны; В – вид со стороны брактеей; С – вид сбоку (= *Lebachia piniformis sensu Florin*)

Очевидно, относить этот американский материал к роду *Lebachia* нельзя, и есть все основания выделить данный вид в особый род (см. раздел «Систематика и номенклатура древних хвойных»). Важная особенность «*L.*» *lockardii* – дорсовентральная уплощенность пазушного комплекса и приуроченность семяножек к его адаксиальной стороне. Примитивный признак вида – вильчатость брактеей (как у *Lebachia*).

ORTISEIA (рис. 22, С–F; 23, А). Полиспермы *Ortiseia* детально изучены Й.Клемент-Вестерхоф [Clement-Westerhof, 1984]. Брактя широкая, листоподобная, с оттянутой невилчатой верхушкой. Пазушный комплекс сильно уплощен, сложен большим количеством стерильных чешуй, сильно варьирующих по форме в зависимости от положения в пазушном комплексе. Семяножка широкая, листоподобная, иногда с небольшой апикальной выемкой. Семенной рубец расположен в средней части семяножки на ее абаксиальной стороне, но поскольку семяножка расположена на адаксиальной стороне пазушного комплекса, семенной рубец оказывается на адаксиальной стороне последнего. Семезачаток крупный, с базальными выростами, прикреплялся к семяножке боком. В целом, *Ortiseia* оказывается очень близкой к *Lebachia*, но отличается более низким прикреплением семезачатка к семяножке, большей уплощенностью и дорсовентральностью пазушного комплекса и простой (невилчатой) брактеей.

KUNGURODENDRON (рис. 22, В). Главные отличительные черты *Kungurodendron*, интересные нас сейчас, это (1) большое число семяножек; (2) их адаксиальное положение в пазушном комплексе; (3) прикрепление семезачатка к загнутой назад верхушке семяножки; (4) наличие множества стерильных чешуй в основании пазушного комплекса; (5) наличие фуникулодиев (стерилизованных семяножек) с абаксиальной стороны пазушного комплекса и на его верхушке; (6) переход от стерильных чешуй к семяножкам; (7) простая брактя, мало отличающаяся от вегетативных листьев.

TIMANOSTROBUS (рис. 11). По общему облику боковых полиспермов *Timanostrobus* гораздо ближе к Vojnovskyaceae (Cordaitanthales), чем к хвойным. Нет никаких следов уплощенности бокового полисперма. Весьма многочисленные семяножки покрывают большую часть бокового полисперма, а стерильные чешуи – его верхушку и (?) основание. Брактя, если она вообще есть, теряется среди боковых придатков бокового полисперма. Неясно, являются ли чешуи бокового полисперма изначально стерильными, или это фуникулодии (т.е. стерилизованные семяножки), как у *Kungurodendron*.

SASHINIA (рис. 23, В; 24, S, Т). Для *Sashinia* характерны (1) уподобление брактеей, элементов пазушного комплекса (стерильных чешуй и семяножек) и вегетативных листьев (рис. 23, В); (2) сосредоточение семяножек на верхушке пазушного комплекса; (3) абаксиальный загиб дистальной части семяножки и ее подушковидное разрастание; (4) прикрепление семезачатка к абаксиальной стороне семяножки под дистальной подушкой.

WALCHIOSTROBUS, ERNESTIODENDRON (рис. 24, А–R). По мнению Р.Флорина [Florin, 1939, 1944a], у *Ernestiodendron filiciforme* (Schlotheim) Florin пазушный комплекс оставался радиальным, сложенным только свободными семяножками, а сопровождающих стерильных чешуй не было. Сложные полиспермы, в которых семяножки сопровождалась стерильными чешуями, Р.Флорин [Florin, 1940] относил к *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus*. Сходные изолированные пазушные комплексы он описал как *Walchiostrobus* sp. a. Наиболее важные экземпляры изображены Р.Флорином на рисунках и очень хороших фотографиях, соответствие которых указано в подписях. Некоторые из его рисунков стали классическими, их неоднократно репродуцировали во многих учебниках.

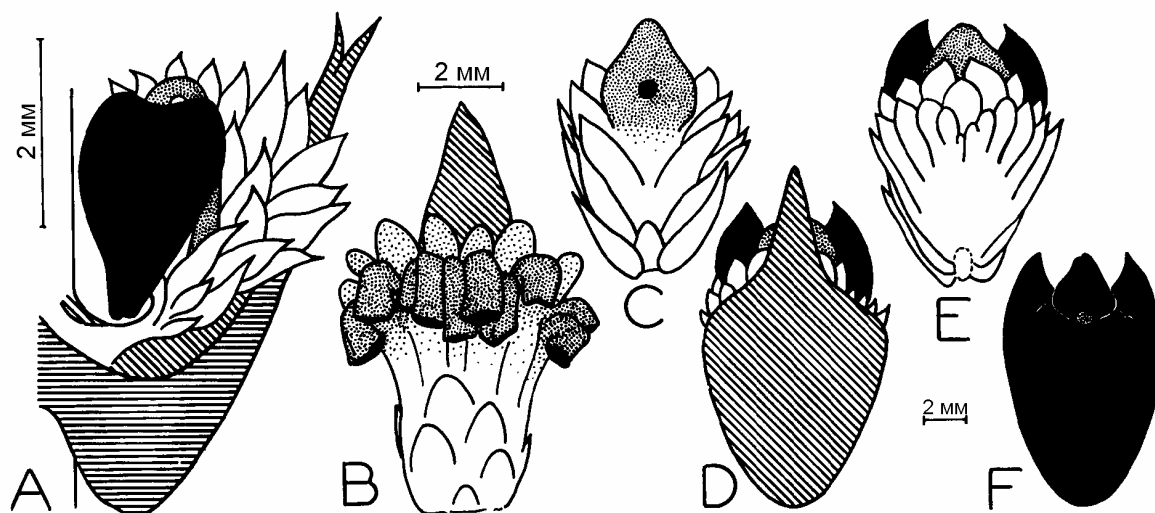


Рис. 22. Реконструкция боковых полиспермов «*Lebachia*» *lockardii* Mapes et Rothwell (A), *Kungurodendron sharovii* S.Meyen (B) и *Ortiseia leonardii* Florin emend. Clement-Westerhof (C–F); семена и семенные рубцы зачернены, брактей заштрихованы, семяножки на A, C–E показаны крапом, на B фертильные семяножки показаны густым крапом, а стерилизованные (фуникулодии) – редким крапом, место прикрепления семени на F показано крапом; на C и E брактей удалена, вид пазушного комплекса с адаксиальной (C) и абаксиальной (E) сторон, семя на F изображено халазой вверх; верхний карбон Канзаса (A), Чекарда-1 (B), верхняя пермь Италии (C–F); с изменениями по [Mapes, Rothwell, 1984] (A), [Clement-Westerhof, 1984] (C–F)

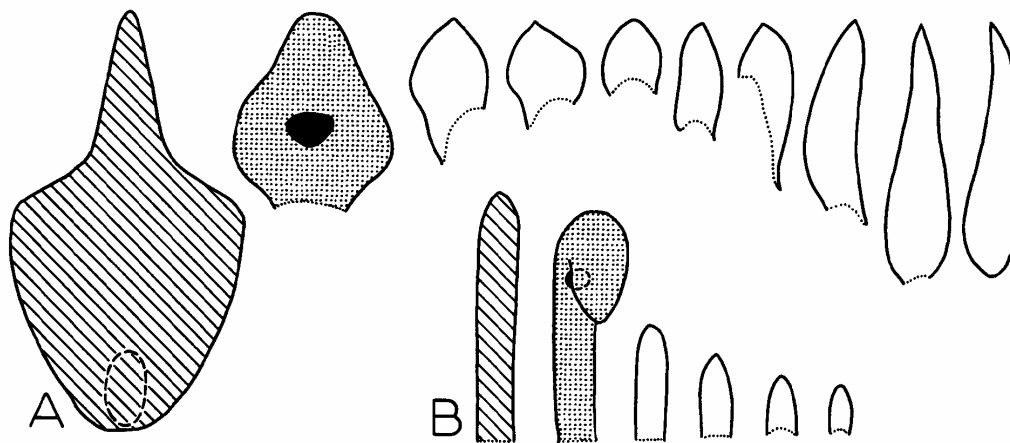


Рис. 23. Дифференцированные элементы брактейно-пазушного комплекса у *Ortiseia leonardii* Florin emend. Clement-Westerhof (A) и дедифференцированные – у *Sashinia borealis* S.Meyen. (B); брактей заштрихованы, семяножки показаны крапом, семенные рубцы зачернены (на B частью показан пунктиром), место прикрепления брактей у *O. leonardii* показано пунктирным овальным контуром; с изменениями по [Clement-Westerhof, 1984] (A)

К сожалению, точность его рисунков не проверялась последующими исследователями. Автор тщательно сравнил Флориновские рисунки с его фотографиями и некоторыми оригиналами. Оказывается, рисунки не столько документируют признаки, наблюдаемые на образцах, сколько служат иллюстрациями общих идей Р.Флорина.

Как показано ниже, Р.Флорин систематически принимал субапикальные семенные рубцы за нуцеллюсы ортотропных семезачатков. Есть несколько признаков, которые позволяют отличить семенные рубцы от семезачатков. На хорошо сохранившемся материале, представленном отпечатками с фитолеймами, микроструктура семеза-

чатков, как она видна под биноклем, совершенно иная, чем у семяножки. Если мы видим округлый, овальный или ромбический субапикальный контур на семяножке, и микроструктура вокруг этого контура и ниже вдоль семяножки непрерывная и однообразная, то можно уверенно интерпретировать этот контур как семенной рубец. У семян голосеменных контур нуцеллуса обычно соединяется с верхушкой семени более или менее ясным следом микропиле, часто подчеркнутым угольным тяжем. Кроме того, у кордаитантовых и хвойных семезачатки оттянуты в основании, а семяножка никогда не переходит в апикальный семезачаток той же ширины плавно, без отчетливой границы. С другой стороны, у некоторых кордаитантовых и хвойных наблюдаются abortивные семезачатки [Мейен, 1982; Meyen, 1982, 1984; Rothwell, 1982a] (автор встречал abortивные семезачатки у *Sashinia* и *Peltaspermales*). Такие семезачатки часто встречаются в прикреплении, так как у них не развился отделяющий слой. Если abortивные семезачатки субапикальные, они налегают на ножку.

Имея в виду эти и другие критерии, обратимся теперь к сравнению фотографий и рисунков Р.Флорина. На рис. 24, А–Г, I–L сравниваются некоторые из рисунков Р.Флорина (А, Е, G, I, K) с тщательной прорисовкой соответствующих фотографий (В, D, F, J, L). Его рисунок *Ernestiodendron filiciforme* (рис. 24, А) показывает два моносперма с ортотропными семезачатками, имеющими четкий контур нуцеллуса и широкое трапецевидное микропиле. На соответствующей фотографии (прорисовка на рис. 24, В) видно, что апикальной вырезки нет (см. также рис. 24, С). Овальный контур, описанный как нуцеллус семени, очевидно, относится к семенному рубцу, такому же, как у *Pseudovoltzia liebeana* (см. [Schweitzer, 1963, табл. 1, фиг. 7]), но занимающему субапикальное положение. Семенные рубцы (не семезачатки!) совершенно очевидны у *Walchiostrobus* sp. a (рис. 24, L, K). Соответствующий рисунок Р.Флорина вводит в заблуждение. На нем показаны многочисленные стерильные чешуи и 5 моноспермов. Последние несут ортотропные семезачатки с четкими нуцеллусами и широкими трапецевидными микропиле. Соответствующая фотография, очень хорошо выполненная, демонстрирует лишь слабые следы стерильных чешуй, лишь 4 несомненные моносперма, апикальные вырезки (микропиле) определенно отсутствуют, а замкнутые контуры, принятые Р.Флорином за нуцеллусы, несомненно, относятся к семенным рубцам. Трехмерное расположение моноспермов, подразумеваемое рисунком Р.Флорина, также не может быть при-

нято. В случае спирального расположения моноспермов едва ли бы все они были ориентированы в одной морфологической плоскости по отношению к наблюдателю. У этого экземпляра все моноспермы несут семенные рубцы, направленные вверх. Значит, орган в целом был первично уплощен, опять же как у *Pseudovoltzia liebeana*.

Автор изучал образцы, сравнимые с *Walchiostrobus* sp. a (рис. 24, Н) в Естественном историческом музее в Берлине. Их моноспермы расположены в одной плоскости, несут субапикальные семенные рубцы, ориентированные так же, а их нижние части перекрыты стерильными чешуями. В той же коллекции есть полиспермы, условно обозначаемые ниже как *Walchiostrobus* sp. SVM-1 (рис. 24, М). Они лишены стерильных чешуй, а моноспермы базально слились. Базальный полисперм, состоящий из моноспермов, слившихся при основании в лимб, хорошо виден у *W. fasciculatus* Florin [1939, табл. 153/154, фиг. 11–17]. Его интерпретация Р.Флорином [Florin, 1944a, рис. 34, а в тексте], очевидно, ошибочна. Например, он изобразил моноспермы с ортотропными семенами и очень широким бочонковидным микропиле (рис. 24, I), но соответствующие фотографии, сделанные как в ксилоте, так и в сухом виде, показывают совершенно иную картину (рис. 24, J). Апикальная вырезка очень пологая. Овальный контур (нуцеллус по интерпретации Р.Флорина) замкнут снизу (не открыт, как на рисунке Р.Флорина) и исчезает в верхушке. Это может быть или abortивный семезачаток, или семенной рубец (рис. 24, Q).

Флориновские рисунки *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* Florin (рис. 24, D–G) также неубедительны. На них показаны свободные моноспермы, несущие инвертированные апикальные семезачатки. Судя по фотографиям, моноспермы вполне могли быть базально слившимися, ни у одного из них нет четких контуров семезачатков, а сами семезачатки могли прикрепляться субапикально или быть недоразвитыми.

В упомянутом музее автор изучил один из оригиналов *Walchiostrobus gothanii* Florin [1939, табл. 151/152, фиг. 49, 50]. Этот вид был сближен Р.Флорином с *Lebachia* вместо *Ernestiodendron* по непонятным причинам. Судя по этому образцу, рисунки Р.Флорина пазушных полиспермов *W. gothanii* [Florin, 1944a, рис. 33, F и G в тексте] ошибочны. В средней части оригинала пазушные комплексы распростерты в плоскости главной оси. Моноспермы базально слились в лимб и несут субапикальные семенные рубцы, интерпретированные Р.Флорином как семезачатки.

Таким образом, у *E. filiciforme*, *W. gothanii*, *W. fasciculatus*, *W. sp. a* и *W. sp. SVM-1* боковые по-

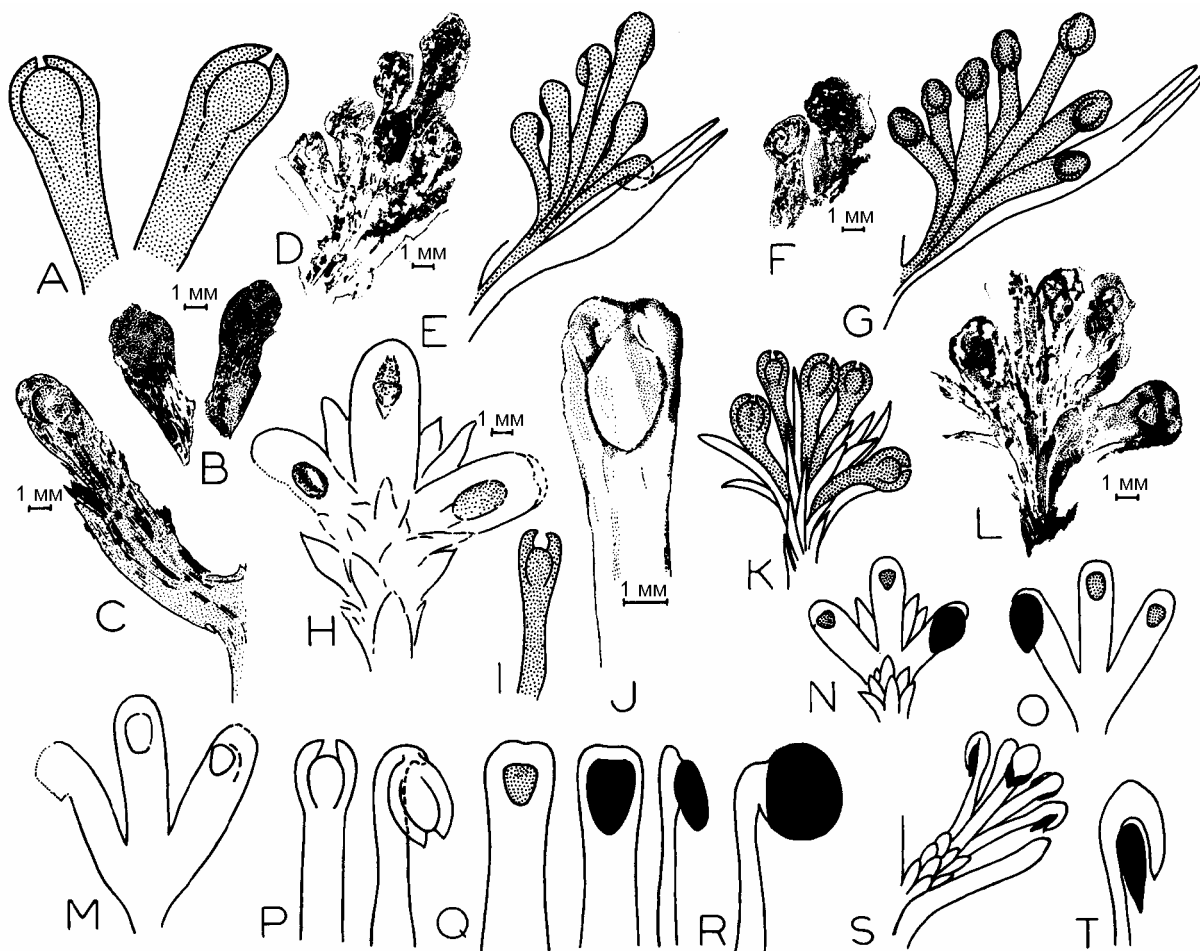


Рис. 24. Моноспермы и боковые (пазушные) полиспермы примитивных хвойных; А–С – образцы, отнесенные Р.Флорином к *Ernestiodendron filiciforme* (Schlotheim) Florin: А – органы, интерпретированные Р.Флорином [Florin, 1944a, рис. 36] как моноспермы; В – тот же образец, как он выглядит на фотографии [Florin, 1939, табл. 117/118, фиг. 21]; С – семяножка с субапикальным семенным рубцом и подстилающей брактеей (рисунок по фотографии Р.Флорина [Florin, 1939, табл. 119/120, рис. 3, 4]); D–G – образцы, отнесенные Р.Флорином к *Walchia* (*Ernestiodendron* ?) *germanica* Florin: D – пазушный комплекс с абаксиальной стороны (рисунок по фотографии из [Florin, 1939, табл. 149/150, фиг. 2]); E – тот же пазушный комплекс в интерпретации Р.Флорина [Florin, 1944a, рис. 35f]; F – два моносперма с недоразвитыми семенами (рисунок по фотографиям из [Florin, 1939, табл. 149/150, фиг. 3]); G – тот же пазушный комплекс в интерпретации Р.Флорина [Florin, 1944a, рис. 35e]; H – экземпляр того же типа, что и *Walchiostrobus* sp. a sensu Florin, уплотненная семенная чешуя состоит из моноспермов, несущих семенные рубцы (показаны крапом), циркасперм состоит из многочисленных чешуей, Естественно-исторический музей, Берлин; I, J – семяножка экземпляра, отнесенного Р.Флорином к *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron* ?) *fasciculatus* Florin: I – интерпретация Р.Флорина [Florin, 1944a, рис. 34a]; J – то же нарисованное по фотографиям [Florin, 1940, табл. 153/154, фиг. 15–17]; K, L – *Walchiostrobus* sp. a sensu Florin, изолированный пазушный комплекс: K – интерпретация Р.Флорина [Florin, 1944a, рис. 34h]; L – то же, нарисованное по фотографиям [Florin, 1940, табл. 153/154, фиг. 19, 20]; M – *Walchiostrobus* sp. SVM-1, изолированная семенная чешуя, лишенная циркасперма, видны субапикальные семенные рубцы, Естественно-исторический музей, Берлин; N – схематический рисунок экземпляра на фиг. H с добавленным семезачатком; O – схематический рисунок экземпляра на фиг. M с добавленным семезачатком; P – строение моносперма *Walchiostrobus* (al. *Ernestiodendron*) в интерпретации Р.Флорина; Q – предлагаемая интерпретация такого же моносперма, семенные рубцы показаны крапом, семезачатки зачернены; R – моноспермы некоторых кордаитантовых и наиболее примитивных хвойных (вид сбоку, семезачаток зачернен); S – пазушный комплекс *Sashinia*, семезачатки (зачернены) прикреплены абаксиально под апикальной подушкой, загнутой наружу; T – моносперм *Sashinia*, вид сбоку, абаксиальная сторона обращена направо, семезачаток зачернен

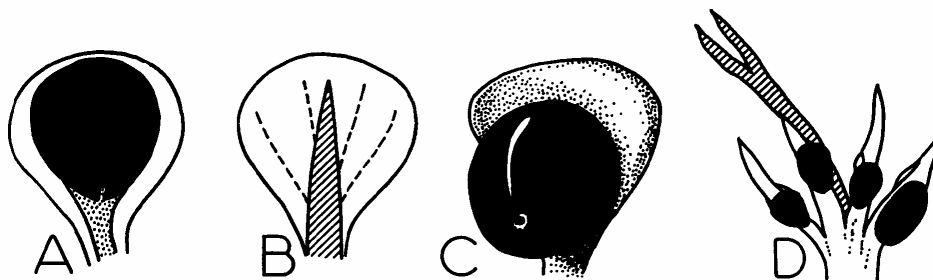


Рис. 25. А–С – семенная чешуя *Ullmannia frumentaria* (Schlotheim) Goeppert: А, В – реконструкция по Р.Флорину [Florin, 1944b], адаксиальный (А) и абаксиальный (В) вид, семезачаток зачернен, семяножка показана крапом, брактя – штриховкой; С – реконструкция по Г.-Й. Швайцеру [Schweitzer, 1963]; D – *Voltziopsis wolganensis* Townrow, реконструкция семенной чешуи, семезачатки зачернены, брактя заштрихована

лиспермы (пазушные комплексы) в действительности были бифациальными семенными чешуями, состоящими из базально сросшихся моноспермов (ножек с субапикальными семезачатками), иногда сопровождаемых стерильными чешуями. Некоторые из чешуй могут быть фуникулодиями, но базальные чешуи, очевидно, принадлежат остаточному циркасперму, гомологичному таковому *Lebachia*, хотя и более редуцированному.

Приведенная интерпретация пазушных полиспермов *Walchiostrobus* и *Ernestiodendron* была предложена автором в 1984 году [Meyen, 1984, р. 83–86, рис. 27]. Независимо к близким выводам пришла Й.Клемент-Вестерхоф [Clement-Westerhof, 1984], которая также считает, что овальные контуры, принятые Р.Флорином за семезачатки у семяножек *Ernestiodendron filiciforme* (рис. 24, А–С), представляют собой семенные рубцы. Про то, что Р.Флорин сделал ту же ошибку при описании *W. (E. ?) fasciculatus*, *W. gothanii* и *Walchiostrobus* sp. a (см. выше), Й.Клемент-Вестерхоф не упоминает. Кроме того, она считает, что для *E. filiciforme* характерны единичные семяножки в пазухе брактее. Однако пока неясно, была ли в пазухе брактее действительно одиночная семяножка, или это следствие того, что лишь одна семяножка из всего пазушного комплекса оказалась на поверхности скола породы.

Брактя *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron* была свободной, в пользу чего свидетельствуют (1) находки изолированных пазушных комплексов типа *Walchiostrobus* sp. a и (2) присутствие у сложных полиспермов брактее без пазушных комплексов (они опали?).

CONCHOLEPIS (рис. 26, Q). О неопределенности морфологической интерпретации полиспермов *Concholepis* упоминалось при описании этого рода. Неясно, прикреплялись семена непо-

средственно к гладкой адаксиальной стороне пазушного комплекса или к субмаргинальным адаксиальным придаткам, которые в таком случае являются короткими семяножками. Многочисленные придатки по краю и на нижней стороне пазушного комплекса могут быть гомологичны стерильным чешуям и фуникулодиям *Kungurodendron*.

PSEUDOVOLTZIA (рис. 19, E, F). Об изменении флориновской интерпретации пазушного комплекса *Pseudovoltzia* в результате исследований Г.-Й. Швайцера [Schweitzer, 1963] упоминалось во введении к настоящей работе. Семенная чешуя *P. liebeana* сравнима с таковой *Ortiseia* по прикреплению семян в средней части семяножки. Фертильные лопасти семенной чешуи *P. liebeana* сопоставимы с семяножками, а задние стерильные лопасти – со стерильными чешуями рассмотренных ранее хвойных или фуникулодиями. Низким расположением семян на лопастях (семяножках) *P. liebeana* близка к *Ortiseia* и *Sashinia*. От рассмотренных выше родов *P. liebeana* отличается наличием настоящей семенной чешуи и ее срастанием с брактеей в нижней части. Вид *P. ? cornuta*, описанный выше (рис. 19, А, В), возможно, относится к особому роду, но пока недостаточно изучен. У него семенная чешуя свободна от брактее.

ULLMANIA (рис. 25, А–С). Полиспермы известны у *U. frumentaria* (Schlotheim) Goeppert. Известный наиболее полно сохранившийся экземпляр был ошибочно отнесен Р.Флорином [Florin, 1944b, S. 484] к *U. bronnii* Goeppert (см. [Schweitzer, 1963, S. 16]). Р.Флорин считал, что у *Ullmannia* семенная чешуя состоит из 5 сросшихся чешуй и единственного семени на длинной ножке, налегающей на семенную чешую в ее нижней части (рис. 25, А). Однако на приводимых им фотографиях невозможно убедиться ни в

том, ни в другом. Г.-Й. Швайцер [Schweitzer, 1963] изучил дополнительные экземпляры *U. frumentaria* и предложил иную интерпретацию семенной чешуи (рис. 25, С), которая несравненно лучше согласуется с тем, что мы знаем о верхнепалеозойских хвойных, а именно: семезачаток прикрепляется к середине адаксиальной стороны чешуи, на которой не видно следов срастания нескольких чешуй. Вполне вероятно, что орган, интерпретированный Р.Флорином как семенная чешуя, в действительности представляет собой единичную семяножку такого же типа, как у *Ortiseia*. Тогда брактеечно-пазушный комплекс *U. frumentaria* окажется сопоставимым с таковым *Ernestiodendron filiciforme*, как его интерпретирует Й.Клемент-Вестерхоф (см. выше).

Из опубликованных фотографий сложного полисперма *U. frumentaria* трудно понять, подстигались ли эти боковые семенные органы брактеей. На приведенных Р.Флорином [Florin, 1944b, табл. 179/180, фиг. 17–19, табл. 181/182, фиг. 1, 2] фотографиях, на рисунке Г.Б. Гейница [Geinitz, 1880], а также на изображениях фертильных побегов, данных Й.Вайгельтом [Weigelt, 1928] под названием «*Archaeopodocarpus germanicus*», брактеей не видно. Возникает вопрос, не соответствует ли обычно изображаемый фертильный побег *U. frumentaria* простому боковому полисперму *Sashinia* (а не сложному полисперму), отличаясь расположением семяножек не конденсированно на конце оси, а вдоль верхней части оси по спирали?

VOLTZIOPSIS (рис. 25, D). Наиболее детальные описания полиспермов этого рода даны Дж.Таунроу [Townrow, 1967b] на материале из триаса Гондваны. В пазухе вильчатой брактее располагается 5–6-лопастная семенная чешуя с базальным лимбом и узкими лопастями, несущими в средней части инвертированные семезачатки. *Voltziopsis* отличается от *Pseudovoltzia* отсутствием стерильных чешуй и вильчатой брактеей.

VOLTZIA. Строение женских фруктификаций триасовых *Voltzia* изучено плохо. Л.Гротовель-Стамм в 1984 году любезно показала автору полиспермы и изолированные пазушные комплексы, принадлежащие, вероятно, *V. heterophylla* Ad.Brongniart. Хотя сохранность образцов не идеальная, ясно видно, что семенные чешуи устроены так же, как у *Pseudovoltzia*. Вероятно, при интерпретации полиспермов *Voltzia* Р.Флорин [Florin, 1944a, b, 1951] допустил ту же ошибку, что и с *Pseudovoltzia*.

Строение фруктификаций других триасовых (и некоторых пермских) хвойных подробно рас-

смотрено в литературе [Станиславский, 1971, 1976; Anderson J., Anderson H., 1985; Anderson H., 1978; Grauvogel-Stamm, 1978; Miller, 1977, 1982; Schweitzer, 1963]. Наиболее детально изучены роды *Svedenborgia* (рис. 18, С), *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium* (рис. 19, D), *Tricranolepis* и *Borysthenia*. У всех них семенная чешуя лопастная с низко расположенным прикреплением семезачатков к лопастям, стерильные чешуи отсутствуют, брактеей более или менее сросшаяся с семенной чешуей, имеет вид небольшого придатка (*Svedenborgia*), может быть длинной и узкой (*Aethophyllum*, *Borysthenia*) или более широкой с несколькими параллельными жилками (часть *Cycadocarpidium*) или с одной (?) жилкой (*Telemachus*, *Cycadocarpidium pilosum* Grauvogel-Stamm).

Особняком среди всех этих рассмотренных ранних хвойных стоит род *Rissikia* (верхний триас [Townrow, 1967a]), у которого брактеей вильчатая (как у *Voltziopsis*), семенная чешуя разбита на три глубокие лопасти, каждая из которых несет 1–2 семезачатка. Самое важное то, что у этих семезачатков Дж.Таунроу указывает длинные семяножки, прикрепляющиеся в нижней части лопасти, сами семезачатки инвертированные. Таким образом, *Rissikia* демонстрирует тот тип конструкции брактеечно-пазушного комплекса, который Р.Флорин ошибочно приписал многим пермским и триасовым хвойным. Возникновение семяножки у *Rissikia* и ее гомологии остаются непонятными. Впрочем, свободные семяножки (возможно, под влиянием взглядов Р.Флорина) изображал Г.Розельт [Roselt, 1957–1958] у *Tricranolepis*. Л.Гротовель-Стамм [Grauvogel-Stamm, 1978, с. 162, рис. 47а, табл. 21, фиг. 2а] изобразила семенную чешую *Aethophyllum stipulare* с продольно расщепленной лопастью, напоминающей свободную семяножку. Свободные семяножки, если они действительно были у некоторых триасовых хвойных, могли возникнуть вторично как у современной *Cryptomeria* [Bierhorst, 1971; Schweitzer, 1963].

Остальные пермские и триасовые хвойные со сложными полиспермами изучены недостаточно для надежных сравнений, но, вероятно, они укладываются в уже рассмотренное разнообразие брактеечно-пазушных комплексов.

Сравнивая приведенные типы полиспермов друг с другом и полиспермами *Cordaitanthales* (не только *Cordaitanthaceae*, но и *Vojnovskyaceae*, и *Rufloiriaceae*) и *Dicranophyllales*, а также учитывая относительное стратиграфическое положение родов, можно наметить примитивные и продвинутые признаки полиспермов и основные модули их преобразований (рис. 26):

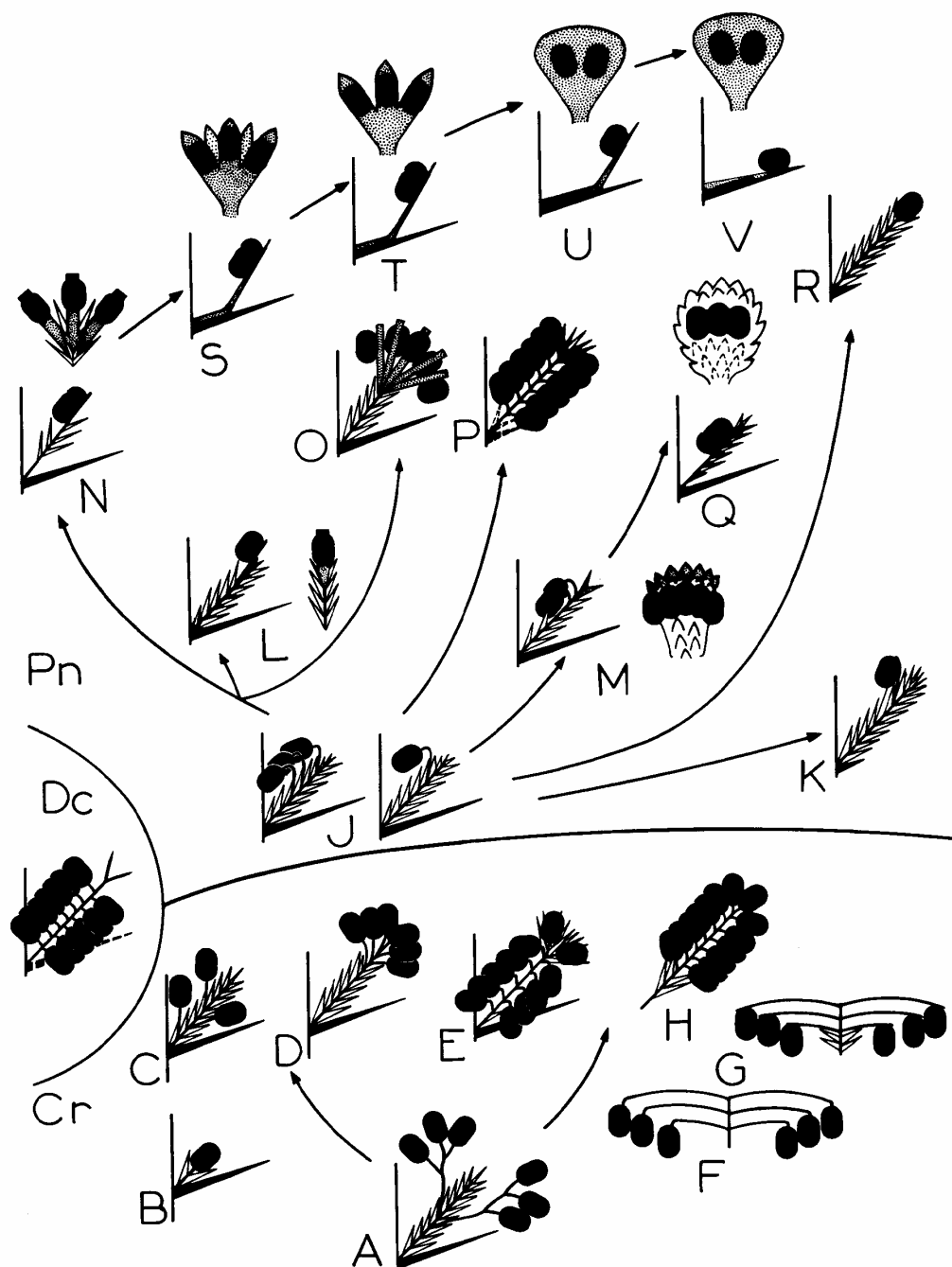


Рис. 26. Главные типы пазушных комплексов, боковых пелиспермов или семенных веточек у *Cordaitanthales* (Cr), *Dicranophyllales* (Dc) и *Pinales* (Pn) и возможные пути их преобразований; брактей и семена зачернены, семенные чешуи (N, R–U), листовидные семяножки (L, O) и фуникулодии (M) показаны крапом, стерильные чешуи (члены циркасперма) показаны узкими белыми треугольниками, гомологичные органы показаны идентичными, спирально расположенные стерильные чешуи и моноспермы – двурядными: A – *Cordaitanthus pseudofluitans* (Kidston) Crookall; B – *C. diversiflorus* Crookall (стерильные чешуи проблематичны); C – *C. zeilleri* Renault; D – *C. duquesnensis* Rothwell; E – *Vojnovskya*; F – *Gaussia cristata* Neuburg; G – *G. scutellata* Neuburg; H – *Suchoviella*; I – *Dicranophyllum*; J – «*Lebachia*» lockardii Mapes et Rothwell; K – *Buriadia*; L – *Lebachia* florinii S.Meyen; M – *Kungurodendron*; N – *Walchiostrobus*; O – *Sashinia*; P – *Timanostrobus*; Q – *Concholepis*; R – *Pseudovoltzia*, *Voltzia*; S – *Swedenborgia*, *Aethophyllum* и родственные им триасовые роды; T, U – более продвинутые мезозойские и кайнозойские хвойные с частично (T) и полностью (U) слившимися семенной чешуей и брактеей; V – тиссовые

1) от неуплощенного пазушного комплекса (почти все *Cordaitanthales* и хотя бы часть *Dicranophyllales*; *Timanostrobus*, *Sashinia*) к уплощенному (остальные хвойные);

2) переход семяножек на адаксиальную сторону пазушного комплекса (у *Lebachia*, «*L.*» *lockardii*, *Kungurodendron*);

3) от большого числа семяножек или сидячих семян (большинство кордаитантовых, *Timanostrobus*, *Kungurodendron*) к меньшему (*Sashinia*, *Concholepis*, *Walchiostrobus*, *Pseudovoltzia*, *Voltzia*, *Voltziopsis*, *Swedenborgia*, *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium*, *Borysthenia*) и к единственной семяножке (*Lebachia*, *Ortiseia*, *Ullmannia*); вариации по этому признаку в пределах вида («*Lebachia*» *lockardii*);

4) от апикального положения семезачатков на семяножках (большинство кордаитантовых, «*L.*» *lockardii*, *Kungurodendron*, *Timanostrobus*) к абаксиальному (*Gaussia scutellata* Neuburg, *Lebachia*, *Ortiseia*, *Sashinia*, *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*, *Ullmannia*, *Voltzia*, *Voltziopsis*, *Swedenborgia*, *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium*, *Borysthenia*);

5) от вильчатой брактей (*Lebachia*, «*L.*» *lockardii*, *Voltziopsis*) к простой (*Cordaitanthales*, большинство хвойных);

6) от свободных семяножек (*Kungurodendron*, *Timanostrobus*, *Sashinia*) к их базальному срастанию в примитивную семенную чешую (*Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*, *Concholepis*, *Pseudovoltzia*, *Voltzia*, *Voltziopsis*, *Swedenborgia*, *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium*, *Borysthenia*) и далее к полностью слитной семенной чешуе (большинство мезозойских хвойных);

7) от присутствия множества стерильных чешуй в пазушном комплексе (многие кордаитантовые, *Lebachia*, «*L.*» *lockardii*, *Ortiseia*, *Kungurodendron*, *Timanostrobus*, *Sashinia*, *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*, *Concholepis*) к небольшому их числу (*Pseudovoltzia*) и полной редукции (большинство остальных хвойных, некоторые кордаитантовые);

8) от свободной брактей (все карбоновые и нижнепермские хвойные, из верхнепермских – *Ortiseia*, *Sashinia*, *Concholepis*, *Timanostrobus*?, *Pseudovoltzia* ? *cornuta*) к базальному слиянию брактей и семенной чешуи (верхнепермская *Pseudovoltzia liebeana*, все триасовые хвойные).

К несомненно примитивным признакам принадлежит положение сложного полисперма на продолжении обычной облиственной вегетативной ветки, по толщине соответствующей ветке последнего или предпоследнего порядка. У *Cordaitanthaceae* сложный полисперм сидел в одной ортостихе с подстилающим вегетативным лис-

том, но много выше его пазухи, иногда на одном уровне с вегетативным листом соседней ортостихи ([Grand'Eury, 1877]; собственные наблюдения автора). Прикрепление выше пазухи свойственно и боковым полиспермам *Vojnovskya* [Meeyen, 1984]. Расположение сложных полиспермов (и микростробилов) на продолжении ветвей можно расценивать как новообразование ранних хвойных. Вероятно, у позднепалеозойских и триасовых хвойных еще не было специализированной ножки сложного полисперма.

Некоторые признаки трудно интерпретировать как примитивные или продвинутые. Это (1) прямая или загнутая семяножка; (2) большее или меньшее сходство стерильных чешуй пазушного комплекса, семяножек и брактей с вегетативными листьями; (3) наличие перехода между семяножками и стерильными чешуями в пределах пазушного комплекса (как у *Kungurodendron*); (4) длина семяножек; (5) взаимное расположение семяножек и стерильных чешуй вдоль оси пазушного комплекса.

Некоторые из рассмотренных выше преобразований признаков, вероятно, необратимы. Это переход семяножек на адаксиальную сторону пазушного комплекса, переход семезачатков с верхушки семяножки на ее абаксиальную сторону, базальное срастание семяножек в примитивную семенную чешую, утрата стерильных чешуй в пазушном комплексе.

Другие преобразования обратимы в разной степени. Это уплощенность пазушного комплекса, редукция числа семяножек и стерильных чешуй, степень уподобления элементов брактейно-пазушного комплекса вегетативным листьям, вильчатая или простая брактей (показательна вильчатость брактей у триасовых родов *Voltziosis* и *Rissikia*), степень слияния брактей с пазушным комплексом, прямая или загнутая семяножка, длина семяножек и лопастей семенной чешуи.

Ни у одного из рассмотренных родов нет полного набора будь то примитивных или продвинутых признаков. Наибольшее число примитивных признаков наблюдается у «*Lebachia*» *lockardii* и *Timanostrobus*, но и у них есть отдельные продвинутые признаки (уплощенность пазушного комплекса и небольшое число или даже одна семяножка у «*L.*» *lockardii*, частичная или полная редукция брактей у *Timanostrobus*). У наиболее продвинутых триасовых хвойных сохраняются некоторые примитивные признаки – сильная лопастность семенной чешуи, крупная брактей, сросшаяся с семенной чешуей на небольшом интервале, отсутствие специализированной ножки у сложного полисперма.

Сказанное о примитивности и продвинутости женских фруктификаций не может быть отнесено к соответствующим родам в целом, так как оценка примитивности и продвинутости родов требует более широкого комплекса признаков.

Из изложенного можно сделать общий вывод о происхождении семенной чешуи хвойных. Р.Флорин [Florin, 1938–1945, 1951] считал, что семенная чешуя произошла за счет слияния элементов циркасперма хвойных типа *Lebachia*. Между тем уже у *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron* мы видим фактически вполне сформировавшуюся семенную чешую, состоящую из слившихся базально семяножек и сопровождаемую стерильными чешуями. В дальнейшем стерильные чешуи редуцируются. Таким образом, гораздо правдоподобнее предполагать происхождение семенной чешуи путем слияния семяножек. Существенно, что семенной адаксиальной стороне семенной чешуи соответствуют слившиеся абаксиальные стороны семяножек. Слитная семенная чешуя тем самым может рассматриваться как унифациальный орган [Meijen, 1984].

Не вполне понятна природа пазушного комплекса *Concholepis*. Многочисленные абаксиальные и краевые придатки создают впечатление, что этот пазушный комплекс сформировался за счет дальнейшего уплощения пазушного комплекса типа *Kungurodendron*, срастания и редукции его элементов. Таким образом, здесь в формировании семенной чешуи, может быть, участвовали и стерильные элементы пазушного комплекса. Надо учитывать и явление стерилизации семяножек. Такие стерилизованные семяножки (фуникулодии), образующие как бы «вторичный» циркасперм, могли участвовать в формировании семенной чешуи, доля участия семяножек и элементов циркасперма (как первичного, так и вторичного) в формировании семенной чешуи могла быть неодинаковой в разных группах хвойных.

Мужские фруктификации

Из пермских хвойных Западной Ангариды мужские фруктификации известны только у *Kungurodendron*, *Timanostrobus* и *Sashinia* (род *Dvinostrobus*). Из остальных древних хвойных микростробилы описаны у *Lebachia*, «*L.*» *lockardii*, *Ortiseia*, *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*, *Ullmannia*, *Voltzia* (?), *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium*.

Микростробилы верхнепалеозойских хвойных изучены плохо. Р.Флорин [Florin, 1940] указывал, что у *Lebachia* микроспорофиллы пельтатные, с двумя висячими спорангиями, прикреп-

ленными к дистальному щитку по сторонам от ножки. Хотя эта интерпретация широко принята в литературе, она не подтверждена убедительными фотографиями. Микроспорофиллы *Ortiseia*, *Kungurodendron*, *Timanostrobus* и *Sashinia* также имели дистальный щиток, но способ прикрепления спорангиев (с помощью тонких спорангиофоров к средней части ножки) известен только у *Sashinia*. Вероятно, спорангии прикреплялись к ножке, а не к щитку и у трех остальных родов. По письменному сообщению Дж.Мейпса, так же были устроены микроспорофиллы «*L.*» *lockardii*. У *Ullmannia* многочисленные спорангии прикреплялись к щитку [Potonié R., Schweitzer, 1960; Schweitzer, 1960]. К хвойным можно условно отнести и верхнепенсильванский род *Lasiostrobus* [Taylor, 1970; Taylor, Millay, 1977], описанный по изолированному микростробилу. У него спорангии приросли к абаксиальной стороне ножки пельтатного микроспорофилла.

Лучше известны микростробилы триасовых хвойных [Grauvogel-Stamm, 1978; Grauvogel-Stamm, Schaarschmidt, 1979]. Среди них выделяются примерно те же типы микростробил.

В целом, среди верхнепалеозойских и триасовых микростробил выделяются следующие типы микроспорофиллов.

1. Спорангии прикрепляются к дистальному щитку.

1а. Спорангии парные, свободные – *Lebachia* (?).

1б. Спорангии парные, приросшие к ножке – *Amydrostrobus*, *Compsostrobus*.

1в. Спорангии многочисленные свободные – *Willsiostrobus* (в том числе микростробилы, ассоциирующие с *Ullmannia*).

2. Спорангии прикреплены всей длиной к ножке – *Lasiostrobus*.

3. Спорангии прикреплены с помощью тонких спорангиофоров к адаксиальной стороне ножки в ее средней части – *Dvinostrobus*, *Darneya*, *Sertostrobus*, вероятно, сюда же относятся «*Lebachia*» *lockardii*, *Ortiseia*, *Kungurodendron* и *Timanostrobus*.

Дистальные щитки могут быть без пятки (*Lasiostrobus*, *Ortiseia*, *Kungurodendron*, *Timanostrobus*, *Dvinostrobus*) или с пяткой, т.е. пельтатные (*Lebachia*?, *Darneya*, *Sertostrobus*, *Willsiostrobus*, *Amydrostrobus*, *Compsostrobus*).

Если при сравнении древнейших хвойных с кордаитантовыми по строению женских фруктификаций мы видим значительное сходство, то строение микростробил обеих групп принципиально различно с самого начала. Однако есть два рода, нарушающих это правило. Первый –

род *Cladostrobus* (Rufloiriaceae, верхняя пермь Сибири и Монголии) [Maheshwari, Meyen, 1975], микроспорофиллы которого похожи на таковые группы 3, особенно *Dvinostrobus* и *Darneya*. Микроспорофиллы *Cladostrobus* стоят особняком среди остальных мужских фруктификаций Cordaitanthales [Meyen, 1984]. Возможно, в строении микроспорофиллов *Cladostrobus* и сходных с ними микроспорофиллов хвойных независимо рекапитулируют признаки археоптериевых прогимноспермов, со спороносным пером которых (предпоследнего порядка) Ч.Б. Бек [Beck, 1981] гомологизирует микростробил Lebachiaceae. У Archaeopteridales фертильное перо последнего порядка может венчаться стерильным перышком, которое можно гомологизировать с дистальным щитком микроспорофилла хвойных. Спорангии археоптериевых сидят на акроскопической стороне оси последнего порядка, что находит параллель в адаксиальном положении спорангиев на ножке микроспорофилла у *Darneya* и *Sertostrobus*. Наконец, спорангии Archaeopteridales обычно прикрепляются к тонким ветвящимся спорангиофорам, что мы видим у тех же родов хвойных. Сходные пучки спорангиев наблюдаются и у некоторых Cordaitanthales.

Второй род – верхнетриасовый *Ruehleostachys*, условно относившийся к хвойным или кордаитам [Roselt, 1955–1956; Grauvogel-Stamm, Schaarschmidt, 1979]. У него длинные трубчатые микроспорангии расположены пучками, прикрепленными прямо к оси стробила. Непосредственное прикрепление одиночных спорангиев к оси стробила известно у верхнепермского ангарского рода *Pechorostrobus* (Rufloiriaceae) [Meyen, 1984].

Существенно, что типы 1 и 3 микроспорофиллов хвойных с разным расположением спорангиев не связаны постепенными переходами. Возможно, таких переходов вообще не было и смена типов происходила гомеотически [Meyen, 1984].

Пыльца

Среди описанных выше пермских хвойных Западной Ангариды округлая безмешковая пыльца известна у *Kungurodendron* и *Timanostrobus*, а квазидисаккатная пыльца типа *Scutasporites* – у *Sashinia*–*Dvinostrobus*–*Quadrocladus*. Возможно, часть хвойных с побегами *Quadrocladus* продуцировала пыльцу типа *Lueckisporites* (см. описание рода *Steirophyllum*). Предполагается, что пыльца типа *Platysaccus* ассоциировала с побегами *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis*. Пыльца известна и у многих древних хвойных за пределами Западной Ангариды. У *Lebachia*, «L.» *lockardii*

и *Walchiostrobus*–*Erestiodendron* известна пыльца *Potonieisporites* [Florin, 1938–1945; Bharadwaj, 1963–1964, 1974], у *Ortiseia*–*Nuskoisporites* [Clement-Westerhof, 1984], у *Ullmannia frumentaria*–*Jugasporites* [Foster, 1983], у *Voltzia*–*Triadispora* [Grauvogel-Stamm, 1978], у *Aethophyllum*–*Illinites* [Grauvogel-Stamm, 1978], у *Yuccites*–*Willsiostrobus*, *Cycadocarpidium*–*Willsiostrobus* и *Ruehleostachys*–*Alisporites* [Grauvogel-Stamm, 1978; Roselt, 1955–1956]. Дж.Таунроу [Townrow, 1967b] предполагает, что *Voltziopsis* ассоциирует с ребристой пыльцой типа *Protohaploxylinus*. Такая пыльца известна у верхнетриасовой *Rissikia* (Podocarpaceae) [Townrow, 1967a].

При описании и сравнении пыльцы древних хвойных возникают серьезные трудности. В литературе принято описывать пыльцу типа *Potonieisporites*, *Nuskoisporites*, *Lueckisporites*, *Jugasporites*, *Triadispora*, *Alisporites*, *Scutasporites* как мешковую. В дальнейшем с помощью трансмиссионной электронной микроскопии было показано, что часть этой пыльцы (*Lueckisporites*, *Jugasporites*) не имеет единой полости типа мешка, а ее структура протосаккатная [Scheuring, 1974; Foster, 1979, 1983], или квазисаккатная (см. раздел «Терминология»). При наблюдении в световой микроскоп все перечисленные роды пыльцы выглядят как квазисаккатные, т.е. вместо полости с тонкой сеткой по внутренней стороне стенки видна губчатая масса спорополленина со множеством просветов разной величины и ориентировки. Однако изучение пыльцы, ассоциирующей с *Ortiseia* (типа *Nuskoisporites* [Clement-Westerhof, 1984]) и «*Lebachia*» *lockardii* (типа *Potonieisporites* [Mapes, Rothwell, 1984]), показало, что у нее есть большая внутренняя полость, окруженная довольно толстым слоем, имеющим губчатую структуру, такую же, как у квазисаккуса. Эта пыльца – ее можно назвать субсаккатной – занимает как бы промежуточное положение между мешковой (эвсаккатной [Foster, 1983]) и квазисаккатной. При захоронении и сплющивании внутренняя полость субсаккатной пыльцы будет закрываться, так что отличить такую пыльцу от квазисаккатной будет невозможно. Таким образом, пыльца перечисленных родов была или квазисаккатной, или субсаккатной.

Иную организацию имеет пыльца западноангарских родов *Kungurodendron* и *Timanostrobus*. Проксимальная сторона гладкая или с тонкошагреневой структурой. Тело окружено тонкой оторочкой с экватора и дистальной стороны. У *Kungurodendron* оторочка имитирует колумеллятную структуру пыльцы покрытосеменных и отдаленно напоминает структуру, известную у хейролепидиевых (*Classopollis*) и *Lasiostrobus*. Неболь-

шие вздутия оболочки с узкой полостью под ними отдаленно напоминают мелкие мешкоподобные выросты пыльцы *Lasiostrobus*. У *Timanostrobus* пыльца того же типа, что и дисперсная пыльца, изображенная (без описания) Н.А. Колодой [Молин и др., 1983] под названием *Acusporidatina reticuloida* Koloda и *Reticulatina heterobrochata* Koloda. Здесь колумеллятноподобного слоя нет (или он неразличим под световым микроскопом), но есть другой признак, характерный для покрытосеменных, – перфорированный внешний слой, который под световым и сканирующим микроскопами выглядит так же, как и перфорированный тектум. Условно эта пыльца ниже названа *тектатной*.

До сих пор у палеозойских и триасовых хвойных ни колумеллятноподобной, ни тектатной экзины не указывалось. Однако, если правильно предположение о принадлежности *Lasiostrobus* к хвойным, можно говорить о появлении колумеллятноподобной пыльцы еще у карбоновых хвойных.

Так или иначе, еще задолго до конца перми у хвойных обнаруживались два главных типа пыльцы. Для первого характерно разрастание сэкзины в виде квазисаккуса, субсаккуса или эвсаккуса тороидального (*Potonieisporites*, *Nuskoisporites*) или двуллопастного (*Scutasporites*, *Lueckisporites*, *Jugasporites*, *Triadispora*, *Alisporites*, *Illinites*) очертания с переходом между ними (некоторые *Jugasporites* и *Triadispora*). Обычно эти две разновидности первого типа пыльцы описывают в литературе соответственно как одномешковую или двумешковую пыльцу. Пыльца этого же первого типа может далее осложняться ребрами (*тениями*). У второго типа развивается по экватору и с дистальной стороны колумеллятноподобный слой или перфорированный тектум. Тенденция к расслоению сэкзины и образованию мешков почти отсутствует.

Есть еще один признак пыльцы хвойных, обнаруживающий параллель с пыльцой покрытосеменных. Это образование крышечки (*operculum*) над проксимальной апертурой у *Jugasporites*, т.е. пыльцы *Ullmannia* [Foster, 1983]. Предполагается, что просветы между тениями у *Lueckisporites* и *Taeniaesporites* также несли оперкулятные структуры [там же].

Вероятно, наиболее примитивна суб(квази)саккатная пыльца типа *Potonieisporites*, которая ближе всего к пыльце кордаитантовых, особенно к *Felixipollenites* с довольно толстым альвеолярным слоем на внутренней стороне стенки мешка и хорошо развитой проксимальной щелью [Milley, Taylor, 1974]. Однако если *Lasiostrobus* действительно относится к хвойным, то по страти-

графическому положению в число примитивных типов попадает и пыльца с колумеллятноподобной экзиной и небольшими мешкоподобными выростами. Из такой пыльцы можно вывести пыльцу типа *Timanostrobus* и *Kungurodendron*. Но возможно и иное: почти с самого начала в эволюции хвойных время от времени могла происходить редукция эвсаккуса или квазисаккуса с повторяющимся независимым образованием безмешковых зерен. На такую возможность косвенно указывает независимое и явно вторичное появление безмешковой пыльцы у некоторых *Pinaceae* и *Podocarpaceae*. Безмешковые аберрантные зерна известны и у видов, в норме обладающих мешками.

Как упоминалось выше, квази- и эвсаккатная организации связаны переходами. У некоторых *Ginkgoopsida* (*Permotheca*, *Peltaspermaceae*) размер просветов в квазисаккусе может сильно варьировать даже у пыльцы одного спорангия, так что одни зерна в световом микроскопе выглядят типично квазисаккатными, а другие – эвсаккатными [Гоманьков, Мейен, 1986]. Нечто подобное наблюдается и у хвойных (*Aethophyllum stipulare* [Grauvogel-Stamm, 1978, табл. 25, фиг. 3–7]). Есть все основания считать, что у хвойных, так же как у *Cordaitanthales* и *Ginkgoopsida*, преобразования, связывающие квази- и эвсаккатные типы организации, были обратимыми [Meyen, 1984]. Поэтому ни один из этих типов нельзя считать более примитивным. Заметим, что организация пыльцы *Archaeopteridales* [Pettitt, 1966] напоминает квазисаккатную. У других прогимноспермов известна каватная пыльца. Таким образом, расслоение экзины и образование полости уже на уровне прогимноспермов было флуктуирующим признаком.

Разделение эв(квази)саккуса на две лопасти и образование дисаккатной и квазидисаккатной пыльцы произошло, очевидно, вторично. Уже у пыльцы типа *Potonieisporites* намечается билатеральная симметрия. В дальнейшем и по этому признаку наблюдается обратимость преобразований. Так, квазимоносаккатная организация пыльцы у некоторых видов *Tsuga* возникла явно вторично из двумешкового типа.

Относительно продвинутым признаком можно считать и появление ребер на дистальной стороне зерна. Ребристую пыльцу имел род *Rissikia* [Townrow, 1967a]. Широкие тении у верхнепермской пыльцы *Scutasporites* и *Lueckisporites* имеют ту же структуру, что и проксимальные ребра. Весьма вероятно, что к хвойным относится и род *Taeniaesporites* (верхняя пермь – триас). У более поздних хвойных ребра и широкие тении исчезают. Правда, в триасе известны хвойные с без-

мешковой пыльцой, у которой ребра наблюдаются со всех сторон зерна (пыльца типа *Equisetopores* из микростробиллов *Masculostrobilus clathratus* Ash, верхний триас Аризоны [Ash, 1972]).

Примитивный признак – сохранение проксимальной апертуры, свойственное большинству палеозойских и некоторым триасовым хвойным. Постепенное исчезновение проксимальной апертуры у хвойных происходило позднее, чем у *Cordaitanthales* и *Ginkgoopsida*. Дистальная апертура палеозойских и триасовых хвойных изучена плохо, о ее тонком строении почти ничего не известно. Отсутствие утоньшения экзины на дистальной стороне у верхнекарбонового *Potonieisporites*, ассоциирующего с «*Lebachia*» *lockardii* [Mapes, Rothwell, 1984, табл. 16, фиг. 4], и верхнепермского *Nuskoisporites*, ассоциирующего с *Ortiseia* [Clement-Westerhof, 1984, табл. 32, фиг. 3], указывает на проксимальное прорастание этих зерен (т.е. на их принадлежность к предпыльце, а не к пыльце [Chaloner, 1970]). Нет никаких признаков дистальной апертуры также у пыльцы (предпыльцы) *Timanostrobilus* и *Kungurodendron*.

Вегетативные побеги

Материала по морфологии вегетативных побегов верхнепалеозойских и мезозойских хвойных очень много. Ограничусь анализом лишь некоторых признаков.

Прежде всего, необходимо отметить трудность разграничения вегетативных листьев хвойных и *Dicranophyllales*. Как выяснилось [Meyen, Smoller, 1986], вегетативные листья дикранофиллов весьма разнообразны и, что более важно, демонстрируют существенный параллелизм с листьями хвойных. По внешнему облику побеги *Mostotchkia* и *Slivkovia* очень похожи на хвойные и отличаются только присутствием дорсальных желобков. Листья *Entsovia* с множественными жилками также похожи на аналогичные листья хвойных и отличаются тем же признаком. Для дикранофиллов характерна та же микрорубчатость края и та же папиллозность побочных клеток, что и для хвойных. Есть и другие общие признаки листьев и облиственных побегов. Поэтому вполне возможно, что некоторые роды, традиционно относимые к хвойным (например, *Carpentieria* и *Lecrosia*), принадлежат дикранофилловым. Важно, что среди *Dicranophyllum* известны побеги с простыми (невильчатыми) листьями, иногда устьичные полосы не погружены. Побеги с листьями, совмещающими оба признака, будут макроморфологически неотличимы от хвойных.

ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГОВ. Наиболее ранние хвойные (типа *Lebachia* и *Ernestiodendron*) отличаются от кордаитантовых отчетливо перистым ветвлением побегов предпоследнего порядка (т.е. плагиотропностью). Известны побеги с дваждыперистым ветвлением в одной плоскости. Уже у этих древних форм иногда наблюдаются некоторые нарушения правильной перистости. Слабо упорядоченное ветвление, в котором трудно распределить ветви по порядкам ветвления, характерно для различных пермских хвойных (*Sashinia-Quadrocladus*, *Pseudovoltzia*, *Ullmannia*, *Timanostrobilus*, *Concholepis*). С тех пор и доныне сохраняются оба типа ветвления – перистое и слабо упорядоченное. Этот признак имеет в лучшем случае родовое значение. Примечательно, что побеги с правильным перистым ветвлением не характерны для казанского и татарского ярусов Западной Ангариды и для верхнего палеозоя Гондваны.

Среди древних хвойных, как и среди покрытосеменных, отмечается редукция ветвления и вообще тенденция к соматической редукции. Триасовые *Aethophyllum* продуцировали травянистые однолетние воздушные побеги [Grauvogel-Stamm, 1978], стебли *Yuccites* были ветвящимися [Grauvogel-Stamm, устное сообщение], лишенными вторичной древесины и, вероятно, суккулентными. Возможно, на середину триаса приходится максимум в разнообразии жизненных форм хвойных. С появлением слабо упорядоченного ветвления отмечается дифференциация побегов на укороченные (большой частью боковые) и удлиненные (*Sashinia-Quadrocladus*, *Concholepis*).

ЛИСТЬЯ. Ознакомление с палеозойскими хвойными не дает прямого ответа на вопрос о происхождении их листьев. Если допускать происхождение хвойных от кордаитантовых и учесть сходство листьев хвойных со стерильными чешуями фруктификаций кордаитантовых, то можно предположить, что игловидные листья хвойных возникли в результате распространения катафиллярной онтогенетической программы на вегетативную листву [Meyen, 1984; Rothwell, 1982b]. Не исключено, однако, что листья хвойных и дикранофилловых имеют общее происхождение. Листья дикранофилловых и кордаитантовых могли произойти путем филлодизации черешков лагеностомовых [Meyen, 1984; Meyen, Smoller, 1986]. В дальнейшем происходила редукция этих филлодиев. Тем не менее показательно, что у наиболее примитивных хвойных нет катафиллов, а степень различия вегетативных чешуй пазушного комплекса и вегетативных

листьев иногда невелика. Поэтому первая точка зрения на происхождение листьев хвойных более правдоподобна. Специализированные чешуи, сопровождающие фруктификаций, например, циркандр у *Willsiostrobus denticulatus* (Grauvogel-Stamm) Grauvogel-Stamm et Schaarschmidt [Grauvogel-Stamm, 1978, с. 120, рис. 29a], или укороченные побеги Pinaceae возникли, очевидно, позже или вторично.

Для наиболее ранних хвойных характерен диморфизм листьев (*Lebachia*, *Swillingtonia* [Scott, Chaloner, 1983]): листья на ветках последнего порядка простые, а на ветках предпоследнего порядка – вильчатые, типа *Gomphostrobus*. Такой диморфизм листы быстро исчезает в эволюции, но для многих позднепалеозойских и триасовых хвойных характерна сильная внутривидовая изменчивость в форме и размерах листьев. У *Ernestiodendron*, *Taxodiella*, *Kungurodendron* и отчасти *Quadrocladus* размер листьев закономерно уменьшается от более толстых веток к более тонким. Отчетливая гетерофиллия нередко наблюдается на одной ветке, она слабо выражена у *Quadrocladus*, сильно выражена у *Voltzia* и *Pseudovoltzia*. Все это признаки в целом невысокого веса, однако закономерное уменьшение размера листьев ко все более тонким веткам – примитивный признак.

У древнейших хвойных вестфала ([Rothwell, 1982b; Scott, Chaloner, 1983]; собственные наблюдения автора над хвойными среднего карбона Средней Азии и Казахстана) листья либо прижатые к побегу, узкотреугольные, простые или вильчатые, либо отстоят под открытым углом и шиловидные или s-образные. Во всех случаях основание широкое, не суженное или слабо суженное. Листья в поперечном сечении плоские или ромбические, поперечновытянутые. Более короткие листья (типа *Brachyphyllum*) впервые появляются лишь в перми (см. описание *Timanostrobus*) [White, 1929; Zalesky, 1939]. У верхнепермских и пермтриасовых *Quadrocladus* отмечаются округлые в сечении листья, а также листья с сильно суженной верхней поверхностью и расширенной сильно выпуклой нижней поверхностью. Отчетливое черешковидное сужение основания листа появляется лишь в триасе (*Albertia*, *Aethophyllum*, *Dechellyia*, часть *Elatocladus*). В триасе же впервые появляются и хвойные с билатерально (а не дорсовентрально) уплощенными листьями (*Rissikia* [Townrow, 1967a]).

Несомненно продвинутый признак хвойных, независимо возникавший несколько раз в ходе их филогении, это листья с несколькими (иногда многочисленными) параллельными жилками. У

нижнесреднетриасовых *Aethophyllum* и *Albertia* жилки выходят в боковые края, у более поздних *Podozamites*, *Heidiphyllum*, *Araucariodendron*, *Agathis*, часть *Podocarpus* и др. все жилки направляются в верхушку, где слегка сходятся.

Такое же преобразование в жилковании листьев отмечается у Dicranophyllales. У наиболее примитивных форм (*Dicranophyllum*, с серпуховского яруса) в листе проходит одна жилка, дихотомизирующая вслед за делением пластинки (как в листьях типа *Gomphostrobus* у Lebachiaceae). В верхнем карбоне появляются листья (*Entsovia rara* Gluchova) с множеством жилок, частью выходящих в боковые края [Глухова, 1978], в нижней перми – листья (*E. kungurica* S.Meyen), у которых все жилки выходят в верхушку.

Побеги с листовыми подушками, несущими отчетливые рубцы – показатель отделяющего слоя и опадения листьев – известны с верхней перми (*Quadrocladus*, *Geinitzia subangarica*).

К числу примитивных признаков относится кутикулярная микрозубчатость края, известная у вестфальской *Swillingtonia*, многих других позднепалеозойских хвойных, а также у разных Dicranophyllales. У Cordaitanthales этот признак встречается исключительно редко (автору известен один случай обнаружения микрозубчатости у *Cordaitea* из верхней перми Кузбасса; такой экземпляр обнаружил М.П. Кушнерёв в 1984 году). В перми известны хвойные и с гладким краем, причем листья по этому признаку часто варьируют даже в пределах одного побега (*Quadrocladus*). Микрозубчатость края может наблюдаться также на брактеях, стерильных чешуях пазушного комплекса и щитке микроспорофилла.

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ. Систематическое значение имеют эпидермальные признаки листьев, брактеев, стерильных чешуй пазушного комплекса и семяножек. Для всех этих органов эпидермальные признаки известны только у *Lebachia*, *Ortiseia*, *Kungurodendron* и *Sashinia*. Эпидермальные признаки вегетативных листьев известны также у «*Lebachia*» *lockardii*, *Ernestiodendron*, *Timanostrobus*, *Cyparissidium entsovae*, *Taxodiella*, *Pseudovoltzia*, *Ullmannia*, *Voltziopsis*, *Buriadia*, *Paranocladus*, *Walkomiella* и многих более молодых хвойных. Нас будут интересовать эпидермальные признаки лишь более древних форм.

У потенциальных предков хвойных, будь то Cordaitanthales или Dicranophyllales, листья гипостомные, на верхней стороне листа устьица либо отсутствуют, либо редки. Для Dicranophyllales и части Cordaitanthales характерны компактные устьичные полосы, иногда приуроченные к дор-

сальным желобкам. У других *Cordaitanthales* устьица образуют рыхлые полосы с более или менее правильными рядами устьиц. Совершенно беспорядочное расположение устьиц по всему листу у *Cordaitanthales* неизвестно. Устьица *Cordaitanthales* и большинства *Dicranophyllales* продольно ориентированы.

У древнейших хвойных *Swillingtonia* из вестфала В [Scott, Chaloner, 1983] листья гипостомные. Устьица образуют две широкие полосы и продольно ориентированы. Листья «*Lebachia*» *lockardii* имеют сходные устьичные полосы, но на верхней стороне встречаются дополнительные полосы и ряды устьиц [Mapes, Rothwell, 1984]. Число устьиц в полосе меньше, чем у *Swillingtonia*. Устьичные полосы *Walchia* (al. *Lebachia*) *piniformis* и близких видов расположены на обеих сторонах листа. Устьица *Ernestiodendron* расположены рядами по всему листу. Беспорядочное расположение устьиц по всему листу без образования полос и рядов, а также варьирование в ориентировке устьиц впервые появляются вместе лишь у верхнепермских *Quadrocladus*–*Steiropphyllum*. Поперечно ориентированные устьица есть у *Taxodiella*. Для более древних хвойных характерна преимущественно продольная ориентировка устьиц. С поздней перми и до наших дней у хвойных сохраняются приведенные типы распределения устьиц, хотя в мезозое появляются некоторые дополнительные. Лишь в юре появляются хвойные, у которых все устьица ориентированы поперек листа (*Podozamites*) либо поперечная ориентировка преобладает (некоторые таксодиевые).

Для *Swillingtonia*, *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Kungurodendron* и других примитивных хвойных характерны мелкие размеры и повышенная папиллозность покровных клеток в устьичных полосах.

У этих же хвойных обычны папиллигеры – мелкие клетки с крупной папиллой или основанием волоска. Среди верхнепермских хвойных такие клетки известны лишь у *Ortiseia*. Элементы циркасперма *Kungurodendron* обнаруживают мелкую извилистость радиальных стенок (табл. 2, фиг. 25). В дальнейшем этот признак появляется лишь у сильно продвинутых хвойных, например, у *Pinaceae*.

Уже у древнейших хвойных устьица могут быть как моно-, так и дициклические, с большим или меньшим числом побочных клеток, варьируют кутикулизация и папиллозность побочных клеток, степень погружения устьиц. Составить кодекс примитивности по этим признакам нельзя.

Э.Скотт и У.Г. Чалонер [Scott, Chaloner, 1983] указывают паразитные устьица у *Swillingtonia*.

Ни у одного другого рода *Pinopsida* такие устьица никогда не указывались. Кроме того, по всему комплексу эпидермальных признаков *Swillingtonia* близка к *Lebachia*, *Kungurodendron* и другим примитивным хвойным, имеющим актиноцитные или петалоцитные устьица. Опубликованные фотографии не убеждают, что устьица *Swillingtonia* действительно паразитные. Клетки, которые интерпретированы как побочные являются, скорее всего, замыкающими, а за внешний контур замыкающих клеток приняты кутикулярные гребни, известные на замыкающих клетках других хвойных (см., например, замыкающие клетки *Sequoia* [Dilcher, 1974, с. 122, фиг. 19, 20]). В подкрепление своей интерпретации Э.Скотт и У.Г. Чалонер ссылаются на открытие паразитных устьиц у *Drepanophycus* [Stubblefield, Banks, 1978] и *Alethopteris* [Oestry-Stidd, Stidd, 1976]. Паразитное строение устьиц первого растения столь же сомнительно. Что касается *Alethopteris*, то ошибочность отнесения его устьиц к паразитным показана в [Mickie, Rothwell, 1982; Reihman, Schabillion, 1976], причем источник ошибки был тот же, что и в случае *Swillingtonia*.

Р.Флорин [Florin, 1951] отметил, что наличие трихом у палеозойских хвойных – признак примитивности, не свойственный современным хвойным.

Филогенетические отношения порядков *Cordaitanthales*, *Dicranophyllales* и *Pinales*. Ранняя филогения хвойных

Филогенетические взаимоотношения между кордаитантовыми, дикранофилловыми и хвойными рассмотрена в [Meyen, 1984; Meyen, Smoller, 1986]. Выведение хвойных из *Cordaitanthales*, точнее, из евrameрийских карбоновых *Cordaitanthaceae* основано на сходстве женского пазушного комплекса, пыльцы, древесины, некоторых эпидермальных признаков [Florin, 1938–1945, 1951]. Судить о филогенетических соотношениях хвойных и дикранофилловых несравненно труднее из-за слабой изученности последних. Тем не менее происхождение хвойных от дикранофилловых исключать нельзя [Meyen, Smoller, 1986]. Бросается в глаза сходство листы древнейших дикранофилловых (род *Dicranophyllum*) и хвойных. По-видимому, хотя бы некоторым дикранофилловым были свойственны такие же кистевидные полиспермы, как и примитивным руфлориевым. Поразительно сходны дорсальные желобки на листьях *Mostotchkia*, некоторых *Dicranophyllum* и древних *Rufloia*. Древние дикранофилловые могли быть

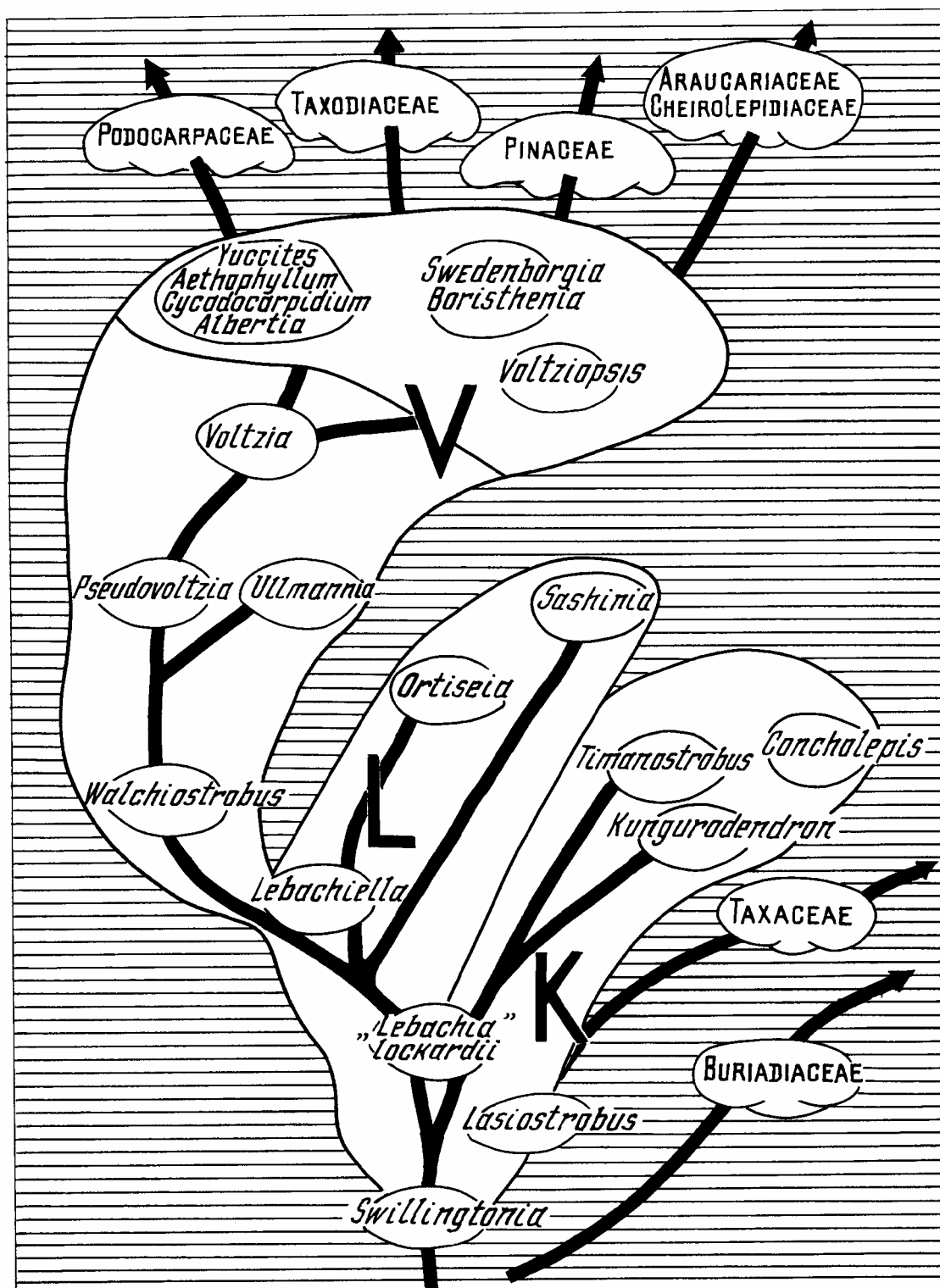


Рис. 27. Примерная филогения ранних хвойных: К – подсемейство *Kungurodendroideae*; L – подсемейство *Lebachelloideae*; V – семейство *Voltziaceae*; изогнутая линия разделяет группы родов, заслуживающие выделения в отдельные подсемейства, более продвинутое из которых дало начало основным семействам мезозойских и кайнозойских хвойных

очень близки к Cordaitanthales. В раннем карбоне и другие могли составлять единую группу близкородственных растений, дивергировавшую лишь в среднем карбоне. На начало среднего карбона, наверное, приходится и становление хвойных. Таким образом, возможен еще один вариант – возникновение Cordaitanthales, Discanophyllales и Pinales как независимых порядков в начале среднего карбона из единой группы нижнекарбоновых растений, совмещающих признаки этих трех порядков.

Дальнейшая филогения палеозойских и раннемезозойских хвойных, если ее реконструировать по сумме всех рассмотренных выше признаков и с учетом стратиграфического соотношения родов (рис. 1), представляется следующим образом (рис. 27). Помещение *Swillingtonia* в основание филогенетического древа определяется: (1) древним возрастом остатков (вестфал В); (2) гипостомными листьями, как у кордаитантовых; (3) предполагаемой ассоциацией с пыльцой типа *Potoniaesporites*, прослеживаемой в намюре; (4) вильчатостью части вегетативных листьев.

Многие признаки, свойственные *Swillingtonia*, наблюдаются и у «*Lebachia*» *lockardii*. Это присутствие многочисленных папиллигеров в устьичных полосах, отчетливость устьичных полос, краевая микрозубчатость, гиподерма. Вильчатые брактей «*L.*» *lockardii* сопоставимы с вильчатыми листьями *Swillingtonia*. У «*L.*» *lockardii* достоверно установлена пыльца *Potoniaesporites*. Близкое родство «*L.*» *lockardii* с *Walchia* (al. *Lebachia*) очевидно по широкому комплексу признаков. Наиболее существенные их отличия – это следующие признаки «*L.*» *lockardii*: (1) дистальное прикрепление семян; (2) сходство семяножек с таковыми Cordaitanthales в отличие от булавовидных и более листовидных семяножек *Walchia* (al. *Lebachia*); (3) факультативное присутствие в пазушном комплексе более чем одной семяножки.

Свойственное *Walchia* (al. *Lebachia*) строение пазушных комплексов в общем удержалось у верхнепермской *Ortiseia*. Схоже строение субсаккатной пыльцы *Potoniaesporites* и *Nuskoisporites*. У обоих родов в эпидерме листьев присутствуют папиллигеры. Весьма сходно строение устьиц. Однако *Ortiseia* ближе к *Ernestiodendron*, чем к *Walchia* (al. *Lebachia*), по общей топографии эпидермы и по отсутствию вильчатых листьев. Так или иначе, но близость этих трех родов очевидна.

Примитивными признаками характеризуется и верхнепермская *Sashinia*. Прежде всего, это множественные несросшиеся семяножки на верхушке пазушного побега, прикрепление споран-

гиофоров к ножке микроспорофилла, листовидность и отсутствие пятки у щитка микроспорофилла. Однако *Sashinia*, видимо, испытала некоторую деспециализацию, а именно вторичное уподобление элементов брактейно-пазушного комплекса вегетативной листе. Продвинутые признаки *Sashinia* по сравнению с *Walchia* (al. *Lebachia*) – прикрепление семезачатков под загнутой верхушкой семяножки, квазидисаккатная пыльца с тениями, беспорядочное распределение устьиц по обеим сторонам листа и иногда их неупорядоченная ориентировка, временами исчезновение краевой микрозубчатости, округлое сечение листьев и отделяющий слой у некоторых видов, появление гетерофиллии и укороченных боковых побегов.

Многие примитивные признаки сохраняются у *Kungurodendron*: семезачатки прикрепляются к верхушкам загнутых семяножек (как у «*L.*» *lockardii*), в пазушном комплексе сохраняются многочисленные стерильные чешуи, в строении устьиц и устьичных полос много общего с *Walchia* (al. *Lebachia*), у пыльцы отсутствует дистальная апертура, щиток микроспорофилла не имеет пятки. Относительно продвинутые признаки *Kungurodendron* – сильная уплощенность пазушного комплекса, редуцированный вид элементов циркасперма, смещение семяножек на его адаксиальную сторону, простая (невильчатая) брактей, эпистомные листья и брактей, безмешковая пыльца с сильно редуцированной проксимальной щелью. Колумеллятноподобная экзина, возможно, унаследована от карбоновых хвойных типа *Lasiostrobus*.

Наиболее интересная черта *Kungurodendron* – появление вторичного перехода между семяножками и элементами циркасперма. Обычно из наличия переходов между органами делается вывод об их гомологичности и семофилогенетической связи между соответствующими органами. В случае *Kungurodendron* переход между семяножками и стерильными чешуями, очевидно, не может быть первичным, так как у всех более древних представителей Pinopsida различия между этими органами дискретны. Очевидно, мы сталкиваемся здесь с интрогрессией онтогенетических программ, никак не связанной с происхождением одних органов от других.

С *Kungurodendron* можно условно связать верхнепермский *Concholepis*, у которого пазушный комплекс преобразуется в ложную (?) семенную чешую с остаточными придатками на абаксиальной стороне и по краю чешуи.

Более примитивными выглядят полиспермы рода *Timanostrobus*. Его боковые полиспермы почти в точности повторяют то, что мы видим у

Vojnovskyaceae. Интересно отсутствие или сильная редукция брактеей. В строении пыльцы, как и у *Kungurodendron*, сочетаются примитивные и продвинутое признаки. Зато вегетативные листья (типа *Brachyphyllum* или *Pagiophyllum*), несомненно, продвинутое, как и их эпидермальные признаки. Другая продвинутое черта – слабая упорядоченность ветвления.

Очевидно, эволюция *Kungurodendron*, *Concholepis* и *Timanostrobis* протекала независимо от родов, имеющих абаксиальные семена. О филогенетическом единстве этих трех родов судить без знания эпидермальных признаков и строения пыльцы *Concholepis* трудно. По строению пыльцы, как и по другим признакам, *Kungurodendron* обнаруживает близость, с одной стороны, к *Lasiolepis*, а с другой – к *Timanostrobis*, что и отражено на филогенетической схеме.

Филогенетическая линия от *Walchia* (al. *Lebachia*) к *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron* основывается на идентичности пыльцы, сохранении стерильных чешуек в пазушном комплексе, абаксиальном прикреплении семян к семяножкам и сходных специфических эпидермальных признаках (строение устьиц, присутствие папиллигеров). Важные отличия этих родов – срастание семяножек в примитивную чешую и расположение устьиц расставленными правильными рядами у *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*. Далее в линии к *Pseudovoltzia* сокращается число вегетативных чешуек в пазушном комплексе, и они становятся сходными с семяножками. Вероятно, здесь происходил тот же процесс интрогрессии онтогенетических программ, что и у *Kungurodendron*. У *Pseudovoltzia* происходит базальное срастание семенной чешуи и брактеей. О неясностях в интерпретации полиспермов *Ullmannia* уже говорилось в разделе «Эволюционная морфология верхнепалеозойских и мезозойских хвойных». Однако по эпидермальным признакам род этот весьма близок к *Pseudovoltzia*. Близость *Voltzia* к *Pseudovoltzia* по строению полиспермов очевидна. С другой стороны, не вызывает сомнения родство с обоими родами триасовых родов *Aethophyllum*, *Cycadocarpidium* и *Albertia* (роды преимущественно с многонервными вегетативными листьями), *Swedenborgia*, *Borysthenia* и *Voltziopsis*. У всех этих хвойных исчезают вегетативные чешуи в пазушном комплексе, брактеей остается слившейся с семенной чешуей, иногда вновь возникает вильчатость верхушки у брактеей (*Voltziopsis*). Эта группа триасовых хвойных могла дать начало семействам Podocarpaceae, Taxodiaceae, Pinaceae, Araucariaceae и Cheirolepidiaceae. Хвойные с чертами этих семейств известны в верхнем триасе. К Podocarpaceae можно

отнести триасовую *Rissikia* [Townrow, 1967a], *Voltziopsis* обнаруживает сходство с Taxodiaceae [Townrow, 1967b], к Pinaceae близок род *Compsolepis* из верхнего триаса [Delevoyas, Норе, 1973]. Хвойные, очень близкие по комплексу признаков к современному роду *Araucaria*, известны с юры. Поэтому вполне вероятно, что семейство араукариевых появилось еще в триасе. Свойственная Cheirolepidiaceae пыльца *Classopollis* известна с верхнего триаса.

О происхождении Buriadiaceae и Taxaceae можно сказать очень мало. По комплексу признаков вегетативных побегов буриадиевые близки к примитивным хвойным, но нельзя исключать их происхождение от какой-либо нерасшифрованной группы палеозойских Pinopsida. Предполагавшееся происхождение Lebachiaceae от *Buriadia*-подобных хвойных [Pant, 1977; Pant, Nautiyal, 1967] пока нельзя подкрепить конкретными признаками.

Широко распространено мнение о независимой эволюции Taxaceae от остальных Pinopsida. Однако многие признаки сближают Taxaceae с Cephalotaxaceae, а последние уже близки к «настоящим» хвойным по широкому комплексу признаков. Каким образом можно вывести фрутификации тиссовых из таковых лебахиевых, показал Т.М. Гаррис [Harris, 1976]. Правда, он еще не знал, что Р.Флорин ошибочно интерпретировал строение пазушного комплекса *Lebachia*, но в схему Т.М. Гарриса можно поставить «*Lebachia*» *lockardii*, и тогда она не потребует переделки.

Систематика и номенклатура древних хвойных

Из филогенетического анализа, выполненного в предыдущем разделе, следует деление наиболее изученных хвойных позднего палеозоя и триаса на четыре главных группы.

А. Роды с дистально прикрепленными семезачатками и многочисленными стерильными чешуями в пазушном комплексе. Это «*Lebachia*» *lockardii*, *Kungurodendron*, *Timanostrobis* и, может быть, *Concholepis*. К этой же группе могут принадлежать *Swillingtonia* и *Lasiolepis*.

Б. Роды с абаксиальным прикреплении семезачатков к семяножкам; имеется одна такая семяножка или множественные, и тогда они свободные. Это *Walchia* (al. *Lebachia*), *Ortiseia* и *Sashinia*.

В. Роды с настоящей семенной чешуей, сопровождаемой или нет стерильными чешуями. Это *Walchiostrobus*–*Ernestiodendron*, *Pseudovoltzia*, *Ullmannia* (?) и все триасовые роды, пере-

численные на рис. 27, т.е. *Voltzia*, *Aethophyllum*, *Yuccites* и др.

Г. Роды с семезачатками, не собранными в полиспермы: *Buriadia*, *Walkomiella*, *Paraburiadia*.

Этим четырем группам можно придать статус самостоятельных семейств. Однако группы А и Б имеют много общего по широкому комплексу признаков. Поэтому пока лучше ограничиться их выделением в два подсемейства одного семейства. В группу В входят роды, обычно относимые к семействам *Lebachiaceae* = *Walchiceae* (роды *Ernestiodendron* и *Walchiostrobus*), *Voltziaceae* (роды *Pseudovoltzia*, *Ullmannia*, *Voltzia*, *Voltziopsis*) и *Cycadocarpidiaceae* = *Podozamitaceae* (роды *Cycadocarpidium*, *Swedenborgia*, *Borysthenia*). Учитывая тесную связь этих родов по разным признакам, есть смысл объединить их в одно семейство. Явно особняком стоит группа Г, выделяемая в семейство *Buriadiaceae*. В будущем, может быть, окажется целесообразным поднять ранг этой группы до порядка, как предлагает Д.Д. Пант [Pant, 1977], но до этого надо лучше изучить входящие в нее роды, особенно те, которые упоминает С.А. Архангельский [Archangelsky, 1985] и которые еще не описаны. Мы здесь не рассматриваем различные предлагавшиеся в литературе семейства и порядки древних хвойных (*Ullmanniaceae*, *Voltziales* и др.), поскольку их выделение основывалось на ошибочной трактовке женских фруктификаций Р.Флорином.

Выбор названий для рассмотренных семейств и подсемейств решается просто лишь для групп А и Г. Для группы А типовым лучше взять наиболее изученный и специфичный род *Kungurodendron*. Соответственно название подсемейства будет *Kungurodendroideae*. Для группы Г можно оставить существующее название *Buriadiaceae*. Заметим, что было предложено ввести название *Buriadiales* для порядка [Pant, 1977], а соответствующее семейство, как это иногда случается в палеоботанике, вероятно, выделено не было. Название *Buriadiaceae* фигурирует в системе хвойных, предложенной автором [Meyen, 1984], но было ли оно введено кем-либо ранее, автору неизвестно.

С остальными названиями дело обстоит намного сложнее. По правилам номенклатуры, семейство, объединяющее группы А и Б, должно называться *Walchiaceae* [Clement-Westerhof, 1984], а не *Lebachiaceae*, как это принято в литературе. Тогда название подсемейства должно быть *Walchioideae*. Оба таксона должны типифицироваться приоритетным родовым названием *Walchia*, а название *Lebachia* должно быть упразднено [там же]. Однако принятие этого реше-

ния создает серьезные номенклатурные осложнения. В литературе описано >60 видов *Walchia*, из которых лишь 4 могут быть отнесены к *Walchia* как синониму *Lebachia* [там же]. Подавляющее большинство остальных видов оказывается вообще без подходящего родового названия, так как строение их фруктификаций неизвестно. Правда, Й.Клемент-Вестерхоф предложила перевести часть видов *Lebachia* и один вид *Walchia* в род *Culmitzschia*, руководствуясь эпидермальными признаками. Виды, для которых эпидермальное строение неизвестно, вообще оказываются вне системы родов.

Существуют две возможности для решения возникшей проблемы. Наименее радикальное решение – консервация названий *Lebachia* и *Lebachiaceae*, широко принятых в литературе. Тогда потребуются официальное изменение типового вида рода *Walchia*. Уже предлагалось считать типовым видом *W. filiciformis*. В случае такого выбора придется отвергать название *Ernestiodendron*. Для полиспермов, ассоциирующихся с *Ernestiodendron*, есть законное название *Walchiostrobus*. Поэтому отвержение названия *Ernestiodendron* не скажется на номенклатуре фруктификаций, что уже хорошо. Правда, чтобы сохранить в системе под названием *Walchia* упомянутые многочисленные виды этого рода, из характеристики рода придется исключить эпидермальные признаки, известные у типового вида *W. filiciformis* = *Ernestiodendron filiciforme* sensu Florin. Это решение вызовет таксономические и номенклатурные осложнения. Если система вегетативных побегов палеозойских хвойных не будет учитывать эпидермальных признаков, ее придется приводить в соответствие с уже существующей аналогичной системой мезозойских родов. Эпидермальные признаки уже известны у довольно большого числа палеозойских видов и, несомненно, должны быть использованы и для видовой, и для родовой систематики. Таким образом, консервируя название *Lebachia*, мы получаем новые нерешенные вопросы. Кроме того, сама процедура консервации не всегда удастся. Шансов на то, что консервация названия *Lebachia* и *Lebachiaceae* будет осуществлена, не так много.

Один из доводов этой консервации – это то, что номенклатурные типы (т.е. голотипы типовых видов) *Walchia*, *Lebachia* и *Ernestiodendron* – вегетативные побеги. Связь с ними определенных фруктификаций известна в случае *Walchia–Lebachia* и менее очевидна для *Ernestiodendron*. Лектотип *Walchia* (al. *Lebachia*) *piniformis* [Florin, 1938, табл. 1/2, фиг. 1, 2] плохой сохранности, его кутикула не может быть изучена. Лектотип *Ernestiodendron filiciforme* вообще утрачен.

К сожалению, у других позднепалеозойских и триасовых родов, обычно размещаемых в системе по признакам фруктификаций, типовой материал представлен стерильными побегами, не имеет эпидермальной характеристики, иногда утрачен (или его местонахождение неизвестно), не обозначены лектотипы типовых видов. Это касается, помимо всего прочего, *Pseudovoltzia*, *Ullmannia* и *Voltzia*, хотя все три рода весьма важны для систематики ранних хвойных.

Для *Pseudovoltzia*, *Voltzia* и *Ullmannia* принято вообще не разделять номенклатуру вегетативных побегов и женских фруктификаций. Мужские фруктификации *Voltzia* и *Ullmannia* при этом получали отдельные родовые названия.

Такая практика уже привела к серьезной путанице. Например, род *Ullmannia* указывается из многих флор верхнего палеозоя, но пыльца и полиспермы, соответствующие типовому виду, неизвестны, а указаны лишь у *U. frumentaria*. Говоря о том, что *Ullmannia* – широко распространенный род, принадлежащий семейству Voltziaceae, мы исходим из рискованного допущения, что все побеги типа *Ullmannia* ассоциировали с теми же полиспермами, что и *U. frumentaria*, для чего достаточных оснований нет (см. подробнее описание рода *Steirophyllum*).

То, что происходит с хвойными из-за типификации основных таксонов вегетативными побегами, уже вызвало аналогичные проблемы у членистостебельных [Grauvogel-Stamm, 1978; Meyen, 1971], плауновидных [Meyen, 1976; Thomas, Brack-Hanes, 1984], кордаитантовых [Maheshwari, Meyen, 1975; Мейен, 1972; Meyen, 1984] и других растений (см. подробнее [Meyen, 1978a, 1984]). Поэтому постепенно развивается тенденция перестраивать систему вымерших надродовых таксонов таким образом, чтобы их типификация выполнялась по родам и видам, установленным для фертильных частей [Grauvogel-Stamm, 1978; Meyen, 1978a, 1984; Thomas, Brack-Hanes, 1984]. Для этого иногда приходится вообще выводить прежние типовые роды из вновь выделяемых надродовых таксонов (чтобы избежать отвержения названий последних по правилу приоритета) и считать такие роды неформально ассоциирующими (сателлитными) по отношению к тому или иному порядку или семейству (подробнее о сателлитных таксонах см.: [Мейен, 1978; Meyen, 1984; Thomas, Brack-Hanes, 1984]).

Очевидно, та же процедура должна быть принята и в случае хвойных. Это значит, что в основу их системы (и филогении) должны быть положены роды, типифицированные фертильным материалом. Надродовые таксоны должно типифицировать именно такими родами и вида-

ми, которые к тому же должны иметь по возможности полную характеристику (женские и мужские фруктификации, пыльца, вегетативные побеги и их эпидермальные признаки) и не включать видов, установленных лишь по вегетативным побегам.

Особняком стоит вопрос о классификации самих вегетативных побегов. В тех случаях, когда ассоциация вегетативных побегов с фруктификациями ясно продемонстрирована, нет смысла вводить независимую номенклатуру для тех и других, если они происходят из одного местонахождения (как в случае *Timanostrobilus muravievii* и *Kungurodendron sharovii*). Однако если вегетативные побеги в некоторых местонахождениях не ассоциируют с подходящими фруктификациями, для них нужна отдельная номенклатура. Такие вегетативные побеги лучше относить к таксону, типифицированному также вегетативными побегами (как в случае *Quadrocladus divinisensis*, который ассоциирует с полиспермами *Sashinia aristovensensis* не во всех местонахождениях; по той же причине часть западноангарских видов отнесена к *Cyparissidium* и *Geinitzia*).

Вегетативные побеги, ассоциация которых с фруктификациями неизвестна или недостаточно определена, должны относиться к собственным таксонам. Принципы классификации такого материала подробно рассмотрел Т.М. Гаррис [Harris, 1969, 1979], имея в виду преимущественно мезозойские хвойные. Еще раньше Р.Флорин и некоторые другие палеоботаники стали выделять для мезозойских хвойных самостоятельные роды, опираясь преимущественно на эпидермальные признаки. При этом возникли вопросы демаркации родов, а также поиска подходящего рода в литературе. Т.М. Гаррис предложил систему из немногих родов по макроморфологическим признакам. Эпидермальные признаки при этом приобрели статус видовых. Если принять предложенные им диагнозы выбранных родов, то среди этих родов можно разместить виды *Walchia*, описанные в литературе. Например, *W. appressa* Zalesky отходит к роду *Cyparissidium* (см. описание *C. appressum*), *W. laxifolia* (Florin) Němejc – к *Geinitzia* и т.д. Разумеется, пропустить все виды *Walchia* через систему родов Т.М. Гарриса без специального анализа каждого вида нельзя. Но в будущем осуществить это целесообразно.

Особый подход потребуется к видам, у которых известно эпидермальное строение листьев. Т.М. Гаррис отверг эпидермальные признаки как основу для выделения родов. Однако к эпидермальным признакам можно подойти так же, как Т.М. Гаррис подходил к макроморфологическим

признакам, т.е. взять в качестве родовых ограниченное число наиболее четких признаков (преимущественно топографических). Выбор их и введение соответствующей системы родов не входят в задачу настоящей работы. И все же с учетом возможности такого подхода в данной работе сохранены самостоятельными роды *Quadrocladus* и *Taxodiella*.

Систему наиболее изученных палеозойских и отчасти триасовых хвойных можно строить следующим образом. Прежде всего, можно выделить семейство *Buriadiaceae* с родами *Buriadia* и *Walkomiella*. По эпидермальным признакам и фитогеографической приуроченности в качестве сателлитного к этому же семейству можно отнести род *Paranocladus*. Другим сателлитным родом будет *Paraburiadia* [Зими́на, 1983].

Род *Walchia* с типовым видом *W. piniformis* (Schlotheim) Sternberg оставлен лишь для вегетативных побегов, поскольку таков сохранившийся типовой материал. Наиболее важные диагностические признаки рода в таком его понимании – перистое ветвление побегов и вильчатость листьев на побегах предпоследнего порядка и более толстых. Те виды *Walchia*, у которых все листья простые, распределены по родам согласно системе Т.М. Гарриса. Полиспермы, строение которых описано и изображено Р.Флорином и которые он относил к этому виду, должны быть выделены в особый род, для которого предлагается название *Lebachiella* S.Meyen с типовым видом *Lebachiella florini* S.Meyen. Ассоциирующие микростробилы помещены в род *Walchianthus* Florin.

В роде *Ernestiodendron* оставлены лишь вегетативные побеги, в том числе те, которые эпидермально охарактеризованы. Ассоциирующие женские фруктификации выделены в род *Walchiostrobus* Florin (типовой вид – *W. gothanii* Florin).

В будущем следует выделить в качестве особых родов полиспермы, ассоциирующие с *Pseudovoltzia*, *Ullmannia* и *Voltzia*.

Роды *Lebachiella*, *Ortiseia* и *Sashinia* выделены в подсемейство *Lebachielloideae*, которое вместе с подсемейством *Kungurodendroideae* составляет семейство *Lebachiellaceae*. Правда, сейчас лучше изучен род *Ortiseia* и можно было бы выбрать его для типификации, но его номенклатурный тип (голотип *O. leonardii*) – вегетативный побег.

Семейство *Voitziaceae* пока оставляется в поясненном выше объеме. Его название требует замены, так как типовой род *Voltzia* имеет неудовлетворительный типовой материал и в лучшем случае может быть сателлитным родом какого-либо семейства. Если к данному семейству относить *Cycadocarpidium*, то можно восстано-

вить и название *Cycadocarpidiaceae*, а род *Voltzia*, оставляемый только для вегетативных побегов, считать сателлитным по отношению к этому семейству. Но прежде надо детальнее изучить типовой вид *Cycadocarpidium erdmannii* Nathorst, интерпретация которого Р.Флорином [Florin, 1944b], вошедшая в литературу, вызывает сомнения. Вероятно, у этого вида не было семяножек, изображенных Р.Флорином [там же, рис. 60, а–е; сравните с его табл. 183/184, фиг. 4–11]. Для полиспермов, ассоциирующих с *Voltzia*, придется вводить отдельный род. Может быть, это будет тот же род, в который войдут полиспермы, ассоциирующие с *Pseudovoltzia*.

Таким образом, система ранних хвойных приобретает следующий вид.

Семейство *Lebachiellaceae* S.Meyen, 1997

Типовой род – *Lebachiella* S.Meyen.

Диагноз. Листья простые или вильчатые. Ось сложного полисперма продолжает облиственную ветвь, несет спирально расположенные брактей (возможно, иногда редуцированные), сходные с вегетативными листьями. В пазухах брактей располагаются боковые полиспермы (пазушные комплексы), сложенные многочисленными стерильными чешуями и несущие один или много моноспермов. Микростробилы венчают облиственные ветки, сложены микростробиллами с дистальной пластинкой.

Подсемейство *Lebachielloideae* S.Meyen, 1997

Диагноз. Моноспермы по одному на каждый пазушный комплекс или многочисленные, семязачатки прикрепляются абаксиально в верхней части семяножки.

Родовой состав. *Lebachiella* S.Meyen, 1997; *Ortiseia* Florin emend. Clement-Westerhof, 1984; *Sashinia* S.Meyen, 1978; *Dvinostrobus* Gomankov et S.Meyen, 1986.

Род *Lebachiella* S.Meyen, 1997

Lebachia Florin (pars): Florin, 1938, с. 60
Lebachiella S.Meyen: Мейен, 1986, с. 105, 106 (nom. nud.); Meyen, 1997, с. 437.

Типовой вид – *Lebachiella florinii* S.Meyen.

Диагноз. Род установлен для сложных полиспермов. Ось сложного полисперма продолжает облиственную ветку последнего порядка. Брактей вильчатые, расположены спирально. Пазушный комплекс состоит из короткой оси, несущей многочисленные стерильные чешуи. На адакси-

альной стороне та же ось несет одну булавовидную семяножку. Инвертированный семезачаток прикреплялся субапикально к абаксальной стороне семяножки.

Видовой состав. К роду *Lebachiella* могут принадлежать фертильные побеги, описанные Р.Флорином [Florin, 1939] как *Lebachia hypnoides* (Ad.Brongniart) Florin, *L. garnettensis* Florin, *L. goeppertiana* Florin. Эти фертильные побеги, вероятно, составят особые виды рода *Lebachiella*, которые здесь не выделены, поскольку для этого требуется дополнительное изучение соответствующего типового материала.

Сравнение. *Lebachiella* отличается от *Ortiseia* меньшей уплощенностью пазушного комплекса, вильчатой брактеей, выемчатой верхушкой семяножки, более высоким прикреплением семезачатка к семяножке, устьичными полосами на брактее, от *Sashinia* – единичным моноспермом без апикальной загнутой подушки, вильчатой брактеей, меньшим сходством между брактеей, чешуями пазушного комплекса и вегетативными листьями.

Lebachiella florinii S.Meyen, 1997

Lebachia piniformis (Schlotheim) Florin (pars): Florin, 1938, с. 60, табл. 7/8, фиг. 6 (?), 7 (?), 9–11 (?); табл. 9/10, фиг. 6–10, 13 (?), 16, 17; табл. 11/12, фиг. 4 (?), 5–7; табл. 15/16, фиг. 1–30; табл. 17/18, фиг. 11–24; табл. 19/20, фиг. 1–30; табл. 21/22, фиг. 1–19, 20–24 (?), 25(?); табл. 27/28, фиг. 7–8 (?), табл. 29/30, фиг. 6, 7 (?); 1944a, рис. 32, б–е.¹²

Lebachiella florinii S.Meyen: Мейен, 1986, с. 106, 107 (nom. nud.); Meyen, 1997, с. 437, 438.

Видовой эпитет в честь Р.Флорина.

Голотип – экземпляр, изображенный Р.Флорином [Florin, 1938] на табл. 19/20, фиг. 1–20 (см. схематический рисунок в [Florin, 1944a, рис. 32, б–е], а также рис. 21 в настоящей работе).

Диагноз. Стерильные листья фертильных веток типа *Walchia piniformis* (sensu Florin, 1938). Сложные полиспермы цилиндрические, длиной 4–10 см, шириной 7–14 мм, венчают побеги последнего порядка, сидящие двумя рядами на ветках предпоследнего порядка. Брактеи типа *Gomphostrobus* (такие же, как листья на ветках предпоследнего порядка), длиной 7–11 мм, шириной у основания 1,4–3 (до 6) мм, вильчатые, бифациальные, прикреплены по спирали, торчащие, к основанию расширенные, с одной вильчато де-

лящейся жилкой, каждая ветвь жилки направляется в долю вильчатой пластинки. Брактеи амфистомные, на верхней стороне две папиллозные устьичные полосы, сливающиеся в основании и направляющиеся по одной в ответвления пластинки. Устьица большей частью продольно ориентированы. Верхняя эпидерма с многочисленными папиллигерами (или трихоподиями). Устьица такие же, как на вегетативных листьях. Нижняя эпидерма в средней и апикальной частях без устьиц, в нижней части с двумя группами разреженных и неправильных устьичных рядов, ассоциирующих с многочисленными папиллигерами (или трихоподиями). Край с кутикулярными зубчиками или одноклеточными волосками. Пазушные комплексы слабо уплощены, длиной 6–9 мм, шириной до 3,5 мм. Стерильные чешуи пазушного комплекса многочисленные, уменьшаются к основанию и верхушке, самые крупные в средней части, длиной до 5 мм, шириной 1,5–3,2 мм, узкотреугольные до овальных, с приостренной или тупой верхушкой, амфистомные. Устьичные ряды более или менее правильные. Покровные клетки с папиллами, есть трихоподии. Семяножка сильно уплощена, булавовидная, с выемчатой верхушкой, под которой располагается семенной рубец. Эпидерма с устьицами, расположенными в коротких нерегулярных рядах, в остальном сходна с эпидермой стерильных чешуй пазушного комплекса¹³.

Подсемейство *Kungurodendroideae* S.Meyen, 1997

Типовой род – *Kungurodendron* S.Meyen.

Диагноз. Семяножка с апикально расположенными семезачатками.

Родовой состав. *Kungurodendron* S.Meyen, *Timanostrobus* S.Meyen, *Concholepis* S.Meyen (?). Сюда же относятся «*Lebachia*» *lockardii* (должна быть выделена в особый род) и, быть может, *Lasiostrobus*.

Сателлитные роды семейства *Lebachiellaceae*. *Walchia* Sternberg, 1825; *Quadrocladus* Mädlar, 1957; *Carpentieria* Němejc et Augusta, 1934; *Culmitzschia* Ullrich, 1964 (sensu Clement-Westerhof, 1984); *Lecrosia* Florin, 1940; *Swillingtonia* Scott et Chaloner, 1983; *Lasiostrobus* Taylor, 1970.

¹² Некоторые изображения, особенно рисунки из цитированной работы Р.Флорина затем неоднократно воспроизводились в литературе; ссылки на литературу, в которой повторно репродуцируются иллюстрации Р.Флорина, в синонимике не включены.

¹³ Более подробный диагноз для вегетативных листьев семенной ветки, брактеей и чешуй пазушного комплекса см. в [Florin, 1938, с. 60–62]; в диагнозе Р.Флорина семяножка описана как семезачаток (Samenanlage [там же, с. 61, 62]). Мужские фруктификации и пыльца в диагноз вида не включены.

Семейство *Voltziaceae* Arnold, 1947

Диагноз. Сложные полиспермы венчают нормальные облиственные ветки. Брактеи спирально расположены, свободные или сливаются в нижней части с основанием семенной чешуи, игловидные или более широкие со множественными жилками, реже вильчатые. Пазушные семенные чешуи в разной степени рассеченные, у примитивных форм сопровождаемые остаточными стерильными чешуями пазушного комплекса. Семезачатки прикрепляются по одному сверху к лопастям семенной чешуи или к средней части нерасчлененной семенной чешуи. Микроспорофиллы с тонкой ножкой и дистальным щитком, часто пельтатные (если щиток имеет пятку). Микроспорангии прикрепляются к дистальному щитку под ножкой или рядом с ней, либо к ветвистым спорангиофорам, отходящим от ножки в ее средней части. Листья игловидные или более широкие, с одной или несколькими жилками. Если жилок несколько, они могут все направляться к верхушке листа или раньше выходить в боковые края.

Родовой состав. *Voltzia* Ad.Brongniart, 1823; *Walchiostrobus* Florin, 1940; *Pseudovoltzia* Florin, 1927; *Voltziopsis* H.Potonié, 1899; *Swedenborgia* Nathorst, 1876; *Aethophyllum* Ad.Brongniart, 1828, emend. Grauvogel-Stamm, 1978; *Cycadocarpidium* Nathorst, 1886; *Borysthenia* Stanislavsky, 1976.

Сателлитные роды. *Ullmannia* Goeppert, 1850; *Yuccites* Schimper et Mougeot, 1844; *Willsiostrobus* Grauvogel-Stamm et Maubeuge, 1969, emend. Grauvogel-Stamm, 1978; *Sertostrobus* Grauvogel-Stamm, 1969; *Albertia* Schimper, 1837; *Podozamites* (Ad.Brongniart) C.F.W. Braun, 1843; *Lindleycladus* Harris, 1979.

Примечания. В дальнейшем целесообразно разделить семейство на два подсемейства. Одно из них должно включать наиболее примитивные формы со свободной (или слабо сросшейся с семенной чешуей) брактеей, остаточными вегетативными чешуями в пазушном комплексе и наибольшей близостью к *Lebachellaceae* по признакам эпидермы (особенно по присутствию краевой микрозубчатости и папиллигеров) и пыльцы. Прежде всего это касается *Walchiostrobus* и *Pseudovoltzia*. Выделению подсемейств сейчас препятствует слабая изученность многих родов, особенно самого типового рода *Voltzia*. Как уже говорилось выше, надо предусмотреть и замену названия семейства, с тем чтобы роду *Voltzia* придать статус сателлитного, а типифицировать семейство родом, типовой материал которого представлен женскими фруктификациями.

Флорогенетические выводы.
Субангарская область в системе
позднепалеозойских фитоохрий

Большинство пермских хвойных Западной Ангарида относилось к родам, обычным в Западной Европе (*Ullmannia*, *Walchia*), в том числе в мезозое (*Voltzia*, *Pityophyllum*, *Brachyphyllum*). Эндемичные роды, выделенные М.Д. Залесским ([Zalessky, 1937, 1939]; см. раздел «Исторический очерк»), относятся к редким растениям. Кроме того, они были описаны по макроморфологическим признакам вегетативных побегов, так что сказать что-либо об их соотношении с западноевропейскими хвойными было нельзя.

В результате проведенного исследования видно, что таксономический состав хвойных Западной Ангарида (запада Субангарской области) сильно отличается от того, что мы знаем о хвойных Западной Европы (Еврамерийской области начала перми, Атлантической области или царства остальной части перми [Meyen, 1978b]). Однако надо учитывать, что мы сравниваем отчасти неоднородные комплексы хвойных (рис. 1). Так, в Западной Ангарида нет хвойных, одновозрастных отенским, а в Западной Европе – хвойных, одновозрастных кунгурским, уфимским и нижеказанским. В сравнимых по возрасту отложениях верхней перми есть общие роды *Quadrocladus* и, быть может, *Pseudovoltzia*. На существенно большую близость еврамерийских (атлантических) и западноангарских (субангарских) хвойных косвенно указывает большое сходство дисперсной пыльцы голосеменных [Чувазов, Дюпина, 1973; Чувазов и др., 1984; Hart, 1974; Visscher, 1971]. Как видно из рис. 1, описанные в настоящей работе западноангарские хвойные отчасти заполняют временной хиатус в последовательности западноевропейских и североамериканских хвойных.

Из предыдущих разделов видно, что западноангарские хвойные в целом неожиданно примитивны. Самая продвинутая из них *Pseudovoltzia* ? *cornuta*, которая заметно примитивнее *Pseudovoltzia liebeana* из западноевропейского цехштейна. Удивительна примитивность *Sashinia*, которая доминирует среди хвойных Западной Ангарида в конце перми. Из филогенетической схемы хвойных (рис. 27) видно, что субангарские роды не попали в основное русло эволюции порядка *Pinales* и относятся к боковым линиям. Основная эволюция хвойных в перми протекала, вероятно, в Экваториальном поясе.

Экотонные районы, располагавшиеся между Ангарида и Экваториальным поясом в карбоне,

т.е. Урал, Казахстан и отчасти Средняя Азия, возможно, сыграли большую роль в эволюции хвойных. На это указывают как палинологические данные, так и находки макроостатков хвойных. Много квази(суб)саккатной пыльцы, вероятно, принадлежавшей *Pinales* (в том числе типа *Potoniaesporites*), появляется на восточном склоне Урала с середины московского яруса [Чувашов и др., 1984], т.е. с вестфала C–D [Wagner, Bowman, 1983]. К верхней части московского яруса приурочены находки хвойных типа *Ernestiodendron* и *Walchia* (al. *Lebachia*) в Средней Азии. Так, Т.А. Быковская (Ташкент) показывала автору этого типа хвойные из местонахождения Тахтек (Южная Фергана), относимого к верхне-московскому подъярусу [Сикстель и др., 1975]. Л.И. Савицкая и Т.А. Искандарходжаев [1984] относят появление хвойных в разрезах Средней Азии к московскому веку. М.И. Радченко (Алма-Ата) демонстрировала автору вегетативные побеги и сложные полиспермы хвойных, принадлежащих, вероятно, новому роду, из жаманбулакской свиты Джунгарии. Эта свита по морской фауне относится к верхней части московского яруса, т.е. примерно сопоставляется с вестфалом C–D.

К вестфалу D приурочены *Walchia*-подобные хвойные Оклахомы [Rothwell, 1982b]. С этого интервала и далее вверх по разрезу хвойные (побеги и связываемая с хвойными пыльца) особенно многочисленны в неугленосных районах (Урал, Казахстан, Джунгария, юго-восток Канзаса, восток Оклахомы) или в неугленосных пачках угленосных бассейнов (Донбасс, бассейн Центрального Французского массива, Чехия). Очевидно, процветанию хвойных способствовала более аридная обстановка и более дренированные биотопы. В этом отношении показательно, что древнейшие макроостатки хвойных из вестфала В Англии явно аллохтонные и принесены, вероятно, с более возвышенных и, следовательно, более сухих и дренированных местообитаний [Scott, Chaloner, 1983]. Интересно, что в верхнем палеозое Гондваны хвойные не относятся к числу растений, избегающих угленосные толщи. *Buriadia* и *Walkomiella* встречаются в Индии в угленосных свитах. Северные хвойные лишь во второй половине триаса (с кейпера) становятся обычными во флористических комплексах угленосных отложений, а в число доминант таких комплексов входят лишь с юры, т.е. тогда, когда становление всех основных семейств уже завершилось [Florin, 1963].

Насколько широко распространены описанные в настоящей работе хвойные в Субангарской

или иных областях, сказать пока трудно, так как для этого надо опираться не на внешнее сходство вегетативных побегов, а на органы размножения. Таких данных по субангарским хвойным за пределами Русской платформы и Приуралья пока почти нет [Meyen, 1982]. Трудно проводить и иные географические сопоставления, в частности с многочисленными остатками хвойных, известными в нижней перми Северной Америки [Read, Mamay, 1964; White, 1929], находками хвойных в перми Катазии [Bohlin, 1971, 1976; Gu, Zhi, 1974], Дальнего Востока, Казахстана, Средней Азии и Печорского Приуралья.

В угленосном верхнем палеозое Сибири достоверные остатки хвойных неизвестны. Принадлежность к хвойным вида *Ullmannia bugarichtaensis* Chachlov из верхней перми Тунгусского бассейна [Рассказова, 1963] не доказана. Некоторые растения из верхнего палеозоя Сибири, относившиеся к хвойным, принадлежат членистостебельным [Meyen, 1982]. Во множестве хвойные появляются здесь в пермтриасе, во флоре, иногда называемой корвунчанской и происходящей из вулканогенных и других неугленосных толщ. Однако и здесь мы видим преимущественно примитивные хвойные с листвоподобной пылью типа *Quadrocladus* и пыльцой *Lueckisporites* [Meyen, 1981]. Правда, отсюда же указываются *Voltzia* и фруктификации типа *Darneya*, *Willsiostrobus* и *Sertostrobus* [Dobruskina, 1984]. Однако соответствующий материал или плохой сохранности, или детально не изучался. Имеющиеся определения нуждаются в подтверждении. Определение рода *Voltzia* пока нельзя подтвердить эпидермальными исследованиями, так как эпидермальное строение типового материала *Voltzia* неизвестно. Еще важнее то, что палинологические данные [Обоничкая, 1974] противоречат сопоставлению комплекса сибирских хвойных с триасовыми хвойными Европы, а скорее указывают на связь с пермскими европейскими (цехштейновыми) и западноангарскими хвойными.

Таким образом, колыбелью хвойных можно считать более дренированные местообитания экваториального пояса. Максимальное разнообразие современных хвойных и сейчас приходится на области с относительно сухим и теплым климатом [Florin, 1963]. Сейчас хвойные наиболее многочисленны по числу индивидов в северных внеэкваториальных гумидных областях, но разнообразие их там относительно невелико. Резко доминируют немногочисленные роды сосновых и таксодиевых, имеющих, несомненно, южное происхождение. С филогенетической и

флорогенетической точек зрения, хвойные леса современной Голарктики весьма примитивны¹⁴.

Большое число хвойных, распространенных в перми Субангарской области, можно использовать как аргумент против отнесения этой области к Ангарскому царству. Как отмечено выше, хвойные отсутствуют в типичной ангарской флоре Сибири. С другой стороны, субангарские хвойные существенно отличаются от еврамерийских и атлантических. Они представлены в большинстве своем различными родами и являются менее продвинутыми. В конце ранней и в поздней перми Субангарскую область населяли многие типично ангарские таксоны, в том числе, общие с Печорской провинцией.

Фитогеографическая близость более древних флор восточных районов Русской платформы и Приуралья может быть различной. К сожалению, об этих флорах можно судить лишь по палинологическим данным, которые свидетельствуют о более выраженном сходстве с еврамерийской флорой. Карбоновые миоспоровые комплексы Урала обладают многими чертами, сближающими их с еврамерийскими, прежде всего высоким содержанием квазисаккатной (или субсаккатной; термин «квазисаккатная» используется ниже для обозначения обоих) пыльцы голосеменных, которая преобладает в комплексах Урала и играет подчиненную роль в комплексах Европы. В миоспоровых комплексах верхов среднего и верхнего карбона Урала преобладает стриятная и нестриатная квазисаккатная пыльца, и они более сходны с пермскими комплексами Европы и Приуралья, чем с одновозрастными комплексами Европы [Чувашов, Дюпина, 1973; Чувашов и др., 1984]. Недоучет этого порождает стратиграфические ошибки. Миоспоровые комплексы того же облика прослежены дальше в Казахстан, где уже отмечавшаяся жаманбулакская свита, содержащая среднекаменноугольную морскую фауну, была ошибочно отнесена палинологами к артинскому–кунгурскому ярусам.

Очевидно, соответствующую территорию можно рассматривать как самостоятельную фитохорию (провинцию или область), которая может относиться к Еврамерийской области так же, как Субангарская область позднейшего периода – к области Ангарской. К сожалению, данные по миоспорам не позволяют судить о присутствии ангарских таксонов в этой каменноугольной фитохории. И миоспоровые комплексы того же состава, и растительные макроостатки известны в

жаманбулакской свите Джунгарии, где несомненные ангарские растения отсутствуют. В настоящее время эту фитохорию нельзя назвать «Субангарской». Есть название «Уральско-Казахстанская», ранее использованное Г.П. Радченко [1966] для ранней перми, которое можно временно применять до тех пор, когда будут получены более полные данные о пространственном распространении этой фитохории. Роль хвойных в уральско-казахстанской флоре была, вероятно, значительной, но квазисаккатную пыльцу, доминирующую в соответствующих миоспоровых комплексах могли продуцировать также Cordaitanthales, Dicranophyllales и древние Peltaspermales (в частности, Trichopityaceae).

Некоторые растения, характерные для перми Субангарской области, в том числе хвойные, могут быть дериватами Уральско-Казахстанской флоры карбона. В настоящее время это только догадка. Имеющиеся данные по флорам, занимающим промежуточное положение между флорами типично ангарскими и еврамерийскими, очень скудны, и заполнение этого пробела в наших знаниях является волнующей темой для будущих палеоботанических исследований.

Заключение

Результаты настоящей работы вместе с последними данными по европейскому и североамериканскому материалу существенно расширяют наши представления о разнообразии ранних хвойных. Это особенно касается женских фруктификаций и пыльцы. Интерпретация женского пазушного комплекса, предложенная Р.Флорином и широко распространившаяся в литературе, должна быть изменена. Наиболее существенное исправление состоит в том, что семенная чешуя произошла, скорее, в результате срастания семяножек, чем за счет стерильных частей предкового пазушного комплекса. Процесс образования семенной чешуи начался очень рано среди примитивных хвойных типа *Walchiostrobus-Ernestiodendron*. Отдельная группа хвойных, имеющая многочисленные семяножки существовала в течение всей перми и была характерна для Западной Ангариды. Некоторые ее члены продуцировали особую асаккатную пыльцу, неизвестную до того у ранних хвойных.

Вновь полученные данные не противоречат принимаемому в настоящее время выведению Pinales от Cordaitanthales. С другой стороны, Pinales оказываются в близком родстве с Dicranophyllales. Хвойные могли произойти от предковой раннекаменноугольной группы, у которой комбинировались признаки всех трех порядков.

¹⁴ На этом месте русский текст монографии обрывается. Окончание монографии публикуется в переводе с английского языка, который осуществлен по изданию 1997 года И.А. Игнатьевым. (Ред.).

Дальнейшая эволюция хвойных происходила в нескольких линиях, дивергировавших в течение перми. Одна линия вела к Voltziaceae и далее к большинству современных семейств. Другая линия дала начало тиссовым. Остальные представляли собой слепые ветви, прекратившие существовать до конца палеозоя или в раннем триасе.

Общая система ископаемых хвойных требует существенной ревизии. Надродовые таксоны должны быть основаны на родах, установленных по женским фруктификациям, для которых известны также ассоциирующие стерильные ветки, мужские фруктификации и пыльца. В качестве первого шага в этом направлении предложено семейство Lebachieaceae с двумя подсемействами. Семейство Voltziaceae должно быть заменено вновь установленным семейством, типифицированным женскими фруктификациями. Некоторые роды, занимающие ключевое положение в филогении хвойных, в частности *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* и *Voltzia*, также нуждаются как в эмендации, так и в подходящей типификации.

Хвойные впервые появились в хорошо дренированных местообитаниях гумидной климатической зоны. С середины карбона до середины мела они доминировали в аридных и семиаридных областях, где процессы угленакопления были подавлены. Лишь начиная с триаса хвойные становятся обычными элементами увлажненных местообитаний и гумидных климатических зон.

Пермские хвойные Западной Ангариды (Субангарской области) отличаются от козволюиро-

вавших экваториальных хвойных по систематическому составу, будучи менее продвинутыми. Некоторые из них могли быть дериватами уральско-казахстанской флоры карбона.

Благодарности

Автор признателен А.И. Бусловичу, А.В. Гоманькову, Ф.И. Енцовой, Г.А. Йоффе, В.Р. Лозовскому, М.Г. Миниху, И.С. Муравьеву, А.Г. Олферьеву, В.И. Розанову, А.Г. Шарову и М.А. Степаненко за предоставленный коллекционный материал, а А.В. Гоманькову и И.А. Игнатьеву за помощь в сборе образцов. Благодарность должна быть выражена М.Бартелю за помощь во время моей работы в Музее естественной истории (Берлин) и предоставление фотографий некоторых экземпляров. Автор благодарен также Т.А. Быковской, Н.К. Есауловой, Т.А. Искандерходжаеву, М.И. Радченко, К.З. Сальменову и Л.А. Савицкой за возможность посмотреть собранные ими коллекции. Л.Гротовель-Стамм и Г.-Й. Швайцеру автор признателен за плодотворное обсуждение и неопубликованную информацию о европейских хвойных, а Дж.Мэйпс — за предоставление данных по некоторым североамериканским хвойным. Особой благодарности заслуживает Б.Люгардон за проведенное им изучение пыльцы *Kungurodendron* под трансмиссионным электронным микроскопом. Ценную техническую помощь оказала М.А. Мейен.

Литература

- Варюхина Л.М., Канев Г.П., Колода Н.А., Молин Б.А., Фефилова Л.А. Корреляция разнофациальных разрезов перми севера европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — 160 с.
- Владимирович В.П. Типовая казанская флора Прикамья. — Л.: 1984. — 91 с. (Деп. в ВИНТИ. №4571-84)
- Глухова Л.В. О находке *Entsovia* в карбоне Тунгусского бассейна // Палеонтол. журн. — 1978. — №3. — С. 139–140.
- Головкинский Н.А. О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна // Мат-лы для геол. России. — 1869. — Т. 1. — С. 275–408.
- Гоманьков А.В. Палеоботаническая характеристика верхнетатарского подъяруса Русской платформы / Автореф. дисс. ... канд. геол.-минер. наук. — М., 1983. — 23 с.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав, распространение в поздней перми Евразии). — М.: Наука, 1986. — 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Горский В.П. К выделению кунгурского и уфимского ярусов в терригенных отложениях Предуралья Крайнего прогиба // Тр. Ин-та геол. и геохим. Уральск. фил. АН СССР. — 1970. — Вып. 88. — С. 25–31.
- Долуденко М.П., Костина Е.И. *Schizolepis fanica* — мезозойский представитель семейства Pinaceae // Бот. журн. — 1985. — Т. 70. — №4. — С. 464–471.
- Дуранте М.В. О соотношении верхнепермской флоры Наньшаня с одновозрастными ангарскими флорами // Палеонтол. журн. — 1980. — №1. — С. 125–135.
- Дюпина Г.В. Корреляция кунгурских отложений Среднего Приуралья по палинологическим данным. — Свердловск, 1984. — 58 с. (препринт Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР).
- Енцова Ф.И. Стратиграфия и корреляция пермских отложений севера Предуралья прогиба и северо-востока Русской платформы / Автореф. дисс. ... канд. геол.-минер. наук. — Л., 1970. — 28 с.
- Енцова Ф.И., Коновалова М.В., Сливкова Р.П., Тельнова В.Д. Пермские отложения севера Тимано-Печорской провинции и их нефтегазоносность // Нефтегаз. геол. и геофиз. Научн.-техн. сб. №6. — 1969. — С. 32–37.
- Енцова Ф.И., Коновалова М.В., Сливкова Р.П., Тельнова В.Д. Новые данные по стратиграфии и нефтегазоносности северных районов Тимано-Печорской провинции // Геол. и нефтегазоносн. сев.-вост. европ. части СССР. — 1972. — Вып. 2. — С. 145–158.
- Есаулова Н.К. Палеоботаническая характеристика казанского яруса в стратотипических разрезах Прикамья / Автореф. дисс. ... канд. геол.-минер. наук. — Казань, 1984. — 16 с.

- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР // Тр. ПИН АН СССР. – 1955. – Т. 46. – С. 3–185.
- Залесский М.Д. Пермская флора Уральских предгорий Ангариды. Атлас // Тр. Геол. ком. – 1927. – Вып. 176. – С. 1–52, 46 табл.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. О выделении бардинского яруса в «артинских» отложениях Урала // Докл. АН СССР. – 1940. – Т. 26. – №6. – С. 595–598.
- Залесский Ю.М. Новые представители палеозойской фауны Урала и Приуралья и их геологический возраст // Ежегодн. Всес. Палеонтол. об-ва. – 1956. – Т. 15. – С. 274–303.
- Залесский Ю.М. Использование ископаемых насекомых в стратиграфических исследованиях Урала и Предуралья // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1957. – №10. – С. 67–76.
- Зимина В.Г. Хвойные из верхней перми Южного Приуралья // Палеонтол. журн. – 1983. – №1. – С. 111–119.
- Золотова В.П., Девингаль В.В., Хурсик В.З., Ехлаков Ю.А., Ширинкина А.П., Грайфер Б.И. Биостратиграфия нижнепермских отложений Пермского Приуралья // Тр. Камск. фил. Всес. науч.-исслед. геол.-развед. нефт. ин-та. – 1973. – Вып. 118. – С. 49–135.
- Зоричева А.И., Седова М.А. Спорово-пыльцевые комплексы верхнепермских отложений некоторых районов севера европейской части СССР // Мат-лы по палинологии и стратиграфии / Сб. ст. – М.: Госгеолтехиздат, 1954. – С. 160–201.
- Кашеварова Н.П. Новые данные о стратиграфии верхнепермских отложений Тимано-Печорской области по остракодам // Тез. докл. расширенного пленума Постоянн. комисс. МСК по пермск. системе (3–7 сент. 1973 г), г. Казань. – Казань: Изд. Казанск. ун-та, 1973. – С. 116–119.
- Круглов М.В. Геологическая карта района Суксунского завода западного склона Среднего Урала (пл. 0-40-XI-SW) // Тр. Всес. геол.-развед. объедин. – 1933. – Вып. 279. – С. 3–39.
- Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Тр. ПИН АН СССР. – 1971. – Т. 130. – С. 294–308.
- Мейен С.В. Основные проблемы палеофлористики карбона и перми // Стратиграфия. Палеонтология. Т. 3. – М., 1972. – С. 94–107 (Итоги науки и техн. ВИНТИ АН СССР).
- Мейен С.В. Систематика, филогения и экология проперидофитов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 4. – С. 72–84.
- Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43. – №3. – С. 303–323.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. – М., 1986. – 141 с. (Деп. в ВИНТИ. №3405-B86).
- Молин В.А., Калашиников Н.В., Колода Н.А., Мельников С.О. Новые данные по палеонтологической характеристике верхнепермских отложений полуострова Канин // Тр. Ин-та геол. Коми фил. АН СССР. – 1983. – Вып. 43. – С. 7–25.
- Молин В.А., Колода Н.А. Верхнепермские спорово-пыльцевые комплексы севера Русской платформы. – Л.: Наука, 1972. – 100 с.
- Москалёва Е.Я. К распространению ископаемой флоры в районе средней полосы Западного Приуралья // Уч. зап. Пермск. ун-та. – 1940. – Т. 3. – Вып. 3. – С. 141–146.
- Муравьев И.С., Коновалова М.В., Иоффе Г.А. Казанские отложения Западного Притиманья // Мат-лы по рег. геол. – Казань: Изд. Казанск. ун-та, 1975. – С. 20–30.
- Наливкин В.Д. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрезано-Сылвенской депрессии // Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та. Нов. сер. – 1949. – Вып. 46. – С. 1–205.
- Обоничкая Е.К. Спорово-пыльцевые комплексы вулканогенных отложений центральной части Тунгусской синеклизы // Тр. Томск. ун-та. – 1974. – Т. 232. – С. 160–165.
- Оборин А.А., Хурсик В.З. Литофации нижнепермских отложений Пермского Предуралья // Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-т. Камск. отд. Научн. тр. – 1973. – Вып. 118. – С. 151–183.
- Пермяков В.В. Геологический очерк верхнепалеозойских отложений верхнего течения реки Сылвы от Сылвинского завода до гор. Кунгура // Тр. Уральск. н.-и. ин-та геол., развед. и исслед. минер. сырья. – 1938. – Вып. 1. – С. 55–82.
- Плотников М.А., Молин В.А. Верхнепермские и триасовые отложения Западного Притиманья. – Л.: Наука, 1969. – 107 с.
- Порфирьев Г.С. Нижнепермские отложения. Волго-Уральская нефтеносная область // Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та. – 1963. – Вып. 209. – С. 3–287.
- Радченко Г.П. Наземная флора (распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование) // Стратиграфия СССР. Пермская система. – М.: Недра, 1966. – С. 447–460.
- Рассказова Е.С. Хвойные в перми Тунгусского бассейна // Сб. ст. по палеонтол. и биостратигр. н.-и. ин-та геол. Арктики. – 1963. – Вып. 31. – С. 72–78.
- Рачитский В.И. О стратиграфическом положении некоторых местонахождений ископаемой фауны наземных позвоночных дейноцефалового комплекса // Геол., геохим. и разработка нефти и газ. месторожд. – Куйбышев, 1969. – С. 64–68.
- Савицкая Л.И., Исхандарходжаев Т.А. Описание растений и некоторые материалы к истории развития растительности в позднем палеозое Средней Азии // Стратигр. каменноуг. и пермск. континент. отложен. Восточного Узбекистана и прилегающих территорий. – Ташкент: ФАН, 1984. – С. 68–80.
- Сикстель Т.А., Савицкая Л.И., Исхандарходжаев Т.А. Растения среднего карбона, верхнего карбона и нижней перми Ферганы // Биостратиграфия верхнего палеозоя горного обрамления Южной Ферганы. – Ташкент: ФАН, 1975. – С. 77–144.
- Станиславский Ф.А. Ископаемая флора и стратиграфия верхнетриасовых отложений Донбасса. (Рэтская флора с. Райского). – Киев: Наукова думка, 1971. – 173 с.
- Станиславский Ф.А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. – Киев: Наукова думка, 1976. – 257 с.
- Тельнова В.Д. Корреляция разнофациальных отложений перми севера Предуральяского прогиба и северо-востока Русской платформы по спорово-пыльцевым комплексам // Палинология протерофита и палеофита. – М.: Наука, 1974. – С. 165–168.
- Тэфанова Т.А. Казанская флора низовьев Камы // Уч. зап. Казанск. ун-та. – 1963. – Т. 123. – Кн. 5. – С. 76–82.
- Тэфанова Т.А. Казанская флора района Тарловки на Каме // Геология Поволжья и Прикамья. – Казань: Изд. Казанск. ун-та, 1971. – С. 74–122.

- Тихвинская Е.И. Стратиграфия красноцветных отложений востока Русской платформы. Т. 1 // Уч. зап. Казанск. ун-та. – 1946. – Т. 106. – Кн. 4. – Вып. 16. – 318 с.
- Тихвинская Е.И. Стратиграфия красноцветных пермских отражений востока Русской платформы. Т. 2. // Уч. зап. Казанск. ун-та. – 1952. – Т. 112. – Кн. 2. – Вып. 19. – С. 1–135.
- Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала. Приняты III Уральским межведомственным стратиграфическим совещанием 8 апреля 1977 г. и утверждены Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 января 1978 г. Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Матлы и решения III Уральского межведомственного стратиграфического совещания. Свердловск, 1977 г. Рассмотрено и утверждено Межведомственным комитетом СССР 30 января 1978 г. – Свердловск, 1980. – Ч. I. – 153 с. – Ч. II. – 134 с.
- Фори Н.Н. Пермские отложения. Уфимская свита и казанский ярус. Волго-Уральская нефтеносная область // Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та. Нов. сер. – 1955. – Вып. 92. – С. 3–156.
- Чепиков К.Р. К вопросу о расчленении верхнепермских красноцветов по фауне Tetrapoda // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1946. – №4. – С. 123–130.
- Чепиков К.Р. О границе верхней и нижней перми на Русской платформе // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 61. – №2. – С. 341–343.
- Чувашов Б.И., Дютина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала // Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. – 1973. – Вып. 105. – С. 1–208.
- Чувашов Б.И., Иванова Р.М., Колчина А.Н. Верхний палеозой восточного склона Урала. Стратиграфия и геологическая история. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. – 230 с.
- Чудинов П.К. Ранние терапсиды. – М.: Наука, 1983. – 227 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 202).
- Шмальгаузен И.Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений // Тр. Геол. ком. – 1887. – Т. 2. – №4. – С. 1–30.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горноизвестковой и медистосланцевой формаций России. – СПб.: Типогр. Я.Ионсона, 1854. – 245 с.
- Эйхвальд Э.И. Атлас к палеонтологии России. Древний период. – СПб., 1854. 23 табл.
- Anderson H.M. *Podozamites* and associated cones and scales from the Upper Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa // Palaeont. Afr. – 1978. – V. 21. – P. 57–77.
- Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Prodomus of South African megaflores from Devonian to Lower Cretaceous. – Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. – 423 pp.
- Andrews H.N. Index of generic names of fossil plants, 1820–1965 // Geol. Surv. Bull. – 1970. – 130C. – P. 1–354.
- Archangelsky S. Aspectos evolutivos de las coníferas gondwanicas del Paleozoico // Bull. Sci. – 1985. – Vol. 8. – P. 115–124.
- Ash S.R. Late Triassic plants from the Chinle Formation in north-eastern Arizona // Palaeontology. – 1972. – Vol. 15. – №4. – P. 598–618.
- Beck G.B. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution // Niklas K. (Ed.). Paleobotany, paleoecology and evolution. Vol. 1. – N.Y.: Praeger, 1981. – P. 193–230.
- Bharadwaj D.C. The organisation in pollen grains of some early conifers // Palaeobotanist. – 1963–1964. – Vol. 12. – №1. – P. 13–27.
- Bharadwaj D.C. On the classification of gymnospermous spores dispersae // B.Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Publ. – 1974. – №4. – P. 7–52.
- Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. – N.Y.: Macmillan, 1971. – 560 pp.
- Bohlin B. Late Palaeozoic plants from Yüerhchung, Kansu, China // Repts. Sci. Exped. to N.-W. provinces of China under the leadership of Dr. Sven Hedin. The Sino-Swed. Exped. – 1971. – Publ. 51. – IV. Palaeobotany. – 1, pt. I, 150 pp.; pt. II (plates).
- Bohlin B. Four localities with Late Palaeozoic plants in the Chinese provinces Kansu and Kokonor // Repts. Sci. Exped. to N.-W. provinces of China under the leadership of Dr. Sven Hedin. The Sino-Swed. Exped. – 1976. – Publ. 53. – IV. Palaeobotany. – 2, pt. I, 167 pp.; pt. II (plates).
- Chalonier W.G. The evolution of miospore polarity // Geosci. Man. – 1970. – Vol. 1. – P. 47–56.
- Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia* Florin from the Val Gardena formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Goepfert) Schimper // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1984. – Vol. 41. – P. 51–166.
- Delevoryas T., Hope R.C. Fertile coniferophyte remains from the late Triassic Deep River basin, North Carolina // Amer. J. Bot. – 1973. – Vol. 60. – №8. – P. 810–818.
- Dilcher D.L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. – 1974. – Vol. 40. – №1. – P. 1–157.
- Dobruskina I.A. Triassic conifers as the basis for stratigraphical correlation // Geobios. – 1984. – №17. – Fasc. 6. – P. 861–863.
- Doubinger J., Langiaux J. Un faux problème: la limite Stéphanien/Autunien // C.R. Acad. Sci. Paris. Ser. 2. – 1982. – T. 294. – №6. – P. 395–398.
- Ebanks W.J., Brady L.L., Heckel Ph.H., O'Connor H.G., Sanderson G.A., West R.R., Wilson F.W. The Mississippian and Pennsylvanian (Carboniferous) systems in the United States – Kansas // Geol. Surv. Profess. Pap. – 1979. – 1110Q. – P. Q1–Q30.
- Eichwald E.I. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie. Vol. 1. Pt. 1. – Stuttgart: Librairie et imprimerie de S.Schweizerbart, 1855. – XIX+268 pp.
- Eichwald E.I. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie. Vol. 1. Sect. 1. – Stuttgart: Librairie et imprimerie de S.Schweizerbart, 1860. – XIX+681 pp.
- Fischer de Waldheim G. Note sur les plantes fossiles du système permien recueillies par le cap. Planer // Bull. Soc. Nat. Moscou. – 1847. – T. 20. – №4. – P. 513–516.
- Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica. Abt. B. – Bd 85. – 1938. – H. 1. – S. 1–62; 1939. – H. 2–4. – S. 63–242; 1940. – H. 5. – S. 243–363; 1944a. – H. 6. – S. 365–456; 1944b. – H. 7. – S. 457–654; 1945. – H. 8. – S. 655–729.
- Florin R. Evolution in Cordaites and Conifers // Acta horti bergiani. – 1951. – Vol. 15. – №11. – P. 285–338.
- Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space // Acta horti bergiani. – 1963. – Vol. 20. – №4. – P. 121–312.
- Florin R. Ueber *Ortiseia leonardii* n. gen. et sp., eine Konifere aus den Grödenen Schichten in Alto Adige (Südtirol) // Mem. geopaleontol. Univ. Ferrara. – 1964. – T. 1. – №1. P. 3–11.

- Foster C.B. Permian plant microfossils of the Blair Athol Coal measures, Baralaba Coal measures, and basal Rewan Formation of Queensland // Geol. Surv. Queensland. – 1979. – Publ. 372. – Palaeont. pap. 45. – P. 1–154.
- Foster C.B. *Jugasporites* Leschik 1956, a Late Palaeozoic operculate pollen genus // Mem. Ass. Australas. Palaeontol. – 1983. – 1. – P. 327–338.
- Geinitz H.B. Nachträge zur Dyas I // Mitt. Kgl. Min.-Geol. u. Prähist. Mus. Dresden. – 1880. – Bd 30. – H. 3. – S. 1–46.
- Goeppert H.R. Monographie der fossilen Coniferen // Holland. Maatsch. Wetensch. Natuurk. Verh. – 1850. – Bd 6. – S. 1–286.
- Goeppert H.R. Die fossile Flora der permischen Formation // Palaeontographica. – 1864–1865. – Bd 12. – S. 1–224.
- Gothan W., Nagalhard K. Kupferschieferpflanzen aus dem niederrheinischen Zechstein // Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. – 1921–1923. – Bd 42. – H. 1. – S. 440–460.
- Grand'Eury C. Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France // Mém. Acad. Sci., Inst. Hatur. France. – 1877. – T. 24. – №1. – P. 1–624.
- Grauvogel-Stamm L. La flore du grès à *Voltzia* (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique // Univ. L. Pasteur de Strasbourg, Inst. Geol., Mém. – 1978. – №50. – 225 p.
- Grauvogel-Stamm L., Schaarschmidt F. Zur Morphologie und Taxonomie von *Masculostrobus* Seward und anderen Formgattungen peltater männlicher Koniferenblüten // Senckenberg. Lethaea. – 1979. – Bd 60. – №1/3. – S. 1–37.
- Gu, Zhi. [Li Xingxue, Deng Longhua, Zhou Zhiyan, Xuren (=Hsu, J.), Zhu Jianan]. Palaeozoic plants from China // Fossil plants of China. Vol. 1. – Peking: Sci. Press, 1974. – 226 pp.
- Guédès M., Dupuy P. Morphology of the seed-scale complex in *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) // Bot. J. Linn. Soc. – 1974. – Vol. 68. – №2. – P. 127–141.
- Harris T.M. Naming a fossil conifer // J. Sen Memorial Volume. – Calcutta, 1969. – P. 243–252.
- Harris T.M. The Mesozoic gymnosperms // Pev. Palaeobot. Palynol. – 1976. – Vol. 21. – №1. – P. 119–134.
- Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. V. Coniferales // Brit. Mus. (Nat. Hist.). – 1979. – Publ. 803. – P. 1–166.
- Hart G.F. Permian palynofloras and their bearing on continental drift // Soc. Econ. Paleontol. Mineral. – 1974. – Spec. publ. №21. – P. 148–164.
- Kozur H. Beiträge zur Stratigraphie des Perms. Teil III(2): Zur Correlation der überwiegend kontinentalen Ablagerungen des obersten Karbons und Perms von Mittel- und Westeuropa // Freiberg. Forschungsh. – 1980a. – C348. – S. 69–172.
- Kozur H. Die Correlation des Rotliegenden und Zechsteins von Mittel- und Westeuropa mit der marinen Standardgliederung // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. – 1980b. – Bd 9. – №10. – S. 353–371.
- Kutorga S. Zweiter Beitrag zur Palaeontologie Russlands // Verh. Mineral. Ges. St.-Petersburg. – 1844. – S. 63–82.
- Ludwig R. Pflanzen aus dem Rotliegenden im Government Perm. Palaeontographica. – 1863. – Bd 10. – Lief. 6. – S. 270–275.
- Mädler K. *Ullmannia*-Blätter und andere Koniferenreste aus dem Zechstein der Bohrung Friedrich Heinrich 57 // Geol. Jahrbuch. – 1957–1958. – Bd 73. – S. 75–90.
- Maheshwari H.K., Meyen S.V. *Cladostrobus* and the systematic of cordaitalean leaves // Lethaia. – 1975. – Vol. 8. – №2. – P. 103–123.
- Mapes G., Rothwell G.W. Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from Late Palaeozoic limestones of Kansas // Palaeontology. – 1984. – Vol. 27. – Pt. 1. – P. 69–94.
- Menning M. Fortschritte des Paläomagnetismus im Perm Mitteleuropas // Z. geol. Wiss. Berlin. – 1981. – Bd 9. – №11. – P. 1247–1252.
- Meyen S.V. *Phyllothea*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. – 1971. – Bd 133. – Lief. 1–3. – P. 1–33.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. – 1976. – Bd 157. – Lief. 5–6. – P. 112–157.
- Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // Palaeobotanist. – 1976–1978. – Vol. 25. – P. 298–313.
- Meyen S.V. An attempt at a radical improvement of suprageneric taxonomy of fossil plants // Phyt. – 1978a. – Vol. 1. – P. 76–86.
- Meyen S.V. Die Karbon-Floren. Die Perm-Floren // V.A. Vakhrameev, I.A. Dobruskina, S.V. Meyen, E.D. Zaklinskaja. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. – Jena: G. Fischer Verlag, 1978b. – S. 26–100.
- Meyen S.V. Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. – Vol. 28. – №2. – P. 191–201.
- Meyen S.V. Some true and alleged Permian conifers of Siberia and Russian platform and their alliance // Palaeobotanist. – 1981. – Vol. 28–29. – P. 151–176.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. – 1982. – Vol. 7. – №1. – P. 1–109.
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. – 1984. – Vol. 50. – №1. – P. 1–111.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1997. – Vol. 96. – P. 351–447.
- Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostotchkia* Chachlov (upper Palaeozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order Dicranophyllales (Pinopsida) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1986. – Vol. 47. – P. 205–233.
- Mickle J.E., Rothwell G.W. Permineralized *Alethopteris* from the Upper Pennsylvanian of Ohio and Illinois // J. Paleontol. – 1982. – Vol. 56. – №2. – Pt. 1. – P. 392–402.
- Millay M.A., Taylor T.N. Morphological studies of Palaeozoic saccate pollen // Palaeontographica. Abt. B. – 1974. – Bd 147. – P. 75–99.
- Miller C.N. Mesozoic conifers // Bot. Rev. – 1977. – Vol. 43. – №2. – P. 217–280.
- Miller C.N. Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1982. – Vol. 37. – №1/2. – P. 99–114.
- Oestry-Stidd L.L., Stidd B.M. Paracytic (syndetocheilic) stomata in Carboniferous seed ferns // Science. – 1976. – Vol. 193. – №4248. – P. 156–157.
- Pant D.D. Early conifers and conifer allies // J. Ind. Bot. Soc. – 1977. – Vol. 56. – №1. – P. 23–37.
- Pant D.D., Nautiyal D.D. On the structure of *Buriadia heterophylla* (Feistmantel) Seward & Sahni and its fructification // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. – 1967. – Vol. 252. – P. 27–43.

- Pettitt J.M. Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol. – 1966. – Vol. 13. – №4. – P. 221–257.
- Potonié R., Schweitzer H.-J. Der Pollen von *Ullmannia frumentaria* // Paläontol. Z. – 1960. – Bd 34. – №5. – S. 27–39.
- Radczenko G.P., Lyuber A.A., Kishina E.M., Neustrueva I.Yu., Obonitskaya E.K., Ochev V.G., Ponomarenko A.G., Romanovskaya G.M., Saidakovskiy L.Ya., Spasskaya I.S. Floral and faunal changes in non-marine facies at the Permian-Triassic boundary, USSR // Canad. Soc. Petrol. Geol. Mem. – 1973. – №2. – P. 655–661.
- Read C.B., Mamay S.H. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States // Geol. Surv. Prof. Pap. – 1964. – №454-K. – P. 1–19.
- Reihmann M.A., Schabillion J.T. Cuticles of two species of *Alethopteris* // Am. J. Bot. – 1976. – Vol. 63. – P. 1039–1046.
- Roselt G. Eine neue männliche Gymnospermenfruktifikation aus dem Unteren Keuper von Thüringen und ihre Beziehungen zu anderen Gymnospermen // Wiss. Z. Fr.-Schiller-Univ. Jena. Math.-naturwiss. Reihe. – 1955–1956. – Bd 5. – №1/2. – S. 75–119.
- Roselt G. Neue Koniferen aus dem Unteren Keuper und ihre Beziehungen zu verwandten fossilen und rezenten // Wiss. Z. Fr.-Schiller-Univ. Jena. Math.-naturwiss. Reihe. – 1957–1958. – Bd 7. – №4–5. – S. 387–409.
- Rothwell G.W. *Cordaianthus duquesnensis* sp. nov., anatomically preserved ovulate cones from the Upper Pennsylvanian of Ohio // Amer. J. Bot. – 1982a. – Vol. 69. – №2. – P. 239–247.
- Rothwell G.W. New interpretation of the earliest conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1982b. – Vol. 37. – №1/2. – P. 7–28.
- Scheuring B.W. «Protosaccate» Strukturen, ein weitverbreitetes Pollenmerkmal zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. – 1974. – Bd 4. – №2. – S. 1–30.
- Schweitzer H.-J. Die Makroflora des nieder-rheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinl. Westf. – 1960. – Bd 6. – S. 1–46.
- Schweitzer H.-J. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica. Abt. B. – 1963. – Bd 113. – Lief. 1–4. – S. 1–29.
- Scott A.C., Chaloner W.G. The earliest fossil conifer from the Westphalian B of Yorkshire // Proc. Roy. Soc. London. – 1983. – Vol. B220. – P. 163–182.
- Setlik J. Les représentants du genre *Lebachia* Florin dans les dépôts anté-Autuniens de Bohême // Bull. Soc. Belg. Géol. – 1975–1976. – Vol. 84. – №1. – P. 43–46.
- Stonley H.M.M. The Upper Permian flora of England // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. – 1958. – Vol. 3. – №9. – P. 295–337.
- Stubblefield S., Banks H.P. The cuticle of *Drepanophycus spinaeformis*, a long-ranging Devonian lycopod from New York and Eastern Canada // Amer. J. Bot. – 1978. – Vol. 65. – №1. – P. 110–118.
- Surange K.R., Singh P. The seeds of *Walkomiella indica* – a conifer from the Lower Gondwanas of India // Curr. Sci. – 1952. – Vol. 21. – P. 40–41.
- Taylor T.N. *Lasiostrobus* gen. n., a staminate strobilus of gymnospermous affinity from the Pennsylvanian of North America // Amer. J. Bot. – 1970. – Vol. 57. – №6. – Pt. 1. – P. 670–690.
- Taylor T.N., Millay M.A. The ultrastructure and reproductive significance of *Lasiostrobus* microspores // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1977. – Vol. 23. – №2. – P. 129–137.
- Thomas B.A., Brack-Hanes S.D. A new approach to family groupings in the lycophytes // Taxon. – 1984. – Vol. 33. – №2. – P. 247–255.
- Townrow J.A. On *Rissikia* and *Mataia* podocarpaceous conifers from the Lower Mesozoic of Southern lands // Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania. – 1967a. – Vol. 101. – P. 103–136.
- Townrow J.A. On *Voltziopsis*, a Southern conifer of Lower Triassic age // Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania. – 1967b. – Vol. 101. – P. 173–188.
- Ullrich H. Zur Stratigraphie und Paläontologie der marin beeinflussten Randfazies des Zechsteinbeckens in Ostthüringen und Sachsen // Freiberg. Forschungsh. – 1964. – C169. – S. 1–163.
- Visscher H. The Permian and Triassic of the Kingscourt outliers, Ireland. A palynological investigation related to regional stratigraphical problems in the Permian and Triassic of Western Europe // Geol. Surv. Ireland. – 1971. – Spec. pap. №1. – P. 1–114.
- Wagner R.H., Bowman M.B.J. The position of the Bashkirian/Moscovian boundary in West European chronostratigraphy // Newslet. Stratigr. – 1983. – Vol. 12. – №3. – P. 132–161.
- Walton J. On the structure of a Palaeozoic cone-scale and the evidence it furnishes of the primitive nature of the double cone-scale in conifers // Mem. a. Proc. Manch. Lit. Philos. Soc. – 1928. – Vol. 73. – P. 1–6.
- Weigelt J. Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment // Fortschr. Geol. Palaeontol. – 1928. – Bd 6. – H. 19. – S. 395–592.
- White D. Flora of the Hermit Shale, Grand Canyon, Arizona // Carnegie Inst. Washington. – 1929. – Publ. 405. – P. 1–221.
- Zalessky M.D. Sur les debris de nouvelles plantes permienues // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. – 1929. – №7. – С. 677–689.
- Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Пробл. палеонтол. – 1937. – Т. II–III. – С. 37–101.
- Zalessky M.D. Végétaux permienus du Bardien de l'Oural // Пробл. палеонтол. – 1939. – Т. V. – С. 329–374.

Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

Фиг. 1–12. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, Чекарда-1; эпидермальное строение листьев вегетативных побегов: 1 – преп. №3737/240-А, пункт 2; крупный субапикальный трихоподий на нижней эпидерме листа (×300); 2 – преп. №3737/15А-А, пункт 2; верх-

няя кутикула, часть устьичной полосы с трихоподием (в центре) (×300); 3 – преп. №3737/112В, пункт 2; верхняя кутикула, участки одной и той же устьичной полосы с многочисленными папиллами (слева) и без папилл с трещиноватой кутикулой периклиальных стенок (справа) (×300); 4 – тот же пункт; верхняя кутикула, устьичная полоса, трещиноватая кутикула периклиальных стенок (×300); 5, 6 – преп.

№3737/240-Л, пункт 1; верхняя кутикула; устьице, сфотографированное с разными фокусами; папиллы на побочных клетках (5) и замыкающие клетки (6) ($\times 1000$); 7 – преп. №3737/112А, пункт 18; верхняя кутикула; устьица, не выделяющиеся кутинизацией побочных клеток ($\times 300$); 8 – преп. №3737/112А, пункт 22; развертка кутикулы листа в верхушке; в середине – слившиеся папиллозные устьичные полосы; черные полосы – края листа ($\times 30$); 9 – преп. №3737/110а; нижняя кутикула с субапикальным трихоподием и группой клеток вокруг него (слева) ($\times 100$); 10 – преп. №3737/110; край листа; справа – нижняя кутикула с дифференциальной кутинизацией периклинальных стенок у разных клеток ($\times 100$); 11 – преп. №3737/112В, пункт 13; верхняя кутикула; устьичная полоса с сильно папиллозными клетками ($\times 300$); 12 – преп. №3737/112В, пункт 12; нижняя кутикула с щелевидными прорывами ($\times 100$).

Таблица 2

Фиг. 13–25. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, Чекарда-1; полиспермы: 13, 14 – голотип №3737/259; сложный полисперм (13 – $\times 1$, 14 – $\times 3$); 15 – преп. №3737/149-А, пункт 25; эпидермальное строение брактее у края; слева – верхняя кутикула, справа – нижняя кутикула с щелевидными прорывами, видны краевые волоски ($\times 100$); 16 – преп. №3737/149а, пункт 33; единственный волосок на семяножке (см. табл. 3, фиг. 29; рис. 52 у стрелки) ($\times 300$); 17 – тот же пункт; оцеллы на краю той же семяножки ($\times 300$); 18 – тот же преп., пункт 6; кутикула нижней части пазушного комплекса, стерильные чешуи с зубчатым верхним краем ($\times 50$); 19 – преп. №3737/149-В, пункт 4; нижняя кутикула брактее ($\times 100$); 20 – преп. №3737/149аА, пункт 22; устьице и клетки с оцеллами в нижней части семяножки ($\times 300$); 21 – преп. №3737/149аВ, пункт 3А; верхняя кутикула брактее; устьичная полоса с папиллозными клетками и сильной кутинизацией побочных клеток, слева трихоподий ($\times 300$); 22 – преп. №3737/149-В, пункт 2; верхняя кутикула брактее, устьица с меньшей кутинизацией побочных клеток ($\times 300$); 23 – преп. №3737/149-А, пункт 25; нижняя кутикула брактее с щелевидными прорывами, слева край с волосками ($\times 100$); 24 – преп. №3737/168, пункт 10А; устьичные ряды на верхней кутикуле стерильного листа, принадлежащего оси под полиспермом ($\times 100$); 25 – преп. №3737/149аС, пункт 14; извилистые швы над радиальными стенками клеток в нижней части пазушного комплекса ($\times 1000$).

Таблица 3

Фиг. 26–33. *Kungurodendron sharovii* S.Meyen, Чекарда-1; фруктификация: 26 – экз. №3773/559; изолированный пазушный комплекс с опавшими семенами, стереопара (= рис. 5, А, реконструкция на рис. 22, В) ($\times 5$); 27 – преп. №3737/259-1 (голотип); верхушка фуникулодия с рубцом абортивного семезачатка ($\times 30$); 28 – преп. №3737/149а, пункт 33; апикальный семенной рубец на семяножке ($\times 100$); 29 – та же семяножка (= рис. 5, Е) ($\times 30$); 30 – преп. №3737/149аВ, пункт 1; фуникулодий с рубцом абортивного семезачатка ($\times 30$); 31 – преп. №3737/149-В, пункт 3; развертка кутикулы фуникулодия, сверху – рубец абортивного семезачатка ($\times 50$); 32 – экз. №3737/176; микростробил, общий вид ($\times 2$); 33 – то же, деталь средней части ($\times 5$).

Фиг. 34–43. Пыльца из того же микростробила, преп. №3737/176: 34 – пункт 21 (I); лодочковидно сложенное зерно ($\times 500$); 35 – пункт 21 (II), несвернутое зерно с небольшим отслоением эскины слева (= рис. 6, Е) ($\times 500$); 36 – пункт 17; проксимальная сторона с двулучевой щелью (= рис. 6, А) ($\times 500$); 37 – то же зерно; средний фокус ($\times 500$); 38 – то же зерно; фокус на сетку дистальной стороны ($\times 500$); 39 – пункт 31 (I); тонкая сетчатость вблизи экватора ($\times 1400$); 40 – пункт 19 (II); более грубая сетка дистальной стороны и колумеллятноподобная эскина (= рис. 6, В) ($\times 1400$); 41 – пункт 28; сетка с крупными ячейками ($\times 1400$); 42 – пункт 26 (I); проксимальная щель, мешковидное отслоение эскины (= рис. 6, D) ($\times 1400$); 43 – пункт 31 (III); сетка с крупными ячейками и хорошо различимыми колумеллятоподобными элементами в виде мелких черных точек ($\times 1400$).

Таблица 4

Фиг. 44–47. *Cyparissidium entsovae* S.Meyen, голотип, Шапкина: 44 – преп. №3775/117-2, пункт 2; развертка кутикулы обеих сторон листа, слева – нижняя кутикула, справа – верхняя кутикула с двумя устьичными полосами ($\times 50$); 45 – тот же пункт; часть папиллозной устьичной полосы (слева) ($\times 300$); 46 – тот же пункт; нижняя кутикула от края (слева) до оси листа (более темная полоса справа) ($\times 100$); 47 – тот же преп., пункт 5; остроконечие на верхушке листа ($\times 230$).

Фиг. 48. *Kungurodendron* ? sp. SVM-1, преп. №3775/117(4, 5, 6), пункт 2; Шапкина; пыльца на кутикулярной мембране семезачатка ($\times 230$).

Фиг. 49–53. Пыльца, ассоциирующая с *Cyparissidium entsovae* S.Meyen и *Kungurodendron* ? sp. SVM-1: 49 – преп. №3775/115-а, пункт 5; лодочковидно свернутое зерно ($\times 500$); 50 – преп. №3775/115, пункт 2; слабо свернутое зерно (= рис. 6, I) ($\times 500$); 51 – то же зерно; фокус на проксимальную щель, дифференциальный интерференционный контраст ($\times 1000$); 52 – то же; фокус на перфорацию на дистальной стороне; 53 – преп. №3775/115а, пункт 4; лодочковидно сложенное зерно (= рис. 6, J), фокус на дистальную сторону ($\times 1000$).

Фиг. 54. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen, преп. №4577/223-1, пункт 4; Вымь-1; пыльцевое зерно, обращенное более гладкой проксимальной стороной вверх (= рис. 9, G) ($\times 500$).

Таблица 5

Фиг. 55–65. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen; Вымь-1 (фиг. 55–62, 64), Вымь-2 (фиг. 63, 65): 55 – экз. №4577/207-2; общий вид голотипа (= рис. 9А) ($\times 1$); 56 – экз. №4577/207-1; облиственная часть побега, несущего сложный полисперм (= рис. 9, С) ($\times 2$); 57 – преп. №4577/207-1; кутикула, стерильных чешуй в верхней части бокового полисперма ($\times 10$); 58 – экз. №4577/223-1; боковые полиспермы в верхней части сложного полисперма (= рис. 9, D) ($\times 3$); 59 – экз. №4577/201; облиствление оси, несущей сложный полисперм ($\times 1$); 60 – то же, деталь ($\times 2$); 61 – голотип, преп. №4577/207-2, пункт 2; мегаспоровая мембрана и фрагменты кутикулярных мембран нуцеллуса и интегумента, наверху – пыльцевое зерно ($\times 100$); 62 – то же пыльцевое зерно ($\times 500$); 63 – экз. №4100/193-1; край микростробила с выступающими микроспорофиллами

и спорангиями ($\times 10$); 64 – экз. №4577/206; вегетативные побеги ($\times 2$); 65 – экз. №4100/193-1; микростробилы на концах ветвящейся оси ($\times 1$).

Таблица 6

Фиг. 66–74. *Timanostrobus muravievii* S.Meyen; Вымь-2 (фиг. 66–71), Вымь-1 (фиг. 72–74): 66 – преп. №4100/193-1, пункт 30; пыльца из спорангия; фокус частью на перфорацию на дистальной стороне, частью на тонкозернистую структуру вблизи экватора на проксимальной стороне, дифференциальный интерференционный контраст ($\times 1000$); 67 – то же; фокус на проксимальную щель; 68 – преп. №4100/193-1, пункт 14; в различной степени свернутая пыльца из спорангия ($\times 300$); 69 – преп. №4100/193-1, пункт 19; частично свернутая пыльца из спорангия (= рис. 6, К) ($\times 500$); 70 – то же зерно; фокус на проксимальную щель ($\times 1400$); 71 – то же зерно; фокус на дистальную сторону, дифференциальный интерференционный контраст ($\times 1000$); 72 – преп. №4577/198-1, пункт 1; кутикула вегетативных листьев, устьица (устьице у края слева см. на рис. 10, D) ($\times 300$); 73 – тот же пункт с меньшим увеличением ($\times 100$); 74 – тот же преп., пункт 2; кутикулярные краевые зубчики ($\times 100$).

Фиг. 75–77. *Concholepis harrisii* S.Meyen; Вымь-1: 75 – экз. №4100/201А-7; отдельный пазушный комплекс с краевыми фестонами ($\times 5$); 76 – экз. №4577/216А-2; пазушные комплексы и небольшие фрагменты брактеей (= рис. 13, С); уголь не очищен ($\times 3$); 77 – экз. №4577/216В-2; часть противотпечатка того же экз. (= рис. 103), видны оттиски абаксиальных придатков ($\times 3$).

Таблица 7

Фиг. 78, 79. *Concholepis harrisii* S.Meyen; Вымь-1: 78 – экз. №4100/61; ассоциирующие вегетативные побеги; внизу проблематичные укороченные побеги ($\times 1$); 79 – голотип №3974/27а-1 ($\times 1$).

Фиг. 80–82. *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S.Meyen; Чекарда-1; 80 – преп. №3737/64А, пункт 4; остроконечие на верхушке листа ($\times 50$); 81 – тот же преп., пункт 6; часть безустыичной кутикулы листа ($\times 300$); 82 – преп. №3737/56, пункт 7; устьичная полоса (справа), кутикулы разных сторон листа не разделены ($\times 300$).

Фиг. 83–87. *Quadrocladus* (al. *Steirophyllum*) *komiensis* S.Meyen; Слуда: 83 – голотип, преп. №3742/21-2А, пункт 3; устьице на стороне с более тонкой кутикулой ($\times 300$); 84 – преп. №3742/21А-6, пункт 1; кутикула верхней части листа ($\times 50$); 85 – голотип, преп. №3742/21-2А, пункт 3; устьица на стороне с более плотной кутикулой (= рис. 16, Е) ($\times 300$); 86 – тот же пункт; кутикула той же стороны листа, слева вверху краевые зубчики ($\times 50$); 87 – тот же преп., пункт 1; пыльца типа *Platysaccus* и *Protohaploxypinus* (наверху слева), прилипшая к более тонкой кутикуле листа ($\times 280$).

Фиг. 88–92. *Pseudovoltzia* ? *cornuta* S.Meyen; Кияк: 88 – экз. №1438/6; изолированный пазушный комплекс (= рис. 19, В) ($\times 5$); 89 – экз. №1438/23; семезачаток в прикреплении (?) к пазушному комплексу (см. фиг. 91) ($\times 5$); 90 – экз. №1438/9; пролиферирующий (?) сложный полисперм ($\times 2$); 91 – экз. №1438/23; сложный полисперм с семезачатком (в левом верхнем углу, см. фиг. 89) и несущая облиственная ветка ($\times 2$); 92 – экз. №1438/4; ассоциирующий вегетативный побег ($\times 1$).

Permian conifers of Western Angaraland

S.V. Meyen

Coniferalean genera and species for which fructifications and/or epidermal-cuticular characters are known, are described for material coming from the Kungurian, Ufimian (?), Kazanian and Tatarian stages of the Russian Platform and Fore-Urals. *Kungurodendron* comprises both female and male fructifications and vegetative shoots. The axillary complex is flattened, seed stalks numerous, abaxially situated, with hooked apex, seeds apically attached. Pollen with columellar-like sexine. In *Timanostrobus* lateral polysperms bear numerous seed stalks and sterile scales, pollen asaccate with perforated tectum. Associating leafy shoots of the *Brachyphyllum-Pagiophyllum* type. *Concholepis* includes compound polysperms having false (?) seed scales that bear numerous abaxial and marginal appendages. Microstrobili associating with polysperms of *Sashinia* and the leafy shoots *Quadrocladus*, and producing pollen *Scutasporites* are referred to *Dvinostrobus*. The diagnosis of the genus *Steirophyllum* is emended. This genus has been erroneously merged with *Ullmannia*, although it appears to be an older synonym of *Quadrocladus*. New combinations *Cyparissidium appressum* (Zalessky) S.Meyen and *Taxodiella bardaeana* (Zalessky) S.Meyen are proposed. Several species of *Pseudovoltzia* (?), *Cyparissidium*, and *Quadrocladus* are described. With regard to the data on all these taxa and results of the revision of *Lehachia*, *Ernestiodendron* and other Euramerican conifers, main aspects of the evolutionary morphology of fructifications, pollen and vegetative shoots are treated. A new phylogeny of the early conifers is proposed. Both the overall system of conifers and names of the extinct suprageneric taxa should be based on genera typified by female fructifications. Instead of the family Walchiaceae (=Lebachiaceae), the new family Lebachieaceae is proposed. Its type genus *Lebachiea* includes polysperms previously referred to *Lebachia* or *Walchia*. The generic name *Lehachia* is illegitimate. *Walchia* is regarded as a satellite genus of the family Lebachieaceae. A new system of the early conifers is suggested. Florogenetic consequences of the study are treated.

Таблица 1

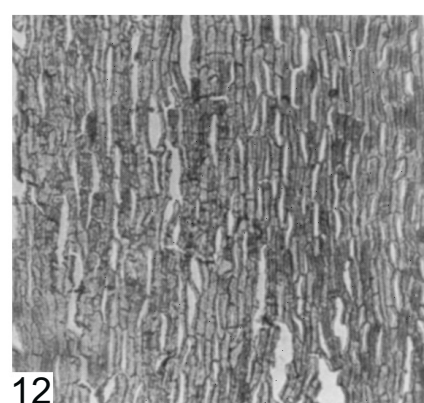
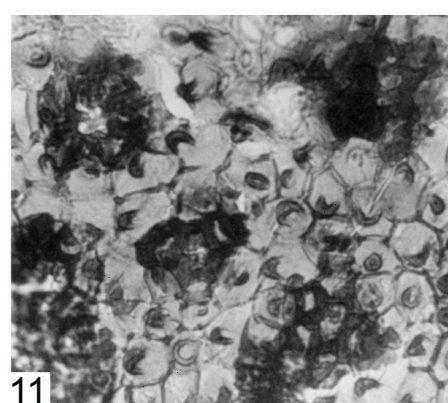
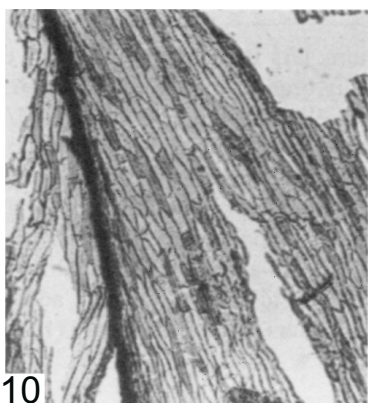
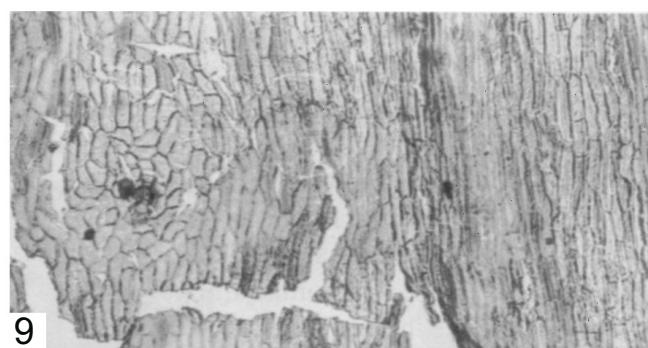
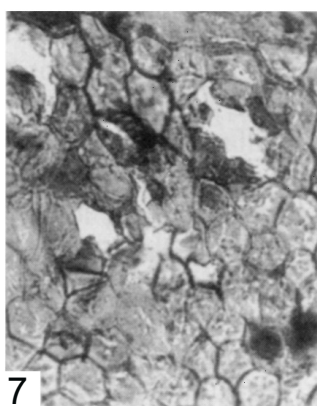
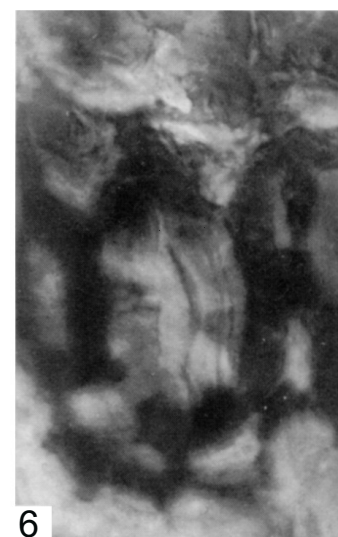
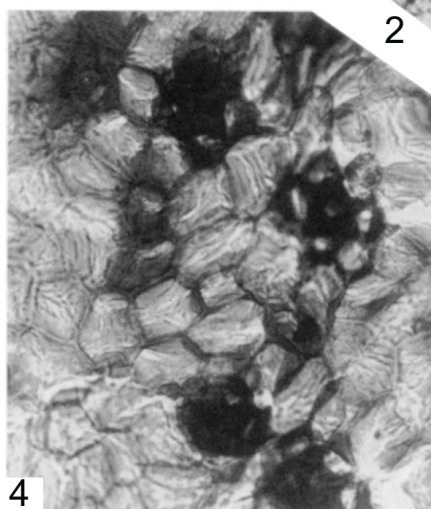
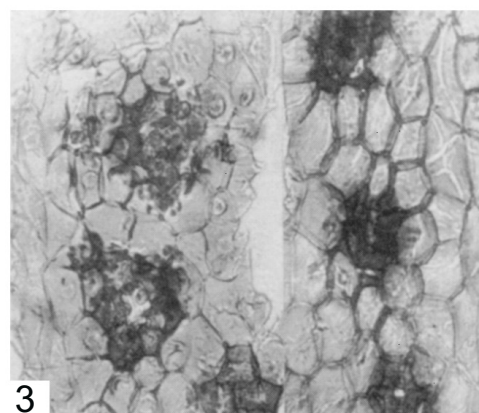
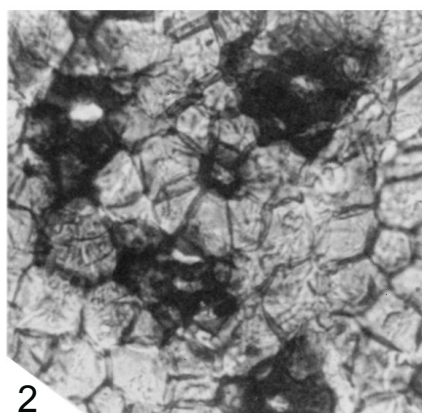
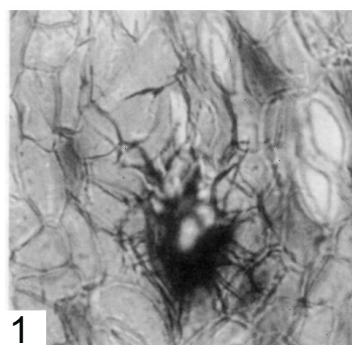


Таблица 2

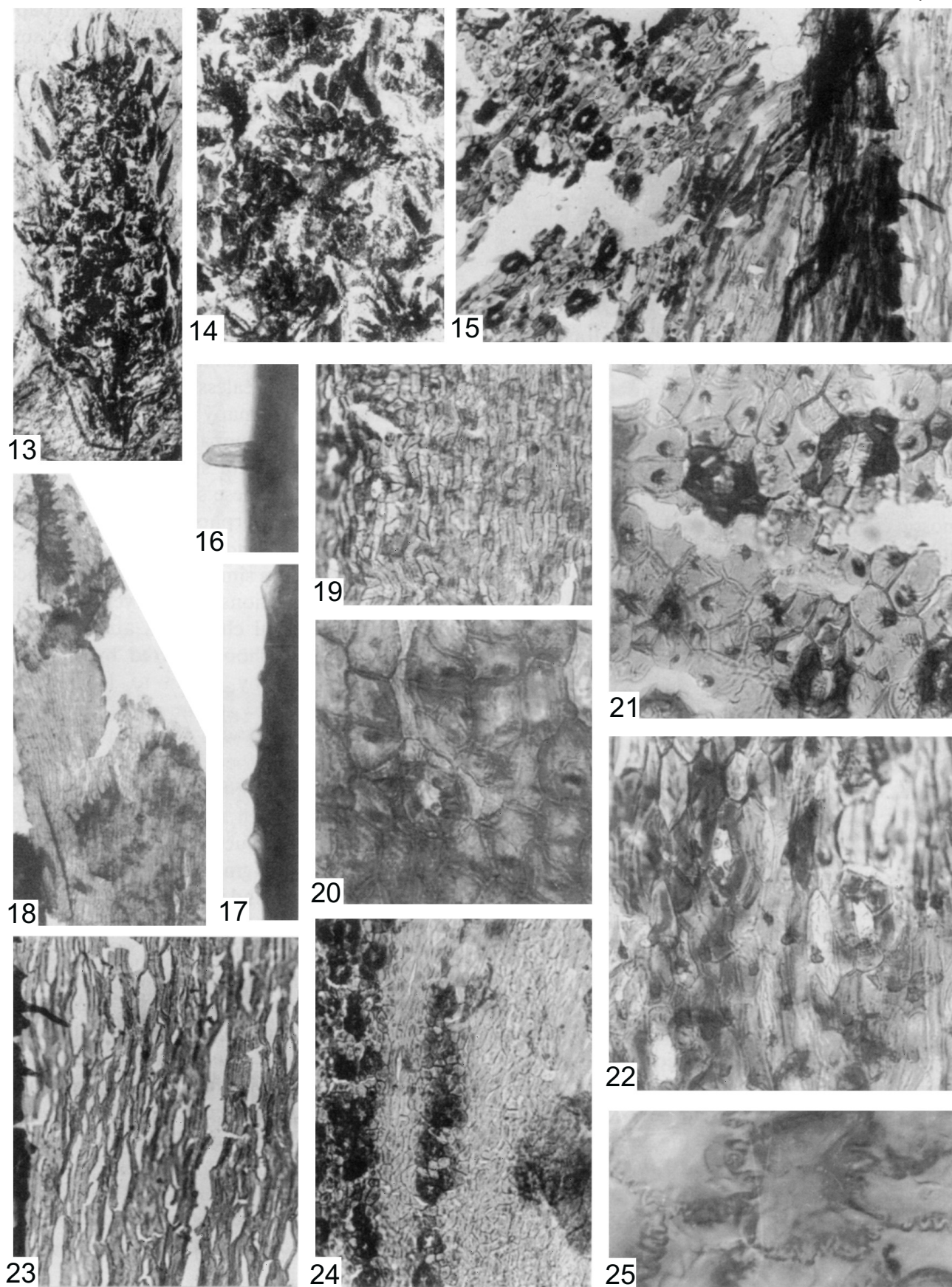


Таблица 3

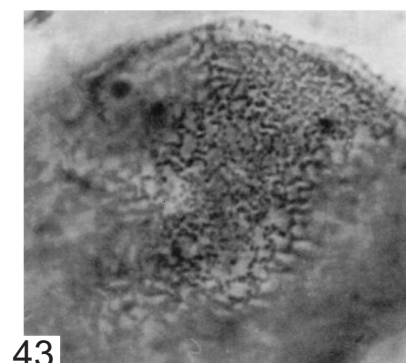
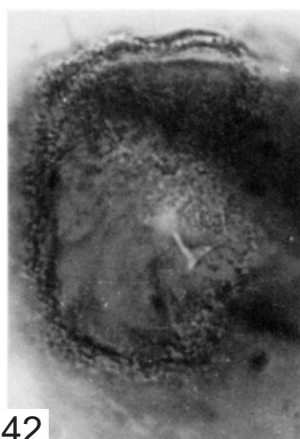
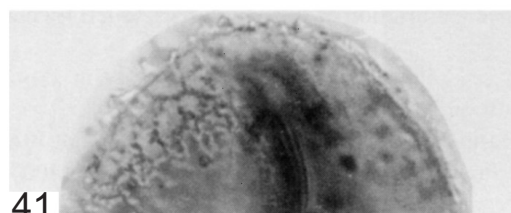
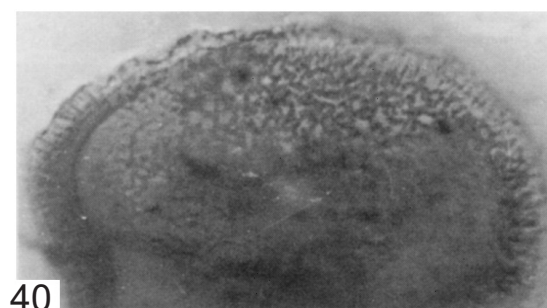
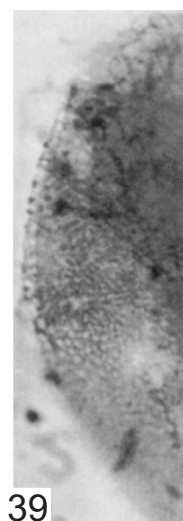
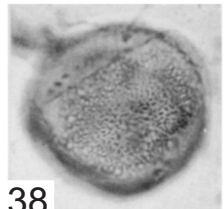
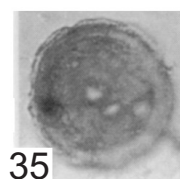
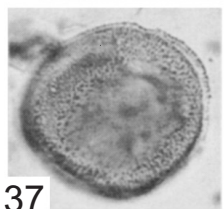
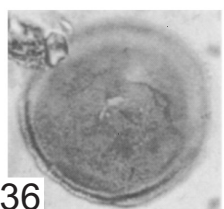
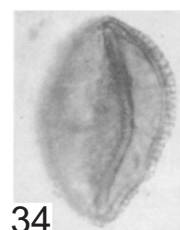
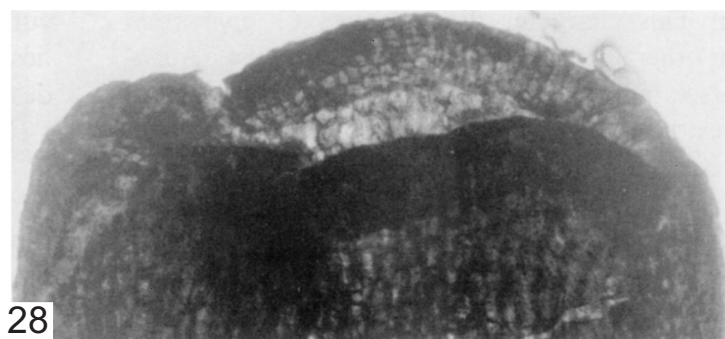


Таблица 4

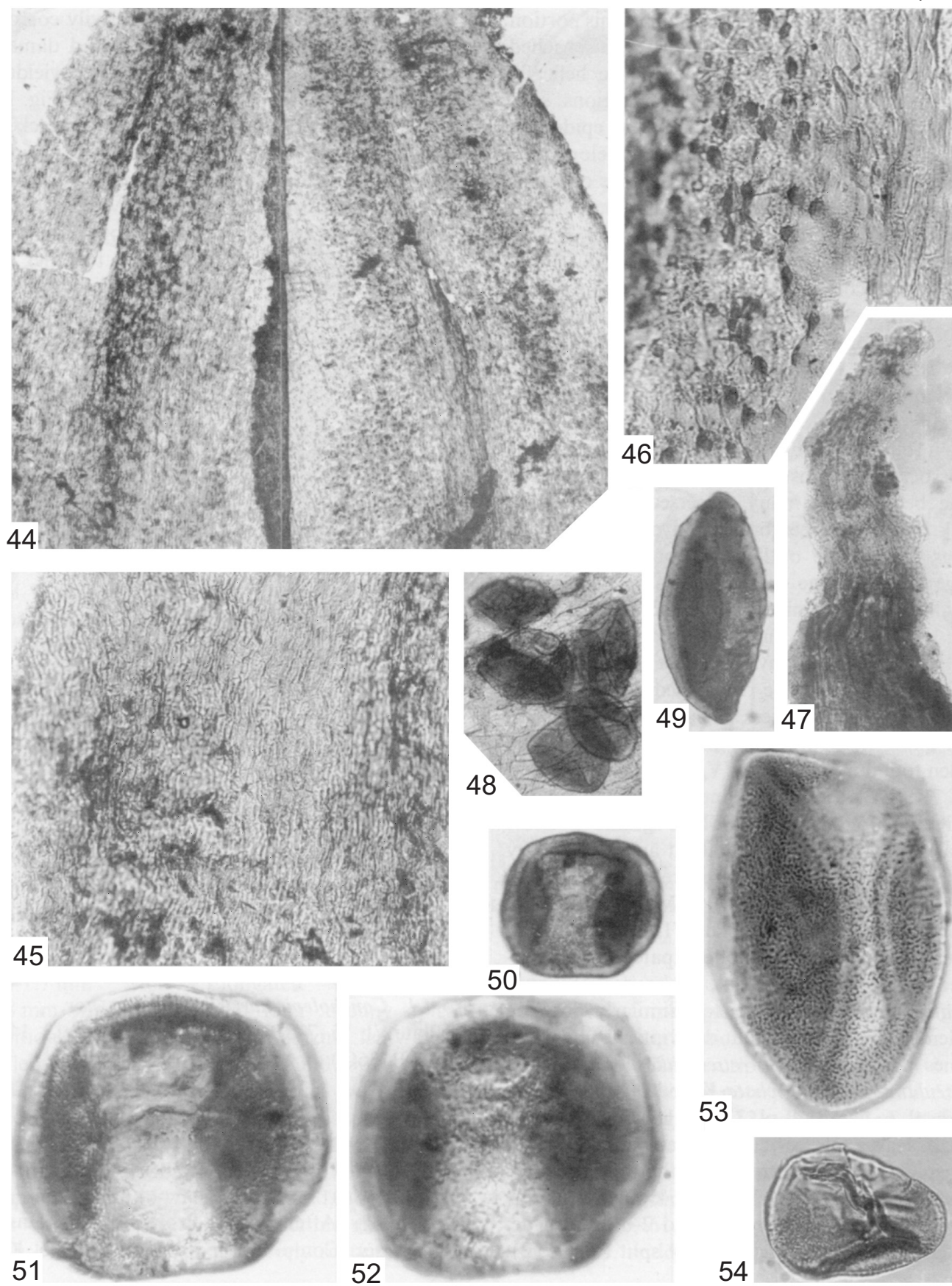


Таблица 5

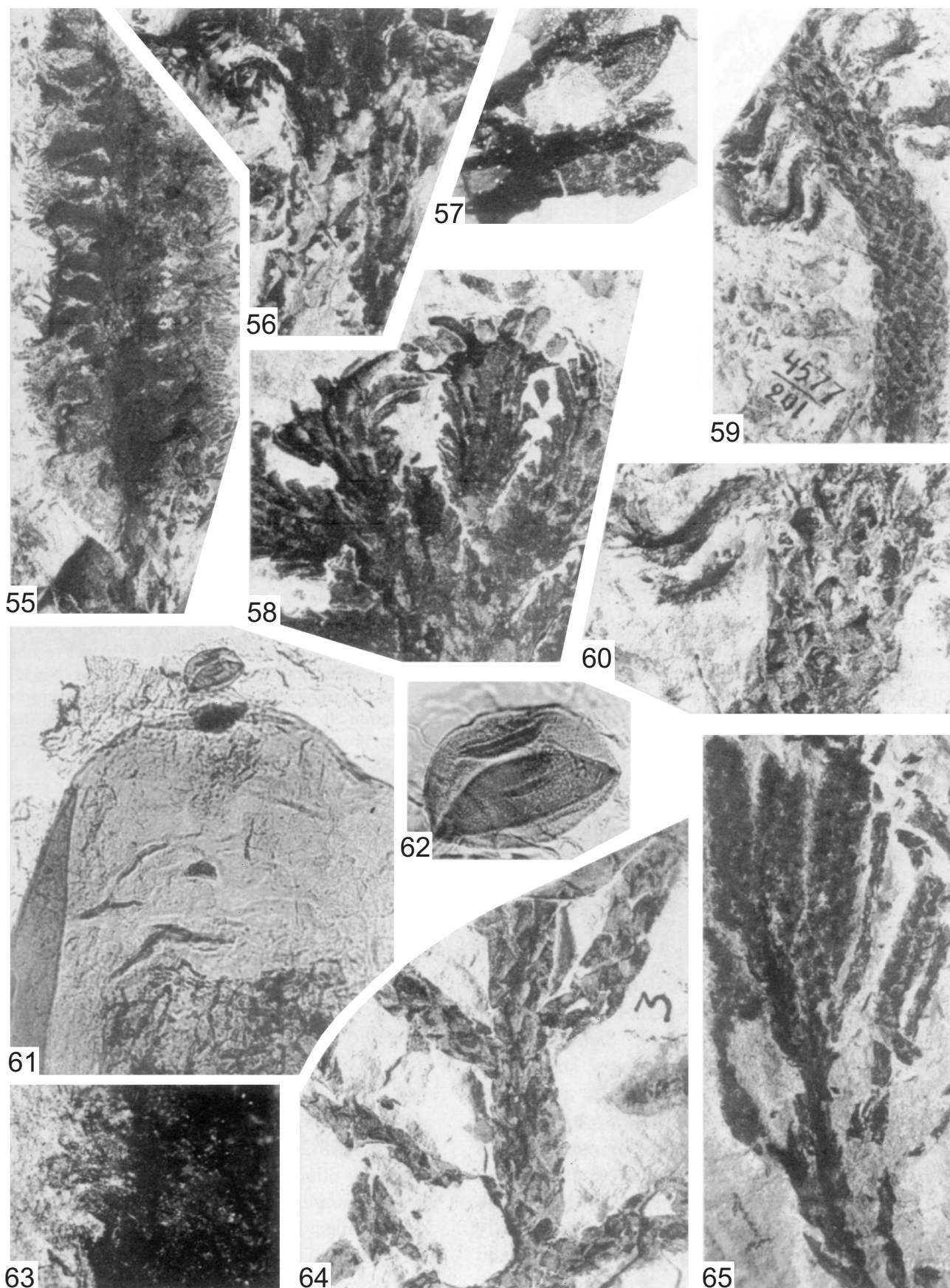


Таблица 6

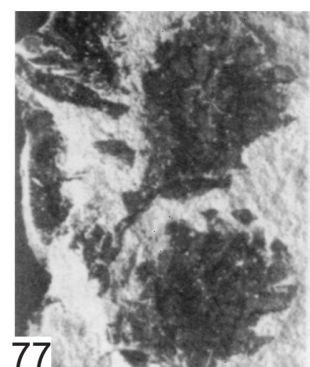
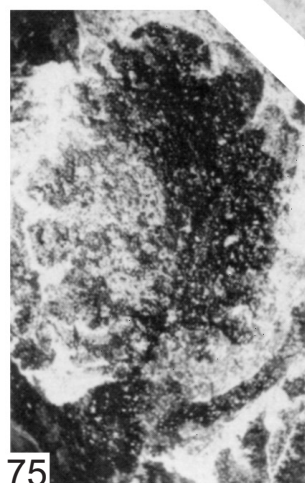
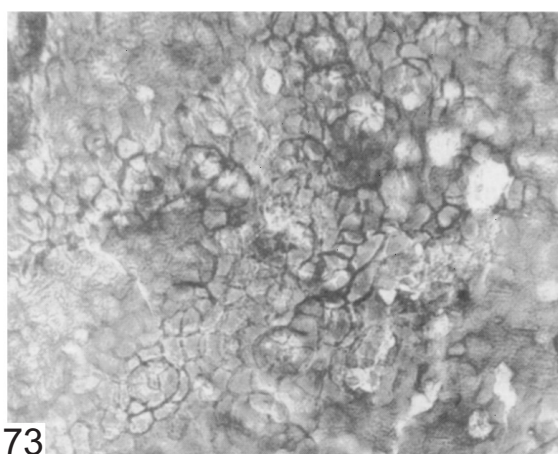
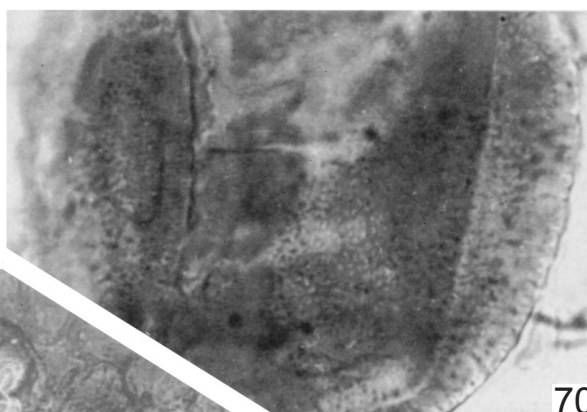
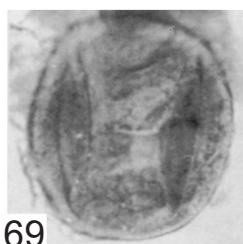
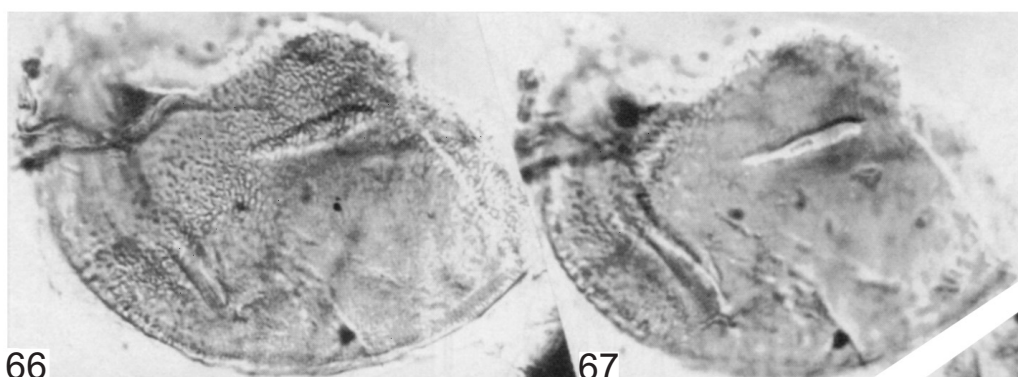


Таблица 7

