

К надродовой систематике птеридоспермов карбона Ангариды

И.А. Игнатьев¹, Ю.В. Мосейчик²

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7
¹ignatievia@ginras.ru, ²mosseichik@ginras.ru, mosseichik@mail.ru

Посвящается светлой памяти В.Е. Сивчикова
(1956–2015) – замечательного геолога, палеоботаника,
мыслителя-моралиста, ушедшего из
жизни недооцененным.

Введение

В отложениях конца раннего карбона – самого начала перми Ангариды широко распространены остатки папоротниковидной листвы, которую относят к родам *Abacanidium* Radczenko, emend. Durante, *Angaridium* Zalessky, *Angaropteridium* Zalessky, *Belonopteris* Zalessky, *Cardioneura* Zalessky, *Cardiopteridium* Nathorst, *Neuropteris* Sternberg, *Rhodeopteridium* W.Zimmermann, *Paragondwanidium* S.Meyen.

Эти листья до сих пор не были найдены в прижизненной связи с фруктификациями, их анатомическое строение также неизвестно, что существенно затрудняет определение систематического положения материнских растений. В то же время, не раз отмечавшееся нахождение этих листьев в тесной ассоциации¹ с дисперсными семенами и фруктификациями голосеменного типа, их внешнее сходство с листовыми органами некоторых каменноугольных голосеменных Евразии позволяют с высокой долей вероятности утверждать, что указанные растения были голосеменными.

Для удобства изложения в настоящей работе растения с папоротниковидной листвой и репродуктивной сферой голосеменного типа традиционно называются *птеридоспермами*, без вклады-

вания в это наименование более точного систематического смысла.

По строению листвы ангарские каменноугольные птеридоспермы могут быть разделены на три морфологические группы, которым ниже присвоены условные названия:

1) «невроптериды» (*Cardioneura*, *Neuropteris*), несущие языковидные перышки с сердцевидным основанием;

2) «кардиоптериды» (*Abacanidium*, *Angaropteridium*, *Cardiopteridium*) с округло-сердцевидными перышками;

3) «сфеноптериды» (*Angaridium*, *Belonopteris*, *Paragondwanidium*, *Rhodeopteridium*) с клиновидными в разной степени расчлененными перышками.

Доверяя привычным реконструкциям, вошедшим в учебники, исследователи сибирской флоры единодушно относили ангарские «невроптериды» к медуллёзовым (тригонокарповым) – группе голосеменных, которая была выделена на еврамерийском материале и обычно рассматривается в ранге семейства или порядка. Считается, что для медуллёзовых и только для них характерны вайи типа *Neuropteris*. Однако еще С.В. Мейен [1990; Meyen, 1982] обращал внимание на то, что в Ангариде, в отличие от Евразии, отсутствуют непарноперистые невроптероидные вайи, а в палинокомплексах – предпыльца типа *Monoletes* Schopf, характерная для растений с подобной листвой. Он предполагал, что «невроптериды» могли мигрировать в Ангариду из тропических флор еврамерийского типа, но допускал, что часть из них могли произойти от более древних ангарских «кардиопте-

¹ Термин «тесная ассоциация» (англ. close association) означает повторное совместное нахождение дисперсных органов растений в условиях, с одной стороны, указывающих на их возможную принадлежность одному растению, а с другой – исключают такую с другими одновременно существовавшими формами. Например, в автохтонных монодоминантных захоронениях, не испытавших дифференциальной сортировки и т.д.

рид», поскольку встречаются переходные формы между ангарскими *Neuropteris* и *Angaropteridium*.

Парноперистость, характерная для ангарских «невроптерид», известна далеко за пределами Ангариды. Еще в 1941 году немецкий палеоботаник В.Готан [Gothan, 1941] предложил выделять парноперистые вайи типа *Neuropteris* в отдельный род *Paripteris* Gothan, однако эта публикация прошла незамеченной отечественными палеоботаниками. Только спустя более полувека французы Ж.-П. Лавейн, И.Лемуань и их китайский коллега Ш.Жанг [Laveine et al., 1993] предположили, что ангарские парноперистые «невроптериды» также стоит включать в *Paripteris*. Они выделили внутри порядка Medullosales особое семейство Parispermaceae, которое основано на материале из карбона Катазии и характеризуется листвой типа *Paripteris*, мужскими фруктификациями *Potonia* Zeiller и, предположительно, семенами *Hexagonocarpus* Renault. В той же работе Ж.-П. Лавейн и его коллеги осторожно допускали, что ангарские париптерисы также могли принадлежать семейству Parispermaceae, хотя синангии *Potonia* и семена типа *Hexagonocarpus* в Ангариде неизвестны.

Таксономическая принадлежность ангарских «кардиоптерид» и «сфеноптерид» долгое время оставалась неопределенной. Только после открытия Г.У. Ротуэллом [Rothwell, 1981] в карбоне Евразии порядка каллистофитовых (Callistophytales) С.В. Мейен [1987, 1992a, б; Meyen, 1984, 1987, 1988] предположил, что к этой группе могли принадлежать и ангарские «сфеноптериды», предки которых в середине карбона, возможно, мигрировали из тропиков в Ангариду. При этом он основывался на сходстве листвы *Paragondwanidium* и еврамерийского рода *Eremopteris* Schimper, а также ассоциирующих с этими родами безлистных дисперсных фруктификаций и семян.

В то же время, систематическое положение растений с листвой типа *Eremopteris* не вполне ясно. В частности, они демонстрируют признаки как каллистофитовых, так и лагеностомовых (пор. Lagenostomales) голосеменных. В связи с этим С.В. Мейен [1992б; Meyen, 1984] склонялся к выделению растений типа *Paragondwanidium* и *Eremopteris* в отдельное семейство, правда, в составе того же порядка Callistophytales.

До настоящего времени остается во многом неясным, какие именно дисперсные семена из каменноугольных отложений Ангариды принадлежали голосеменным с папоротниковидной листвой, поскольку морфологически сходные билатерально-симметричные уплощенные семена могли иметь и кордаитоподобные растения, листья которых нередко встречаются в тех же захоронениях. Разобраться в этой проблеме попытался В.Е. Сивчиков [1996]. Располагая обширным материалом по каменноугольным семенам Ангариды, он решил установить хотя бы некоторые отличительные признаки семян птеридоспермов, и выделил на их основе несколько новых родов семян. Основываясь на тесных ассоциациях дисперсной листвы и семян, он реконструировал целый ряд ансамбль-видов² (см. ниже). При этом В.Е. Сивчиков показал, что для ангарских птеридоспермов характерны однотипные семена, не имеющие аналогов в других фитохориях. По его мнению, это дает основание выделять соответствующие растения в самостоятельный таксон высокого ранга. При этом внутри этого таксона намечаются по крайней мере два подчиненных таксона (семейства?), различающиеся строением семян.

Целью настоящей работы является дальнейшая разработка надродовой систематики голосеменных с папоротниковидной листвой карбона Ангариды.

Морфолого-таксономический анализ

Общие теоретические предпосылки

Как подчеркивал С.В. Мейен [2013, с. 24–25], «факт возникновения сходных отдельных форм и рядов в разных группах можно считать твердо установленным. С ним необходимо считаться в таксономической работе палеоботаника». Широкое распространение параллелизмов приводит к тому, что внешне удивительно сходные остатки вегетативных частей, долго рассматривавшиеся в качестве видов одного рода, могут оказаться принадлежавшими разным семействам, порядкам и даже классам. «Признаки, на которые палеоботаники обычно опираются, считая их родовыми

или более важными, оказываются непостоянными и независимо встречающимися в разных группах. Вместо четкого соподчинения и постоянной значимости признаков мы видим их сложную перекombинацию и слабую взаимную корреляцию. В наблюдаемых сочетаниях очень трудно выделить константные признаки <...> от изменчивых, важные от второстепенных, поэтому во многих случаях выделение родов становится условным» [там же, с. 25].

² Ансамбль-видами называются совокупности морфотаксонов видового ранга, для которых тем или иным способом установлена прижизненная («органическая») связь [Мейен, 2009; Meyen, 1987].

Для выхода из этих трудностей С.В. Мейен [2013] предложил таксономическую процедуру, опирающуюся на *географический* и *конгрегационный* принципы, используемую с небольшими модификациями в настоящей работе. Она, в частности, предусматривает:

1. Отказ от априорной фиксации таксономической значимости («веса») любого признака, которая должна определяться на основе эмпирически установленного распределения признаков у растительных остатков.

2. Построение *естественной*³ систематики какой-либо группы производится от более мелких таксонов к более крупным, то есть сначала устанавливаются виды, которые затем объединяются в роды и лишь после этого – в более крупные таксономические единицы.

3. Поскольку виды в палеоботанике в общем случае не соответствуют древним биовидам и могут быть только *морфологическими* (точнее – *морфолого-географическими* единицами), единственным критерием их выделения может быть перерыв (хиатус) в последовательности географически узко локализованных морфотипов дисперсных органов растений⁴.

Для обнаружения таких дискретных совокупностей было предложено строить для конкретных захоронений ряды форм, связанных постепенными переходами (*монотопные ряды* [Мейен, 1966]). «Перекрытие» у таких рядов должно отсутствовать или быть минимальным. Сопоставление сходных монотопных рядов позволяет получить совокупности, дальнейшее дробление которых лишено смысла в силу их, с одной стороны, «сплошности», а с другой – дискретности от наиболее сходных аналогичных совокупностей; эти совокупности и принимаются в общем случае за палеоботанические виды.

4. Постепенное вовлечение в анализ материалов со все более обширной территории позволяет объединять подобные виды в роды, а последние – в более крупные таксономические единицы. Каждый из таких таксонов рангом от рода и выше должен обладать *географическим единством*, а в идеальном случае – надежно реконструированной палеофитогеографической приуроченностью и местом во флорогенетическом процессе.

³ Основанной на изучении распределения и комбинаций множества доступных для изучения признаков и отвечающая критерию Уэвелла: «устойчивость» системы при введении в рассмотрение новых признаков.

⁴ Географический принцип: географическая локализация в совокупности с морфологическим сходством рассматривается как мерило генетического единства.

Объединение видов в роды, а последних – в семейства, как и в случае видов, основываются, прежде всего, на морфологическом сходстве и географическом единстве, приуроченности к определенной территории, палеофитохории и этапу флорогенетического развития. При этом для выделения семейств и более высоких таксонов строятся *серии* родов, которые позволяют выявить их морфологически «сплошные», таксономически дискретные, пространственно локализованные совокупности.

Для характеристики надродовых таксонов могут привлекаться данные по другим дисперсным органам тех же растений, прежде всего, дисперсным фруктификациям, миоспорам и семенам. Пользуясь терминологией, введенной когда-то К.М. фон Бэрмом [1959], можно сказать, что в общем случае надродовые таксоны ископаемых растений состоят из «ядра» более или менее полно и надежно реконструированных совокупностей прижизненно связанных морфологических родов и видов (*ансамбль-родов* и *ансамбль-видов* [Мейен, 2009]). Это «ядро» окружено более или менее широкой «периферией», как представляется, надежно связываемых с ними морфологических родов и видов, сближаемые с соответствующим надродовым таксоном условно, без формального включения (*сателлитные роды и виды* [Мейен, 2009]).

* * *

В основу настоящей работы положены роды и виды, прежде всего, дисперсных листьев, в меньшей степени фруктификаций и семян ангарских птеридоспермов карбона. Для выделения большинства из этих таксонов не строились монотопные ряды, но в то же время длительная палеоботаническая практика их определения разными исследователями может рассматриваться как *основанное на интуиции* признание их морфологической «сплошности» и таксономической дискретности. Уточнение диагностики и номенклатуры этих родов и видов на основе методики построения монотопных рядов является самостоятельной исследовательской задачей.

Ниже при выделении надродовых таксонов ранга семейства и порядка мы интуитивно следовали «масштабу» таких таксонов, принятому в современных системах древних голосеменных растений, прежде всего – в руководстве С.В. Мейена [1987], в котором наиболее адекватно учтен ангарский материал.

Листья

Изученные роды по листьям ангарских птеридоспермов карбона укладываются в два ряда, или *серии*, как их называл С.В. Мейен [1990, 2013; Meyen, 1971]. Члены этих рядов связаны между собой постепенными переходами. С.В. Мейен построил один из этих рядов и назвал его «серией *Paragondwanidium*». Второй ряд, который построили мы, получил название «серии *Abacanidium*». С.В. Мейеном он был только намечен.

Серия *Paragondwanidium* (рис. 1). По С.В. Мейену, эта серия связывает листву родов *Angaridium* и *Paragondwanidium*. Нам удалось дополнить этот ряд более древними формами, относимыми к родам *Rhodeopteridium* и *Belonopteris*.

Таким образом, самые древние формы этой серии представлены триждыперистыми *Rhodeopteridium yavorskyi* (Radczenko) S.Meyen, перья последнего порядка которых расположены почти супротивно и несут очередные перышки, глубоко рассеченные на небольшое число тонких линейных лопастей (рис. 1, а). Следующим членом ряда можно поставить *Belonopteris ivanovii* Zalesky, который морфологически очень близок к *R. yavorskyi*, но рахисы перьев последнего порядка у него редуцированы, в результате чего эти перья превращаются в многократно разделенные супротивные перышки⁵ (рис. 1, б). В дальнейшем у всех

⁵ Нередко [Мейен, 1990; Сивчиков, Донова, 1997; Meyen, 1982] виды *Rhodeopteridium yavorskyi* и *Belonopteris ivanovii* рассматривают как таксономические синонимы и включают в них как формы с хорошо развитыми, так и с редуцированными перьями последнего порядка. Просмотр опубликованных изображений листвы, относимой к обоим видам, показывает, что формы с редуцированными перьями последнего порядка обнаружены стратиграфически выше (кабзский горизонт), чем формы с развитыми перьями (евсеевский горизонт). Эта стратиграфическая разобщенность наводит на мысль о том, что все-таки этот материал представлен двумя различными видами. За формами с развитыми перьями мы предлагаем оставить название *R. yavorskyi*. Именно такими листьями представлен голотип этого вида [Радченко, 1960, табл. 14, фиг. 3а, б]. Что же касается *B. ivanovii*, то в протологе [Zalesky, 1932] были изображены оба типа листьев, но ни один из изображенных экземпляров не обозначен в качестве голотипа. Мы предлагаем в качестве номенклатурного типа (лектотипа) *B. ivanovii* остаток листа, изображенный М.Д. Залесским [Zalesky, 1932] на фиг. 3, и относить к этому виду формы с редуцированными перьями последнего порядка. С.В. Мейен [1992а; Meyen, 1988] предполагал, что такие листья уже можно относить к роду *Angaridium*. Однако, на наш взгляд, делать это преждевременно, поскольку для включаемых нами в *B. ivanovii* вай не доказана простоперистость – характерный признак *Angaridium*. В связи с этим пока лучше выделять эти формы в самостоятельный род *Belonopteris*.

представителей серии наблюдается супротивное или близкое к таковому расположение перышек.

Следующими в ряду оказываются листья *Angaridium finale* Neuburg (рис. 1, в, з), у которых лопасти перышек укорачиваются и расширяются. Затем, у перышек *A. submongolicum* Neuburg (рис. 1, д) сокращается число лопастей, а уже у *A. mongolicum* Zalesky (рис. 1, е) перышки становятся цельными клиновидными.

У других форм наблюдается удлинение перышек, а степень их рассечения может быть различной. Так, у *Angaridium potaninii* (Schmalhausen) Zalesky (рис. 1, ж) перышки разделены на многочисленные клиновидные лопасти. У *Paragondwanidium petiolatum* (Neuburg) S.Meyen (рис. 1, з) и *P. sibiricum* (Petunnikov) S.Meyen (рис. 1, и) в пределах одного пера могут быть как цельные, так и неглубоко рассеченные на округлые лопасти перышки. У *P. odontopteroides* (Zalesky) S.Meyen (рис. 1, к) все перышки неглубоко разделены на лопасти, а у *P. kumpanii* (Neuburg) S.Meyen (рис. 1, л) и *P. lopatinii* (Schmalhausen) comb. nov.⁶ (рис. 1, м) разделение заходит настолько глубоко, что вместо удлиненного перышка фактически формируется перо.

Для представителей *Angaridium* и *Paragondwanidium* характерны простоперистые вайи. Исключением являются только виды *P. kumpanii* и *P. lopatinii*, сложные перышки которых уже можно рассматривать как перья последнего порядка.

Характер верхушечных перышек у вай *Rhodeopteridium yavorskyi* и *Belonopteris ivanovii* неясен. У *Angaridium* и *Paragondwanidium* отчетливо выделяется единственное верхушечное перышко субромбической формы с клиновидным основанием, более или менее глубоко рассеченное на лопасти.

Жилкование у представителей серии *Paragondwanidium*, как правило, верное; в удлиненных перышках может формироваться средняя жилка.

Серия *Abacanidium* (рис. 2). Связывает листву родов *Cardiopteridium*, *Abacanidium*, *Angaropteridium*, *Cardioneura* и *Neuropteris*.

В начало серии можно поставить формы, относимые к роду *Cardiopteridium*⁷ (рис. 2, а). Они

⁶ Базионим: *Triphylopteris lopatini* Schmalhausen [1878, p. 6, 7, Taf. II, Fig. 11–13].

⁷ Обычно [Верхний палеозой..., 1988; Горелова и др., 1973; Мейен, 1990] такие формы относят к виду *Cardiopteridium parvulum* (Schmalhausen) Tschirkova, который первоначально был установлен в нижнекаменноугольных отложениях восточного склона Урала [Schmalhausen, 1883]. Однако уже Г.П. Радченко [1958; Шведов и др., 1963] было ясно, что сибирские остатки следует выделять в особый вид, для которого он предложил название *C. sibiricum*. В то же время этот вид так и не был действительно обнаружен.



Рис. 1. Серия *Paragondwanidium* (по [Мейен, 1990] с дополнениями): *а* – *Rhodeopteridium yavorskyi* (Radczenko) S.Мейен, Кузбасс, всеевская свита [Радченко, 1960, табл. 14, фиг. 3а, б]; *б* – *Belonopteris ivanovii* Zalessky, Кузбасс, каёзовская свита [Горелова и др., 1973, табл. 23, фиг. 4]; *в* – *Angaridium finale* Neuburg, Тунгусский бассейн, катская свита [Рассказова, 1962, табл. XXI, фиг. 4, табл. XXII, фиг. 7, 8]; *г* – *Angaridium finale* Neuburg, Кузбасс, алыкаевская свита [Нейбург, 1948, табл. XLI, фиг. 7]; *д* – *Angaridium submongolicum* Neuburg, Кузбасс, мазуровская свита [Нейбург, 1948, табл. XLI, фиг. 1]; *е* – *Angaridium mongolicum* Zalessky, Северо-Западная Монголия, хр. Байрим [Залесский, 1918, табл. V, фиг. 2]; *ж* – *Angaridium potaninii* (Schmalhausen) Zalessky, Кузбасс, мазуровская свита [Нейбург, 1948, табл. XL, фиг. 4]; *з* – *Paragondwanidium petiolatum* (Neuburg) S.Мейен, там же [Нейбург, 1948, табл. XXXIX, фиг. 1]; *и* – *Paragondwanidium sibiricum* (Petunnikov) S.Мейен, Кузбасс, алыкаевская свита [Нейбург, 1948, табл. XXXVIII, фиг. 1]; *к* – *Paragondwanidium odontopteroides* (Zalessky) S.Мейен, Кузбасс, мазуровская – алыкаевская свиты [Залесский, 1918, табл. XLI, фиг. 1]; *л* – *Paragondwanidium kumpanii* (Neuburg) S.Мейен, Кузбасс, алыкаевская свита [Нейбург, 1948, табл. XV, фиг. 5, табл. XVI, фиг. 1]; *м* – *Paragondwanidium lopatinii* (Schmalhausen) comb. nov., Минусинский бассейн, средний – верхний карбон [Залесский, 1918, табл. XII, фиг. 1]

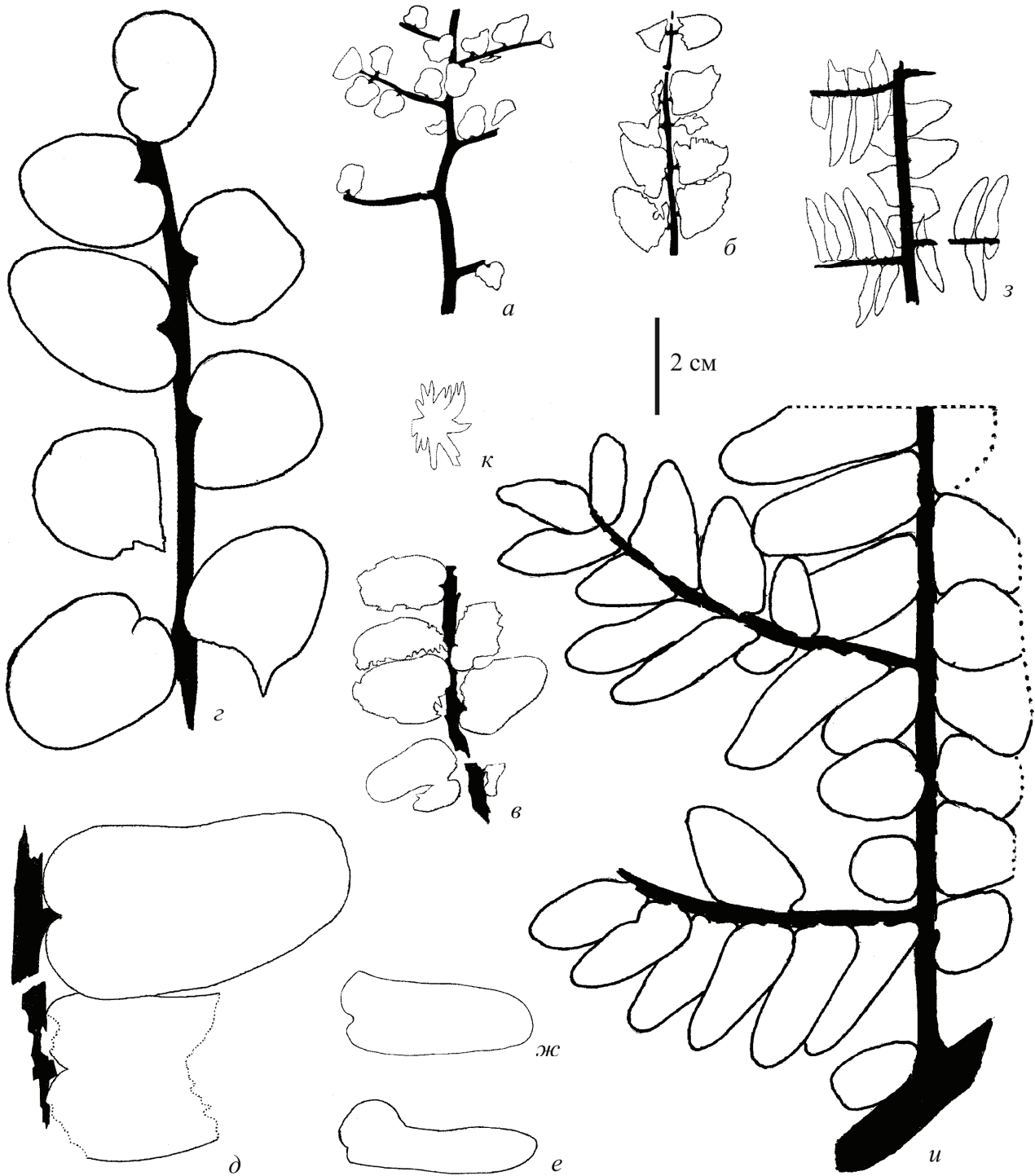


Рис. 2. Серия *Abacanidium*: *a* – *Cardiopteridium sibiricum* Radczenko, nom. nud., Минусинский бассейн, верхи нижнего карбона [Шведов и др., 1963, рис. 69]; *б* – *Abacanidium chacassicum* (Radczenko) Radczenko, Минусинский бассейн, солёноозёрская – сарская свиты [Радченко, 1955, рис. 144]; *в* – *Abacanidium abaeatum* (Zalessky) Radczenko, там же [Радченко, 1955, рис. 143]; *г* – *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalhausen) Zalessky, Кузбасс, алыкаевская свита [Нейбург, 1948, табл. XXXIV, фиг. 2]; *д* – *Angaropteridium ligulatum* Neuburg, Кузбасс, промежуточная свита [Радченко, 1955, рис. 148]; *е* – *Angaropteridium buonicum* Tschirkova, Тунгусский бассейн, катская свита [Рассказова, 1962, табл. XIII, фиг. 4]; *ж* – *Neuropteris dichotoma* Neuburg, Кузбасс, алыкаевская свита [Нейбург, 1948, табл. XXX, фиг. 1а]; *з* – *Neuropteris izylensis* (Tschirkova) Neuburg, Кузбасс, каёзовская свита [Радченко, 1955, рис. 135]; *и* – *Neuropteris pulchra* Neuburg, Кузбасс, промежуточная свита [Нейбург, 1948, табл. XXXа, фиг. 1, табл. XXXб, фиг. 1]; *к* – *Tschirkoviella sibirica* Zalessky, Кузбасс, алыкаевская свита [Залеский, 1930, фиг. 8]

несли мелкие округло-треугольные перышки с сердцевидным основанием.

Далее наблюдается увеличение размеров перышек и изменение их формы. У таких видов, как *Abacanidium chacassicum* (Radczenko) Radczenko (рис. 2, б) и *A. abaeatum* (Zalessky) Radczenko (рис. 2, в), еще сохраняется округло-треугольная форма перышек, у *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalhausen) Zalessky (рис. 2, з) перышки уже округлые, а у *Angaropteridium ligulatum* Neuburg (рис. 2, д) они становятся языковидными. У языковидных перышек *Angaropteridium buconicum* Tschirkova (рис. 2, е) одно из ушек основания сильно разрастается.

У таких видов, как *Neuropteris izylensis* (Tschirkova) Neuburg (рис. 2, з) и *N. pulchra* Neuburg (рис. 2, и), наблюдается полиморфизм перышек: при преобладании языковидной формы они бывают округлыми или округло-треугольными в основании перьев предпоследнего порядка. Так же как у *Angaropteridium buconicum*, у некоторых видов *Neuropteris* (рис. 2, ж) наблюдается разрастание одной из частей основания.

Для серии *Abacanidium* характерно как очевидное, так супротивное расположение перышек; вайи могли быть как просто-, так сложноперистыми. Жилкование, как правило, веерное; в узких языковидных перышках могла формироваться средняя жилка. При этом оба типа жилкования возможны на одном листе. Дисперсные перышки невроптероидного типа, но без выраженной средней жилки относят к роду *Cardioneura*.

У рода *Abacanidium* перышки были расположены в разных плоскостях с несущим их рахисом.

Как отмечалось выше, для ангарских «невроптерид» характерна парноперистость, то есть на верхушке пера расположены два симметричных перышка, практически не отличающихся по форме и размерам от соседних боковых перышек. О верхушечных перышках ангарских «кардиоптерид» известно мало. Только у некоторых видов *Angaropteridium* [Нейбург, 1948; Дуранте, 1976] описаны перья с единственным верхушечным перышком, не отличающимся от близлежащих перышек по форме и размерам.

Вероятно, некоторые виды *Angaropteridium* характеризовались гетерофиллией. Известны изолированные округлые перышки с веерным жилкованием и сильно надрезанными краями (рис. 2, к), которые относят к таким видам, как *Tchirkoviella sibirica* Zalessky, *Angaropteridium laceratum* Zalessky [Залесский, 1933] и *Aphlebia ostrogiana* Gorelova [Горелова и др., 1973]. С.В. Мейен [1990] отмечал, что известны остатки, на которых видно прикрепление цельнокрайних пе-

рышек *Angaropteridium* и перышек с надрезанным краем *Tchirkoviella sibirica*.

* * *

На рис. 1 и 2 показаны лишь некоторые распространенные виды ангарских птеридоспермов, однако и остальные виды могут также найти свое место в сериях *Paragondwanidium* и *Abacanidium*. Следует подчеркнуть, что в большинстве своем описанные серии не представляют собой какие-либо эволюционные тренды, поскольку большинство входящих в них видов существовали одновременно. Более того, С.В. Мейен [1990; Meyen, 1982] допускал возможность того, что морфологически различные листья типа *Angaridium potaninii* и *A. submongolicum* могли принадлежать одному древнему биологическому виду.

Фруктификации

В настоящее время известны только женские органы размножения некоторых ангарских птеридоспермов.

В тесной ассоциации с листвой *Paragondwanidium sibiricum* М.Ф. Нейбург [1948] нашла дисперсные фруктификации *Gondwanotheca sibirica* Neuburg, которые первоначально ошибочно приняла за мужские. Эти фертильные структуры представляют собой простоперистые вайи с супротивно расположенными небольшими дважды-вильчатыми придатками с терминальными утолщениями. В основании некоторых таких вайй были обнаружены редуцированные перышки типа *P. sibiricum*.

С.В. Мейен [Meyen, 1982] иначе интерпретировал *G. sibirica*: он предположил, что они представляли собой *кладоспермы* (т.е. сохраняющие черты листовидности фертильные структуры [Мейен, 1987]), а утолщения на концах придатков являются местами прикрепления опавших семян. При этом он основывался на наблюдениях С.В. Сухова [1969], который отмечал постоянную ассоциацию *P. sibiricum* и семян *Angarocarpus ungensis* (Zalessky) Radczenko.

Позднее В.Е. Сивчиков [1996] описал находку кладосперма типа *Gondwanotheca* Neuburg с семенами *Angarocarpus* тип. *anianevii* Suchov в прикреплении. Таким образом, принадлежность по крайней мере некоторых семян типа *Angarocarpus* Radczenko, emend. Radczenko et Suchov к птеридоспермам можно считать доказанной. Семена этого типа иногда довольно крупные (до 2 см в длину), уплощенные, с удлинненным микропиле и двурогой верхушкой. По всей вероятности, они имели мясистую семенную кожуру.

С остатками листьев *Angaridium finale* ассоциируют семена *Holcospermum* (?) *tchelchetensis*

Suchov, родовая принадлежность которых остается не до конца проясненной. По внешней морфологии эти семена весьма близки к *Angarocarpus*.

Кроме того, опираясь на устойчивые ассоциации семян и папоротниковидных листьев, В.Е. Сивчиков [1996] показал, что многие виды ангарских семян, ранее относившиеся к формальному роду *Samaropsis* Goerppert, также принадлежали ангарским птеридоспермам. Для этих семян он ввел три новых рода *Gluchoviella* Sivtchikov, *Goreloviella* Sivtchikov и *Rasskazoviella* Sivtchikov, общими чертами которых являются билатеральная симметрия, удлиненное микропиле, двурогая верхушка и развитая симметричная кайма.

К сожалению, анатомически сохранившиеся семена ангарских каменноугольных птеридоспермов неизвестны. Попытки В.Е. Сивчикова [1996] интерпретировать внутреннее строение

семян родов *Angarocarpus*, *Gluchoviella*, *Goreloviella* и *Rasskazoviella* по отпечаткам и немацерованным фитолеймам нельзя признать убедительными.

Данных, указывающих на то, что эти семена заключены в купулы, нет. В.Е. Сивчиков [1996] обнаружил некие образования, принятые им за капсулы, в которые могли быть заключены семена *Gluchoviella*, однако в органической связи те и другие не найдены. Кроме того, В.Е. Сивчиков выдвинул предположение о том, что образования, описанные как семена *Gluchoviella* (?) *tomiensis* (Zalessky) Sivtchikov и *Carpolithus carinatus* Suchov, также являются капсулами. Однако надежных подтверждений этому нет.

На основании устойчивых ассоциаций дисперсных фруктификаций, семян и листьев в захоронениях В.Е. Сивчиков [2009] восстановил ансамбль-таксоны ангарских птеридоспермов, показанные на нижеследующей таблице.

Серия <i>Paragondwanidium</i>	<i>Belonopteris ivanovii</i> Zalessky – typ. <i>Gondwanotheca</i> Neuburg – <i>Angarocarpus ananievii</i> Suchov <i>Angaridium finale</i> Neuburg – <i>Holcospermum</i> (<i>Angarocarpus</i> ?) <i>tchelchetensis</i> Suchov <i>Angaridium potaninii</i> (Schmalhausen) Zalessky – <i>Gluchoviella mungatica</i> (Zalessky) Sivtchikov – <i>Gluchoviella</i> (?) <i>tomiensis</i> (Zalessky) Sivtchikov <i>Paragondwanidium lopatinii</i> (Schmalhausen) comb. nov. – <i>Gluchoviella drupaeformis</i> (Schmalhausen) Sivtchikov <i>Paragondwanidium petiolatum</i> (Neuburg) S.Meyen – <i>Angarocarpus rectialatus</i> (Neuburg) Sivtchikov <i>Paragondwanidium sibiricum</i> (Petunnikov) S.Meyen – <i>Gondwanotheca sibirica</i> Neuburg – <i>Angarocarpus ungensis</i> (Zalessky) Radczenko
Серия <i>Abacanidium</i>	<i>Abacanidium abaeatum</i> (Zalessky) Radczenko – <i>Angarocarpus ovoideus</i> Kovbassina <i>Angaropteridium</i> Zalessky – <i>Goreloviella</i> Sivtchikov <i>Neuropteris</i> Sternberg – <i>Rasskazoviella</i> Sivtchikov

Надродовая систематика ангарских птеридоспермов

Таким образом, со второй половины раннего карбона мы видим в Ангариде две группы голосеменных, различающиеся архитектурой папоротниковидной листы, объединяемой в серии *Paragondwanidium* и *Abacanidium*. Наметить таксономически значимые различия в строении фруктификаций и семян, вероятно, принадлежавших растениям этих групп, пока не удастся. В этой ситуации мы предлагаем подразделить каменноугольные птеридоспермы Ангариды на два монотипных порядка: *Angaridales* ord. nov. (ангаридиевые) и *Abacanidales* ord. nov. (абаканидиевые). Названия порядков и семейств произведены от названий родов по листьям *Angaridium* и *Abacanidium* соответственно. По объему и таксономическому единству эти порядки сопоставимы с такими крупными и, возможно, отчасти сборными группами, как порядки лагеностомовых (*Lagenostomales* = *Lyginopteridales*) и тригонокарповых (*Trigonocarpales* = *Medullosales*).

При выделении порядков мы не могли полноценно использовать признаки строения фруктификаций, поскольку последние недостаточно изучены.

Для названия семейства и порядка, объединяющего растения с листовой из серии *Paragondwanidium*, мы сознательно не использовали это наименование, так как оно невольно ассоциируется с Гондваной, к растениям которой они не имеют непосредственного отношения.

Иными словами, по примеру надродовой систематики ангарских кордаитовых растений, разработанной С.В. Мейеном [1987, 1990; Meyen, 1982, 1987], мы предлагаем выделять две крупные группировки родов по листьям. Предполагается, что последующее изучение дисперсных фруктификаций, более широкое установление прижизненных связей дисперсных листьев, семян, пыльцы и органов размножения этих растений, получение данных об их внутреннем строе-

нии позволят обоснованно скорректировать эту схему.

Выделяемые порядки мы относим к отделу Pinophyta (Gymnospermae) в трактовке С.В. Мейена [1987, 1992б; Meyen, 1984, 1987]. Их принадлежность к определенному классу, в частности, к выделявшимся С.В. Мейеном [там же] классам гинкгоопсиды (Ginkgoopsida) и цикадопсиды (Cycadopsida) остается неясной. В основу выделения указанных классов была положена симметрия семян и купул. К Cycadopsida были отнесены формы с радиоспермическими семенами и купулами (билатеральными и радиальными), к Ginkgoopsida – с платиспермическими [Мейен, 1992; Meyen, 1984]. В отсутствие данных об анатомии семян ангарских птеридоспермов карбона использовать это основание деления невозможно. Как справедливо отмечал сам С.В. Мейен [1992б, с. 133–134], «среди палеозойских голосеменных к классу Cycadopsida <...> принадлежат лишь лагеностомовые (лигиноптериды) и тригонокарповые (медуллёзовые). Надежных данных о присутствии лагеностомовых в ангарской флоре нет вообще. <...> Присутствие тригонокарповых можно предполагать по находкам различных вай *Neuropteris* <...>, но оно не подкреплено до сих пор находками фруктификаций и минерализованных стеблей типа *Medullosa*».

Ниже приводится краткая характеристика выделенных нами надродовых таксонов ангарских птеридоспермов.

**Отдел Pinophyta (Gymnospermae).
Голосеменные**

**Порядок Angaridales ord. nov.
Ангаридиевые**

Характеристика как у сем. Angaridaceae.

**Семейство Angaridaceae fam. nov.
Ангаридиевые**

Номенклатурный тип (nomenclature type) – *Angaridium* Zalessky [Залесский, 1933, с. 1230–1231].

Диагноз. Растения с уплощенными папоротниковидными листьями (вайями). У наиболее древних форм вайи триждыперистые, перья последнего порядка почти супротивные. Перышки очередные, глубоко рассеченные на небольшое число тонких линейных лопастей. Вайи более молодых форм простоперистые, с супротивно расположенными клиновидными перышками и непарным верхушечным перышком. Перышки в разной степени, иногда глубоко рассеченные. Жилкование, как правило, верное; удлиненные перышки иногда со средней жилкой. Женские

фруктификации представлены измененными простоперистыми вайями с супротивно расположенными дважды-вильчатыми боковыми придатками с терминальными утолщениями, к которым прикреплялись одиночные семена. Фертильные вайи могут нести в основании редуцированные стерильные перышки. Семена билатерально-симметричные, уплощенные.

Diagnosis. Plants with flattened fern-like leaves (fronds). The most ancient forms with three-pinnate leaves; their pinnae of the last order almost opposite; pinnules alternate, deeply dissected into a few thin linear lobes. Fronds of the younger forms simple-pinnate, with opposite wedge-shaped pinnules and unpaired terminal pinnule. Pinnules dissected to a variable degree, sometimes deeply. Venation as a rule fan-shaped; elongated pinnules sometimes with midvein. Female fructifications are modified single-pinnate fronds with opposite twice-bifurcate lateral appendages with terminal broadenings, to which single seeds were attached. Fertile fronds can bear reduced sterile pinnules in the base. Seeds bilaterally symmetric, flattened.

Родовой состав: *Angaridium*, *Belonopteris*, *Rhodopteridium* (pars) и *Paragondwanidium* (листья); *Gondwanotheca* (женские фруктификации); *Angarocarpus* (pars), *Samaropsis* (pars) и *Gluchoviella* (семена).

Наиболее надежно реконструированный ансамбль-вид: *Paragondwanidium sibiricum* – *Gondwanotheca sibirica* – *Angarocarpus ungensis*.

Сателлитные виды: *Ginkgophyllum primaevum* Rasskazova, *G. ussovi* Radczenko, *G. vevolodii* Zalessky.

Распространение: серпуховский ярус – низы перми Кузнецкого и Минусинского бассейнов; средний карбон – низы перми Горловского и Тунгусского бассейнов, Рудного Алтая, Верхоянья, Охотского массива и Монголии; средний – верхний карбон Джунгарии, Северного Прибалхашья и Северо-Восточного Казахстана.

Фитогеографическая приуроченность: Ангарское палеофлористическое царство (область).

**Порядок Abacanidales ord. nov.
Абаканидиевые**

Характеристика как у сем. Abacanidaceae.

**Семейство Abacanidaceae fam. nov.
Абаканидиевые**

Номенклатурный тип (nomenclature type) – *Abacanidium* Radczenko [Шведов и др., 1963, с. 70].

Диагноз. Растения с уплощенными или трехмерными папоротниковидными листьями (вайями). Вайи просто- и сложноперистые, без отчет-

ливого верхушечного перышка. Перышки располагаются очередно или супротивно, в одной плоскости или в разных. Перышки от округло-треугольной до языковидной формы, с сердцевидным основанием; как правило, цельные, редко – глубоко рассеченные. Жилкование преимущественно веерное; узкие языковидные перышки часто со средней жилкой. Семена билатерально-симметричные, уплощенные.

Diagnosis. Plants with flattened or three-dimensional fern-like leaves (fronds). Fronds simple- or multi-pinnate, without distinct terminal pinule. Pinnules alternate or opposite, lie in the same or different planes. Pinnules from round-triangular to linguiform, with cordate base; as a rule smooth-edged, rarely deeply dissected. Venation mainly fan-shaped; elongated linguiform pinnules often with midvein. Seeds bilaterally symmetric, flattened.

Родовой состав: *Abacaniidium*, *Angaropteridium*, *Cardiopteridium* (pars), *Neuropteris* (pars) и *Cardioneura* (листья); *Angarocarpus* (pars), *Samaropsis* (pars), *Goreloviella*, *Rasskazoviella* и *Maj-sassia* Suchov (семена).

Распространение: серпуховский ярус Колывань-Томской зоны; верхний визе – низы перми Кузнецкого, Горловского и Минусинского бассейнов; серпуховский ярус – низы перми Рудного Алтая, Южной Монголии, Верхоянья; серпуховский ярус – верхний карбон Джунгарии, Северного Прибалхашья, Северо-Восточного Казахстана, Экибастузского и Карагандинского бассейнов; средний карбон – низы перми Тунгусского бассейна, Охотского массива и Северной Монголии; пермь Приморья.

Фитогеографическая приуроченность: Ангарское палеофлористическое царство (область).

Благодарности

Авторы признательны коллегам-палеоботаникам, плодотворное общение с которыми способствовало написанию данной работы – А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург), Н.Б. Доновой (ОАО «Красноярскгеолсъемка», Красноярск), М.В. Дуранте (Геологический институт РАН, Москва), Л.Г. Пороховниченко (Томский государственный университет, Томск) и В.Е. Сивчинову (Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья, Новосибирск).

Работа выполнена в рамках темы Геологического института РАН «Голосеменные позднего палеозоя Северной Евразии (систематика, эволюция, стратиграфическое значение)» (№01201459185).

Литература

- Бэр К.М.* О сродстве животных // *Анналы биологии*. Т. 1. – М.: МОИП, 1959. – С. 395–405.
- Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора / *О.А. Бетехтина, С.Г. Горелова, Л.Л. Дрягина, В.И. Данилов, С.П. Батяева, П.А. Токарева*. – Новосибирск: Наука, 1988. – 265 с.
- Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л.* Флоростратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна. – Кемерово: Кемеровское книжное изд-во, 1973. – Ч. I, 170 с.; Ч. II, 120 с. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 140).
- Дуранте М.В.* Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. – М.: Наука, 1976. – 279 с. (Тр. Совместной сов.-монг. геол. эксп. Вып. 19).
- Залесский М.Д.* Палеозойская флора ангарской серии // Тр. Геол. ком. Нов. Сер. – 1918. – Вып. 174. – С. 1–76.
- Залесский М.Д.* Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской в пределах северной части Евразии // *Изв. АН СССР. VII сер. Отд. физ.-матем. наук.* – 1930. – №9. – С. 913–980.
- Залесский М.Д.* О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I // *Изв. АН СССР. VII сер. Отд. матем. и естеств. наук.* – 1933. – №8. – С. 1213–1258.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (Обзор) // *С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники.* – М.: Наука, 1990. – С. 131–223.
- Мейен С.В.* Голосеменные ангарской флоры // *С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники.* – М.: Наука, 1992а. – С. 120–147.
- Мейен С.В.* Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным // *С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники.* – М.: Наука, 1992б. – С. 40–105.
- Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований. – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.
- Мейен С.В.* Параллелизм и его значение для систематики ископаемых растений // *Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал.* – 2013. – Т. 8. – С. 17–27.
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2).
- Радченко Г.П.* Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // *Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири.* Т. II. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 42–153.

- Радченко Г.П. Этапы развития позднепалеозойских флор на территории Тунгусской фитогеографической области // Congreso Geológico Internacional. XX Sesión, Ciudad de Mexico, 1956. Sección VII. Paleontología, taxonomía y evolución. – Mexico, 1958. – P. 243–258.
- Радченко Г.П. Новый вид родеи Алтае-Саянской области // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 61–63.
- Расказова Е.С. Ископаемая флора катской свиты Тунгусского бассейна. – М.: Наука, 1962. – 56 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 67).
- Сивчиков В.Е. О систематическом положении некоторых семян из верхнепалеозойских отложений Ангариды // Кузбасс – ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангариды. Т. 2. – Новосибирск, 1996. – С. 53–67.
- Сивчиков В.Е. О некоторых аспектах проблемы реконструкции ископаемых растений (на примере позднепалеозойских флор Ангариды) // Ископаемые растения и стратиграфия позднего палеозоя Ангариды и сопредельных территорий. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 7–9.
- Сивчиков В.Е., Доновна Н.Б. Отчет по теме «Составление блока серийной легенды (каменноугольные и пермские отложения) Минусинской серии Госгеолкарты-200». – Красноярск, 1997. – 139 с. (рукопись).
- Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. – Л.: Недра, 1969. – 264 с. (Тр. СНИИГиМС. Вып. 64).
- Шведов Н.А., Новик Е.О., Радченко Г.П., Владимирович В.П., Любер А.А., Кара-Мурза Э.Н. Подкласс Pteridospermidae (Pteridospermae) // А.Л. Тахтаджан, В.А. Вахрамеев, Г.П. Радченко (ред.). Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. – М.: Госгеолтехиздат, 1963. – С. 29–96.
- Gothan W. Paläobotanische Mitteilungen. 5. Die Unterteilung der karbonischen Neuropteriden // Palaeont. Z. – 1941. – Bd 22 (3/4). – P. 421–428.
- Laveine J.-P., Lemoigne Y., Zhang S. General characteristics and palaeobiogeography of the Parispermaceae (genera *Paripteris* Gothan and *Linopteris* Presl), pteridosperms from the Carboniferous // Palaeontographica. Abt. B. – 1993. – Bd 230. – S. 81–139.
- Meyen S.V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // Geophytology. – 1971. – Vol. 1. – №1. – P. 34–47.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – №1. – P. 1–109.
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. – 1984. – Vol. 50. – №1. – P. 1–111.
- Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Meyen S.V. Gymnosperms of the Angara flora // Ch.B. Beck (ed.). Origin and evolution of gymnosperms. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. – P. 338–381.
- Rothwell G.W. The Callistophytales (Pteridospermopsida): Reproductively sophisticated Paleozoic gymnosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1981. – Vol. 32. – P. 103–121.
- Schmalhausen J. Ein fernerer Beitrag zur Kenntniss der Ursa-Stufe Ostsibiriens // Bull. Acad. Sci. St.-Petersb. – 1878. – T. XXV. – №1. – P. 1–17.
- Schmalhausen J. Die Pflanzenreste der Steinkohlenformation am östlichen Abhänge des Ural-Gebirges // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. Sér. 7. – 1883. – T. XXXI. – №13. – P. 1–20.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux paléozoïques de Sibérie // Ann. Soc. Géol. Nord. – 1932. – T. LVII. – P. 111–134.