

Параллелизм и его значение для систематики ископаемых растений¹

С.В. Мейен

С ростом числа исследований ископаемых растений, а также случаев установления связей между их фертильными и стерильными органами мы все чаще сталкиваемся с явлением параллелизма, которое может выражаться в появлении близких морфологических типов и сходных рядов изменчивости у разных таксономических групп. Представлены примеры таких рядов у птеридоспермов, цикадофитов и других ископаемых растений. Причины параллелизма часто видят в адаптации к сходным условиям среды. Однако замечательная повторяемость одних и тех же рядов морфологических типов в разных группах, обитавших в разное время в разных условиях, указывает на то, что в основе параллелизма лежат, по крайней мере отчасти, некоторые внутренние свойства организации растений. Поскольку параллелизм является широко распространенным эволюционным феноменом, следует принимать его в расчет при таксономическом изучении ископаемых растений. Предложены некоторые соответствующие методы систематики ископаемых растений².

Основные принципы систематики ископаемых растений выработались еще в первой трети XIX века, т.е. сразу после того, как палеоботаники осознали, что часть ископаемых растений принадлежит нацело вымершим группам. Подход к изучению этих растений, трудно сравнимых с ныне живущими родами, был двояким. Если были известны и стерильные, и фертильные части в органической связи, таксономический подход был тем же, что и в неботанике. Для слишком своеобразных или, наоборот, нехарактерных растительных остатков быстро выработался некий кодекс систематических признаков с раз и навсегда заданной таксономической ценностью. Составление этого кодекса завершилось в конце XIX столетия для макрофоссилий и в 60-е годы XX века для микрофоссилий. Именно на этом кодексе признаков основано разделение таких родов как *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Phyllothea*, *Equisetites*, *Lepidodendron*, *Samaropsis*, *Leitroletes*, *Verrucosisporites* и др.

В основном эта палеоботаническая систематика, нашедшая всеобщее признание и отраженная в сводках, возникла на материале из каменноугольных – юрских отложений Западной Европы и долго не обнаруживала настолько значительных изъянов, чтобы подвергаться существенной ревизии. Правда, по мере ознакомления с флорами других регионов ее приходилось до-

полнять, но сами принципы выделения родов, в сущности, не менялись. В последние годы в связи с более детальным изучением растительных остатков современными методами в характеристиках ставшими уже классическими родов стали обнаруживаться серьезные недочеты. Все чаще и чаще исследователи сталкивались со случаями, когда внешне сходные растения оказывались далеко не родственными и, наоборот, листья, внешне не имеющие ничего общего, оказывались принадлежащими родам одного семейства, а может быть и одному роду. Разумеется, в какой-то мере палеоботаники всегда осознавали формальность выделяемых таксонов. Тем не менее, в стратиграфических, биогеографических и даже эволюционных построениях они часто оперируют этими таксонами, как принципиально соответствующими естественным таксонам, лишь несколько отличаясь от них объемом. Заведомо формальными считаются лишь относительно небольшое число родов (типа *Sphenopteris*, *Samaropsis* и др.).

Хорошие примеры последовательных ошибок дает история изучения верхнепалеозойских растений Ангариды и Гондваны. Считалось, что многие растения ангарской и гондванской флоры близко родственны, как и сами флоры. В действительности сходство этих растений в большинстве случаев оказалось результатом параллелизма [Meuyen, 1969]. Аналогичная ситуация сложи-

¹ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Ранее опубликован перевод на английский язык: *Meuyen S.V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // Geophytology. – 1971. – Vol. 1. – №1. – P. 34–47 (Ped.)*.

² Перевод резюме, отсутствующего в рукописи публикуемой статьи, выполнен по ее английскому изданию И.А. Игнатьевым (*Ped.*).

лась при сравнении растений верхнего палеозоя Катазии и Юго-Запада США [Asama, 1966; Matay, 1969], сходство которых также оказалось фиктивным.

Подобные примеры хорошо известны каждому палеоботанику. Изложению случаев, когда палеоботаники относили внешне сходные растений к одному «естественному» роду и, наоборот, таксономически разъединили растения, оказав-

шиеся затем близкими родственниками, можно посвятить целую обстоятельную монографию. По-видимому, настало время видеть за этими многочисленными примерами не досадные исключения из хорошего правила, а какое-то новое правило, исключаящее или, по крайней мере, дополняющее старое привычное правило. Попытка извлечь некоторые уроки из допущенных ранее ошибок и сделана в настоящей статье.

Примеры параллелизма у ископаемых растений

На первый взгляд, есть лишь один такой урок – надо изучать материал более внимательно, и это гарантирует исследователя от ошибок. Но этот вывод не вполне верен. Во-первых, материал не всегда достаточно хорошей сохранности для применения нужной методики. Во-вторых, многие ошибки возникают не от недостатка наблюдений, а от их неверной интерпретации.

При внешнем сходстве, не подкрепляемом достаточно близким родством, может быть два типа ситуаций. Первый тип (А), на который обращают внимание чаще всего, – сходство отдельных органов у разных растений или сходство отдельных целых растений разных систематических групп. Другой тип (В) – более сложный. Он включает сходство не отдельных морфологических типов, а целых наборов их в двух и более систематических группах. Тип В соответствует закону гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. Разграничение обоих типов совершенно условно, и часто тип А является частным случаем типа В. Рассмотрим теперь соответствующие примеры.

ТИП А. Этот тип может включать независимо возникшее сходство как стерильных, так и фертильных частей. Классический пример повторения внешней морфологии дает нам формальный род *Taeniopteris*, объединяющий морфологически почти одинаковые листья, родительские растения которых могут принадлежать папоротникам, птеридоспермам, цикадовым, беннеттитам и пентоксилевым. Здесь мы видим сходство одного органа – листа. Более полное сходство, захватывающее почти всю сому, демонстрируют ангарские и гондванские *Phyllotheca*-подобные растения, принадлежащие разным семействам (*Tschernoviaceae* и *Gondwanostachyaceae*), но имеющие поразительно сходные вегетативные побеги [Meuен, 1970]. Правда, анатомическое строение ангарских филлотек неизвестно и о сходстве тонких структур судить пока нельзя. Сходство нижнегондванской *Buriadia* и верхнепалеозойских–нижнемезозойских хвойных северных материков захватыва-

ет, в сущности, всю вегетативную сферу и касается деталей структуры вторичной древесины, эпидермы и др. Подобные случаи настолько обычны среди высших растений, что мы не будем приводить больше примеров.

ТИП В. На сходстве не отдельных органов или целых растений, а целых наборов (рядов) их в разных систематических группах палеоботаники обращали значительно меньше внимания. Поэтому соответствующим примерам в данной статье отведено больше места. В построенных ниже рядах изменчивости (рисунок) роды не эквивалентны и в некоторых случаях, возможно, представляют лишь обособленные группы видов в пределах более обширного рода. И, наоборот, некоторые роды могут включать в себя несколько естественных, но близко родственных родов. При построении рядов помимо морфолого-анатомической общности учитывалась также географическая и стратиграфическая общность составляющих их форм.

Пельтаспермовые. Семейство *Peltaspermaeae* включает пермскую *Tatarina* [Мейен, 1969] и триасовые *Scytophyllum* [Добрускина, 1969] и *Lepidopteris* (известен также в перми). Т.М. Гаррис [Harris, 1932] сближал с *Lepidopteris* род *Ptilozamites*, иногда ошибочно относимый к цикадовым. Первые три рода включают большое количество эпидермальных типов, при этом некоторые *Scytophyllum* с характерными простоперистыми вайями по строению эпидермы значительно ближе к определенным *Lepidopteris*, чем к другим видам *Scytophyllum* [Добрускина, 1969]. То же можно сказать о соотношении эпидермальной структуры видов *Tatarina* и *Scytophyllum*. Морфологически *Scytophyllum* и *Lepidopteris* связаны постепенными переходами. Переходные формы между простоперистыми *Scytophyllum* и *Tatarina*, у которой листья простые, достоверно неизвестны. Правда, среди *Pursongia*³ (к этому

³ Виды *P. tunguscana* Neuburg и *P. mongolica* Neuburg не принадлежат этому роду и формально могут быть включены в *Glossopteris* [Зимица, 1967; Мейен, 1969].

Ряды	Обобщенные морфологические типы							
Глоссоптериды								
<i>Nilssoniopteris</i>								
<i>Ctenis</i>								
Пельтаспермовые								
<i>Paragondwanidium</i>								
Користоспермовые								
<i>Pachypteris</i>								
<i>Archaeopteris</i>								

Рисунок. Распределение некоторых морфологических типов вегетативных листьев в рядах. Морфология листьев показана схематически. 1 – *Rubidgea* и доглоссоптериды; 2 – *Rhabdotaenia*; 3 – *Glossopteris*; 4 – *Pteronillsonia*; 5 – *Nilssoniopteris*; 6 – *Pterophyllum*; 7 – *Dictyozamites*; 8 – *Otozamites*; 9 – *Doratophyllum* и *Macrotaeniopteris*; 10 – *Anthrophyopsis*; 11 – *Pseudoctenis*; 12 – *Ctenis*; 13 – *Amdrupia* и *Zamiopsis* (?); 14 – *Tatarina*; 15 – *Scytophyllum*; 16 – *Lepidopteris*; 17 – *Angaridium mongolicum*; 18 – *Paragondwanidium sibiricum*; 19 – *Paragondwanidium kumpanii*; 20 – *Dicroidium hughesii*; 21 – *Dicroidium odontopteroides*, *D. feistantellii*, *Hoegia papillata*; 22, 23 – *Pachypteris*; 24 – *Eddyia*; 25 – *Archaeopteris*

роду относятся листья, внешне не отличимые от *Tatarina*, но не имеющие эпидермальной характеристики) имеются листья с сильно рассеченным краем, – *P. serrata* (Srebrodolskaya) S.Meyen.

В основе современного разделения родов *Scytophyllum*, *Lepidopteris* и *Tatarina* лежит общий тип строения листа. Если это разделение верно, то можно утверждать, что в топографии кутикулы и структуре устьиц имеются параллельные ряды изменчивости. Если построить систематику семейства по эпидермальным признакам, параллелизм получится в общей конструкции листа.

По строению кутикулы и отчасти морфологии листьев к пельтаспермовым близко примыкают *Comia*, *Compsopteris* и *Callipteris* subgen. *Feonia* [Мейен, Мигдисова, 1969]. Виды этих родов можно связать в единый ряд. В начале его станут простоперистые *Compsopteris*. У них вторичные жилки перышек более или менее правильно дихотомируют без образования главной ветви, край перышек цельный.

У *Comia primitiva* Neuburg пучки вторичных жилок с плохо выраженной средней жилкой, между пучками жилок есть промежуточные жилки;

край цельный. У других *Comia* пучки более сложные, соответственно край становится все более лопастным. Промежуточные жилки становятся ветвящимися и более многочисленными. У *C. dentata* пучкам соответствуют уже хорошо развитые лопасти. Перышки *C. dobrolubovae* Tschalyshev больше напоминают перья *Callipteris* с базально слившимися перышками. У некоторых *Comia* рахис имеет снабженную жилками кайму (иногда лопастную), которую можно сопоставить со слившимися промежуточными перышками *Callipteris*. Эпидермальные группы, выделенные среди *Callipteris* subgen. *Feonia* и *Compsopteris*, однотипны.

Таким образом, здесь то же направление изменчивости вайи, что и среди типичных пельтаспермовых, но есть и некоторые отличия: 1) в этом ряду пока нет простых листьев; 2) при слиянии перышек⁴ все жилки выходят в края, тогда как у *Scytophyllum* боковые жилки слив-

⁴ Для таких слившихся перышек, сохранивших изначальное расположение жилок, можно предложить новый термин *пиннулоид* (англ. pinnuloid).

шихся перышек оканчиваются на том же месте, как если бы перышки были свободными; 3) перышки у всех форм имеют четкую среднюю жилку, и форм, аналогичных *Ptilozamites*, пока не обнаружено (может быть, таковой является растение, описанное М.Д. Залесским [1934] как *Dicroidium adzvaenum* Zalesky).

Ряд *Ctenis*. Т.М. Гаррис [Harris, 1932] на основании эпидермального сходства объединил *Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Quervainea* и *Macrotaeniopteris* из рэт-лейасовых отложений Гренландии в «сериию *Ctenis*». Он предположил принадлежность к этой серии также *Anthrophioptis*, *Amdrupia* и некоторых *Doratophyllum*. Непосредственному включению в одну серию *Anthrophioptis* и *Ctenis* ему помешала лишь разница в их морфологии, хотя по эпидермальным признакам *A. crassinervis* и *C. fallax* почти неотличимы.

Перечисленные роды можно расположить в ряд по-разному. Можно начать с *Macrotaeniopteris* или *Doratophyllum*. Рассечение листа такого типа приводит нас к *Pseudoctenis*, а добавление еще и анастомозов – к *Ctenis*. Обратное слияние перышек дает нам *Anthrophioptis*. Появление средней жилки у *Ctenis* дает *Quervainea*. Образование лопастности края у последней приводит к *Amdrupia*. Интересно, что у *Anthrophioptis* из юры Кавказа край был лопастным. Подобные преобразования, кроме появления анастомозов, мы видели выше у птеридоспермов.

Группа параллельных родов с анастомозами и без них уже давно известна в верхнепалеозойской еврамерийской флоре. Это *Alethopteris* – *Lonchopteris*, *Neuropteris* – *Reticulopteris*, *Paripteris* – *Linopteris*, *Pecopteris* – *Palaeoweichselia*, *Odontopteris* – *Anastomopteris*. Первые три пары родов представлены достаточно большим числом видов, чтобы видеть изменчивость в конструкции вайи. Направление этой изменчивости в обоих членах каждой пары совпадает. Чтобы убедиться в этом, можно взять для анализа признаки как видовые, так и те, которые считаются варьирующими в пределах вида. Это – форма перышек, их тесное или расставленное расположение на рахисе, изменение рассеченности перышек от верхушки вайи к основанию, положение средней жилки в основании перышка, окаймленность рахиса, отличие базального перышка с базископической стороны пера от остальных перышек (в частности, превращение его в дополнительное перо) и т.д. Сходные направления изменчивости обнаруживаются и при сравнении разных пар. Роды *Lonchopteris* и *Linopteris* можно разбить на группы по степени развития сети анастомозов. У одних видов анастомозы полностью маскируют боковые жилки, у других видов эти жилки хорошо выражены, а ана-

стомозы приурочены к периферии перышка. В пределах этих групп можно видеть одинаковые направления изменчивости перышек.

Гондванские глоссоптериды. Благодаря открытию фруктификаций и кутикулярным исследованиям, установлено, что эта группа гораздо разнообразнее морфологически, чем предполагалось ранее. Анализируя распределение морфологических и эпидермальных признаков, мы видим здесь ту же картину, что в уже рассмотренных группах, а именно ограниченный набор признаков и довольно слабую корреляцию их друг с другом.

Среди *Glossopteris* и *Gangamopteris* установлено [Surange, Srivastava, 1956] несколько обобщенных эпидермальных типов, причем некоторые из них характеризуют виды обоих родов. По степени выраженности средней жилки оба рода связаны постепенными переходами. Среди *Gangamopteris* известны виды с небольшим числом анастомозов. Через такие виды этот род можно морфологически связать с *Rubidgea*, у которой анастомозов нет, но жилки часто искривляются навстречу друг другу и местами почти соприкасаются (*R. ovata* Maithy). По строению жилок и осевой зоны *R. ovata* сходна, например, с *Gangamopteris intermedia* Maithy. Характер анастомозов у глоссоптерид различен. Как и у *Lonchopteris* (см. выше), анастомозы могут соединять боковые жилки, отчетливо прослеживающиеся от оси листа к краю (*Glossopteris decipiens* Feistmantel, *G. taeniopteroides* Feistmantel, *Gangamopteris cyclopteroides* Feistmantel и др.), а могут превращать жилкование в равномерную сетку (*Glossopteris retifera* Feistmantel, *G. conspicua* Feistmantel, *Gangamopteris intermedia* Maithy и др.). Непостоянным признаком и *Glossopteris*, и *Gangamopteris* является присутствие вставных волокон (interstitial fibers) внутри петель (*Glossopteris fibrosa* Pant, *Gangamopteris fibrosa* Maithy). Такие же волокна отмечены у *Rhabdotaenia* [Pant, 1958; Pant, Verma, 1963], общее очертание и кутикула листа которой вполне сравнимы с таковыми некоторых *Glossopteris*, *Gangamopteris* и *Palaeovitartaria*, что, видимо, объясняется родством родительских растений. Прежде листья *Rhabdotaenia* описывались как *Macrotaeniopteris* или *Taeniopteris*, т.е. сближались с совершенно иным кругом форм, что не удивительно: обладая толстой средней жилкой и не соединенными анастомозами боковыми жилками, отходящими почти под прямым углом, *Rhabdotaenia* морфологически, безусловно, ближе к некоторым цикадофитам, чем к типичным глоссоптеридам.

По аналогии с рядом *Ctenis* среди глоссоптерид можно ожидать формы с перистыми листья-

ми. И действительно, Д.Д. Пант и Б.Мера [Pant, Mehra, 1963] описали *Pteronilssonina gopalii* и отметили «общее сходство ее эпидермальных клеток и устьичного аппарата с таковыми глоссоптеридных листьев, подобных *Rhabdotaenia harkinii* Pant и *Glossopteris colpodes* Pant» [там же, с. 131]. Главное макроскопическое отличие *Rhabdotaenia* и *Pteronilssonina* состоит в простых листьях у первого рода и сложных – у второго. На первый взгляд, серьезным отличием *Pteronilssonina* от типичных глоссоптерид является вильчатость ее рахиса. Но, во-первых, Д.Д. Пант и Б.Мера справедливо отмечают, что фруктификации многих глоссоптерид сидят на ножках, отходящих от средней жилки, которая поэтому может потенциально быть вильчатой. Разветвление средней жилки известно у *Belinghtfootia* [Lacey, Huard-Moine, 1964] и *Belemnopteris*. У второго рода листья с густой сетью анастомозов, которые отсутствуют у первого рода. Оба рода, скорее всего, также входят в группу глоссоптерид и дополняют морфологическое разнообразие группы.

Ряд *Paragondwanidium*. Следующий ряд форм, включающий *Paragondwanidium*, *Angaridium* и некоторые *Sphenopteris*, характерен для средне-верхнекаменноугольных и нижнепермских толщ Сибири и особенно полно представлен в Кузнецком, Тунгусском и Минусинском бассейнах. Этот ряд можно начать с *Angaridium mongolicum* Zalesky (простоперистая вайя с обратнотреугольными перышками, изредка двуллопастными). Степень рассечения перышек возрастает у *A. submongolicum* Neuburg и далее у *A. finale* Neuburg. Далее эти рассеченные перышки удлиняются и вайя становится скорее сложноперистой, чем простоперистой, – *A. potaninii* (Schmalhausen) Zalesky. Последний вид очень близок к *Paragondwanidium petiolaatum* (Neuburg) S.Meyen [Нейбург, 1948; Радченко, 1955], который, в свою очередь, весьма сходен (особенно если исходить из голотипа) с *P. sibiricum* (Pettunnikov) S.Meyen. У некоторых экземпляров *P. sibiricum* перышки сильно лопастные и приобретают вид перьев с базально слившимися перышками. Такие экземпляры близки к *P. odontopteroides* (Zalesky) S.Meyen, который долго относили к *Sphenopteris*, так как его вайя скорее выглядит дваждыперистой, чем простоперистой. Крайним членом ряда является *S. kumpanii* Neuburg. Ее сходство с *P. odontopteroides* отмечено М.Ф. Нейбург [1948, с. 101]: «Более глубокая рассеченность на самостоятельные сегменты-перышки у *Sph. odontopteroides* могла принести к типу пера *Sph. kumpanii* или, наоборот, слияние самостоятельных перышек последнего вида могло дать лопастные перышки *Sph. odontopteroides*.

Нервация в общем сходная». Жилкование перышек *S. kumpanii* и базальных перышек *P. sibiricum* практически одинаково. Поэтому целесообразно предложить новую комбинацию *Paragondwanidium kumpanii* (Neuburg) S.Meyen, comb. nov.⁵

О некоторых других рядах со сходной изменчивостью признаков скажем кратко.

Среди гондванских триасовых *Corystospermaceae* (аналогично пельтаспермовым) можно видеть формы простоперистые (*Dicroidium hughesii* (Feistmantel) Gothan), с вильчатым рахисом (*D. odontopteroides* (Morris) Gothan), дваждыперистые (*D. feistmantelii* (Johnston) Gothan) и дваждыперистые с вильчатым рахисом (*Hoegia papillata* Townrow). Подобный переход от сложноперистых вайй к простоперистым был показан М.П. Долуденко [1969] на юрских *Pachypteris* (= *Thinnfeldia*).

Более или менее сходные серии намечаются среди беннеттитов, у которых эпидермально близкие *Pterophyllum*, *Anomozamites* и *Nilssoniopteris* отличаются преимущественно рассечением листовой пластинки.

Намечается серия форм из каменноугольных – пермских отложений Ангариды, связывающая простоперистые *Angaropteridium* со сложноперистыми *Neuropteris*.

В единый ряд можно свести катазиатские гигантоптериды [Asama, 1959], направление изменчивости в котором будет близка к таковой в рядах *Ctenis* и *Peltaspermeae*.

В приведенных примерах автор в основном следовал принятому в литературе объему родов, хотя вполне возможно, что некоторые из них в действительности можно объединить аналогично *Pachypteris* и *Thinnfeldia* [Долуденко, 1969].

На примере современных растений можно видеть, что обычно используемые для разделения рассмотренных родов признаки имеют лишь видовое значение. Например, у видов одного рода может сильно меняться рассечение листа: у современного *Asplenium* есть и *Taeniopteris*-подобные, и дваждыперистые листья.

Серии форм с параллельной изменчивостью признаков можно построить и для других групп ископаемых высших растений, но в этом случае изменчивость затрагивает совершенно другие

⁵ Базионим: *Sphenopteris kumpanii* Neuburg [Нейбург, 1948, с. 100, 101, табл. XV, фиг. 4, 5; табл. XVI, фиг. 1, 1a]. Предложенная С.В. Мейеном новая комбинация не была в свое время действительно обнародована в соответствии с требованиями ст. 33.4 Международного кодекса ботанической номенклатуры [2009], поэтому эти требования выполняются в настоящей публикации (*Ред.*).

признаки. Если у рассмотренных выше растений в разных рядах параллельно меняются жилкование, степень рассечения листа, кутикулярные особенности, тип ветвления осей, то, например, у членистостебельных параллелизм проявляется в различных формах влагалища и других типах срастания листьев, различной форме верхушки листа (с остроконечием и без него), степени рассечения листа и др. [Meуen, 1971]. У лепидофитов независимо появляются и одинаково варьируют в разных группах такие признаки, как листопадность и образование листового рубца, большая или меньшая четкость ортостихов, образование псевдомутовчатости, форма и скульптура листовых подушек, рельеф коры и т.д.

Параллельная изменчивость спор и пыльцы в разных систематических группах растений, в том числе ископаемых, подробно рассмотрена в статье Л.А. Куприяновой [1969].

Таким образом, в прежние представления о параллелизме у высших растений надо внести некоторые поправки. Явление параллелизма чаще всего иллюстрируют примерами двоякого рода. В одном случае это две или более филогенетические линии, идущие независимо, но в одинаковом направлении, со сходно происходящей сменой признаков и со сходными конечными формами. Очень показательна в этом смысле независимо происходящая у лепидофитов и каламитов редукция количества мегаспор в мегаспорангии с образованием подобия семени (*Lepidocarpon*, *Miadesmia*, *Calamocarpon*). Подобные примеры рассмотрены выше под рубрикой А. Такой параллелизм обнаруживается в таксономических группах рангом выше рода.

В другом случае демонстрируется параллелизм внутривидовой изменчивости разных видов или видовой изменчивости разных родов. Именно этот тип параллелизма в первую очередь послужил для выявления закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. На более высоком систематическом уровне этот тип параллелизма, некоторые примеры которого рассмотрены выше под рубрикой В, анализировался в значительно меньшей степени, хотя некоторые наблюдения в литературе приводились. В чем же причина того, что повторность морфологических типов (по крайней мере, вегетативных частей) у групп высокого таксономического ранга долгое время проходила мимо внимания палеоботаников и ботаников?

По-видимому, дело в следующем. Среди современных высших растений (исключая мохообразные) только покрытосеменные и в меньшей степени папоротники обнаруживают достаточно

большое однообразие в морфологии вегетативных частей. Членистостебельные, плауновидные, псилотовые, гинкговые и покровосеменные в современной флоре представлены одним или немногими родами. Хвойные и цикадовые представлены специализированными формами, демонстрирующими немногочисленные морфологические типы стерильных побегов. Определенного типа листья и облиственные побеги господствуют и в вымерших группах высших растений. Однако «преобладание» вовсе не означает «исключительной приуроченности». И вот это обстоятельство почему-то прошло мимо внимания многих палеоботаников. Поэтому стало традицией относить листья, внешне сходные с папоротниками, к папоротникам и птеридоспермам (хотя это могут быть и цикадовые); побеги с игольчатыми листьями неизменно включаются в хвойные (хотя такие листья могли иметь и кордаиты); дланевидно-рассеченные листья относились к гинкговым; простые листья с сетью анастомозов объединялись в группу глоссоптерид и т.д.

Мнение, что каждой группе высших растений соответствует определенный тип листовой, господствует в таксономической практике палеоботаника. Открытие таких групп, как чекановские или беннеттиты, привело к выводу о том, что один тип листовой может быть свойствен более, чем одной группе, но из этого делался лишь один следующий вывод – значит, соответствующие растения связаны родством. Если же в некоей группе встречался «чуждый» ей тип листовой, это рассматривалось как досадное исключение, курьез природы и объяснялось конвергенцией, т.е. приспособлением к определенным внешним условиям.

Более широкое внедрение эпидермальных и других микроструктурных методов исследования, а также более полное изучение фертильных органов и установление их связи с вегетативными частями заставили пересмотреть многие систематические взгляды. Оказалось, что разнообразие морфологии вегетативных частей в крупных систематических группах отнюдь не исключение, а правило. Среди цикадовых были установлены формы с простыми листьями и сетчатым жилкованием (*Anthrophlopsis*) и с листьями, как у папоротников и птеридоспермов (*Amdrupia*, *Zamiopsis?*). Наоборот, среди глоссоптерид, обычно включающихся в птеридоспермы, были найдены листья типа *Taeniopteris* (род *Rhabdotaenia*) и *Nilssonia* (род *Pteronilssonia*), т.е. как у цикадовых и беннеттитов. В разных группах хвойных обнаружили крупные многонервные, а не игольчатые листья (*Araucariodendron*, *Podozamites*), характерные лишь для немногих современных хвойных (некоторые араукариевые и по-

докарповые). В то же время на примере *Buriadia* видно, что игольчатые листья были свойственны и другим голосеменным. Выяснилось, что среди прапапоротников многие роды имели листья, неотличимые от таковых лептоспорангиатных папоротников (*Sermaya* [Eggert, Delevoryas, 1967], «*Pecopteris*» *feminaeformis* [Barthel, 1968] и др.), что листья, весьма сходные с гинкговыми, были еще у прогимноспермов (*Eddyia* [Beck, 1967]), наряду с листьями, более характерными для папоротников и прапапоротников. Аналогичная картина получается и в распределении по систематическим группам морфологических типов спор (как у хвойных, так и у птеридоспермов можно видеть сходный набор типов пыльцы).

По-видимому, если без предубеждения пересмотреть систематическое положение известных ископаемых растений, изучив их современными методами, морфологическое разнообразие групп высших растений увеличится в значительно большей степени. Для этого разнообразия и для повторности структур в разных группах, конечно, есть пределы (мы их не знаем). Например, едва ли у лепидофитов будут обнаружены листья с сетчатым жилкованием, а у цикадовых – игольчатые листья, собранные в брахибласты. Однако обнаружение игольчатых листьев у кордаитов вполне вероятно. Простые листья с анастомозами можно ждать у пельтаспермовых и беннеттитов.

Точно так же можно полагать, что в крупных группах, с которыми сейчас связывается лишь

один тип спор или пыльцы, будут обнаружены и другие типы. Например, среди пельтаспермовых можно ожидать пыльцу не только монолетнюю (монокольчатую), известную у верхнетриасовой *Lepidopteris ottonis* [Townrow, 1960], но и иного облика. В пользу этого предположения свидетельствуют такие наблюдения. В медистых сланцах западноевропейского цехштейна довольно обычны находки *Lepidopteris martinsii* (Kurtze) Townrow, в то время как находки соответствующей пыльцы (типа *Ginkgocycadophytus*) не только в медистых сланцах, но и вообще в цехштейне исключительно редки, а те немногие находки, которые есть, вполне могут принадлежать тем же растениям, что и листья *Sphenobaiera* [Grebe, Schweitzer, 1962]. В палинологических комплексах, полученных из массовых захоронений *Tatarina*, которая по наличию характерных мегаспорангиатных дисков (*Peltaspermum*) и кутикулярным признакам должна быть отнесена к пельтаспермовым, резко преобладает двумешковая пыльца. Такого же типа пыльца встречается прилипшей к кутикуле *Tatarina*. Конечно, возможно, что и листья *Tatarina*, и ассоциирующие с ней *Peltaspermum* (с той же кутикулярной структурой) принадлежат другой группе растений. Но это лишь даст дополнительный пример параллелизма органов, на этот раз уже генеративных (придется допустить, что мегаспорангиатные диски типа *Peltaspermum* характеризуют не только семейство пельтаспермовых).

Возможные причины параллелизма

В попытках объяснения параллелизма исследователи обращались как к особенностям внутренней организации организмов, так и к факторам внешней среды. При этом предпочтение чаще отдавалось последним. Например, поразительный параллелизм в строении цветка и пыльцы в разных группах покрытосеменных Е.Е. Леппик [1969; Lerrik, 1969] и Л.А. Куприянова [1969] объясняют приспособлением к энтомофилии (т.е. к биотическому фактору внешней среды). Параллельно идущую в разных группах редукцию и когеренцию листовых органов позднепалеозойских растений К.Азама [Asama, 1959, 1966] прямо связывает с континентализацией климата, т.е. чисто абиотическим фактором. Смещение стелы к одной стороне ствола у разных ископаемых растений (некоторые *Lepidodendron* и птеридоспермы) связывают с их лианоподобным образом жизни.

Верны эти объяснения или нет, для данных конкретных случаев, неизвестно. Но, так или иначе, апеллирование к одной лишь внешней

среде не объясняет нам, почему во многих группах за сотни миллионов лет их истории так и не развились внешне очень несложные структуры, широко распространенные в других группах. Например, мы не видим образования сорусов и синангиев у плауновидных, сетчатого жилкования у гинкговых (единичные анастомозы у гинкго не меняют существа дела) и хвойных. Объясняя воздействием внешней среды многие особенности растений, мы часто забываем о том, что у других растений той или иной группы, обитающих в тех же условиях миллионы лет, эти особенности так и не выработались. Например, у плаунов, несмотря на огромную древность этой группы, виды секций *Selago* и *Subselago* до сих пор не имеют настоящих стробилов. Если по традиции считать независимое возникновение терминальных стробилов у плаунов, селягинелл и хвощей приспособлением к лучшей защите спорангиев, то остается непонятным, почему за сотни миллионов лет плауны без стробилов так и не были вытеснены плаунами со стробилами.

Если параллелизм форм стимулируется исключительно внешним влиянием, то трудно понять повторность направлений изменчивости в самых разных группах, живших в разных условиях и в разное время. Эти и некоторые другие соображения заставляют предполагать, что источник параллелизма нужно искать не только во внешней среде (биотической и абиотической), но и в особенностях внутренней организации группы.

Довольно показательно в этом отношении распределение приведенных выше рядов (типа **В**) по геохронологической шкале. Интерпретировать эти ряды как филогенетическую последовательность трудно, так как построенные в направлении возрастания сложности или, наоборот, редукции строения листа, эти ряды никогда не совпадают со сменой форм в геологическом разрезе. Действительно, древнейшие пельтаспермовые (*Lepidopteris martinsii*), указываемые с отена, т.е. с нижней перми, имеют дваждыперистую вайю с промежуточными перышками. Этого же типа листья завершают эволюцию группы. Во второй половине поздней перми резко преобладают формы с простыми листьями (*Tatarina*). Простоперистые формы (*Scytophyllum*) появляются в среднем (?) – верхнем триасе. Совершенно беспорядочно распределены в геологическом разрезе и роды ряда *Ctenis*. Своеобразно распределение во времени ряда, построенного для глоссоптерид. Вначале (в доглоссоптериевой флоре) появляются формы без анастомозов и средней жилки, затем с анастомозами (*Gangamopteris*) и вскоре со средней жилкой (*Glossopteris*), а формы без анастомозов отсутствуют. Позже появляются формы без анастомозов и средней жилки, но уже иного типа (*Rubidgea*). Далее безраздельно господствуют формы с анастомозами, причем большая часть их со средней жилкой (*Glossopteris*). В конце существования группы появляются перистые вильчатые листья без анастомозов (*Pteronilssonina*) и простые листья без анастомозов, но с сильной средней жилкой (*Rhabdotaenia*), листья с анастомозами и вильчатой средней жилкой (*Belemnopteris*), а также без анастомозов со средней жилкой лишь в основании листа (*Palaeovittaria*).

Из рассмотрения этих и многих других примеров складывается отчетливое впечатление, что развитие идет не прямо от форм с простым жил-

кованием (и/или ветвлением) к формам усложненной морфологии, а более извилистым путем. Начинаясь с каких-то древнейших форм, которые можно апостериорно рассматривать как более примитивные (но не обязательно они морфологически более простые), группа постепенно набирала всю сумму признаков, одновременно теряя другие, ранее приобретенные, т.е. с внешним повторением прежних (предковых) форм.

Как же увязать эти представления с классическими взглядами на морфогению органов, с общепризнанными путями филогенетического преобразования их через перевершинивание, планацию, слияние, редукцию, изгибание и т.д. [Zimmermann, 1959]. Существенных противоречий с прежними взглядами можно избежать, если считать все перечисленные типы преобразований не однонаправленными, а обратимыми, т.е. помимо редукции учитывать возможность разрастания и мультпликации (фасциации, полимеризации), наряду со слиянием ввести понятие расчленения, а наряду с загибанием – выпрямление и т.д. На частную обратимость данных преобразований указывал и Г.Л. Стеббинс [Stebbins 1950]. Представление об обратимости морфогенетических модусов, безусловно, повлечет пересмотр многих общих и частных филогенетических взглядов, но мы не будем задерживаться на этом далее, так как это – тема для особой статьи.

Если развитие растений действительно шло таким образом, а именно путем первоначального накопления определенных состояний, а затем их переключения с одного на другое, то представить себе внешнюю среду как основную и единственный формообразующий фактор становится довольно трудно. Более правдоподобно, что внешняя среда в большей степени, чем принято считать, выступала в роли ограничителя, триггера и модификатора и ее роль была действительно ведущей в формировании далеко не всех особенностей растений. Параллельность процессов накопления состояний в одних группах и разнонаправленность в других наводят на мысль о большой роли в формообразовании каких-то непонятных пока внутренних стимуляторов. Возможно, что правильность форм у растений и их удивительную повторность в разных группах в дальнейшем удастся выразить в понятиях всеобщей кристаллографии, частным случаем которой будет обычная кристаллография неживых тел.

Параллелизм и систематика ископаемых растений

Вне зависимости от того, насколько правильно высказанные выше мысли о причинах параллелизма, сам факт возникновения сходных от-

дельных форм и рядов в разных группах можно считать твердо установленным. С ним необходимо считаться в таксономической работе палео-

ботаника. На приведенных выше примерах видно, что листья с анастомозами и без них, простые и перистые, со средней жилкой и без нее могут принадлежать близко родственным растениям. Наоборот, внешне удивительно сходные остатки вегетативных частей, долго рассматривавшиеся видами одного рода, в действительности принадлежат разным семействам, порядкам и даже классам. Признаки, на которые палеоботаники обычно опираются, считая их родовыми или еще 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 (радикалы в понимании Н.И. Вавилова [1967]) от изменчивых, важные от второстепенных, поэтому во многих случаях выделение родов становится условностью.

Как же систематизировать в этих условиях ископаемые растительные остатки, чтобы свести к минимуму систематические ошибки? По-видимому, первой и важнейшей предпосылкой здесь является решительный отказ от строгой априорной фиксации таксономической ценности любого признака. Постоянная ценность признака допустима и даже необходима в искусственных классификациях, построенных, в сущности, по принципу дихотомического или политомиического ключа. Но при построении классификации, приближающейся к естественной, т.е. отражающей не только сходство, но и родство группировок, таксономическая ценность если не всех, то большинства признаков определяется в ходе исследования, а не задается заранее. Практически этот подход осуществляется следующим образом.

Построение систематики группы идет от более мелких таксонов к более крупным, т.е. сначала подбираются виды, а затем роды и лишь после этого надродовые группировки.

Давайте начнем рассмотрение предлагаемой таксономической процедуры с вида. Вид в палеоботанике не имеет отношения к биовидам и может быть только морфологическим, поскольку ничем, кроме ограниченного набора морфологических признаков, палеоботаник не может оперировать. Единственным доступным палеоботанике критерием вида может быть только перерыв в сплошной последовательности морфологических типов (хиатус). Поэтому первая задача палеоботаника – построение такой последовательности. На материале, собранном из одного местонахождения и одного слоя, строится ряд, смежные члены которого отличаются признака-

ми, заведомо недостаточными для видового разграничения. Крайние члены ряда в этом случае связываются совершенно постепенным переходом, и относить их к разным видам нет никаких оснований. Такие ряды названы *монотопными* [Мейен, 1966]. Если имеется подходящий материал, аналогичные ряды строятся затем для того же типа остатков из экземпляров, собранных в других слоях и местонахождениях. В результате получается совокупность, дальнейшее дробление которой в силу ее сплошности лишено смысла. Такая совокупность и может рассматриваться как палеоботанический вид. Насколько эта совокупность соответствует биологическому виду в любом понимании, неизвестно. Далее следует анализ распределения признаков в пределах данной совокупности. При этом выделяются константные (видовые) и варьирующие признаки. Метод монотопных рядов позволяет установить пределы видовой изменчивости и вскрыть параллелизм изменчивости у близких видов.

Следующей стадией является построение серии подобных совокупностей для данной флоры. Если морфологическое разнообразие представителей соответствующей группы в этой флоре велико, то можно выделить более крупную совокупность, члены которой по сумме признаков ближе друг к другу, чем к членам любой другой совокупности. Постепенно в анализ вовлекается материал с все большей территории и из все большего стратиграфического интервала. В результате складывается несколько совокупностей и их соподчинение. Только теперь можно придать им определенный таксономический ранг. После этого становится ясно, какие признаки имеют большее, а какие – меньшее таксономическое значение в изученной группе растений. При этом обычно получается, что признаки, ранее считавшиеся родовыми, имеют лишь видовое значение. И, наоборот, признаки, которые до сих пор вообще игнорировались, приобретают большой таксономический вес. Одновременно выясняется, какие признаки свойственны только определенным группам, а какие параллельно варьируют в разных группах.

Только после этого можно обратиться к анализу серий, установленных в других флорах. При этом может получиться так, что отдельные члены в сериях, принадлежащих разным флорам очень сходны (и в литературе они обычно фигурируют под одним родовым названием), тогда как в целом серии достаточно различны.

Вот несколько конкретных примеров. В течение долгого времени систематика листьев ангарских кордаитов строилась на основании таких морфологических признаков как форма и разме-

ры листа, очертание верхушки, густота и степень расхождения жилок. С введением эпидермальных признаков и путем построения монотопных рядов выяснилось, что морфологически неотличимые листья могут принадлежать разным родам (*Cordaites* и *Rufloria*), что ложные жилки (на основании которых предлагали отделять *Cordaites* от *Noeggerathiopsis*) могут быть единственным признаком, отличающим очень близкие виды, что у видов разных родов и подродов изменчивость верхушки и других признаков идет в параллельном направлении, тогда как форма основания значительно более константна.

Построение некоего подобия монотопных рядов уже не на видовом, а на родовом уровне позволило сблизить роды *Scytophyllum*, *Lepidopteris* и *Tatarina*, принадлежность которых к одному семейству подтверждается находками фруктификаций, а также эпидермальными признаками и переходными морфологическими типами. Оказалось, что такие признаки, как степень рассеченности листа и характер жилкования, варьируют в значительной степени, причем складывающиеся морфологические типы повторяются в других семействах. Например, листья *Tatarina* значительно ближе морфологически к гондванским *Palaeovittaria* и *Rubidgea*, чем к другим пельтаспермовым. В то же время для очень многих пельтаспермовых характерна толстая кутикула, причем жилки на отпечатках прослеживаются с трудом. По этому признаку, которому никогда не придавали существенного значения, пельтаспермовые хорошо отличаются от користоспермовых и, наоборот, сближаются с юрским родом *Pachypteris*, систематическое положение которого неясно.

Хотя отдельные члены серии гондванских користоспермовых и серии северных пельтаспермовых и близких к ним форм очень сходны (*Compsopteris adzvensis* Zalesky из верхней перми Печорского бассейна настолько похож на *Dicroidium hughesii* (Feistmantel) Gothan из триаса Гондваны, что первоначально был отнесен М.Д. Залесским к последнему виду), но сами серии в целом отличаются сильно. У северных пельтас-

пермовых пока достоверно не установлено форм с вильчатым рахисом и листьями с преобладанием устьиц с четырьмя побочными клетками. В то же время когерентные листья с пиннулоидами, т.е. с сохранившимся исходным жилкованием, но слившимися перышками (как у *Scytophyllum*) неизвестны у користоспермовых.

При отграничении родов еврамерийских древовидных лепидофитов большое значение придается соотношению расстояний между ортостихами и между смежными филлоидами в одном ортостихе. Это один из признаков, отличающих разные группы сигиллярий. При построении монотопных рядов ангарских нижнекаменноугольных лепидофитов выяснилось, что здесь даже в пределах вида это соотношение очень изменчиво. Сигилляриеобразные формы с правильными, далеко расставленными ортостихами связаны переходом с формами, у которых ортостихи сближены настолько, что кора больше напоминает таковую лепидодендронов, а не сигиллярий (эти лепидофиты еще не описаны в литературе). Рассматриваемы в соответствии с критериями, принятыми в систематике еврамерийских лепидофитов, эти лепидофитовые серии были бы распределены по родам и видам совершенно неестественным образом.

Аналогичные примеры, наверное, можно увидеть и среди микрофоссилий, особенно после соответствующей ревизии таксонов, считающихся общими для разных фитохорий.

Совершенно очевидно, что построение указанных серий должно сопровождаться максимально детальным изучением растительных остатков. Это делает систематическую работу значительно более трудоемкой. Кроме того, для таких исследований надо иметь многочисленные, хорошей сохранности образцы. Однако это единственный способ построить систематику, максимально приближающуюся к естественной, не попасть в ловушку параллелизма и получить группировки ископаемых растений, которые можно с максимальной эффективностью использовать для стратиграфических, фитогеографических и филогенетических построений.

Благодарности

Автор признателен Х.К. Магешвари и В.А. Красилкову за прочтение рукописи статьи и ценные замечания.

Литература

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н.И. Вавилов. Избранные произведения. Т. 1. – Л.: Наука, 1967. – С. 7–61.

Добрускина И.А. Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. –

М.: Наука, 1969. – С. 35–58. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 190).

Долуденко М.П. О соотношении родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969. – С. 14–34. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 190).

Залесский М.Д. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. I // Изв. АН СССР. Отд. естеств. и матем. наук. – 1934. – №3 – С. 241–290.

Зимица В.Г. О *Glossopteris* и *Gangamopteris* из пермских отложений Южного Приморья // Палеонтол. журн. – 1967. – №2. – С. 113–121.

Куприянова Л.А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Бот. журн. – 1969. – Т. 54. – №10. – С. 1502–1512.

Лепник Е.Е. Гомологические и аналогические ряды в эволюции типов цветков // Генетика. – 1969. – Т. 5. – №5. – С. 12–23.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый Семнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Вена, Австрия, июль 2005 г. Пер. с англ. – М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 282 с.

Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 186 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).

Мейен С.В. О роде *Zamiopteris* Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969. – С. 85–104. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 190).

Мейен С.В., Мугдисова А.В. Эпидермальное изучение ангарских *Callipteris* и *Compsopteris* // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969. – С. 59–84. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 190).

Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. 12. Ч. 3. Вып. 2).

Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. 2. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 42–153.

Asama K. Systematic study of so-called *Gigantopteris* // Sci. Rept. Tôhoku Univ. Ser. 2 (Geol). – 1959. – Vol 39. – №1. – P. 1–72.

Asama K. Permian plants from Phetchabun, Thailand and problems of floral migrations from Gondwanaland // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. – 1966. – Vol. 9. – №2. – P. 171 – 211.

Barthel M. «*Pecopteris*» *feminaeformis* (Schlotheim) Sterzel und «*Araucarites*» *spiciformis* Andrae in Germar – Coenopterideen des Stephans und Unteren Perm // Palaeont. Abh. – 1968. – Bd 2. – S. 727–742.

Beck C.B. *Eddyia sullivanensis*, gen. et sp. nov., plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York // Palaeontographica B. – 1967. – Bd 121. – S. 1–22.

Eggert D.A., Delevoryas T. Studies of Paleozoic ferns: *Sermaya*, gen. nov., and its bearing on the filicalean evolution in the Paleozoic // Palaeontographica B. – 1967. – Bd 120. – S. 169–180.]

Grebe H., Schweitzer H.-J. Die *Sporae dispersae* des niederrheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinl. Westf. – 1962. – S. 1–23.

Harris T.M. Fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2 // Meddel. om Grönland. – 1932. – Vol. 85. – №3. – P. 1–112.

Lacey W.S., Huard-Moine D. Karroo floras of Rhodesia and Malawi. Pt. 2. The *Glossopteris* flora in the Wankie district of Southern Rhodesia // Symp. Floristic Stratigr. Gondwanaland, Lucknow. – 1964. – P. 13–25.

Leppik E.E. Directional trend of floral evolution // Acta biotheoret. – 1969 – Vol. 18 – №1–4. – P. 87–102.

Mamay S. *Russellites*, new genus, a problematical plant from the Lower Permian of Texas // Prof. Pap. US Geol. Surv. – 1969. – №593-I. – P. 1–23.

Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Paleozoic floras // Gondwana stratigraphy. IUGS Symposium, Buenos-Aires, 1–15 October 1967. – Paris: UNESCO 1969. – P. 141–157.

Meyen S.V. *Phyllotheca*-like plants from the Upper Paleozoic flora of Angaraland // Palaeontographica B. – 1971. – Bd 133. – S. 1–33.

Pant D.D. The structure of some leaves and fructifications of the *Glossopteris* flora Tanganyika // Bull. Brit. Mus. (nat. hist.). – 1958. – Vol. 3. – P. 125–175.

Pant D.D., Mehra B. On a cycadophyte leaf, *Pteronilssonia gopalii* gen. et sp. nov., from the Lower Gondwanas of India // Palaeontographica B. – 1963. – Bd 113. – S. 126–134.

Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. – N. Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1950. – XX+643 pp.

Surange K.R., Srivastava P.N. Studies in the *Glossopteris* flora of India-5. Generic status of *Glossopteris*, *Gangamopteris* and *Palaeovittaria* // Palaeobotanist. – 1956. – Vol. 5. – №1. – P. 46–49.

Townrow J. Peltaspermaeae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // Palaeontology. – 1960. – Vol. 3. – №3. – P. 333–361.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. – Stuttgart: Verlag von Gustav Fischer, 1959. – XXIV + 777 S.

Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants

S.V. Meyen

With growing studies of fossil plants as well as with establishing connections between fertile and sterile plant remains, one now and again comes across parallelism phenomena, which may be manifested in the appearance of similar morphological types and similar series of variations in different systematical groups. Examples of such series among pteridosperms, cycadophytes and other fossil plants are presented. The causes of parallelism are often searched in adaptation to similar environmental conditions. Remarkable recurrence of quite a number of series of morphological types in different groups, inhabiting various environments in various times suggests, however, that at least partly some inherent qualities of the plant organization are at the bottom of the parallelism. Since parallelism is a widespread evolutionary phenomenon one has to take it into consideration during the taxonomical treatment of fossil plants. Some corresponding methods of fossil plants taxonomy are suggested.