

УДК 561.35

РОД CALLIXYLON ZALESSKY (ARCHAEOPTERIDOPHYTA): ОСНОВНЫЕ КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РЕВИЗИЯ ЕГО ВИДОВОГО СОСТАВА

© 2011 г. О. А. Орлова, А. Л. Юрина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: oorlova@geol.msu.ru

Поступила в редакцию 23.12.2010 г.

Принята к печати 01.03.2011 г.

В статье предложена новая ревизия рода *Callixylon* Zalesky, доминирующего в позднедевонское время повсеместно в мире. Выявлены наиболее значимые анатомические признаки для выделения видов, что является крайне важным для установления видового разнообразия первых лесов в истории Земли.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Callixylon* был впервые установлен российским палеоботаником М.Д. Залесским (1911) на материале из фаменских (верхнедевонских) отложений Украины (Донбасс, с. Большая Каракуба, ныне с. Раздольное, правый берег р. Мокрая Волноваха). В качестве типового вида Залесский выделил *S. trifilievii* Zal., первые результаты изучения первичной ксилемы которого он опубликовал ранее (Залесский, 1909). Основная часть типовой коллекции материала Залесского хранится в настоящее время в ЦНИГРмузее им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург, номер коллекции 1415.

Примечательно, что самая первая находка калликсилона происходит из Северной Америки. Еще во второй половине XIX в. канадский палеоботаник Дж. Доусон (Dawson, 1871) описал стволы типа *Callixylon* из верхнедевонских отложений Канады под названием *Dadoxylon newberryi* Dawson, впоследствии отнесенные М. Элкинсом и Г. Виландом (Elkins, Wieland, 1914) к *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland. В дальнейшем многочисленные находки рода *Callixylon* были зафиксированы в различных местонахождениях Европы и Северной Америки. Из первых работ по изучению этого рода следует также отметить статьи Ч. Арнольда (Arnold, 1930, 1931, 1934), Р. Крейзеля и Г. Вейланда (Kräusel, Weyland, 1929) и др.

Во второй половине XX в. большой вклад в исследование рода *Callixylon* внес американский палеоботаник Ч. Бек (Beck, 1953, 1960, 1962a, b, 1979 и др.). Он впервые показал органическую связь стеблей *Callixylon* с ветками и листвой рода *Archaeopteris* и опубликовал возможную реконструкцию растения *Archaeopteris-Callixylon*. Кроме того, именно под руководством Бека (Beck et al., 1982) на-

чались первые исследования древесины этого рода в сканирующем электронном микроскопе.

Первая ревизия рода *Callixylon* была сделана коллективом палеоботаников из Франции и СССР (Lemoigne et al., 1983). Авторы изучили обширный материал из коллекций различных музеев мира и показали, что из 15 видов, описанных к тому времени, семь можно считать синонимичными к остальным восьми.

Всестороннему исследованию анатомических особенностей рода *Callixylon* посвящали также свои работы российские палеоботаники В.Г. Лепехина (1963, 1972; Lepekhina, Yatsenko-Khmelevsky, 1966), Н.С. Снигиревская (1984, 1985, 1987, 1995, 2000; Lemoigne et al., 1983; Lemoigne, Snigirevskaya, 1990; Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001), А.Л. Юрина (Iurina, Lemoigne, 1979; Lemoigne et al., 1983) и С.М. Снигиревский (Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001). Следует отметить, что Снигиревская является первой из российских палеоботаников, кто начал изучать анатомическое строение рода *Callixylon* в электронном микроскопе. Большой ее заслугой следует считать установление отдела *Archaeopteridophyta* (Снигиревская, 2000). В 2009–2010 г. нами (Орлова и др., 2009, 2011) всесторонне исследовались фрагменты стволов *S. trifilievii* из франских отложений Среднего Тимана.

Интересна работа американской исследовательницы М. Триветт (Trivett, 1993), в которой дан структурный анализ фрагментов стволов *Callixylon whiteanum* Arnold. Триветт предложила новую теоретическую модель архитектуры ископаемого дерева *Callixylon* в виде ортотропного псевдомоноподильного ствола с последовательностью ветвлений, усложняющихся в строении от базальной до дистальных частей растения. Значительный вклад в изучение рода *Callixylon* внесла также французская

исследовательница Б. Мейер-Берто (Meyer-Berthaud et al., 1997, 1999, 2000, 2004), которая с группой коллег описала находки *Callixylon* из франских и фаменских отложений Марокко, а также провела структурный анализ молодых стволов раннефаменского *C. erianum* Arnold для установления эволюционных особенностей развития архитектуры этого ископаемого дерева, внося небольшие изменения в предложенную ранее модель Триветт.

Нельзя обойти вниманием и статьи С. Читале (Chitaley, 1988; Chitaley, Cai, 2001), выделившей три новых вида в составе рода *Callixylon* из верхнедевонских отложений Северной Америки. Одна из последних статей о находках рода *Callixylon* в фаменских древесных углях Бельгии выполнена группой палеоботаников Бельгии и Франции под руководством С. Престана (Prestanni et al., 2010).

Целью настоящей работы является выявление основных признаков рода *Callixylon* и его видов, а также ревизия его видового состава. Для этого мы изучили типовые и иные коллекции шлифов *Callixylon* в следующих местах хранения: 1) на Геологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова — *C. newberryi* из фаменских отложений Казахстана и *C. trifilievii* из франа Среднего Тимана; 2) в ЦНИГР-музее им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург — *C. trifilievii* из фамена Донбасса (типовой материал) и *C. kazakhstanum* Lepekhina из франа Казахстана (типовой материал); 3) в лаборатории палеоботаники университета им. Клода Бернара, г. Лион, Франция — *C. trifilievii* (часть типовой коллекции, а также из фамена Хакасии), *C. newberryi* из фамена Хакасии и Казахстана, *C. erianum* из фамена Хакасии; 4) в лаборатории архитектуры растений UMR AMAP, Монпелье, Франция — *C. zalesskyi* Arnold (типовой материал, фран США), *C. brownii* (Read et Campbell) Hoskins et Cross (типовой материал, фамен-нижний миссисиппий США), *C. erianum* (типовой материал, фран США), *C. newberryi* (типовой материал, верхний девон Канады). Также был проведен анализ публикаций по всем ранее установленным видам рода *Callixylon* и их находкам.

Авторы статьи выражают искреннюю признательность Н.С. Снигиревской (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), Б. Мейер-Берто (UMR AMAP, Монпелье, Франция) за консультации в ходе написания статьи, проф. Ж. Баралю (палеоботаническая лаборатория Лионского университета Клода Бернара) за возможность ознакомиться с коллекциями проф. И. Лемуаня, а также сотрудникам отдела монографий ЦНИГР-музея им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург за предоставленную возможность работы с типовыми коллекциями.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-00633 и № 11-04-01604.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА CALLIXYLON

Археоптерисовые сочетали в себе своеобразные признаки двух различных отделов растений: с одной стороны, листья, ветки и органы размножения похожи на таковые у папоротниковидных, а с другой — мощная вторичная древесина подобна хвойным. Разногласие между исследователями наблюдается и в установлении ранга этой группы. Одни ученые относят их в ранге порядка *Archaeopteridales* к классу *Progymnospermopsida* (Мейен, 1987), другие — к отделу *Progymnospermophyta* (Taylor et al., 2009), а третьи — выделяют их в самостоятельный отдел *Archaeopteridophyta* (Снигиревская, 2000). В составе археоптерисовых наиболее хорошо изучены два морфологических рода: *Archaeopteris* Dawson и *Callixylon* Zalessky, относящиеся, по мнению авторов статьи, к семейству *Archaeopteridaceae*, порядку *Archaeopteridales*, классу *Archaeopteridopsida* и отделу *Archaeopteridophyta*. Первый род включает изолированные отпечатки листьев и ветвей, а также связанные с ними органы размножения; второй — петрифицированные стебли и корни. Как было сказано выше, Бек (Beck, 1960) показал органическую связь ветвей *Archaeopteris macilenta* Lesquereux со стеблями *Callixylon zalesskyi*. Он также предложил считать род *Callixylon* Zalessky, 1911 младшим синонимом *Archaeopteris* Dawson, 1871. Однако до сих пор эти два морфологических рода рассматриваются как отдельные морфотаксоны, прежде всего потому, что не доказана органическая связь всех видов рода *Callixylon* с ветвями *Archaeopteris*.

ОПИСАНИЕ

О Т Д Е Л ARCHAEOPTERIDOPHYTA
SNIGIREVSKAYA, 2000

К Л А С С ARCHAEOPTERIDOPSIDA
SNIGIREVSKAYA, 1978

П О Р Я Д О К ARCHAEOPTERIDALES
W. ZIMMERMANN, 1930

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOPTERIDACEAE SCHMALHAUSEN, 1894

Род *Callixylon* Zalessky, 1911

Т и п о в о й в и д — *C. trifilievii* Zal., 1911; верхний девон (фамен) Украины (Донбасс).

Д и а г н о з. Крупные и средние стволы и корни древовидных растений с моноподиальным ветвлением ствола. Проводящая система в стволах представлена эвстелой, в корнях — эктофлойной протостелой. В конечных ветках сердцевина также отсутствует. Мезархные первичные проводящие пучки (табл. XIII, фиг. 3–4, см. вклейку) расположены вокруг сердцевины, представленной различными по размеру и неправильными по форме паренхимными клетками (табл. XIII, фиг. 1). Вторичная ксилема пикноксилевого типа. Трахеиды вторичной ксилемы (табл. XIII, фиг. 2) не превышают в диаметре

60 мкм, в среднем 30–40 мкм. На радиальных стенках трахеид наблюдается когортонидная поровость (табл. XIV, фиг. 2, 3, см. вклейку). Поры округло-шестиугольные, обычно с узкими и косыми апертурами, располагаются в 1–5 рядов (табл. XIV, фиг. 2–4). На тангентальных стенках трахеид поры редки. Сердцевинные лучи (табл. XIII, фиг. 5–8) обильные, различной высоты (1–97 клеток), одно-многорядные, простые и сложные — с лучевыми трахеидами (табл. XIII, фиг. 6, 8). Поры в полях перекреста небольшие, сближенные, округлые по форме, от 2 до 12 пор в одном поле, в среднем — 4–6 (табл. XIV, фиг. 1).

Видовой состав. Девять видов (см. ниже обсуждение) из живецких (?) отложений Бельгии; франских и фаменских отложений Евразии, Африки, Австралии и Северной Америки; нижнего миссисиппия Северной Америки.

З а м е ч а н и я. Касаясь особенностей строения первичной ксилемы, следует отметить, что на ее мезархность обратил внимание еще Залесский. Он писал, что “отмечены пучки первичной древесины мезархного строения обыкновенно в соприкосновении со вторичною древесиною...” (Залесский, 1911, с. 15–16). Однако в некоторых случаях вторичная ксилема отделяется от пучков первичной одним-двумя рядами клеток сердцевинны (например, *S. newberryi*, табл. XIII, фиг. 4). Кроме этого, Залесский указывал на то, что паренхимные клетки сердцевинны неправильной формы, у них высота в несколько раз меньше длины, а склеренхимные клетки отсутствуют. В последующих описаниях различных видов калликсилон исследователями обычно отмечается мезархный характер первичных проводящих пучков, а также их количество. Как правило, у некоторых видов в качестве признаков иногда указывается форма и объем сердцевинны (достаточно широкая или узкая) по отношению к вторичной ксилеме.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечено выше, первая ревизия рода *Callixylon* была сделана более 25 лет назад (Lemoigne et al., 1983). Однако за последние два десятилетия накопилось достаточно много новых данных об этом роде, что позволило нам начать работу над новой ревизией. Какие же признаки являются родовыми, а какие — видовыми у рода *Callixylon*? Залесский (1911) при выделении рода *Callixylon* отметил, что среди “многих характерных черт строения... он (*Callixylon*) отличается, прежде всего, характером вторичной древесины” (Залесский, 1911, с. 17). Среди прочих признаков он отметил необычную поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы. В последующих исследованиях исторически сложилось так, что именно эта поровость, названная Снигиревской “когортонидной”, и являлась основным признаком отнесения петрификаций к

роду *Callixylon*. Мы также считаем, что основным признаком при определении рода следует считать именно когортонидную поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы.

Какие же признаки следует использовать для разграничения видов рода *Callixylon*? Чтобы проследить видовые признаки этого рода, мы изучили типовые коллекции шлифов большинства его видов. Было установлено, что наиболее важным при разграничении видов признаком вторичной ксилемы является ширина лучей вторичной ксилемы. Действительно, из табл. 1 и 2 хорошо видно, что ширина сердцевинных лучей является одним из определяющих факторов отличий видов. Например, *S. newberryi* заметно отличается от остальных видов очень широкими лучами (табл. XIII, фиг. 5), а у *S. trifilievii* они узкие (табл. XIII, фиг. 7), в основном однорядные.

Не менее важным является присутствие или отсутствие лучевых трахеид во вторичной ксилеме, однако этот признак не всегда точно определяется, так как зависит от степени сохранности. Из табл. 2 видно, что лучевые трахеиды присутствуют у следующих видов: *S. erianum* (табл. XIII, фиг. 8), *S. bristolense* Arnold, *S. zaleskyi*, *S. beckii* Chitale et Cai. Причем, судя по остальным признакам — высоте и ширине лучей — первые два вида и последние два вида схожи между собой, следовательно, *S. bristolense* является младшим синонимом *S. erianum*, а *S. beckii* — *S. zaleskyi*.

Редко можно увидеть лучевые трахеиды у *S. newberryi* (табл. 2), что отличает этот вид от *S. kazakhstanum* (табл. 2), у которого их нет, а лучи немного уже (табл. XIV, фиг. 6). Ранее А.Л. Юрина и И. Лемуань (Jurina, Lemoigne, 1979) отметили, что последний вид является младшим синонимом *S. newberryi*, однако после тщательного изучения типового материала по *S. kazakhstanum* мы пришли к выводу, что эти два вида являются самостоятельными, прежде всего из-за присутствия/отсутствия лучевых трахеид.

Несомненно, что в некоторых случаях важным признаком является и средняя высота сердцевинных лучей, хотя во многих случаях высота лучей может значительно изменяться от центра к периферии ствола. Это было продемонстрировано И. Лемуанем, А.Л. Юриной и Н.С. Снигиревской (Lemoigne et al., 1983) на примере *S. trifilievii*, у которого высота лучей вторичной ксилемы увеличивается по направлению к периферии от 1 до 80 (?) клеток.

Что касается характера поровости и числа пор в полях перекреста, то, к сожалению, к этому важнейшему для современных древесин признаку палеоботаники не относятся должным образом. Отчасти это связано с тем, что при изучении древесин классическим палеоксилологическим методом поры в полях перекреста плохо видны. Как правило, их тщательно удается разглядеть только в сканирующей

Таблица 1

Признаки/ виды	ГРУППА TRIFILIEVII						ГРУППА ARNOLDII
	C. trifilievii Zalesky, 1911	C. huronensis Chitaley et Cai, 2000	C. henkei Kräusel et Weyland, 1929	C. clevelandensis Chitaley, 1988	C. brownii (Read et Campbell) Hoskins et Cross, 1951	C. whiteanum Arnold, 1934	C. arnoldii Beck, 1962
Высота лучей, в клетках	1–15–40–(60)–80 ?	1–6–10–25	1–2–6–11	1–16	1–6–9–25	4–20–(75)	1–9
Ширина лучей, в клетках	1–(2)	1–(2)	1	1–(2)	1–(2)	1–2	(1)–2
Лучевые трахеиды	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет
Диаметр трахеид, мкм	20–60	10– 20–25 –50	28–34	35–40	36–45	30–70	44
Количество рядов пор на радиальных стенках трахеид	1–2–3–(4)	1–2–3	(1)–2–3	2–3–4	(2)–3–4	1–3–(4)	1–2–(3)
Количество пор в группе	3–10–14–22	6–10–12–16	8–12–16–(40)	8–20	10–18	5–15	1–7–8–21
Особые признаки	Изучена первичная ксилема	Изучена первичная ксилема	Изучена первичная ксилема	Поры на тангентальных стенках трахеид?	Широкая сердцевина	Изучена структура ветвей	Большие круглые апертуры
Количество пор в поле перекреста	3–9	–	4–6	2–5	3–5	–	–
Возраст, регион	D ₃ fr Среднего и Сев. Тимана (Россия), США, Бельгии, D ₃ fm Украины, России (Хакасия)	D ₃ fm Канады	D ₃ fr Марокко, D ₃ fm Германии	D ₃ fm США	D ₃ –C ₁ США	D ₃ –C ₁ США	D ₃ –C ₁ США

Сравнение наиболее важных признаков у видов групп trifilievii и arnoldii. Условные обозначения: “средние размеры” – жирный шрифт, “редко” – в скобках, присутствие признака, отсутствие описания или признака “–”, сомнительные параметры “?”. Обычным шрифтом показаны виды, синонимичные C. trifilievii.

Таблица 2

Признаки/виды	ГРУППА ERIANUM					ГРУППА NEWBERRYI	
	C. erianum Arnold, 1930	<i>C. bristolense</i> Arnold, 1930	C. zalesskyi Arnold, 1930	<i>C. beckii</i> Chitaley et Cai, 2000	C. petryi Beck, 1952	C. newberryi (Dawson) Elkins et Wieland, 1914	C. kazakhstanum Lepekhina, 1963
Высота лучей, в клетках	2–20–97	3–20	1–27	2–6–16–35	1–2–35	1–12–73	1–33–(90)
Ширина лучей, в клетках	1–(2)	1–(2)	1–2	1–2	1	1–2–3–(4–5)	1–2–3
Лучевые трахеиды	много	много	мало	мало	много	редко	нет
Диаметр трахеид, мкм	35–60	25–28	22–49	30–40	40–52	35–60	23–68
Количество рядов пор на радиальных стенках трахеид	1–2–(3)	2–3–(4)	2–4	(1)–2–3	2–5	1–2–3–4	1–2–3
Количество пор в группе	1–6–8–16	5–11–12–19	10–15–24	7–14–16–20	8–16–20–34	5–30	4–25
Особые признаки	Изучена первичная ксилема	Вертикально вытянутые апертуры?	Изучена первичная ксилема	Изучена первичная ксилема	Изучена первичная ксилема Тангент. поровость?	Изучена первичная ксилема	Нет лучевых трахеид
Количество пор в поле перекреста	3–6	–	3–6	4–8	–	3–8	2–12
Возраст, регион	D ₃ fr США, D ₃ fm России (Хакасия), Марокко	D ₃ fr США	D ₃ fr США	D ₃ fm США	D ₃ fr США	D ₃ fr Германии, D ₃ fm Канады, Казахстана, России (Хакасия)	D ₃ fr Казахстана

Сравнение наиболее важных признаков у видов групп erianum и newberryi. Условные обозначения: “средние размеры” – жирный шрифт, “редко” – в скобках, присутствие признака; отсутствие описания или признака “–”, сомнительные параметры “?”. Обычным шрифтом показаны синонимичные виды: *C. bristolense* является младшим синонимом *C. erianum*, а *C. beckii*–*C. zalesskyi*.

щем электронном микроскопе (табл. XIV, фиг. 1). Из табл. 1 и 2 видно, что у большинства видов нет резкого отличия в количестве пор в поле перекреста, и это число варьирует от 2 до 12. На характер же пор полей перекреста (их форму и взаиморасположение) практически никто из исследователей не указывает. Поэтому для видов рода *Callixylon* этот критерий не может являться определяющим.

Присутствие пор на тангентальных стенках трахеид вторичной ксилемы, несомненно, для многих таксонов является важным признаком, но не в нашем случае. Дело в том, что на ископаемом материале крайне сложно определить тангентальную поровость. Очень часто происходят ошибки в ее установлении из-за косога среза или других факторов. Четкой тангентальной поровости в древесине рода *Callixylon* в изученном нами материале выявить не удалось. Возможно, она присутствовала у *C. clevelandensis* Chitaley и *C. petryi* Beck. Однако, первый вид имеет по остальным признакам столь явную схожесть с *C. trifilievii*, что можно с уверенностью считать его младшим синонимом *C. trifilievii*. Следует отметить, что в одной из своих работ Н.С. Снигиревская (1984) отмечала, что и у *C. trifilievii* очень редко можно наблюдать поровость на тангентальных стенках трахеид, что, однако, в последующих работах ею не подтверждалось. Мы ознакомились с типовой коллекцией *C. trifilievii*, хранящейся в Санкт-Петербурге и отчасти в Лионе, и убедились, что поровость на тангентальных стенках трахеид у данного вида отсутствует.

В последующую категорию признаков следует отнести особые — “индивидуальные”, к которым относятся, например, крупные круглые апертуры *C. arnoldii* Beck (табл. XIV, фиг. 5), свойственные исключительно этому виду. Недавно бельгийскими учеными (Prestianini et al., 2010) подобная поровость на радиальных стенках трахеид была отмечена у *Callixylon* sp. из фаменских древесных углей Бельгии. К особым признакам можно также отнести особенность строения первичных тканей.

Несомненно, важно знать количество рядов пор на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы, однако этот признак не является определяющим, а только в совокупности с другими, более приоритетными, может играть некоторую роль. Так, как следует из табл. 1 и 2, у рода *Callixylon* в основном отмечается двурядно-многорядная (табл. XIV, фиг. 2–4, 6–8) поровость на радиальных стенках трахеид, хотя встречаются виды, например, *C. arnoldii*, у которых преобладает однорядная поровость. Не следует большого внимания уделять такому признаку, как количество пор в одной группе (или когорте), так как эта особенность очень вариативна и не устойчива.

Что же касается признаков первичной ксилемы в случае ее сохранения, то здесь можно выделить относительно широкую или узкую по отношению ко

всему диаметру ствола сердцевину, число мезархных пучков (при условии сохранения полного диаметра), а также особые признаки. Таким образом, проведенные нами исследования по ревизии рода *Callixylon* показали, что именно признаки вторичной ксилемы (ширина сердцевинных лучей, присутствие или отсутствие лучевых трахеид и др.) играют наиболее важную роль при видовой диагностике рода.

ВИДОВОЙ СОСТАВ РОДА CALLIXYLON ПОСЛЕ РЕВИЗИИ

В результате выделения нами определяющих признаков разграничения видов в составе морфологического рода *Callixylon* можно выделить четыре искусственные группы, объединяющиеся по определяющему критерию. В каждую группу входит от одного до четырех видов. Таким образом, всего на настоящий момент, по нашему мнению, существует девять различных видов рода *Callixylon*. Ниже мы приводим список групп и видов, отнесенных к ним, с указанием определяющего критерия и некоторыми комментариями о синонимичности.

1. Группа *trifilievii* выделена по следующим основным признакам: узкие (в основном однорядные, реже двурядные) сердцевинные лучи различной высоты, без лучевых трахеид. К этой группе относятся:

1.1. *C. trifilievii* (в качестве младших синонимов в этот вид входят *C. huronensis*, *C. henkei*, *C. clevelandensis*, *C. marshii* Hylander, *C. velinense* Marcelle).

1.2. *C. brownii* (по признакам вторичной ксилемы идентичен с *C. trifilievii*, но отличается строением первичной ксилемы: очень широкая сердцевина, много первичных мезархных пучков, которые в большинстве случаев отделяются от трахеид вторичной ксилемы паренхимными клетками).

1.3. *C. whiteanum* (сходен по строению вторичной древесины с *C. trifilievii*, однако по структурным признакам архитектуры стебля изучен более детально, что дает основание Триветт (Trivett, 1993) считать этот вид самостоятельным до тех пор, пока в типовом материале *C. trifilievii* не будут установлены те же признаки ветвления, поэтому мы присоединяемся к мнению Триветт и рассматриваем его как самостоятельный).

2. Группа *erianum* выделена по присутствию лучевых трахеид в сердцевинных лучах. В нее входят:

2.1. *C. erianum* (много лучевых трахеид, в качестве младшего синонима к этому виду относится *C. bristolense*).

2.2. *C. zalesskyi* (мало лучевых трахеид, в качестве младшего синонима к этому виду относится *C. beckii*).

2.3. *C. petryi* (корневая система).

3. Группа *newberryi* отличается от остальных присутствием широких сердцевинных лучей. К ней относятся:

3.1. *C. newberryi* (в качестве младших синонимов рассматриваются (Lemoigne et al., 1983) *C. schmidtii* Kräusel et Weyland, *C. mentethense* Arnold).

3.2 *C. kazakhstanum* (отличается от 3.1. отсутствием лучевых трахеид).

4. Группа *arnoldii* выделена с единственным видом *C. arnoldii* по следующим признакам: средние (исключительно двурядные) сердцевинные лучи, однорядная, редко двурядная поровость радиальных стенок трахеид и круглые апертуры крупных пор трахеид. Возможно, в эту группу входит и *Callixylon* sp. из фауны Бельгии (Prestianii et al., 2010).

Таким образом, мы рассматриваем в составе рода *Callixylon* девять валидных видов: *C. trifilievii*, *C. arnoldii*, *C. kazakhstanum*, *C. newberryi*, *C. petryi*, *C. zaleskyi*, *C. erianum*, *C. whiteanum* и *C. brownii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Залесский М.Д.* Сообщение о новой форме *Dadoxylon* с пучками первичной ксилемы вокруг сердцевины из верхнедевонских осадков Донецкого бассейна // Бюлл. АН. СПб. 1909. Сер. 6. Т. 18. С. 1–4.
- Залесский М.Д.* Изучение анатомии *Dadoxylon tchihatcheffi* Goerpert sp. // Тр. Геолкома. Нов. сер. 1911. Вып. 68. С. 1–17.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Лепехина В.Г.* Новые находки древесин кордаитовых из верхнего палеозоя Казахстана // Палеонтол. журн. 1963. № 4. С. 101–109.
- Лепехина В.Г.* Позднепалеозойские голосеменные Советского Союза по данным палеоксилологии // Палеонтол. журн. 1972. № 2. С. 122–129.
- Орлова О.А., Юрина А.Л., Горденко Н.В.* Новое местонахождение древесины археооптеридофитов в верхнедевонских отложениях Среднего Тимана // Палеострат-2009. Годичн. собрание секц. палеонтол. МОИП и Московск. отд. Палеонтол. об-ва. Москва, 26–27 января 2009 г. Прогр. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2009. С. 31–32.
- Орлова О.А., Юрина А.Л., Горденко Н.В.* О первой находке древесины археооптерисовых из верхнедевонских отложений Среднего Тимана // Вестн. Московск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2011. № 3.
- Снигиревская Н.С.* Корневые системы археооптерисовых в верхнем девоне Донбасса // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. Т. 27. Л.: Наука, 1984. С. 28–41.
- Снигиревская Н.С.* Поздний девон – время появления лесов как природного явления // Тез. докл. 31-й Сесс. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. Л., 1985. С. 72–73.
- Снигиревская Н.С.* Ботанико-географическая зональность в позднем девоне // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1050–1052.
- Снигиревская Н.С.* Археооптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 70–76.
- Снигиревская Н.С.* Новые отделы Archaeopteridophyta и Archaeospermatophyta и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 134–144.
- Arnold C.A.* The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of central and western New York // Pap. Mich. Acad. Sci. 1930. V. 11. P. 1–50.
- Arnold C.A.* On *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins and Wieland // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1931. V. 3. P. 207–232.
- Arnold C.A.* *Callixylon whiteanum* sp. nov. from the Woodford chert of Oklahoma // Bot. Gaz. 1934. V. 96. P. 180–185.
- Beck C.B.* A new root species of *Callixylon* // Amer. J. Bot. 1953. V. 40. P. 226–233.
- Beck C.B.* Connection between Archaeopteris and *Callixylon* // Science. 1960. V. 131. P. 1524–1525.
- Beck C.B.* Reconstruction of Archaeopteris and further considerations of its phylogenetic position // Amer. J. Bot. 1962a. V. 49. P. 373–382.
- Beck C.B.* Plants of the New Albany shale II. *Callixylon arnoldii* sp. nov. // Brittonia. 1962b. V. 14. № 4. P. 322–327.
- Beck C.B.* The primary vascular system of *Callixylon* // Rev. Pal. Pal. 1979. V. 28. P. 103–115.
- Beck C.B., Coy K., Schmid R.* Observations on the fine structure of *Callixylon* wood // Amer. J. Bot. 1982. V. 69. P. 54–79.
- Chitaley S.* The wood *Callixylon* from the Late Devonian of Ohio, USA // Rev. Pal. Pal. 1988. V. 53. P. 349–357.
- Chitaley S., Cai C.* Permineralized *Callixylon* woods from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio, U.S.A. and that of Kettle Point, Ontario, Canada // Rev. Pal. Pal. 2001. V. 114. P. 127–144.
- Dawson J.W.* The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Montreal: Geol. Surv. Canada, 1871. P. 1–92.
- Elkins M.G., Wieland G.R.* Cordaitan wood from the Indiana Black Shale // Amer. J. Sci. Ser. 4. 1914. V. 188. P. 68–78.
- Iurina A., Lemoigne Y.* Sur la présence du *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland 1914, en Kazakhstan (U.R.S.S.) au Devonien Supérieur // Palaeontogr. Abt. B. 1979. Bd 170. Lfg. 1–3. P. 1–9.
- Kräusel R., Weyland H.* Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. III // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1929. V. 41. P. 317–359.
- Lemoigne Y., Snigirevskaya N.* Nouveau gesement Dévonien de *Callixylon* dan le centre de la Siberia. Consequences pour la phytogéographie, la climatologie et les relation continentales au Dévonien supérieur // C.R. Acad. Sci. 1990. V. 311. P. 1557–1562.
- Lemoigne Y., Iurina A., Snigirevskaya N.* Revision du genre *Callixylon* Zalesky, 1911 (Archaeopteris) du Dévonien // Palaeontogr. Abt. B. 1983. Bd 186. Lfg. 4–6. P. 81–120.
- Lepekhina V.G., Yatsenko-Khmelevsky A.* Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic plants // Taxon. 1966. V. 15. P. 66–70.
- Meyer-Berthaud B., Rücklini M., Soria A. et al.* Frasnian plants from the Dra Valley, southern Anti-Atlas, Morocco // Geol. Mag. 2004. V. 141. № 6. P. 675–686.
- Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Bousquet J.-L.* The development of Archaeopteris: new evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk

from southeast Morocco // *Amer. J. Bot.* 2000. V. 87. P. 456–468.

Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Wendt J. Archaeopteris is the earliest modern tree // *Nature.* 1999. V. 398. P. 700–701.

Meyer-Berthaud B., Wendt J.J., Galtier J. First record of a large Callixylon trunk from the Late Devonian of Gondwana // *Geol. Mag.* 1997. V. 134. № 6. P. 847–853.

Prestianni C., Decombeix A.-L., Thorez J. et al. Famennian charcoal of Belgium // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2010. V. 291. P. 60–71.

Snigirevskaya N.S., Snigirevsky S.M. New locality of Callixylon (Archaeopteridaceae) in the Late Devonian of Andoma Mountain (Vologda Region, north-west Russia) and its importance for the reconstruction of archaeopterids distribution // *Acta Palaeobot.* 2001. V. 41. P. 97–105.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. Amsterdam: Elsevier, 2009. 1230 p.

Trivett M.L. An architectural analysis of Archaeopteris, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth // *Bot. J. Linn. Soc.* 1993. V. 111. P. 301–329.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1. *Callixylon brownii* (Read et Campbell) Hoskins et Cross, экз. № 240-тр. из типовой коллекции: клетки сердцевины, поперечный срез; верхний девон – нижний миссисиппий США.

Фиг. 2, 4, 5. *C. newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland: 2 – экз. № 370-тр., поперечный срез вторичной ксилемы, видны округлые трахеиды и широкие лучи; 4 – экз. № 13836-тр., первичный мезархный пучок, поперечный срез; 5 – экз. № 370-тан., очень широкие сердцевинные лучи (5 клеток в ширину), тангентальный срез; фамен Канады.

Фиг. 3, 6. *C. zalesskyi* Arnold: 3 – экз. № 4074-тр. из типовой коллекции, поперечный срез, на котором виден контакт первичных мезархных пучков с вторичной ксилемой с одной стороны и с клетками сердцевины с другой; 6 – экз. № 11074-тан., лучевые трахеиды в невысоких сердцевинных лучах, тангентальный срез; фран США.

Фиг. 7. *C. trifilievii* Zalessky, экз. № 48-1415-танг. (изотип), редкий низкий двурядный луч в тангентальном срезе; фамен Украины.

Фиг. 8. *C. erianum* Arnold, экз. № 11077-тан., однорядные сердцевинные лучи с многочисленными лучевыми трахеидами, тангентальный срез; фран США.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1, 2, 4, 7. *Callixylon trifilievii* Zalessky: 1, 2, 4 – экз. № 327-1рад.: 1 – поры полей перекреста в радиальном срезе; 2 – когортонидная поровость; 4 – многорядная поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы; 7 – экз. № 327-1 танг., низкие однорядные лучи в тангентальном срезе; фран Среднего Тимана.

Фиг. 3. *C. newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland, экз. № 13835-г., когортонидная поровость трахеид вторичной ксилемы, радиальный срез; фамен Канады.

Фиг. 5. *C. arnoldii* Beck (из: Beck et al., 1982, рис. 14), круглые апертуры пор, ×2500; нижний миссисиппий США.

Фиг. 6. *C. kazakhstanum* Lerekhina, экз. № 18b-8421 из типовой коллекции, простые сердцевинные лучи, радиальный срез; фран Казахстана.

Фиг. 8. *C. zalesskyi* Arnold, экз. № 11074-г. из типовой коллекции, многорядная поровость трахеид вторичной ксилемы и сложные лучи, радиальный срез; фран США.

Genus *Callixylon* Zalessky (Archaeopteridophyta): Main Criteria for Distinguishing Its Species and Revision of Its Species Composition

O. A. Orlova, A. L. Jurina

A new revision of the genus *Callixylon* Zalessky, which dominated in the Late Devonian all over the world, is presented. The most significant anatomical features for distinguishing its species are revealed, which is very important for establishing of species diversity in the first forests in the Earth's history.

Keywords: Archaeopteridales, anatomy, woods, cohortoid pitting, Late Devonian, Early Carboniferous, revision, first forests.



