ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2015, № 5, с. 94–100

УДК 561.43:551.762

ГИНКГОВЫЕ: НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

© 2015 г. Н. В. Горденко, А. В. Броушкин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию 19.12.2013 г.
Принята к печати 11.11.2014 г.

Рудиментарные выросты в фиксированной позиции на воротничках Nagrenia samylinae Nosova, формы, близкой Ginkgo biloba L., а также сходные рудименты у современного гинкго, указывают на то, что воротничок гинкго изначально представлял собой билатеральную структуру с направленным ростом, несшую семезачаток на своей абаксиальной стороне. Воротничок гинкго интерпретируется как рудиментарный орган. В свете полученных данных обсуждаются проблемы происхождения и филогении порядка гинкговых; наиболее вероятными предками Ginkgoales представляются умкомазиевые (користоспермовые) и близкие им растения. Новые данные, таким образом, подтверждают интерпретацию воротничка гинкго, предложенную С.В. Мейеном, и согласуются с его гипотезой происхождения порядка гинкговых (Meyen, 1984).

DOI: 10.7868/S0031031X15050074

Начальный этап эволюции порядка гинкговых, вплоть до середины триаса, до сих пор является темой оживленной дискуссии. Существуют несколько гипотез о происхождении этой группы растений. Наиболее распространенной является точка зрения Р. Флорина (Florin, 1949), согласно которой гинкговые произошли непосредственно от трихопитиевых путем редукции числа семезачатков. При этом трихопитиевые сближаются с хвойными либо дикранофилловыми, а их семезачатки интерпретируются как терминальные. Другая точка зрения была высказана С.В. Мейеном (Meyen, 1984), рассматривавшим гинкговых как потомков пельтаспермовых (в широком смысле). Семезачатки трихопитиевых Мейен интерпретировал как абаксиальные, относя данную группу к примитивным гинкгоопсидам – предкам пельтаспермовых. Приверженцами последней гипотезы являются, в основном, российские палеоботаники, хотя она находит признание и у некоторых зарубежных исследователей (Anderson, Anderson, 2003).

Ключевым моментом обеих гипотез является интерпретация воротничка гинкго, или, в более широком понимании, структуры, несущей семезачаток (ножка + воротничок); у современного Ginkgo biloba на оси овулифора в норме имеются две таких структуры. Флорин рассматривал воротничок как разрастание ножки у основания терминального семезачатка; Мейен полагал, что воротничок – редуцированный пельтоид пельтаспермовых, отогнутый кверху. Другими исследователями воротничок гинкго рассматривается также как рудимент мегаспорофилла или брактеи, купулы, второго интегумента и т. д. (см. обзор в работе: Douglas et al., 2007). В.А. Красилов (1972) выводит воротничок гинкго из семеносной чешуи Umaltolepis Krassilov, которую рассматривает как “фертильный кладодий” или “фертильную брактею”, напоминающую семенную чешую хвойных. В подтверждение данной гипотезы Красилов ссылается на сходные выводы, полученные на материале по аберрантным семеносным органам современного Ginkgo biloba (Emberger, 1954).

Относительно эволюции гинкговых и диверсификации внутри данного порядка существуют несколько точек зрения. Так, Красилов считает, что гинкговые эволюционировали от Karkeniaceae к Pseudotorelliaceae Krassilov (=Umaltolepidaceae Stanislavsky) и Ginkgoaceae (Красилов, 1972), но не исключает, что каркениевые и гинкговые – рано разошедшиеся эволюционные линии (Красилов, 1989). С.В. Наугольных представляет линию, ведущую к роду Ginkgo, в виде редукционного ряда Karkenia – Yimaia – Ginkgo; семейство Umaltolepidaceae при этом рассматривается как независимая линия, произошедшая от каркениевых (Naugolnykh, 2007). Ч.Я. Чжоу в своей последней сводке выводит из каркениевых два независимых семейства – Yimaiaceae и Ginkgoaceae (Zhou, 2009). Различаются эти два семейства наличием/отсутствием воротничка или гомологичной ему структуры. От имайевых, по его мнению, происходит семейство Umaltolepidaceae. Чжоу не проводит гомологий между брактеей и воротничком: чешуя Umaltolepis трактуется им как брак-

тея, а воротничок как разрастание ножки у основания семезачатка (Zhou, 1991, 2009).

В последнее время интерпретация воротничка как новообразования получила широкое распространение. Такая трактовка подкрепляется тем, что воротничок закладывается относительно поздно по сравнению с нуцеллусом и интегументом семезачатка, а также тем, что воротничок гинкго формируется как структура радиальная, не имеющая направленного роста (Pankow, Sothmann, 1967; Douglas et al., 2007).

Наугольных выдвинул предположение о появлении воротничка у Ginkgo вследствие рекапитуляции признаков предкаркениевых предков (Naugolnykh, 2007), обладавших фолиарными семеносными органами. Данная гипотеза призвана объяснить отсутствие воротничка или его гомологов у ближайших предполагаемых предков Ginkgo: Karkenia и Yimaia. Аберрантные овулифоры у гинкго часто трактуются как атавистическое проявление признаков предковой группы, обладавшей листовидными овулифорами (Fujii, 1896; Seward, Gowan, 1900; Sakisaka, 1929; Naugolnykh, 2007; Fischer et al., 2010 и др.).

На наш взгляд, наиболее важным для понимания природы воротничка Ginkgo является ископаемое растение, описанное В.А. Самылиной (1990) как Grenana angrenica Samylina из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан) и изначально интерпретированное ею как семенной папоротник. Grenana angrenica была описана на основе ассоциации листьев, семян и овулифоров. После опубликования данного материала другие исследователи стали указывать на ошибочность интерпретации Самылиной и на принадлежность Grenana Samylina к семейству гинкговых (Zhou, 1997; Kvaček et al., 2005 и др.). В качестве голотипа данного растения Самылина указала лист, поэтому название было закреплено за листьями (Nosova, Gordenko, 2012; Nosova, 2013). Овулифоры, ранее относимые к роду Grenana Samylina, были описаны под новым родовым и видовым названием – Nagrenia samylinae (Nosova, 2013); в этой же работе дано общее описание их морфологии и эпидермально-кутикулярных признаков. Род Nagrenia Nosova предложен Н.В. Носовой для имеющих воротнички семеносных органов гинкговых, для которых не установлена органическая связь с семенами. Мы рассматриваем Nagrenia samylinae как представителя рода Ginkgo sensu lato; комбинация таких признаков, как практически редуцированная ножка в основании воротничка и небольшое число семезачатков на овулифоре делает это растение наиболее сходным с современным G. biloba среди известных мезозойских видов, включаемых в род Ginkgo: Ginkgo yimaensis (Zhou, Zhang, 1989) из средней юры провинции Хенань, G. apodes (Zheng, Zhou, 2004) из нижнего мела провинции Ляонин Китая, G. ginkgoidea Yang, Friis et Zhou из средней юры Южной Швеции (Yang et al., 2008) и др. Вероятно, овулифоры из Ангрена несли ассоциирующие семена Allicospermum budantsevii Gordenko (Горденко, 2015), обнаруживающие в эпидермальном строении сходство с данными овулифорами и имеющие структуру, характерную для семян гинкго. Пыльца, обнаруженная в пыльцевой камере этих семян, близка пыльце Ginkgo biloba (Zavialova et al., 2014). Носова высказала предположение, что разновидность овулифоров Nagrenia samylinae с длинными ножками могла нести семена A. angrenicum Nosova (Nosova, 2013), но последние имеют строение, не характерное для представителей рода Ginkgo и существенно отличаются от семян A. budantsevii (Горденко, 2015). Данная статья не призвана решать вопросы номенклатуры, поэтому далее мы будем использовать комбинацию “Nagrenia samylinae”, подразумевая, однако, что речь идет об ископаемом представителе рода Ginkgo.

По нашим наблюдениям, воротнички Nagrenia samylinae имеют краевые выросты, находящиеся в фиксированной структурной позиции (рис. 1, *а–г*; 2; 3). Выросты субтреугольные, со слегка закругленными верхушками, к которым сходятся клеточные ряды (рис. 1, *г*, *д*). Наиболее крупные выросты достигают в длину 0.9 мм, что составляет примерно 1/4 диаметра воротничка. Обычно выросты парные [рис. 1, *а–г*; 2; см. также изображения в работе Самылиной (1990, табл. III, фиг. 1, 7–9, 11) и Носовой (Nosova, 2013, табл. VI, фиг. 1, 2, 10, 11, 20–22]. У части воротничков выросты непарные (рис. 1, *д*; Самылина, 1990, табл. III, фиг. 7–9; Nosova, 2013, табл. VI, фиг. 16, 18). Эти выросты расположены приблизительно (установить точное соответствие невозможно из-за отсутствия детальных данных по морфологии и анатомии) со стороны главной оси овулифора и направлены в ее сторону, что не всегда четко видно из-за деформации экземпляров при фоссилизации (рис. 1, *а–г*; 2; 3, *а*). Так, воротничок с парными выростами у экземпляра, изображенного на рис. 1, 2, развернут приблизительно на 90° (на рис. 1 – по часовой стрелке), на что указывает характер деформации его ножки. Наличие данных выростов указывает на билатеральное, а не радиальное строение воротничков Nagrenia samylinae. Билатеральность воротничков может подчеркиваться их асимметричным развитием. Часто со стороны, противоположной выростам, воротничок уже. Наиболее ярко эта особенность выражена у экземпляра, изображенного на рис. 1 (в работе Самылиной, 1990, табл. III, фиг. 7–9), – один из воротничков не полностью объемлет основание семезачатка; он не развит в области, противоположной непарному выросту (рис. 1, *б*, отмечено белой стрелкой; рис. 2, отмечено серой стрелкой).

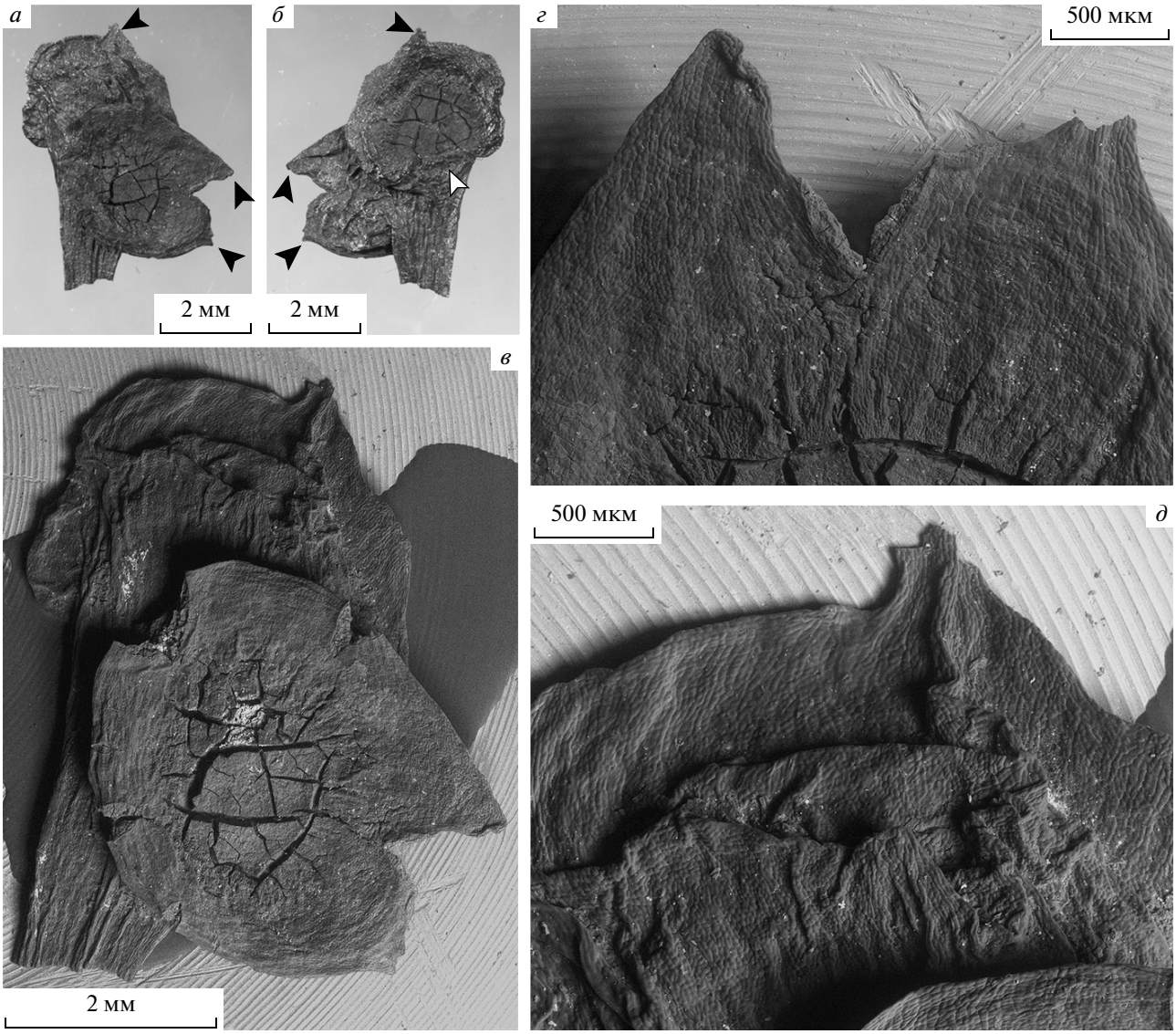

Рис. 1. Nagrenia samylinae Nosova, экз. БИН, 813/1№41, фрагмент овулифора: *а* – общий вид со стороны воротничка с парными выростами, выросты на воротничках отмечены черными стрелками; *б* – общий вид со стороны воротничка с непарным выростом; выросты на воротничках отмечены черными стрелками; область, свободная от воротничка, отмечена белой стрелкой; *в* – на верхней поверхности воротничка видна площадка прикрепления семезачатка, СЭМ; *г* – деталь воротничка с парными выростами, видны клеточные ряды, направленные к верхушкам выростов, СЭМ; *д* – деталь воротничка с непарным выростом, СЭМ.

У современного G. biloba на ранних стадиях развития на воротничках (приблизительно в той же позиции, что и у Nagrenia samylinae) часто заметны один–два небольших краевых бугорка (рис. 3, *б*); они хорошо видны, например, на изображениях, приведенных в работе Бяо Цзиня с соавторами (Jin et al., 2012, рис. 2a, k; рис. 3i). На поздних стадиях развития эти бугорки часто маскируются неравномерным развитием воротничка. В сходной структурной позиции у современного вида находится также небольшая складка между основанием семезачатка и воротничком (“flap” в работе Douglas et al., 2007). Данная позиция является анатомически адаксиальной, соответствуя верхней стороне V-образного проводящего пучка, васкуляризующего структуру, несущую семезачаток, вблизи места слияния ветвей этого пучка (Shaw, 1908). Если бы воротничок нес какую-либо рудиментарную структуру, то это наиболее вероятная позиция, в которой она могла васкуляризоваться, – либо эмиссией от ветвей этого пучка, либо за счет связанных с ними двух наиболее крупных тяжей проводящей системы воротничка; последнее неясно, так как Ф. Шоу

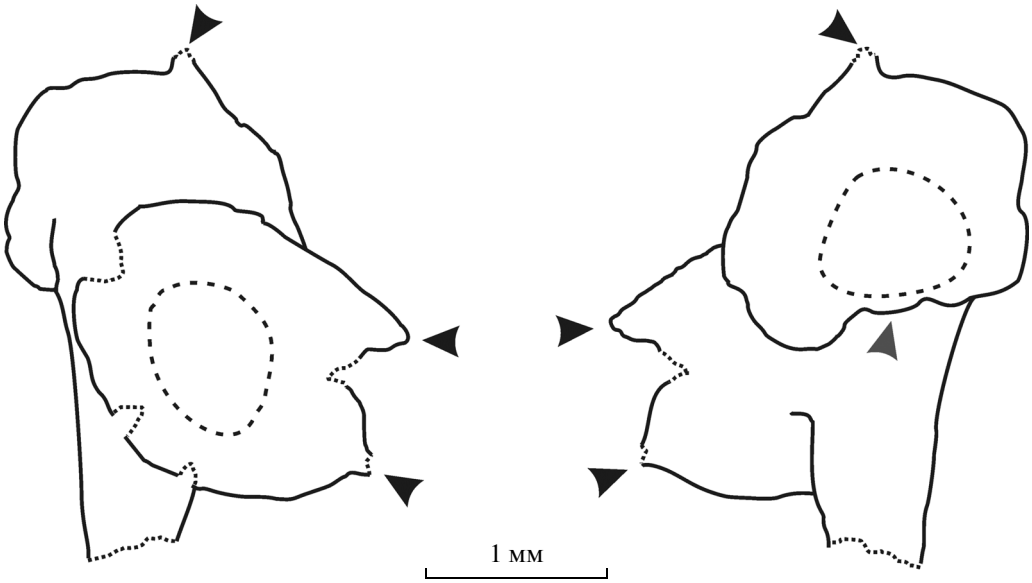

Рис. 2. Nagrenia samylinae Nosova, экз. БИН, 813/1№41, фрагмент овулифора, прорисовка изображений на рис. 1, *а*, *б* (поврежденные участки обозначены точечным пунктиром, контуры площадок прикрепления семян показаны пунктиром, черными стрелками отмечены краевые выросты; серой стрелкой отмечена область, где воротничок не развит).

(Shaw, 1908) указывает, что у современного G. biloba проводящая система воротничка представлена только вторичными тканями.

Полученные данные указывают на то, что воротничок гинкго первоначально представлял собой билатеральную структуру с направленным ростом, несшую семезачаток на своей абаксиальной стороне. Адаксиальная (дистальная) часть этой структуры почти полностью исчезла у G. biloba, но ее рудименты еще сохраняются у Nagrenia samylinae. Очевидно, воротничок гинкго унаследован от предков Ginkgoales, а не является новообразованием. Абаксиальное положение семезачатка исключает возможность соответствия воротничка брактее, а также образованию вроде семенной чешуи хвойных или ее производных.

Основываясь только на имеющихся у Nagrenia samylinae и Ginkgo biloba рудиментах, невозможно установить природу исходного органа, это могла быть доля (или доли) купулы, листовая пластинка, дистальная часть оси второго порядка и т.д. Данная ситуация имеет своеобразную параллель у микроспорофиллов Ginkgo, которые имеют сходные выросты (см., например, Bierhorst, 1971); природа этих выростов имеет разные варианты толкования, хотя в последнее время исследователи склоняются к их интерпретации как рудиментов дополнительных спорангиев (Mundry, Stützel, 2004). В связи с возможным соответствием воротничка гинкго листовой пластинке, необходимо отметить, что листовая пластинка, развивающаяся на аберрантных семеносных органах G. biloba, находится в другой структурной позиции. Наличие данных аберраций у гинкго часто трактуется как атавистическое проявление предковых признаков, указывающее на то, что семеносные органы предковых форм первоначально были листовидными (Fujii, 1896; Seward, Gowan, 1900; Sakisaka, 1929; Naugolnykh, 2007; Fischer et al., 2010 и др.). Наугольных приводит аберрантные листовидные семеносные органы гинкго как доказательство наличия листовидного овулифора у предкаркениевых предков гинкго, а аберрантные воронковидные листья рассматривает как модель образования воротничка (Naugolnykh, 2007). В то же время, у аберрантных форм, среди которых указывают как несущие семена листья, так и собственно аберрантные овулифоры (Bierhorst, 1971), листовая пластинка закладывается проксимально по отношению к воротничкам, которые несет такая структура, и, таким образом, представляет собой модификацию не воротничка, а всей дистальной части овулифора. Сами воротнички при этом не превращаются в листовую пластинку или ее сегменты (см. Fujii, 1896, с. 106, табл. 1, фиг. 1; Xing et al., 2011 и др.); в случаях, когда воротнички отсутствуют, это, вероятно, связано с их недоразвитием (недоразвиты часто и сами семезачатки: см., например, Soma, 1999). Если бы воротничок превращался в лист или сегмент листа, следовало бы ожидать, что семезачаток у аберрантных форм никогда не сопровождался бы воротничком. При образовании воротничка из воронковидного листа семезачаток оказался бы на его адаксиальной стороне (внутренняя сторона воронковидного листа – адаксиальная), в то время как внутренняя сторона воротничка – абаксиальная, на что указывает, в

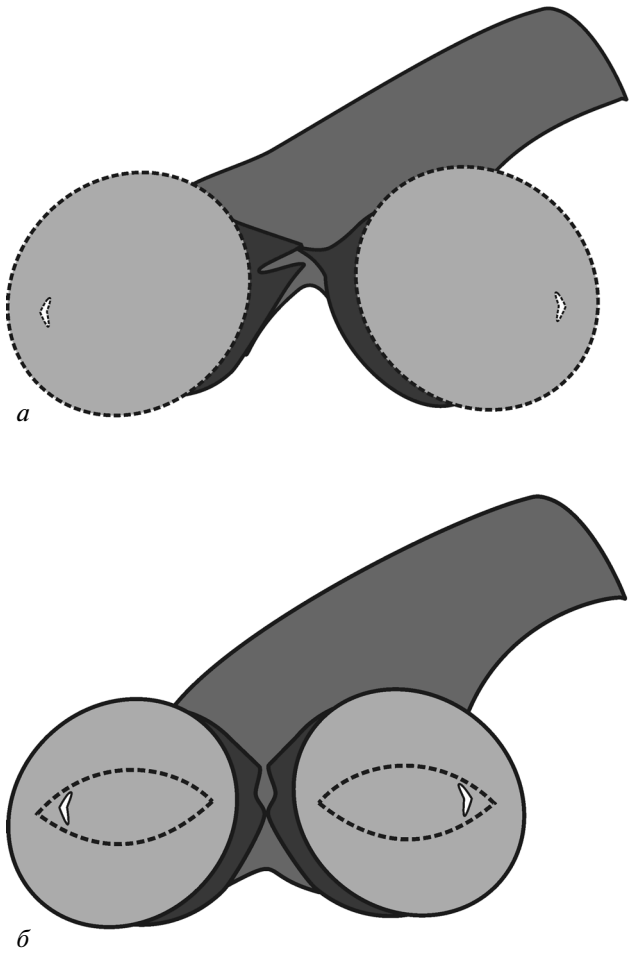

Рис. 3. Схематическое изображение, демонстрирующее положение краевых выростов на воротничках: *а* – у Nagrenia samylinae Nosova (семезачатки обозначены пунктирной линией); *б* – у ювенильных экземпляров Ginkgo biloba L. (ориентировка "косточек" относительно бугорков показана пунктирной линией).

частности, его васкуляризация (Shaw, 1908), а также положение рудиментарных выростов.

Для проведения гомологий между семеносными органами Ginkgo и Umaltolepis данных пока недостаточно. Поскольку у Umaltolepis такой орган несет единственный семезачаток (предположительно адаксиальный: Красилов, 1972), сложно установить, гомологична его пластинка воротничку гинкго или всему овулифору; возможен также вариант гомологий, предложенный Чжоу (Zhou, 1991, 2009).

Хотя нельзя исключить возможность повторного появления у потомков утраченных признаков отдаленных предков, по мнению авторов, более вероятно непосредственное наследование признаков от предковых форм; структуры, сохранившиеся у гинкго в рудиментарном виде, должны были присутствовать у его непосредственных предков. У Yimaia и Karkenia воротнички или их гомологи отсутствуют и, соответственно, они не подходят в качестве непосредственных предков Ginkgoaceae. Гинкго, таким образом, не может быть помещен в конце редукционного ряда Karkenia – Yimaia – Ginkgo, предложенного Наугольных (Naugolnykh, 2007); скорее всего, Karkeniaceae, Yimaiaceae и Ginkgoaceae эволюционировали параллельно. Предположение о том, что воротничок Ginkgoaceae является постепенно разрастающейся структурой (Zhou, 2009), нашими данными не подтверждается.

Среди предполагаемых предковых форм Ginkgoales характерные особенности строения несущей семезачаток структуры (наличие стерильной дистальной части, абаксиальное положение семезачатка, его билатеральная симметрия и радиальная ориентировка: Meyen, 1984, 1987) с гинкго разделяют некоторые представители комплекса так называемых "мезозойских семенных папоротников". Внутри данного комплекса встречаются растения с гинкгоподобными листьями, характерными для гинкговых особенностями архитектуры (деление побегов на ауксибласты и брахибласты, пикноксилия) и васкуляризации (Meyen, 1984, 1987; Anderson, Anderson, 2003; Taylor et al., 2006, 2009; Decombeix et al., 2014 и др.). Данные растения демонстрируют мозаичное распределение характерных для Ginkgoales признаков, указывающее на разновременное проявление общих тенденций развития группы. Поэтому сложно указать конкретный таксон, который мог бы быть предковым для гинкговых. Из наиболее близких к Ginkgoales форм, в первую очередь, следует отметить умкомазиевых (користоспермовых). На возможное происхождение Ginkgoales от умкомазиевых указывали Красилов (Красилов, 1975; Krassilov, 1997) и Мейен (Meyen, 1984, 1987). Мейен полагал, что воротничок гинкго соответствует пельтоиду пельтаспермовых sensu lato, только сильно редуцированному и отогнутому вверх (Meyen, 1984, с. 61), поэтому семезачаток гинкго выглядит апикальным, но морфологически он абаксиальный. В качестве примера возможной исходной формы для Ginkgoales Мейен приводил умкомазиевое Pilophorosperma Thomas. Полученные нами данные, таким образом, подтверждают теорию Мейена, свидетельствуя в пользу абаксиального положения семезачатка у Ginkgo; выросты Nagrenia samylinae и их аналоги у Ginkgo biloba могут представлять собой рудименты той структуры, о которой писал Мейен, находясь как раз в той позиции, в которой их вероятнее всего можно было ожидать.

У современного Ginkgo biloba на оси овулифора в норме имеются две структуры, несущие семезачаток. Однако наличие их большего количества у аберрантных форм и у некоторых ископаемых представителей семейства гинкговых (Fujii, 1896;

Rothwell, 1987; Zhou, Zhang, 1989; Zheng, Zhou, 2004), особенности васкуляризации многосемянных аберрантных форм (Rothwell, 1987), а также пазушное положение овулифора позволяют считать исходной формой овулифора порядка гинкговых стробил, сходный с пыльцевыми стробилами гинкго, а овулифор современного гинкго – результатом его упрощения. Тенденция к упрощению семеносных органов проявлялась у различных представителей Ginkgoales и близких им растений. Среди умкомазий семеносные органы были сильно упрощены у Umkomasia uniramia Axsmith, E.L. Taylor, T.N. Taylor et Cuneo (Axsmith et al., 2000); известны формы с многосемянными фертильными структурами, отвечающими по степени редукции овулифору Ginkgo biloba (например, Avatia Anderson et Anderson и Hamshawvia Anderson et Anderson; Anderson, Anderson, 2003). Семеносные пластинки такого типа, как у Avatia, могли преобразоваться в структуры, несущие семезачаток, такого же типа, как у гинкго, при сокращении количества семезачатков и подворачивании пластинки на абаксиальную сторону; в этом случае пучки васкуляризации воротничка гинкго (Shaw, 1908) могли бы представлять собой рудименты васкуляризации исчезнувших семезачатков.

Ранее, основываясь на сходстве интегумента гинкговых и сложной купулы владимариевых (растений, родственных умкомазиевым), в частности, обилии устьиц на поверхности интегумента гинкго, его сложном строении и васкуляризации, а также наличии у Vladimaria Gordenko сходного воротничка, одним из авторов было высказано предположение о возможной гомологии интегумента гинкго и купулы умкомазиевых (Gordenko, 2010). Это предположение не согласуется с обсуждавшейся выше гипотезой; в то же время, упомянутые черты интегумента гинкго представляют собой одну из основных сложностей в ней. Для проверки гипотез, связанных с происхождением гинкговых, необходимо дальнейшее изучение всего комплекса признаков возможных предковых форм этого порядка (в первую очередь, структур, находящихся в позиции выростов у Nagrenia samylinae и Ginkgo biloba), а также дополнительные исследования морфологии и анатомии нормальных и аберрантных овулифоров современного гинкго.

Мы выражаем благодарность Лаборатории палеоботаники БИН РАН за предоставленную возможность изучения материала, опубликованного в работе Самылиной (1990). Мы также признательны Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе и рецензентам за конструктивные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горденко Н.В. Новая интерпретация семян Grenana Samylina (Gymnospermae) из средней юры Ангрена, Узбекистан // Палеонтол. журн. 2015. № 1. С. 95–106.

Красилов В.А. Мезозойская флора реки Буреи. М.: Наука, 1972. 151 с.

Красилов В.А. Предки покрытосеменных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 76–106.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Самылина В.А. Grenana – новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии // Ботан. журн. 1990. Вып. 75. № 6. С. 846–850.

Anderson J.M., Anderson H.M. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications: Strelitzia 15. Pretoria: National Botan. Inst., 2003. 398 p.

Axsmith B.J., Taylor E.L., Taylor T.N. et al. New perspectives on the Mesozoic seed fern order Corystospermales based on attached organs from the Triassic of Antarctica // Amer. J. Bot. 2000. V. 87. № 6. P. 757–768.

Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. N. Y.: Macmillan, 1971. 560 p.

Decombeix A.-L., Bomfleur B., Taylor E.L. et al. New insights into the anatomy, development, and affinities of corystosperm trees from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 2014. V. 203. № 1–4. P. 22–34.

Douglas A.W., Stevenson D.W., Little D.P. Ovule development in Ginkgo biloba L., with emphasis on the collar and nucellus // Int. J. Plant Sci. 2007. V. 168. № 9. P. 1207–1236.

Emberger L. Sur la Ginkgoales et quelques rapprochements avec d'autres groupes systématiques // Sven. Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. № 2. S. 361–367.

Fujii K. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of Ginkgo biloba L. // Bot. Mag. Tokyo. 1896. V. 10. № 108. P. 7, 8, 13–15, 104–110.

Florin R. The morphology of Trichopitys heteromorpha, a seed plant of Paleozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae // Acta Horti Bergiani. 1949. V. 15. № 5. P. 79–109.

Fischer T.C., Meller B., Kustatscher E. et al. Permian ginkgophyte fossils from the Dolomites resemble extant O-ha-tsuki aberrant leaf-like fructifications of Ginkgo biloba L. // BMC Evol. Biol. 2010. V. 337. № 10. 17 p.

Gordenko N.V. Vladimariales ordo nov. (Gymnospermae) from the Middle Jurassic (Kursk Region, European Russia) // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 10. P. 1281–1307.

Jin B., Wang D., Lu Y. et al. Female short shoot and ovule development in Ginkgo biloba L. with emphasis on structures associated with wind pollination // ISRN Botany. 2012. http://dx.doi.org/10.5402/ 2012/230685 (Article ID 230685). 9 p.

Krassilov V.A. Angiosperm origins: mophological and ecological aspects. Sophia: Pensoft, 1997. 270 p.

Kvaček J., Falcon-Lang L., Dašková J. A new Late Cretaceous ginkgoalean reproductive structure Nehvizdyella gen. nov. from the Czech Republic and its whole-plant reconstruction // Amer. J. Bot. 2005. V. 92. P. 1958–1969.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. V. 50. № 1. P. 1–111.

Meyen S.V. Fundamentals of palaeobotany. L.–N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.

Mundry M., Stützel T. Morphogenesis of leaves and cones of male short-shoots of Ginkgo biloba L. // Flora. 2004. V. 199. № 5. P. 437–452.

Naugolnykh S.V. Foliar seed bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 8. P. 815–859.

Nosova N.V. Revision of the genus Grenana Samylina from the Middle Jurassic of Angren, Uzbekistan // Rev. Palaeobot. Palynol. 2013. V. 197. № 1–4. P. 226–252.

Nosova N.V., Gordenko N.V. New interpretation of the genus Grenana Samylina (gymnosperms) from the Middle Jurassic of Uzbekistan // Japan. J. Palynol. Spec. Issue. 2012. V. 58. Abstracts: IPC/IOPC 2012. P. 171.

Pankow H., Sothmann E. Histogenetische Untersuchungen an den weiblichen Blüten von Ginkgo biloba L. // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1967. Bd 80. № 4. S. 265–272.

Rothwell G.W. The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. V. 50. № 1–2. P. 97–114.

Sakisaka M. On the seed-bearing leaves of Ginkgo // Jap. J. Bot. 1929. V. 4. P. 219–235.

Seward A.C., Gowan J. The maidenhair tree (Ginkgo biloba L.) // Ann. Bot. 1900. V. 14. № 1. P. 109–154.

Shaw F.J.F. A contribution to the anatomy of Ginkgo biloba // New Phytol. 1908. V. 7. № 4–5. P. 85–92.

Soma S. Development of the female gametophyte in the ovules on the leaf blade of Ginkgo biloba // Ann. Rep. Fac. Educ. Bunkyo Univ. 1999. V. 33. P. 112–117.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Mesozoic seed ferns: old paradigms, new discoveries // J. Torrey Botan. Soc. 2006. V. 133. № 1. P. 62–82.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. N. Y.: Acad. Press, 2009. 1230 p.

Xing S.Y., Li J.H., Xing H. et al. Comparative studies on morphology of seeds of Ginkgo biloba var. epiphylla // Sci. Silvea Sin. 2011. V. 47. № 1. P. 56–62.

Yang X.J., Friis E.M., Zhou Z.Y. Ovule-bearing organs of Ginkgo ginkgoidea (Tralau) comb. nov., and associated leaves from the Middle Jurassic of Scania, South Sweden // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 149. P. 1–17.

Zavialova N., Gordenko N., Nosova N., Polevova S. The fine morphology of pollen grains from the pollen chamber of a supposed ginkgoalean seed from the Middle Jurassic of Uzbekistan (Angren locality) // Plant Syst. Evol. 2014. V. 300. № 3. P. 1–14.

Zheng S.L., Zhou Z.Y. A new Mesozoic Ginkgo from western Liaoning, China and its evolutionary significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 2004. V. 131. P. 91–103.

Zhou Z.Y. Phylogeny and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans: a preliminary assessment // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. V. 68. № 3–4. P. 203–216.

Zhou Z.Y. Mesozoic ginkgoaleans: a systematic review // Ginkgo biloba – a global treasure from biology to medicine / Ed. T. Hori et al. Tokyo: Springer Verlag, 1997. P. 183–206.

Zhou Z.Y. An overview of fossil Ginkgoales // Palaeoworld. 2009. V. 18. № 1. P. 1–22.

Zhou Z.Y., Zhang B.L. A Middle Jurassic Ginkgo with ovule-bearing organs from Henan, China // Palaeontogr. 1989. Abt. B. Bd 211. № 4–6. P. 113–133.

Ginkgoales: Some Problems of Systematics and Phylogeny

N. V. Gordenko, A. V. Broushkin

The rudimentary outgrowths in fixed positions on the collars of *Nagrenia samylinae* Nosova (plant closely related to *Ginkgo biloba* L.) and similar rudiments in extant *Ginkgo* suggest that the collar of *Ginkgo* was initially a directionally growing bilateral structure, which bore ovule on its abaxial side. The collar of *Ginkgo* is interpreted as a vestigial organ. In the light of the data obtained, the origin and phylogeny of Ginkgoales are discussed; the most probable ancestors of Ginkgoales are Umkomasiales (Corystospermales) and allied plants. Thus, the new data confirm the interpretation of the collar of *Ginkgo* proposed by Meyen (1984) and are consistent with his hypothesis of the origin of Ginkgoales.

Keywords: Ginkgoales, *Ginkgo*, *Grenana, Nagrenia*, Umkomasiales, evolution, systematics, phylogeny, Jurassic